

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

# БИОФИЗИКА

(ОТДЕЛЬНЫЙ ОТТИСК)

МОСКВА

## МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ИЗМЕРЕНИЯ ГИДРАВЛИЧЕСКОЙ ПРОВОДИМОСТИ КОРНЕЙ РАСТЕНИЙ РЕЛАКСАЦИОННЫМ МЕТОДОМ

© 2011 г. С.А. Логвенков

*Институт механики Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова,  
117899, Москва, Мичуринский пр., 1;*

*ГУ-Высшая школа экономики, 101000, Москва, Мясницкая ул., 20*

*E-mail: logv@bk.ru*

Поступила в редакцию 10.03.11 г.

Предложенная нами ранее континуальная модель радиального массопереноса в корнях растений использована для обработки результатов нестационарных экспериментов по определению гидравлической проводимости корней. Показано, что континуальная модель в отличие от компартментальной позволяет описывать наблюдаемые особенности релаксационной кривой, в частности, выделять участки, характеризующиеся различными временами релаксации. Проведенный анализ указывает на необходимость изменения методики обработки экспериментальных данных для корректного определения гидравлической проводимости. Предложен метод оценки отношения внеклеточной и внутриклеточной проводимостей.

*Ключевые слова: гидравлическая проводимость корней, релаксация корневого давления, многофазная сплошная среда, математическое моделирование.*

Вода и растворенные в ней вещества, поглощаемые корнями растений, транспортируются в удаленные части растения по специализированной проводящей ткани, образованной сосудами ксилемы. Сосуды ксилемы формируются в зрелых частях корней и тянутся к местам испарения воды в листьях; на поперечных срезах корней они расположены в их центральной части. Сравнение осевого и радиального сопротивления течению жидкости, в частности в корнях кукурузы [1,2], показало, что именно величина радиального сопротивления является основным фактором, лимитирующим перемещение воды в корнях и, тем самым, снабжение водой всего растения.

При описании переноса жидкости через корень обычно используется линейное соотношение, связывающее поток через единицу площади боковой поверхности корня  $J_w$  с приложенным воздействием:  $J_w = L_p(\Delta p - \sigma \Delta \pi)$ . Здесь  $L_p$  – интегральный для всего корня коэффициент гидравлической проводимости, характеризующий его способность перемещать воду из окружающей среды в сосуды ксилемы,  $\Delta p$  – разность гидростатических давлений,  $\Delta \pi$  – разность осмотических давлений между окружающей средой и сосудами ксилемы,  $\sigma$  – интегральный коэффициент отражения.

Один из методов экспериментального определения интегрального коэффициента гидравлической проводимости  $L_p$  основан на таком возмущении стационарного состояния, когда прекращается поток жидкости через корень и появляется некоторое корневое давление [3]. При этом в одних случаях измеряется релаксационное изменение давления жидкости в капиллярной трубке, прикрепленной к срезанному корню, в других – релаксационное изменение потока жидкости через срез корня. Обработка полученных кривых позволяет рассчитать времена релаксации, на основе которых при использовании компартментальной модели (см., например, [4]) получают величины, отождествляемые с гидравлической проводимостью корня и проницаемостью корня по отношению к соответствующему растворенному веществу.

В настоящей работе предложено определять интегральную гидравлическую проводимость корня, основываясь не на компартментальном, а на континуальном описании массопереноса. Проведено сравнение коэффициентов гидравлической проводимости, определенных различными способами, проанализированы причины их расхождения. Показано, что использование континуальной модели, в отличие от компартментальной, позволяет описывать наблюдаемые особенности экспериментальной кривой.

МОДЕЛИРОВАНИЕ НА ОСНОВЕ  
МЕМБРАННОЙ ТЕОРИИ

Схема проведения эксперимента выглядит следующим образом [4] (рис. 1). Срезанный корень соединяют с капиллярной трубкой, заполненной частично со стороны корня дистиллированной водой, а частично маслом. Другой конец трубки закрыт поршнем, перемещаемым с помощью микрометрического винта. Использование пьезодатчика позволяет регистрировать давление жидкости в капилляре. Перед началом эксперимента срезанный корень, закрепленный в измерительной системе, выдерживают в питательном растворе до установления стационарного корневого давления. Затем, перемещая поршень в ту или другую сторону или изменяя концентрацию вещества в растворе, выводят систему из положения равновесия. В ходе эксперимента измеряют изменение во времени давления в капилляре.

