

УДК 532.529:576.72

© 1993 г. С. А. ЛОГВЕНКОВ

## О МОДЕЛИРОВАНИИ РОСТА КОРНЯ РАСТЕНИЯ

С помощью методов механики неравновесных процессов строится континуальная модель ткани корня растения с учетом происходящих в нем транспортных процессов. Отличительной чертой модели является отсутствие постулирования пластических свойств клеточной стенки, учет различных путей транспорта воды в корне и присутствие массообмена в нем. С помощью рассматриваемой модели решается задача о дифференцировке кончика корня растения, выращиваемого в водной среде.

Начиная с 60-х годов было предпринято немало попыток построения математических моделей физиологических процессов, протекающих в растительных органах, с использованием представлений механики сплошных сред. К первой группе моделей относятся модели деформирования одиночной клетки в зоне роста, основанные на уравнении баланса массы воды в клетке и уравнении квазистатического равновесия клеточной стенки. Уравнения строятся на представлениях о необратимом удлинении клетки как главном механизме увеличения размеров растения при росте. Впервые такие уравнения появились в работе [1]; позднее была предложена их модификация с учетом упругих свойств клеточной стенки [2], изучавшихся экспериментально по релаксации напряжений в изолированных от источников воды живых тканях [3]. Существенный недостаток моделей [1, 2] — отсутствие учета изменения структуры и свойств клеточной стенки со временем, а также синтез материала стенки: важность этих процессов подтверждена фактическими данными [4—6].

Вторую группу составляют континуальные модели транспорта воды в многоклеточной ткани, учитывающие в ряде случаев наличие нескольких путей переноса. Основными здесь служат уравнения параболического типа для водных потенциалов (в простейшем случае водный потенциал имеет вид разности гидростатического и осмотического давлений), получаемые из соотношений баланса массы воды в клетках и из линейной связи между потоком воды и градиентами водных потенциалов [7]. Применение такого подхода при определении водного потенциала, поддерживающего измеряемую скорость роста кончика корня, выполнено в [8].

К третьей группе относятся модели, в которых транспорт воды учитывается интегрально, без разделения путей, но с согласованием переноса воды и ростового деформирования [9—11]. Часто анализ ограничен лишь уравнениями роста, иногда добавляются уравнения клеточной кинематики [12] или переноса химических регуляторов [13].

Четвертую группу образуют модели транспорта воды и сахарозы из листьев в запасающие органы. Этот вид транспорта отличается от основного переноса воды снизу вверх заранее не определенным направлением, зависящим от условий ввода и поглощения сахарозы [14].

Наконец, следует упомянуть модели, описывающие массообмен органов растения с окружающей средой: корней — с почвой и листьев — с воздухом [15, 16].

Ниже рассматривается модель роста корня растения, основанная на континуальном подходе и отличающаяся от известных отсутствием постулата о пластических свойствах клеточной стенки, учетом различных путей транспорта воды в корне и массообмена в нем.

1. Материал ткани корня будем моделировать четырехфазной средой. Фазы 1—3 образованы вязкими несжимаемыми жидкостями, находящимися в клетках, не имеющих специфической дифференцировки (запасающие клетки), и в двух типах транспортных элементов растения, различающихся по способу доставки воды в ткань. Для запасающих клеток не делается различий между водой, передвигающейся путем перетекания из цитоплазмы одной клетки в цитоплазму другой по соединяющим их микротрубочкам, и передвигающейся по клеточной

стенке и по межклеточному пространству. Фазу 4 образует каркас ткани, т. е. вязкоупругое вещество клеточной стенки.

В жидких фазах растворены вещества, которые могут, во-первых, отвечать за осмотические эффекты, во-вторых, служить «сырьем» для строительства клеточной стенки и, в-третьих, играть роль регуляторов роста, влияя на физические свойства стенки.

Будем считать для простоты, что истинные плотности всех фаз одинаковы и постоянны. Тогда материал ткани в целом несжимаем, а объемные концентрации фаз численно совпадают с массовыми.

