

УДК 532.54

ФИЛЬТРАЦИЯ ЖИДКОСТИ В МИКРОЦИРКУЛЯТОРНОЙ ЯЧЕЙКЕ ЛИСТА РАСТЕНИЯ: ПОЛУЧЕНИЕ И ИССЛЕДОВАНИЕ МОДЕЛИ С СОСРЕДОТОЧЕННЫМИ ПАРАМЕТРАМИ

Н. Н. КИЗИЛОВА

*Харьковский национальный университет им. В.Н. Каразина, Харьков**Получено 02.12.2004*

Исследуется стационарная фильтрация вязкой несжимаемой жидкости в системе, состоящей из канала с проницаемыми стенками, окруженного неоднородной анизотропной пористой средой. Движение жидкости по каналу и в среде определяется градиентами гидростатического и осмотического давлений. Задача имеет отношение к течению жидкости в проводящих путях и тканях листьев растений, а рассматриваемая система является обобщением цилиндра Крога для растительной ткани. Путем осреднения исходной системы уравнений получены соотношения для квазиодномерной модели. Исследованы различные режимы поведения динамической системы при разных параметрах модели. Получены выражения для средних по каналу и среде давлений, объемного расхода и концентраций осмотически активной компоненты.

Досліджується стаціонарна фільтрація в'язкої нестисливої рідини в системі, що складається з каналу з прониклими стінками, що оточений неоднорідним анізотропним пористим середовищем. Рух рідини по каналі та у середовищі визначається градієнтами гідростатичного й осмотичного тисків. Задача має відношення до течії рідини в провідних елементах і тканинах листків рослин, а розглянута система є узагальненням циліндра Крога для рослинної тканини. Шляхом осереднення вихідної системи рівнянь отримані співвідношення для квазіодновимірної моделі. Досліджено різні режими поведіння динамічної системи при різних параметрах моделі. Отримано вираження для середніх по каналу та середовищі тисків, об'ємної витрати і концентрацій осмотично активної компоненти.

Stationary filtration of a viscous incompressible liquid in the system consisting of the channel with impermeable walls, surrounded by the non-uniform anisotropic porous medium is investigated. Movement of the liquid through the channel and the medium is determined by gradients of hydrostatic and osmotic pressures. The problem is related to the sap flow in plant leaves. The considered system is a generalization of Krogs' cylinder for a plant tissue. By averaging the system of the equations the ratio for quasi-one-dimensional model are received. Various modes of the dynamic system are investigated at different parameters of the model. Expressions for the averaged pressures, volumetric rates and concentrations of osmotically active components are obtained.

ВВЕДЕНИЕ

Доставка воды и растворенных в ней веществ клеткам растений проводится по проводящим путям ксилемы, которая образована пучками тонких полых трубок с пористыми стенками. Жидкость движется по ксилеме от корней к верхушке растения за счет перепада гидростатического давления, создаваемого путем осмотического накачивания жидкости из почвы корнями растения и испарения воды листьями. Отток жидкости из ксилемных путей в ткани происходит через ответвления проводящего пучка, по свободному пространству пористых клеточных стенок и от клетки к клетке за счет осмотических процессов [1]. В качестве движущей силы транспорта жидкости в растениях в биологии используется понятие водного потенциала Ψ , который имеет смысл химического потенциала водного раствора и определяется разностью химических потенциалов раствора μ_s и чистой воды μ_0 [2]:

$$\Psi = (V_w^0)^{-1}(\mu_s - \mu_0), \quad (1)$$

где $V_w^0 = V_w/\nu_w$ – парциальный молярный объем воды, V_w, ν_w – объем и число молей воды в растворе. Для чистой воды $\Psi_{H_2O} = 0$, а для растворов $\Psi < 0$. При этом перемещение воды в растениях происходит в направлении уменьшения водного потенциала. Накачивание воды из почвы приводит к увеличению Ψ на входных участках проводящей системы растения, а испарение воды листьями – к увеличению концентрации солей и, следовательно, к снижению величины Ψ на выходе из ксилемы.