Заменяя слои клеток между поверхностью корня и сосудами ксилемы одной мембраной, следуя работе [4], получим систему уравнений, описывающих изменение объема жидкости в измерительной системе под поршнем и изменение концентрации в сосудах ксилемы:

$$\frac{d(V_s + V_x)}{dt} = -L_p A_r (p_r - \sigma RT(c_{xs} - c_{ms})),$$

$$\frac{d(V_s + V_x)}{\Delta p_r} \approx \frac{\Delta V_s}{\Delta p_r} = \frac{V_{s0}}{\epsilon_s} \left( p_r - p_{r0} = \epsilon_s \frac{V_s - V_{s0}}{V_{s0}} \right),$$

$$\frac{dc_{xs} V_x}{dt} = P_s A_r (c_{ms} - c_{xs}) + J_a A_r,$$

$$V_x = \text{const}, J_a = \text{const}.$$

Здесь  $V_s$  – объем измерительной системы;  $V_x$  – объем сосудов ксилемы;  $A_r$  – площадь боковой поверхности корня;  $p_r$  – корневое давление;  $V_{s0}$  и  $p_{r0}$  – стационарные значения объема измерительной системы и корневого давления соответственно;  $c_{xs}$  – концентрация растворенных веществ в сосудах ксилемы;  $c_{ms}$  – концентрация растворенных веществ в окружающей среде;  $\epsilon_s$  – модуль упругости измерительной системы;  $P_s$  – интегральный коэффициент проницаемости корня для растворенного вещества;  $J_a$  – мощность активных насосов. Приведенная система уравнений описывает экзоосмотические эксперименты (в дальнейшем только о них и будет говориться), в которых течение жидкости направлено из сосудов ксилемы наружу (при противоположном направлении течения последнее уравнение должно быть дополнено слагаемым, описывающим конвективный вынос вещества из сосудов ксилемы в капилляр). В

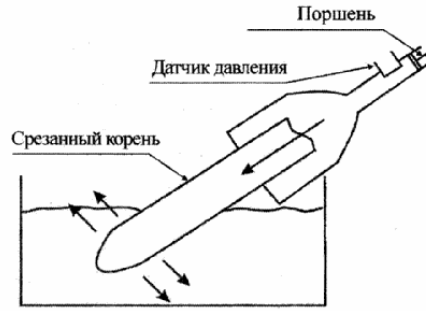


Рис. 1. Схема проведения эксперимента по измерению гидравлической проводимости.

работе [4] не учитывается присутствие активного насоса и вводится в рассмотрение вещество, не переносимое за пределы корня. В работе [5] было показано, что осмотически активное вещество, не переносимое потоком через мембраны, не оказывает влияния на радиальный перенос воды и ионов в корне, а его присутствие необходимо лишь для поддержания соответствующего корневого давления, но никак не будет сказываться на временах релаксации.

Более удобно преобразовать систему уравнений к следующему виду:

$$\frac{dV_s}{dt} = -L_p A_r \left( \epsilon_s \frac{V_s - V_{s0}}{V_{s0}} - \sigma RT(c_{xs} - c_{xs0}) + \sigma RT(c_{ms} - c_{ms0}) \right),$$

$$\frac{dc_{xs} V_x}{dt} = P_s A_r (c_{ms} - c_{xs}) + J_a A_r,$$

где  $c_{ms0}$  – начальная концентрация внешнего раствора, а  $c_{xs0}$  – стационарное значение концентрации в ксилеме.

В гидростатических экспериментах система выводится из стационарного состояния путем скачкообразного увеличения давления в трубке над срезом корня за счет перемещения поршня. Тогда при начальных условиях  $V_s = V_A$ ,  $c_{ms} = c_{ms0}$ ,  $c_{xs} - c_{ms} = \frac{J_a}{P_s}$  при  $t = 0$ , и считая, что при  $t > 0$  концентрация внешнего раствора остается постоянной  $c_{ms} = c_{ms0}$ , получаем решение вида:

$$c_{xs}(t) = c_{ms} + \frac{J_a}{P_s} \text{ и } V_s(t) = V_{s0} + (V_A - V_{s0}) \exp(-k_w t),$$

где  $k_w = \frac{L_p A_r \epsilon_x}{V_{s0}}$ . Используя закон упругости, получим, что

$$k_w = A_r \frac{\Delta p_r}{\Delta V_s} L_p. \quad (1)$$

Величина  $\frac{\Delta p_r}{\Delta V_s}$ , определяемая экспериментально, характеризует упругость измерительной системы и меняется незначительно при малых изменениях объема. Полученное решение показывает, что релаксация давления в гидравлическом эксперименте описывается только одной экспонентой, а константа скорости  $k_w$ , определяемая путем обработки получаемого в эксперименте графика, служит для нахождения величины  $L_p$ , которая и считается в дальнейшем интегральной гидравлической проводимостью корня.