Обозначая латинскими буквами тензорные индексы, а греческими — номера фаз и компонент, выпишем в системе координат, связанной с кончиком корня, и осью  $x$ , направленной вдоль его оси, основные соотношения баланса массы в ткани. Для фазы  $\alpha$  ее «размазанная» плотность  $\rho^\alpha$ , компоненты скорости движения  $v^{\alpha l}$  и скорость притока материала  $\theta^\alpha$  связаны уравнением

$$\frac{\partial \rho^\alpha}{\partial t} + \nabla_l (\rho^\alpha v^{\alpha l}) = \theta^\alpha \quad (1.1)$$

$$\sum_{\alpha=1}^4 \rho^\alpha = \rho = \text{const}, \quad \sum_{\alpha=1}^4 \theta^\alpha = 0 \quad (1.2)$$

где  $\rho$  — плотность среды в целом. Пусть  $\rho^{\alpha\beta}$ ,  $c^{\alpha\beta}$  — размазанная плотность и массовая концентрация компоненты  $\beta$  в фазе  $\alpha$ , рассчитанная на единицу массы фазы. Тогда аналогично (1.1) можно написать уравнения баланса массы для каждой компоненты в фазе

$$\frac{\partial \rho^{\alpha\beta}}{\partial t} + \nabla_l (\rho^{\alpha\beta} v^{\alpha\beta l}) = \theta^{\alpha\beta} \quad (1.3)$$

$$\sum_{\beta} \rho^{\alpha\beta} = \rho^\alpha, \quad \sum_{\beta} c^{\alpha\beta} = 1, \quad \sum_{\beta} \theta^{\alpha\beta} = \theta^\alpha, \quad \rho^{\alpha\beta} = c^{\alpha\beta} \rho^\alpha$$

Из (1.1) и (1.3) следует известное уравнение для концентраций

$$\rho^\alpha \left( \frac{\partial c^{\alpha\beta}}{\partial t} + v^{\alpha l} \nabla_l c^{\alpha\beta} \right) + \nabla_l (\rho^{\alpha\beta} (v^{\alpha\beta l} - v^{\alpha l})) = \theta^{\alpha\beta} - c^{\alpha\beta} \theta^\alpha \quad (1.4)$$

При детальном описании ростовых процессов в ткани, сопровождающихся делением клеток, необходимо привлекать еще балансовое уравнение для числовой концентрации клеток. Наряду с эйлеровой системой координат  $x^t$  введем лагранжеву  $\xi^t$ , связав ее с твердой фазой. Определим величину  $N(\xi^t, t)$  как число клеток в единице подвижного (лагранжева) объема. По определению, в текущий момент времени он полностью заполнен потомками тех клеток, которые находились в нем в начальный момент времени. Введем также величину  $n(x^t, t)$ , равную числовой плотности клеток в единице неподвижного объема. Из равенства числа клеток в подвижном объеме  $dV_1(\xi^t)$  и в неподвижном объеме  $dV(x^t)$ , совпадающем в данный момент времени с подвижным, учитывая связь между этими двумя объемами,

$$dV = dV_1 \Delta, \quad \Delta = \left\| \frac{\partial x^t}{\partial \xi^t} \right\| \quad (1.5)$$

получим, что  $N = n\Delta$ .

Запишем уравнение баланса для числа клеток  $N$  в виде

$$\frac{\partial N}{\partial t} \Big|_{\xi^t = \text{const}} = f(N, \xi^t, t, \dots) \quad (1.6)$$

где многоточие заменяет набор параметров (в том числе концентраций  $c^{\alpha\beta}$  различных компонент), регулирующих скорость деления клеток.

Из (1.5), (1.6) следует, что

$$\partial n / \partial t + \nabla_i n v^{4i} = f \Delta^{-1} \quad (1.7)$$

По физическому смыслу величина  $f \Delta^{-1}$  есть частота актов клеточного деления в единице неподвижного объема в единицу времени.

Уравнения баланса импульса и энергии для фаз примем в виде [17]

$$\frac{\partial \rho^\alpha v^{\alpha k}}{\partial t} + \nabla_i (\rho^\alpha v^{\alpha k} v^{\alpha i}) = \nabla_i p^{\alpha k i} + R^{\alpha k} + \rho^\alpha f^{\alpha k} + M^{\alpha k} \quad (1.8)$$

$$\frac{\partial \rho^\alpha E^\alpha}{\partial t} + \nabla_i (\rho^\alpha v^{\alpha k} E^\alpha) = \nabla_i Q^{\alpha i} + v_k^\alpha (R^{\alpha k} + \rho^\alpha f^{\alpha k}) + N^\alpha + W^\alpha \quad (1.9)$$

$$M^{\alpha k} = \sum_{\alpha \neq \beta} \theta^\beta v^{(\alpha \beta) k}, \quad N^\alpha = \sum_{\alpha = \beta} \theta^\beta E^{(\alpha \beta)}$$

$$\sum_\alpha (R^{\alpha k} + M^{\alpha k}) = 0, \quad \sum_\alpha (v_k^\alpha R^{\alpha k} + N^\alpha + W^\alpha) = 0 \quad (1.10)$$