По мере продвижения жидкости по листу ее незначительная часть поглощается клетками, а большая часть испаряется с внешней поверхности листовой пластинки и с поверхностей клеточных стенок, которые обращены в межклетные полости листа. Растворенные вещества поглощаются клетками, запасаются ими, используются для роста и регуляции. Процессы массопереноса в растениях неоднократно исследовались в рамках нульмерных моделей, построенных на электромеханической аналогии [3, 4] и на основании гидравлических моделей [5, 6]. Концептуальным для понимания массообмена в тканях растений является

понятие микроциркуляторной ячейки, которая состоит из проводящего элемента, окруженного клетками ткани, доставка воды и минеральных компонент к которым проводится по этому проводящему элементу [7, 8]. Концепция ячейки как структурной единицы строения ткани оказалась весьма полезной при описании массообмена между капилляром и окружающими клетками в тканях животных (цилиндр Крюга) [9]. В биологии аналогичным образом вводятся функциональные модули листа [10]. В ходе развития растения поддержание баланса между доставкой жидкости по проводящей системе и потреблением ее клетками может лежать в основе формирования проводящих систем с оптимальными транспортными свойствами [8, 11]. При этом различные аспекты массообмена в растениях остаются недостаточно исследованными в рамках моделей механики сплошных сред. В настоящей работе представлены некоторые результаты исследования особенностей массообмена в микроциркуляторной ячейке листа растения с учетом гидродинамических и осмотических механизмов.

1. МАТЕМАТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ

Рассмотрим отдельный проводящий элемент силемы, окруженный клетками листовой пластинки (рис. 1). Толщина листа $h = 300 - 500$ мкм мала по сравнению с его характерными продольными размерами $0.001 - 1$ м, поперечный размер проводящего элемента $2a = 20 - 1000$ мкм сравним по порядку величины с h . Размеры ячейки для листьев разных типов составляют $L \sim 0.005 - 0.1$ м, $H/L \sim 0.08 - 0.3$ м [12]. Проводящий элемент и клетки листа занимают при этом области $V_I = \{x \in [0, L], y \in [-a, a], z \in [-h, h]\}$ и $V_{II} = \{x \in [0, L], y \in [-H, -a \cup a, H], z \in [-h, h]\}$ соответственно, где (x, y, z) – связанная с ячейкой декартова система координат. Будем считать, что области V_I и V_{II} заняты анизотропными пористыми средами с разными пористостями. Вязкая несжимаемая жидкость (вода) с растворенной в ней осмотически активной компонентой поступает в канал и перемещается по нему за счет разницы гидростатических давлений на входе (P^+) и выходе (P^-). По мере продвижения жидкость поступает в область V_{II} через пористые стенки канала. Предположим, что в стенках имеются поры трех типов: плотно расположенные мелкие ответвления рассматриваемого проводящего элемента (1-й тип), поры клеточных стенок (2-й тип), межклеточные поры (3-й тип). Диаметры пор разных типов составляют соответственно $d_1 = 10 - 500$ мкм,

$d_2 = 0.1 - 5$ мкм, $d_3 = 100 - 150$ нм [1]. Движение жидкости по ответвлениям (поры типа 1) определяется градиентом гидростатического давления и рассматривается на основе гидравлических моделей [5-8]. Перемещение жидкости в клеточных стенках и через клеточные мембраны определяется также осмотическими механизмами и способностью живых клеток поддерживать определенную высокую внутриклеточную концентрацию растворенных веществ [13], что обеспечивает движение жидкости в соответствии с градиентом осмотического давления π в системе [2]. Перемещение жидкости в средах I, II будем рассматривать как фильтрацию в анизотропных неоднородных пористых средах, протекающую в соответствии с законом Дарси, применимость которого к движению жидкостей по транспортным путям растений неоднократно исследовалась [14].