Аппроксимация одной экспонентой результатов измерения релаксации давления в корнях кукурузы, выполненная в работе [4], показала, что характерное время релаксации

$$T = 1/k_w \quad (2)$$

в среднем составляет 14+30 с. Несмотря на то, что точное решение представлено одной экспонентой, в работе [6] указывается, что на релаксационной кривой следует выделять три различных участка, обусловленных различными временами релаксации. Первая, быстрая, часть релаксационной кривой характеризуется временем релаксации около 1,2 с, вторая часть имеет время релаксации 2,7+7 с, и последняя, медленная – в пределах 75+95 с. По мнению авторов работы [6], первый участок соответствует упругой реакции системы на резкое изменение давления. Третий, самый медленный, участок кривой связан с перестройкой радиального течения жидкости в результате изменения профиля концентрации. Вытекание жидкости из сосудов ксилемы приводит к временному значительному росту концентрации во внеклеточном пространстве (апопласте) в окрестности поясков Каспари, расположенных в эндодермисе (цилиндрический слой клеток внутри корня), создающих непроницаемый барьер для радиального течения воды и растворенных веществ по внеклеточному пространству. Существование области значительной неоднородности концентрации во внеклеточном пространстве в свою очередь может оказать заметное влияние на радиальное течение жидкости и делает не-

корректным использование формул, полученных на основе мембранных соотношений. Поэтому авторы работы [6] использовали для определения интегральной проводимости корня именно вторую фазу кривой релаксации. Попытки математического моделирования развития пограничного слоя, примыкающего к эпидермису, и его влияния на времена релаксации для различных экспериментов представлены в работах [7,8].

Основным недостатком использованной компартментальной модели является невозможность получения экспериментальной релаксационной кривой, содержащей участки с различными временами релаксации; поэтому выбор того или иного участка кривой при обработке данных не вполне обоснован. Другим недостатком стандартного метода является то, что измеренная таким образом величина характеризует радиальную проводимость корня лишь в окрестности состояния системы, соответствующего отсутствию потока. Кроме того, с использованием компартментальной модели при обработке результатов полностью игнорируется внутренняя структура корня и характер течения в нем (радиальное течение на микроуровне, особенности анатомического строения). Все это приводит к необходимости рассматривать более полные континуальные модели.

## КОНТИНУАЛЬНОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ

Предполагая, что корень имеет осевую симметрию, рассмотрим его ткань как пористую сплошную среду, занимающую область  $r_0 \leq r \leq r_1$ , где  $r_0$  и  $r_1$  – координаты границ с областью сосудов ксилемы и окружающей средой. Пористая среда заполнена двумя жидкими фазами, образованными вязкими жидкостями, находящимися соответственно в апопласте (первая фаза) и симпласте (вторая фаза) и фильтрующимся через недеформируемый твердый каркас. В рамках макроскопической модели каждая из этих жидкостей, пространственно разделенных на микроуровне, считается заполняющей все пространство ткани. Предполагается, что в каждой фазе растворен низкомолекулярный компонент с объемными концентрациями  $c_1$  и  $c_2$  соответственно. В качестве растворенного вещества в данном случае будем рассматривать NaCl, способный перемещаться в среде как в результате активного переноса через мембраны, так и путем конвекции и диффузии. Хлорид натрия также создает осмотическую силу, связанную с присутствием полупроницаемых клеточных мембран. Поток воды между фазами регулируется соотношениями мембранного ти-

па с учетом разности осмотических давлений, создаваемых растворенным веществом. При написании макроscopicких динамических соотношений учитывали представление об организации течения на клеточном уровне. Во внеклеточной жидкой фазе предполагается чисто вязкое течение, тогда как во внутриклеточной действует еще и распределенная осмотическая сила. Замкнутая система уравнений, описывающая радиальный массоперенос в корне, имеет следующий вид [5,9]:

$$\begin{aligned} \rho_1 \frac{1}{r} \frac{\partial v_1 r}{\partial r} &= J, \quad \rho_2 \frac{1}{r} \frac{\partial v_2 r}{\partial r} = -J, \\ J &= L_w [p_2 - p_1 + RT(c_1 - c_2)], \\ v_1 &= -\beta_1 \frac{\partial p_1}{\partial r}, \quad v_2 = \beta_2 \left( -\frac{\partial p_2}{\partial r} + \zeta R T \frac{\partial c_2}{\partial r} \right), \\ \rho_1 \left( \frac{\partial c_1}{\partial t} + \frac{1}{r} \frac{\partial c_1 v_1 r}{\partial r} \right) &= \\ &= -k + \lambda(c_2 - c_1) + \rho_1 D_1 \frac{1}{r} \frac{\partial}{\partial r} \left( r \frac{\partial c_1}{\partial r} \right), \\ \rho_2 \left( \frac{\partial c_2}{\partial t} + \frac{1}{r} \frac{\partial (1 - \zeta) c_2 v_2 r}{\partial r} \right) &= \\ &= k - \lambda(c_2 - c_1) + \rho_2 D_2 \frac{1}{r} \frac{\partial}{\partial r} \left( r \frac{\partial c_2}{\partial r} \right), \\ \frac{dP_r}{dt} &= -2\pi r_0 L \alpha v_1(r_0) E_v, \\ \frac{d(c_{xyl} V_{xyl})}{dt} &= \\ &= 2\pi r_0 L \left( -\alpha v_1(r_0) c_{xyl} + \frac{\lambda_{xyl}}{\rho} (c_2(r_0) - c_{xyl}) \right). \end{aligned}$$

Здесь  $\rho_1$  и  $\rho_2$  – объемные плотности фаз;  $v_1$  и  $v_2$  – скорости жидкости в апопласте и симпласте соответственно;  $p_1$  и  $p_2$  – гидростатические давления в апопласте и симпласте;  $L_w$  – объемный коэффициент гидравлической проводимости ткани;  $J$  – межфазный поток жидкости;  $T$  – абсолютная температура;  $R = \rho_0 R_0 / \mu_0$  ( $R_0$  – универсальная газовая постоянная;  $\mu_0$  – молярная масса растворенного низкомолекулярного компонента;  $\rho_0$  – плотность воды);  $\beta_1$  и  $\beta_2$  – проводимости апопласта и симпласта,  $\zeta$  – распределенный коэффициент отражения симпласта (его выражение через параметры на клеточном уровне приведено в работе [5], далее используется значение  $\zeta = 0,899$ );  $\lambda$  – проницаемость клеточных мембран по отношению к растворенному веществу;  $k$  – межфазный ак-

тивный поток вещества (в дальнейшем предполагается кусочно-постоянным – равен нулю во внутренней по отношению к поясков Каспари области и отличен от нуля во внешней области);  $D_1$  и  $D_2$  – коэффициенты диффузии растворенных в апопласте и симпласте веществ;  $V_{xyl}$  – объем ксилемы. Два последних уравнения описывают изменение корневого давления в системе  $P_r$  за счет упругого изменения объема и изменение концентрации вещества в ксилеме  $c_{xyl}$  за счет вытекания из сосудов ксилемы в апопластное пространство и диффузионного массообмена с симпластом через клеточные стенки. Здесь  $L$  и  $\alpha$  – длина корня и объемная доля апопласта;  $E_v$  – коэффициент упругости измерительной системы;  $\lambda_{xyl}$  – проницаемость сосудов ксилемы по отношению к растворенному веществу.

Прежде чем решать задачу о релаксации корневого давления, определим давление и концентрацию в сосудах ксилемы, сформировавшиеся к началу эксперимента при отсутствии потока через корень. Для этого решим первые шесть уравнений приведенной системы, записанной в стационарной форме, с граничными условиями, учитывающими отсутствие потока жидкости и растворенного вещества через внешнюю и внутреннюю границы корня и заданные на внешней границе корня внеклеточное давление и концентрацию:

$$\begin{aligned} r = r_1: p_1 = p_c = 0, \quad c_1 = c_e, \quad v_1 = 0, \quad v_2 = 0, \quad \frac{\partial c_2}{\partial r} = 0, \\ r = r_0: v_1 = 0, \quad v_2 = 0, \quad \frac{\partial c_2}{\partial r} = 0. \end{aligned} \quad (3)$$

В результате давление и концентрация в сосудах ксилемы будут найдены из условий:  $P_r = p_1$  и  $c_{xyl} = c_1$  при  $r = r_0$ . Положив скорости  $v_1$  и  $v_2$  равными нулю, можно найти следующее решение системы:

$$p_1 = \begin{cases} P_r, & r < r_c \\ 0, & r > r_c \end{cases}$$

( $r = r_c$  – место расположения поясков Каспари),

$$\begin{aligned} p_2 = p_1 + RT(c_2 - c_1), \quad c_1 = \begin{cases} c_e + k/\lambda, & r < r_c \\ c_e, & r > r_c \end{cases} \\ c_2 = c_e + k/\lambda, \quad P_r = RT \frac{k}{\lambda}, \quad c_{xyl} = c_e + \frac{k}{\lambda}. \end{aligned}$$