Здесь  $p^{\alpha k i}$  — парциальные тензоры напряжений,  $f^{\alpha k}$  — внешние массовые силы,  $R^{\alpha k}$  — объемные силы межфазного взаимодействия,  $Q^{\alpha i}$  — плотность потока энергии в фазе,  $W^\alpha$  — межфазный поток энергии,  $M^{\alpha k}$ ,  $N^\alpha$  — потоки импульса и энергии за счет массообмена в фазах,  $v^{(\alpha \beta)}$  и  $E^{(\alpha \beta)}$  — скорость и энергия частиц, поступивших в фазу  $\alpha$  из  $\beta$ .

Представим полную энергию единицы объема фазы в виде суммы кинетической и внутренней энергий  $K^\alpha$ ,  $U^\alpha$ . Примем уравнения состояния в следующем виде:

$$U^\alpha = U^\alpha(S^\alpha, c^\alpha), \quad \alpha = 1, 2, 3; \quad U^4 = U^4(S^4, \epsilon_{kl}^4)$$

$$\frac{\partial U^\alpha}{\partial S^\alpha} = T^\alpha, \quad \frac{\partial U^\alpha}{\partial c^\alpha} = \mu^\alpha, \quad \alpha = 1, 2, 3; \quad \rho^4 \frac{\partial U^4}{\partial \epsilon_{kl}^4} = p_{kl}^4$$

Здесь  $S^\alpha$  — энтропия фазы,  $\epsilon_{kl}^4$  — деформация твердой фазы,  $T^\alpha$  и  $\mu^\alpha$  — температура и химический потенциал в фазе  $\alpha$ , а  $p_{kl}^4$  — «термодинамическая» часть напряжений в каркасе.

Считая тензоры напряжений в фазах симметричными и температуры фаз одинаковыми, а также что в каждой из жидких фаз растворено только одно химическое вещество в концентрации  $c^\alpha$ , из уравнения состояния и притока тепла получим

$$\frac{\partial \rho^\alpha S^\alpha}{\partial t} + \nabla_i (\rho^\alpha v^{\alpha i} S^\alpha) = -\frac{1}{T} \nabla_i q^{\alpha i} + \frac{1}{T} p^{\alpha k l} \nabla_i v_k^\alpha + \frac{1}{T} (N^\alpha - M^{\alpha k} v_k^\alpha + W^\alpha + \theta^\alpha K^\alpha) + \theta^\alpha S^\alpha - \frac{\theta^\alpha U^\alpha}{T} + \frac{1}{T} \mu^\alpha (c^\alpha \theta^\alpha - \theta^{\alpha 2}) + \frac{1}{T} \mu^\alpha \nabla_i (\rho^{\alpha 2} (v^{\alpha 2 i} - v^{\alpha i})) \quad (1.11)$$

$$\alpha = 1, 2, 3$$

$$\frac{\partial \rho^4 S^4}{\partial t} + \nabla_i (\rho^4 v^4 i S^4) = -\frac{1}{T} \nabla_i q^4 i + \frac{1}{T} (p^{4 k l} - p^{k l}) \nabla_i v_k^4 + \frac{1}{T} (N^4 - M^{4 k} v_k^4 + W^4 + \theta^4 K^4) + \theta^4 S^4 - \frac{\theta^4 U^4}{T} \quad (1.12)$$

Складывая эти уравнения, получим уравнение баланса энтропии для смеси в целом. Несжимаемость смеси накладывает условие связи на входящие в него термодинамические силы и потоки, которому, вводя массовые концентрации  $\alpha_i = \rho_i / \rho$ , можно придать вид

$$\sum_{\beta=1}^4 \alpha_{\beta} e_{i'} + \sum_{\gamma=1}^4 (v^{\gamma k} - v^{4k}) \nabla_k \alpha_{\gamma} = 0 \quad (1.13)$$

Вследствие этой связи выражения для потоков и сил должны быть записаны с точностью до неопределенной скалярной величины. Поэтому к уравнению баланса энтропии смеси нужно добавить умноженное на неопределенный параметр  $A$  равенство (1.13). После тождественных преобразований уравнение баланса энтропии приведет к виду

$$\frac{\partial \rho S}{\partial t} + \nabla_i G^i = \sigma_*, \quad \rho S = \sum_{\alpha} \rho^{\alpha} S^{\alpha}$$

где  $\rho S$  — энтропия единицы объема смеси,  $G^i$  — плотность потока энтропии,  $\sigma_*$  — диссипативная функция.