Решение нестационарной системы уравнений дает регистрируемое в эксперименте релаксационное изменение давления под поршнем. При задании граничных условий рассмотрим

несколько упрощенную ситуацию, в которой будем пренебрегать потоком воды и растворенных веществ через внешнюю и внутреннюю границы симпласта по сравнению с потоками между симпластом и апопластом. В этом случае  $\lambda_{xy1} = 0$ , и условия на потоки воды и растворенных веществ во внутриклеточном пространстве превращаются в условия непротекания. При решении нестационарной задачи заменим условия отсутствия потоков на внешней и внутренней поверхностях апопласта в граничных условиях (3) на условия  $c_1 = c_{xy1}(t)$  и  $p_1 = p_r(t)$  при  $r = r_0$ .

Граничные условия на поясах Каспари (при  $r = r_c$ ), не приведенные здесь, учитывают отсутствие потока раствора через апопласт и непрерывность искомых функций и потоков в симпласте. В качестве начального значения концентрации в сосудах ксилемы взято найденное выше значение концентрации при отсутствии потока. В качестве начального значения давления в ксилеме взято некоторое возмущенное по сравнению с полученным выше стационарным давлением значение.

Используемые в системе уравнений коэффициенты  $L_w$ ,  $\lambda$ ,  $k$ ,  $\beta_2$  и  $D_2$  следующим образом выражаются через приводимые в литературных источниках параметры на клеточном уровне (более подробно это обсуждается в работе [10]):  $L_w = 2,5L_{p(\text{cell})}\rho_0/l$ ,  $\lambda = 2,5P_{s(\text{cell})}\rho_0/l$ ,  $k = 2,5I_s\mu/l$ ,  $\beta_2 = 2L_{p(\text{cell})}l$ ,  $1/D_2 = 1/D_1 + 1/(2P_s l)$ . Здесь  $L_{p(\text{cell})}$  – коэффициент гидравлической проводимости единицы поверхности клеточной стенки;  $P_{s(\text{cell})}$  – коэффициент проницаемости единицы поверхности клеточных стенок для растворенного вещества;  $l$  – средний радиус клетки;  $\mu$  – молярная масса переносимого вещества;  $I_s$  – активный поток ионов через поверхность клетки.

Релаксационная кривая была получена при наборе параметров, соответствующем корням кукурузы. При численном моделировании были выбраны следующие значения:  $L_{p(\text{cell})} = 8,8 \cdot 10^{-13}$  м·с<sup>-1</sup>·Па<sup>-1</sup>,  $r_0 = 1,3$  мм,  $r_c = 1,9$  мм,  $r_1 = 0,5$  мм,  $D_1 = 3 \cdot 10^{-10}$  м<sup>2</sup>·с<sup>-1</sup>,  $V_x$  составляет 3% объема корня,  $\rho_1/\rho_0 = 0,07$ ,  $L = 85$  мм ([7]),  $E_r = 2,9 \cdot 10^{15}$  Па·м<sup>-3</sup>,  $I_s = 150 \cdot 10^{-9}$  моль·м<sup>-2</sup>·с<sup>-1</sup>,  $l = 15$  мкм ([6]). Значение коэффициента проницаемости клеточных стенок для растворенного вещества выбрано равным:  $P_s = 1,5 \cdot 10^{-8}$  м·с<sup>-1</sup>. Это почти в пять раз больше приводимого в литературе среднего значения проницаемости. Такой выбор связан с тем, что в экспериментальных работах обычно дают значения интегральной проницаемости для всего корня.

Значение осмотического давления окружающего раствора  $\pi_{\text{ext}}$ , создаваемого NaCl, может быть получено на основании косвенных данных. Так, в качестве концентрации во внутренней области апопласта при отсутствии потока в работе [7] приводится значение  $c_{\text{bulk}} = 50$  моль·м<sup>-3</sup>. Тогда концентрацию окружающего раствора можно найти из оценки  $c_{\text{ext}} - c_{\text{bulk}} = I_s/P_s$ . В результате получим  $c_{\text{ext}} = 40$  моль·м<sup>-3</sup>, что соответствует  $\pi_{\text{ext}} \approx 0,1$  МПа. Нет никаких данных, касающихся доли внутриклеточного пространства, пригодного для эффективного потока из клетки в клетку (здесь надо учитывать как присутствие клеточных органелл, так и вязкое прилипание на твердых поверхностях внутри клетки и, возможно, многое другое). Будем считать  $\rho_2/\rho_0 = 0,7$ , где  $\rho_0$  – плотность воды.

### ОПРЕДЕЛЕНИЕ КОЭФФИЦИЕНТА ГИДРАВЛИЧЕСКОЙ ПРОВОДИМОСТИ

Поток жидкости через единицу боковой поверхности корня зависит от разности гидростатических и осмотических давлений между окружающей средой и сосудами ксилемы  $\Delta p$  и  $\Delta \pi$ . Использование соотношения  $J_w = L_p(\Delta p - \sigma \Delta \pi)$  является линеаризацией этой зависимости в окрестности точки, соответствующей отсутствию потока. Получаемый при этом коэффициент гидравлической проводимости, таким образом, не характеризует поток жидкости при  $\Delta p$  и  $\Delta \pi$ , существенно отличных от нуля.

Определим интегральную гидравлическую проводимость корня  $L_p$  как меру изменения потока через единицу боковой поверхности корня  $J_w$  при изменении разности гидростатических давлений между окружающей средой и ксилемой и при постоянстве всех остальных факторов. Таким образом, интегральный коэффициент гидравлической проводимости определим как частную производную от потока через единицу боковой поверхности корня по разности гидростатических давлений при фиксированной разности осмотических давлений между сосудами ксилемы и окружающей средой:

$$L_p = \left. \frac{\partial J_w}{\partial \Delta p} \right|_{\Delta \pi = \text{const}}$$

Для этого следует решить задачу, в которой концентрация во внеклеточном пространстве задана как на внешней, так и на внутренней (в месте контакта с сосудами ксилемы) границах. Из решения задачи будет получена зависимость  $J_w = J_w(\Delta p)$  ( $\Delta \pi = \text{const}$ ). Приведенную выше систему дифференциальных уравнений

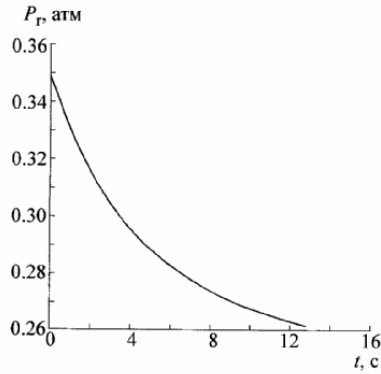


Рис. 2. Пример кривой релаксации корневого давления  $P_r$  при  $\beta_1/\beta_2 = 1000$ .

(без двух последних уравнений для корневого давления и концентрации в ксилеме) решали при прежних условиях на поясках Каспари и условиях на внешней и внутренней границах, полученных из (3) заменой  $v_1 = 0$  при  $r = r_0$  и  $r = r_1$  на условия  $c_1 = c_{xy1} = \text{const}$  и  $p_1 = \Delta p$  при  $r = r_0$ .

СРАВНЕНИЕ ДВУХ МЕТОДОВ ОБРАБОТКИ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ ДАННЫХ

Используя описанную выше математическую модель, проведем моделирование эксперимента по релаксации корневого давления после резкого повышения давления в капиллярной трубке измерительной системы. Полученную в численном эксперименте релаксационную кривую будем, как и в стандартной методике [4], приближать несколькими экспонентами, и, выбирая соответствующее время релаксации  $T$ , определим гидравлическую проводимость из соотношения  $\frac{1}{T} = A_r \frac{\Delta p_r}{\Delta V_s} L_p$ , которое следует из соотношений (1) и (2).

Проведя моделирование гидростатических экзоосмотических экспериментов при различных отношениях проводимостей апопласта и симпласта  $\beta_1/\beta_2$ , аппроксимируем полученные графики релаксации корневого давления функцией вида  $P_r = a_1 e^{-t/T_1} + a_2 e^{-t/T_2} + b$  (релаксационная кривая при  $\beta_1/\beta_2 = 10^3$  приведена на рис. 2). Для этого использовали пакет программ Matlab 6.5. Сначала проводили аппроксимацию некоторых начальных и конечных участков релаксационной кривой с использованием одной

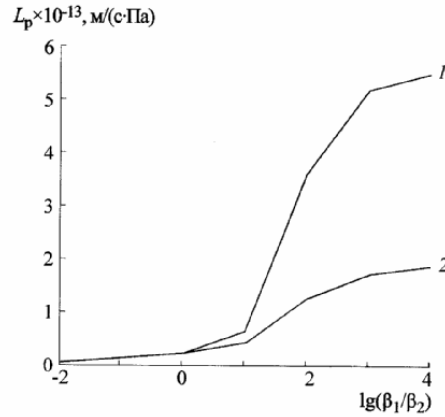


Рис. 3. Сравнение гидравлических проводимостей, полученных после обработки релаксационных кривых: 1 – стандартным методом, используя меньшее время релаксации; 2 – используя большее время релаксации.