Далее в уравнениях импульсов пренебрежем притоком импульса за счет массообмена с другими фазами, тогда из (1.10) следует, что  $R^{4k} = -R^{1k} - R^{2k} - R^{3k}$ , и диссипативная функция с учетом (1.10) примет вид

$$\begin{aligned} \sigma_* = & \frac{1}{T} \sum_{\gamma=1}^3 (p^{\gamma kl} + p\alpha_{\gamma} g^{kl}) \nabla_l v_k^{\gamma} + \frac{1}{T} (p^{4kl} - p^{skl} + p\alpha_4 g^{kl}) \nabla_l v_k^4 + \\ & + \sum_{\gamma=1}^4 \left( \theta^{\gamma} S^{\gamma} - \frac{\theta^{\gamma} U^{\gamma}}{T} \right) + \frac{1}{T} \sum_{\gamma=1}^4 (\theta^{\gamma} K^{\gamma} - M^{\gamma k} v_k^{\gamma}) + \frac{1}{T} \sum_{\gamma=1}^3 \mu^{\gamma} (c^{\gamma} \theta^{\gamma} - \theta^{\gamma 2}) - \\ & - \sum_{\gamma=1}^3 J^{\gamma l} \nabla_l \frac{\mu_{\gamma}}{T} + \frac{1}{T} \sum_{\gamma=1}^3 (R_k^{\gamma} - p \nabla_k \alpha_{\gamma}) (v^{4k} - v^{\gamma k}) \end{aligned}$$

$$p \equiv AT, \quad J^{\gamma l} = \rho^{\gamma 2} (v^{\gamma 2l} - v^{\gamma l})$$

Учитывая, что диссипативная функция имеет вид билинейной формы  $\sigma_* = X^k Y^k$  (по  $k$  производится суммирование), и воспользовавшись принципом Онзагера, выпишем существенные в дальнейшем соотношения, пренебрегая для простоты некоторыми перекрестными эффектами, а также анизотропией среды

$$p^{\gamma kl} = -p\alpha_{\gamma} g^{kl} + \Lambda_{\gamma}^{klpq} \nabla_p v_q^{\gamma}, \quad \gamma = 1, 2, 3$$

$$p^{4kl} = p^{skl} - p\alpha_4 g^{kl} + \Lambda_4^{klpq} \nabla_p v_q^4$$

$$R_k^{\gamma} = p \nabla_k \alpha_{\gamma} + k_{\gamma} (v_k^4 - v_k^{\gamma}) + \beta_{\gamma} \nabla_k \mu^{\gamma}$$

$$J_k^{\gamma} = -d \nabla_k \mu^{\gamma} - \beta_{\gamma} (v_k^4 - v_k^{\gamma})$$

Коэффициенты  $\Lambda_{\gamma}^{klpq}$  играют роль коэффициентов вязкости и ниже отброшены, как в теории фильтрации, в предположении малости соответствующих эффектов по сравнению с силами межфазного трения и силами, возникающими благодаря распределенным «барьерам» для распространения растворенных веществ.

В уравнениях импульсов пренебрежем притоком импульса из других фаз за счет массообмена и массовыми внешними силами, а также инерционными членами и нестационарностью. Таким образом, в качестве уравнений движения примем уравнения квазистатического равновесия фаз

$$0 = -\alpha_{\gamma} \nabla_p p + k_{\gamma} (v^{4l} - v^{\gamma l}) + \beta_{\gamma} \nabla_l \mu^{\gamma}, \quad \gamma = 1, 2, 3 \quad (1.14)$$

$$0 = -\alpha_4 \nabla_p p + \nabla_k \sigma_k^4 - \sum_{\gamma=1}^3 k_{\gamma} (v_l^4 - v_l^{\gamma}) - \sum_{\gamma=1}^3 \beta_{\gamma} \nabla_l \mu^{\gamma} \quad (1.15)$$

$$\sigma^{kl} = p^{4kl} - (-\alpha_4 p g^{kl})$$

где  $\sigma^{kl}$  — эффективное напряжение для каркаса. Из уравнения (1.14) с помощью

(1.15) можно получить известное уравнение квазистатики для несжимаемого материала в целом

$$\nabla_i p = \nabla_k \sigma_i^k \quad (1.16)$$

Видно, что  $p$  имеет смысл гидростатического давления в среде.