экспоненты. Найденные величины времен релаксации использовали в качестве начального приближения в итерационном процессе нахождения параметров исходной кривой. Полученные времена релаксации и весовые множители у экспонент приведены в таблице.

С помощью полученных данных вычисляли гидравлическую проводимость корня при различных значениях  $\lg(\beta_1/\beta_2)$ . На рис. 3 представлены результаты сравнения проводимости, полученной стандартным методом [6] с использованием меньшего из двух времен релаксации (кривая 1), с проводимостью, рассчитанной с использованием большего времени релаксации  $T_2$ , (кривая 2) (упругий отклик системы в ответ на скачок давления, наблюдаемый в эксперименте, в данном случае отсутствует). Видно, что при  $\beta_1/\beta_2 \gg 1$  различия в проводимостях,

Значения параметров функции  $P_r = a_1 e^{-t/T_1} + a_2 e^{-t/T_2} + b$  при аппроксимации релаксационных кривых

$\lg(\beta_1/\beta_2)$	$T_1, c$	$T_2, c$	$a_1, \text{атм}$	$a_2, \text{атм}$
-2	164	174	0,04	0,06
-1	83	88	0,04	0,06
0	52,1	56,3	0,04	0,06
1	20	30	0,02	0,08
2	3,6	10,3	0,02	0,08
3	2,5	7,24	0,03	0,07
4	2,35	6,9	0,03	0,066

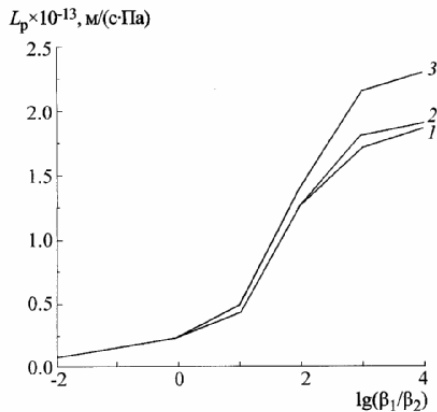


Рис. 4. Сравнение гидравлических проводимостей, полученных с помощью разных методик. Кривая 1 — расчет по компартментальной модели при использовании большего времени релаксации. Две другие кривые получены из континуальной модели при осмотическом давлении в ксилеме, равном осмотическому давлению в окружающей среде (2), и равном нулю (3).

определяемых на основе разных времен релаксации, становятся значительными. Из таблицы видно, что весовой множитель при экспоненте с меньшим временем релаксации в несколько раз меньше соответствующего коэффициента при второй экспоненте (различие особенно велико, если  $\beta_1/\beta_2 \approx 1$ ).

Сравним значения проводимости, получаемые на основе мембранной модели и теоретическую величину, вычисляемую с использованием континуальной модели переноса веществ в корне. Для получения теоретической гидравлической проводимости  $L_p = \frac{\partial J_v}{\partial \Delta p} \Big|_{\Delta \pi = \text{const}}$  из

численного решения соответствующей задачи получали зависимости  $J_w = J_w(\Delta p)$  ( $\Delta \pi = \text{const}$ ), которые хорошо аппроксимировались прямой. Поэтому величина гидравлической проводимости легко определялась как угловой коэффициент в уравнении линейной регрессии. Результат сравнения расчетного теоретического коэффициента проводимости и коэффициента проводимости, полученного на основе формулы, следующей из компартментальной модели, но при использовании не меньшего, а большего времени релаксации, приведен на рис. 4. Кривая 1 получена по стандартной методике при использовании большего времени релаксации, кривые 2 и 3 — варианты расчетов на основе

континуальной модели при выборе осмотического давления в ксилеме, равным величине осмотического давления в окружающей среде и нулю соответственно. Результат расчетов при разности величин осмотического давления в отсутствие потока через корень практически не отличим от кривой 1. Значение теоретического коэффициента проводимости при  $\beta_1/\beta_2 \gg 1$  оказывается в некоторой степени зависящим от разности концентраций между сосудами ксилемы и окружающей средой.