Для химического потенциала  $\mu$  используется обычно принимаемой для электролитов зависимостью

$$\mu^\alpha(c^\alpha, T) = R^\alpha T \ln c^\alpha + \mu^0(T) \quad (1.17)$$

2. В первом приближении можно считать, что корень растения имеет вытянутую осесимметричную форму (соотношение характерных размеров  $R \ll L_*$ ), поэтому удобно перейти от уравнений (1.1), (1.2), (1.4), (1.7), (1.14), (1.16) к квазиодномерному описанию, вводя средние по сечению величины. Среднее значение  $\langle \varphi \rangle$  по толщине определяется формулой

$$\langle \varphi \rangle = \frac{2}{R^2} \int_0^{R(x,t)} \varphi r dr$$

При осреднении считаем, что для фаз 2, 3, и 4 отсутствует радиальное вытекание через границу корня, а также пренебрежем трением на границе с окружающей средой. Расщепление появляющихся средних от произведений требует введения замыкающих гипотез. Не вдаваясь в подробности, считаем, что все осредняемые величины постоянны по сечению корня. В частности, такое предположение относительно осевой составляющей скорости твердой фазы имеет экспериментальное подтверждение [19]. В выписанных далее уравнениях все величины считаются средними по сечению, а знак осреднения опускается.

Ростовое деформирование клеточной стенки будем рассматривать как вязкое течение с коэффициентом вязкости, зависящим от структурного параметра  $z$ , имеющего смысл числа эффективных химических связей в единице объема фазы. До конца не ясно, какие взаимодействия оказывают решающее влияние на механические свойства стенки, однако, учитывая особенности строения стенки растительной клетки [18], введение параметра  $z$  можно считать правомерным. Реологическое уравнение для клеточной стенки примем в виде

$$\sigma_{11} = \eta(z) \frac{\partial v_1^4}{\partial x} \quad (2.1)$$

где  $\eta(z)$  считается заданной функцией,  $\partial v_1^4 / \partial x$  — осредненная компонента тензора скоростей деформации. Считаем зависимость  $\eta = \eta(z)$  неубывающей функцией при  $z < z_c < 1$ , а при  $z > z_c$   $\eta = \infty$ , т. е. клеточная стенка отвердевает.

Предположим, что структурный параметр подчиняется балансовому уравнению

$$\frac{\partial z}{\partial t} + v_1^4 \frac{\partial z}{\partial x} = F^+ - F^- \quad (2.2)$$

где  $F^+$  описывает процесс образования новых связей,  $F^-$  — их распад. Для конкретизации вида этих функций зададим вначале аргументы, от которых они могут зависеть. Будем считать, что  $F^+ = F^+(\theta^4, z, \rho^\alpha)$ ,  $F^- = F^-(\eta, \sigma_{11}, E_0, z, \rho^\alpha)$ , где  $E_0$  — удельная энергия активации связей в единице объема фазы. Воспользовавшись теорией размерностей, получим, что

$$\frac{\partial z}{\partial t} + v_1^4 \frac{\partial z}{\partial x} = \frac{\theta^4 + \theta_0}{\rho} f^+(z, \alpha_1) - \frac{\sigma_{11}^2}{\eta(z) E_0} f^-(z, \alpha_1)$$

Постоянная  $\theta_0$  введена для учета возможности продолжения синтеза новых связей после прекращения поступления вещества к стенке.

Если напряжения в стенке возрастут очень сильно ( $\sigma_{11} \rightarrow \infty$ ), то со временем все связи будут разрушены и процесс разрушения прекратится, поэтому полагаем

$f^-(0, \alpha_1) = 0$ . Исчезновение напряжений ( $\sigma_{11} \rightarrow 0$ ) приводит к прекращению разрушения, и  $z$  достигает максимального значения 1, при котором образование связей закончится. Поэтому будем считать  $f^+(1, \alpha_1) = 0$ . Задав функции  $f^\pm$  простейшими алгебраическими конструкциями, уравнению (2.2) придадим вид

$$\frac{\partial z}{\partial t} + v_1 \frac{\partial z}{\partial x} = \frac{\theta^4 + \theta_0}{\rho} (1 - z)^{\beta+} - \frac{\sigma_{11}^2}{\eta(z)E_0} z^{\beta-} \quad (2.3)$$

В первых двух разделах определен круг основных физиологических процессов, протекающих в растительных тканях, откуда ясно, что построение модели с меньшим числом фаз в некоторых задачах неизбежно приведет к появлению гипотез частного характера. Увеличение количества фаз в данное время выглядит нецелесообразным из-за отсутствия необходимых анатомических и физиологических фактов.

3. Примером использования модели служит рассмотрение некоторых закономерностей развития корня растения. Почти у всех растений в корнях существуют три характерные области [19]: в первой, примыкающей к кончику, клетки активно делятся и слабо растягиваются, во второй деления уже прекращены, но зато клетки сильно увеличиваются в длину, в третьей области («области покоя») прекращены как клеточные деления, так и растяжение, клетки движутся поступательно (в системе координат, связанной с кончиком корня). В работах [10, 11] предпринимались попытки объяснить механизм такого дифференцирования клеток корня, однако при этом постулировалось существование заданного порогового давления, при котором клетки прекращают растягиваться. Недостаток гипотезы заключается в невозможности описывать обнаруженные в экспериментах изменения величины порогового давления в ходе роста. Освободиться от этой гипотезы можно с помощью предложенного выше реологического уравнения, позволяющего проследить за изменением порогового давления в зависимости от параметров задачи.

Подавление деления клеток, например облучением, не меняет длину зоны растяжения и ее положение в корне по сравнению с контролем [19]. Это позволяет рассматривать каждую из зон отдельно. В дальнейшем будем интересоваться только зоной растяжения и переходом клеток к покою, считая, что деления прекратились в начале зоны растяжения.

Рассмотрим корень как двухфазную среду, где первая фаза объединяет все жидкости, а вторая — материал клеточной стенки. Радиус корня считается постоянным. Тогда в системе координат, связанной с кончиком корня, модельные осредненные уравнения примут вид

$$\frac{\partial \rho_1}{\partial t} + \frac{\partial \rho_1 v_1}{\partial x} = \theta_1 + J_w + J_s$$

$$\frac{\partial \rho_2}{\partial t} + \frac{\partial \rho_2 v_2}{\partial x} = \theta_2, \quad \frac{\partial \rho_1 c}{\partial t} + \frac{\partial \rho_1 v_1 c}{\partial x} = J_s + \theta_{12}$$

$$\rho_1 + \rho_2 = \rho$$

$$\alpha_1 \left( \frac{\partial p}{\partial x} - \gamma \frac{\partial c}{\partial x} \right) + k(v_1 - v_2) = 0 \quad (3.1)$$

$$\frac{\partial \sigma}{\partial x} = \frac{\partial p}{\partial x}, \quad \eta(z) \frac{\partial v_2}{\partial x} = p$$

$$\frac{\partial z}{\partial t} + v_2 \frac{\partial z}{\partial x} = \frac{\theta}{\rho} (1 - z)^{\beta+} - \frac{p^2}{E_0 \eta} z^{\beta-}$$

$$\frac{dL}{dt} = v_2 \Big|_{x=L}$$

В приведенных выше уравнениях введены новые обозначения:  $c$  — концентрация осмотически активного вещества, растворенного в жидкой фазе,  $\sigma$  — продольное напряжение в клеточной стенке,  $k$  — коэффициент межфазного трения,  $J_w, J_s$  — притоки воды и осмотически активных веществ к корню извне,  $\theta_1, \theta_2$  — скорости межфазного массообмена,  $\theta_{12}$  — доля осмотически активного вещества, идущая на строительство клеточной стенки,  $\gamma$  — коэффициент пропорциональности между осмотическим давлением и концентрацией,  $L$  — длина корня.

Примем в данном случае следующие упрощения:  $\eta = \eta_0$  при  $z < z_c$  и  $\eta = \infty$  при  $z \geq z_c, \beta_{\pm} = 1$ .

Задать члены источникового типа, такие, как  $J_w, J_s, \theta_1 = -\theta_2, \theta_{12}$ , можно, основываясь на физических представлениях о протекающих процессах.

Изучение выделения сока на срезе корня указывает на недостаточность гипотезы о пассивном поглощении воды. Это служит основанием введения добавочного потока неосмотического происхождения. Наиболее вероятным кажется вынужденный перенос воды при активном транспорте ионов [20]. Учитывая большое участие в процессах переноса АТФ-зависимых ферментативных реакций, можно ожидать [21], что поток солей внутрь корня зависит от концентрации этих веществ снаружи  $c_s$  по типу кинетики Михаэлиса — Ментен [21].