При высокой проводимости апопластного пространства, присущей, в частности, корням кукурузы, интегральная проводимость корня, вычисляемая стандартным путем (на основании меньшего времени) оказывается близкой к проводимости одиночной клетки. Поэтому, как и указывалось в работе [11], вычисляемая таким образом величина характеризует лишь среднюю проводимость наружных слоев клеточных стенок, а ни в коей мере не радиальную проводимость всего корня. В свою очередь, медленная часть кривой релаксации отражает изменение корневого давления, вызванное радиальным течением воды на фоне слабо меняющегося профиля концентрации. Фактически именно это и учитывается при использовании континуальной модели для вычисления коэффициента гидравлической проводимости.

При изучении переноса веществ в корне вызывает интерес вопрос о соотношении проводимостей различных структур корня и то, как можно использовать существующие методики измерений для получения такой информации.

На основе использованной нами методики проведения эксперимента может быть предложен способ оценки отношения внеклеточной и внутриклеточной проводимостей. Измеряя проводимость стенок клеток, расположенных в наружных слоях корня, и используя континуальную модель, получим график зависимости  $L_p$  от  $\lg \beta_1/\beta_2$  (предполагается, что проводимости клеточных стенок наружных и внутренних слоев клеток различаются незначительно). Определив экспериментально величину проводимости всего корня, по графику (рис. 4) можем найти отношение  $\beta_1/\beta_2$ .

В результате сопоставления двух методов обработки нестационарного эксперимента по измерению проводимости корня на основе традиционной мембранной и континуальной моделей продемонстрировано, что радиальную проводимость корня следует определять по медленному, а не по быстрому участку релаксационной кривой. В рамках существующей экспе-



риментальной методики отмечена возможность оценки отношения внутриклеточной и внеклеточной проводимостей по экспериментальной релаксационной кривой. Показано, что особенности экспериментальных данных, связанные с существованием участков релаксационной кривой, характеризующихся различными наборами параметров, могут быть получены только в рамках полной континуальной многофазной математической модели.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, грант № 11-01-00774.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. J. Frensch and E. Steudle, *Plant Physiol.* **91**, 719 (1989).
2. E. Steudle, *Plant and Soil*, **226**, 45 (2000).
3. E. Steudle, in *Water deficits: plant responses from cell to community*, Eds. J. A. C. Smith, H. Griffith (Bios Scientific Publishers Ltd., Oxford, UK, 1993), pp. 5–36.
4. E. Steudle, R. Oren, and E. Schulze, *Plant Physiol.* **84**, 1220 (1987).
5. С. А. Логвенков и А. А. Штейн, *Росс. журн. биомех.* **12** (4), 18 (2008).
6. E. Steudle, M. Murrmann, and C. Peterson, *Plant Physiol.* **103**, 335 (1993).
7. T. Knipfer, D. Das, and E. Steudle, *Planta* **30**, 845 (2007).
8. T. Knipfer and E. Steudle, *J. Exp. Bot.* **59** (8), 2071 (2008).
9. А. А. Stein, S. А. Logvenkov, and А. Т. Chalyuk, in *Mathematical Modelling and Computing in Biology and Medicine*, Ed. V. Capasso (Bologna: Soc.Ed.Esculapio., 2003), pp. 206–212.
10. С. А. Логвенков и А. А. Штейн, *Отчет института механики МГУ*, **4730**, 6 (2004).
11. E. Hose, E. Steudle, and W. Hartung, *Planta* **211**, 874 (2000).

## Mathematical Modeling of Measuring the Hydraulic Conductivity of Roots by the Relaxation Method

S.A. Logvenkov

*Institute of Mechanics, Lomonosov Moscow State University, Michurinskii pr. 1, Moscow, 117899 Russia*

*Higher School of Economics, ul. Myasnitskaya 20, Moscow, 101000 Russia*

The continuum model of radial mass transfer in plant roots developed previously has been used for processing the nonstationary experiments aimed at the determination of the root hydraulic conductivity. It is shown that, in contrast to compartmental models, our model allows one to describe the shape of the relaxation curve, in particular to separate segments with different relaxation times. It has been found that, for correctly determining the hydraulic conductivity, the method of data processing should be modified. A method for estimating the extracellular to intracellular conductivity ratio has been proposed.

*Key words: hydraulic conductivity of roots, root pressure relaxation, multiphase continuum, mathematical modeling*