В выражении для притока воды к корню пренебрежем разностью гидростатических давлений по сравнению с вкладом от перепада осмотических давлений на поверхности корня. Активный приток воды считаем пропорциональным активному поглощению ионов из окружающей среды. Для потока осмотически активных веществ наиболее существенным считается их активное поглощение. Поэтому, считая осмотическое давление пропорциональным концентрации, выражения для  $J_w$  и  $J_s$  примем в следующем виде:

$$J_s = F(c_s) = f \frac{c_s}{k_m + c_s}, \quad J_w = \lambda(c - c_s) + \Lambda_1 F(c_s)$$

Модель должна учитывать взаимосвязь потребления  $\theta_{12}$  на строительство клеточных стенок растворенного в жидкой фазе осмотически активного питательного вещества и его поступления  $F$  в корень извне. При отсутствии питания должно наступить истощение запасов, приводящее к прекращению прироста материала в клеточной стенке. Предположим также, что на строительство клеточной стенки расходуется некоторое количество воды и  $r$  — скорость ее поступления в стенку из жидкой фазы. Чтобы учесть это, положим

$$\theta_2 = -\theta_{12} + r, \quad \theta_{12} = -\frac{k_1 F}{k_2 + F}$$

где  $k_1, k_2$  — константы.

Параметры  $\lambda, F$  и  $r$  будем предполагать кусочно-постоянными функциями координаты: на участке от кончика корня до некоторого  $x = L_c$  эти величины равны различным постоянным, а при  $x \geq L_c$  обращаются в нуль. Основанием для этого служат сведения [20] о том, что длина зоны всасывания ограничена (от 1,5 до 20 см). Вверх от кончика корня проницаемость, как правило, падает настолько, что потоком воды через эти участки можно пренебречь.

Можно избежать задания длины зоны всасывания, предположив, что увеличение числа эффективных связей  $z$  уменьшает проницаемость наружных клеток корня, и лишь предполагать существование такого значения  $z_{1c} > z_c$ , при превышении которого проникновение воды через поверхность корня становится невозможным. Измерения толщины клеточной стенки показали прекращение ее изменений на некотором расстоянии от конца зоны растяжений [6]. Это говорит о прекращении притока материала к клеточной стенке в зоне покоя.

Начальные и граничные условия зададим в виде

$$\rho_2 = \rho_{20}, \quad c = 0, \quad z = z_0, \quad L = L_0 (t = 0); \quad x = 0 : c = 0, \quad v_2 = 0, \quad p = p_0(c_s); \quad x = L(t) : \rho_1 v_1 = j.$$

Последнее условие учитывает влияние испарения в листьях. При более

детальной постановке величина  $j$  должна быть подчинена специальным уравнениям, описывающим сложные процессы в вышележащей части растения.

В связи с тем что прямая  $x=0$  является характеристикой уравнений для плотности и структурного параметра (в силу условия  $v_2(x=0)=0$ ), граничные условия для плотности и структурного параметра отсутствуют; они получаются как решения соответствующих уравнений, записанных в начале координат с учетом уже заданных начальных условий

$$\frac{\partial \rho_2^0}{\partial t} = \theta_2 - \frac{\rho_2^0 p_0}{\eta}, \quad \frac{\partial z^0}{\partial t} = \frac{\theta}{\rho} (1 - z^0) - \frac{p_0^2}{E_0 \eta} z^0 \quad (3.2)$$

Индекс ноль обозначает значения соответствующих величины при  $x=0$ .

Известна способность корня достаточно долго расти с постоянной скоростью [19]. Исследуя такой рост, будем интересоваться только стационарным решением и условия для  $\rho_2$  и  $z$  при  $x=0$  получатся как устойчивые стационарные решения уравнений (3.2).

Стационарное решение уравнений (3.1) с граничными условиями в предположении малости длины зоны растяжения  $l$  по сравнению с начальной длиной корня можно найти приближенно методом Бубнова — Галеркина, приблизив решение многочленами от  $x$ , ограничившись первыми двумя членами. Как уже говорилось, вязкость обращается в бесконечность и прекращается рост клеток при  $z > z_c$ . Поэтому длину зоны растяжений  $l$  можно найти, решая уравнение  $z(l) = z_c$ . Для  $l$  получено выражение

$$l = \rho \left( \frac{\theta \eta}{\rho} + p_0 + \frac{p_0^2}{E_0} \right) \left( \frac{p_0^2}{E_0} z_c - \frac{\theta \eta}{\rho} (1 - z_c) \right) \left( -2 \frac{\theta \eta}{E_0} p_0 p_1 \right)^{-1}$$

$$p_1 = - (k \rho j_0 - \gamma (\theta_{12} + F) \rho_{10}^2) / (j_0 \rho_{10}^2).$$

Здесь  $p_1$  — средний по зоне растяжений градиент гидростатического давления. Для давления в конце зоны растяжений получим  $p(l) = p_0 + p_1 l$ . Откуда следует возможность прекращения растяжений при различных давлениях. Это можно интерпретировать как отсутствие порогового давления как постоянной характеристики: оно зависит от самого процесса и от различных внешних и внутренних параметров. В частности, пороговое давление может оказаться равным нулю.

Предложенные уравнения можно использовать при описании экспериментов по выращиванию корней в водной среде с постоянной концентрацией растворенных веществ.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Lockhart J. A. An analysis of irreversible plant cell elongation//J. Theor. Biol. 1965. V. 8. № 2. P. 264—275.
2. Ortega J. K. E. Augmented growth equation for cell wall expansion//Plant Physiol. 1985. V. 79. № 1. P. 318—320.
3. Cosgrove D. J. Cell wall yield properties of growing tissue. Evaluation by in vivo stress relaxation//Plant Physiol. 1985. V. 78. № 2. P. 347—356.
4. Кларксон Д. Транспорт ионов и структура растительной клетки. М.: Мир, 1978. 368 p.
5. Green P. B., Bauer K., Cummings W. R. Biophysical model for plant cell growth; auxin effects//Water relations in membrane transport in plants and animals. New York e. a.: Acad. Press, 1976. P. 30—46.
6. Preston R. D. The physical biology of plant cell walls. London: Chapman and Hall, 1974. 491 p.
7. Molz F. J., Ferzler J. M. Mathematical treatment of water movement in plant cells and tissue: a review//Plant, Cell and Environ. 1982. V. 5. P. 19—206.
8. Silk W. K., Wagner K. K. Growth sustaining water potential distributions in the primary corn root//Plant Physiol. 1980. V. 66. № 5. P. 859—863.
9. Mc Coy E. L., Boersma L. The principles of continuum mechanics applied to transport processes and deformation of plant tissue//J. Theor. Biol. 1984. V. 111. № 4. P. 687—705.
10. Plant R. E. A continuum model for root growth//J. Theor. Biol. 1982. V. 98. № 1. P. 45—59.
11. Plant R. E. Analysis of a continuum model for root growth//J. Math. Biol. 1983. V. 16. № 3. P. 261—268.
12. Silk W. K. Quantitative description of development//Annu. Rev. Plant Physiol. 1984. V. 35. P. 479—518.



13. Fisher R. R., Seagrave R. C. Analysis of chemically induced growth with one-dimensional mass-transfer//J. Theor. Biol. 1985. V. 115. № 2. P. 221—240.
14. Christy A. L., Ferrier J. M. A mathematical treatment of Munch's pressure-flow hypothesis of phloem translocation//Plant Physiol. 1973. V. 52. № 6. P. 531—538.
15. Brugge R. A mechanical model of grass root growth and development dependent upon photosynthesis and nitrogen uptake//J. Theor. Biol. 1985. V. 116. № 3. P. 443—467.
16. Protopapas A. L., Bras R. L. A model of plant growth and its relation to moisture and solute transport in the soil//Rep. MIT Dep. Civ. Eng. 1986. V. 309. 215 p.
17. Нугматуллин Р. И. Основы механики гетерогенных сред. М.: Наука, 1978. 336 с.
18. Taiz L. Plant cell expansion: regulation of cell wall mechanical properties//Ann. Rev. Plant Physiol. 1984. V. 35. P. 585—657.
19. Иванов В. Б. Клеточные основы роста растений. М.: Наука, 1974. 223 с.
20. Слейчер Р. О. Водный режим растений. М.: Мир, 1970. 365 с.
21. Nye P. H., Tinker P. B. Solute movement in the soil-root system. Berkeley; Los Angeles: Univ. Calif. Press, 1977. 342 p.

Москва

Поступила в редакцию  
3.II.1992