По мере перемещения жидкости из области V_I в область V_{II} в последней происходит активное поглощение воды и растворенного вещества клетками. На наружных поверхностях ячейки $z = \pm h$ жидкость испаряется в окружающую среду. Скорость испарения ε ($\text{м}^3/(\text{с} \cdot \text{м}^2)$) определяется разницей концентраций водяного пара на испаряющей поверхности c_w и в окружающей среде (в атмосфере) c_a , а также суммарным сопротивлением R_Σ ($\text{с}/\text{м}$) всех путей перемещения пара (внутри листа, через поверхности $z = \pm h$ и в прилегающем к листу слое воздуха [2,15]):

$$\varepsilon = \frac{c_w - c_a}{R_\Sigma} = \frac{273\rho_w}{P_a T} \frac{p_w - p_a}{R_\Sigma}, \quad (2)$$

где ρ_w – плотность водяного пара при температуре T окружающей среды; P_a – атмосферное давление; p_w, p_a – давление водяного пара над испаряющей поверхностью и в воздухе. В соответствии с термодинамической теорией давление пара раствора нелетучего вещества p_w всегда ниже, чем давление пара чистого растворителя p_0 [16]. В соответствии с законом Рауля

$$\frac{p_0 - p_w}{p_w} = \frac{\nu_s}{\nu_f}, \quad (3)$$

где ν_s и ν_f – число молей растворенного вещества и растворителя в растворе. Для совершенных растворов имеем отсюда

$$p_w = p_0 \nu,$$

где $\nu = \nu_f / (\nu_s + \nu_f)$ – мольная доля растворителя в растворе [16]. В соответствии с выражениями (2)–(3) испарение с поверхности клеточных стенок

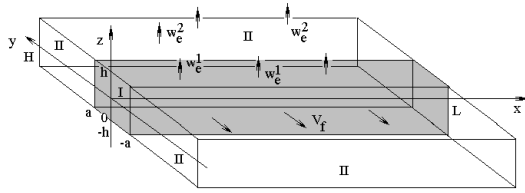


Рис. 1. Схема микроциркуляторной ячейки листа растения

определяется концентрацией растворенного вещества. Помимо чисто физических механизмов, существует также сложное регуляторное влияние концентраций различных ионов, содержащихся в растительном соке, на проницаемость клеток и проводящих элементов [14, 17].

В реальном листе испарение происходит сначала с поверхностей клеточных стенок в межклетники, а затем из межклетников через открытые устьица в атмосферу. У крупных проводящих элементов испарение происходит непосредственно с их наружных поверхностей, где межклетники отсутствуют, поэтому скорости испарения $\varepsilon^{I,II}$ с поверхностей сред I и II, вообще говоря, разные. Обычно считают, что в межклетниках находится насыщенный водяной пар, так что влажность воздуха β_w в межклетниках зависит только от температуры $\beta_w = \beta_w(T)$, и можно положить [15]:

$$\varepsilon = \rho_a \vartheta \frac{\beta_w - \beta_0}{R_2 + R_3}, \quad (4)$$

где β_0 – влажность воздуха в атмосфере, которая при заданной температуре T принимается постоянной; $R_{2,3}$ – сопротивления устьиц и приповерхностного слоя воздуха; ρ_a – плотность воздуха; ϑ – геометрический коэффициент [15]. При этом используются известные аппроксимации $\beta_w(T)$ и зависимости R_3 от скорости ветра. При модельных расчетах скорости транспирации используются также эмпирические зависимости

$$\varepsilon = \frac{k_1 D}{k_2 D + k_3 + h} + k_4, \quad (5)$$

где $D = D_e/D_i$ – отношение коэффициентов диффузии водяного пара в слое воздуха у листовой поверхности D_e и в межклетниках D_i , k_{1-3} – постоянные, известные из сравнения теоретических расчетов с экспериментальными данными [18].

Уравнения движения жидкости и растворенного вещества в областях, заполненных средами I и II, представлены уравнениями неразрывности, законом Дарси и уравнениями баланса для концентраций C, b растворенного вещества в областях V_I

и V_{II} соответственно:
в области V_I :

$$\begin{aligned} \frac{\partial U}{\partial x} + \frac{\partial V}{\partial y} + \frac{\partial W}{\partial z} &= 0, \\ U &= -\frac{K_x}{\mu} \frac{\partial P}{\partial x}, \\ V &= -\frac{K_y}{\mu} \frac{\partial P}{\partial y}, \\ W &= -\frac{K_z}{\mu} \frac{\partial P}{\partial z}, \end{aligned} \quad (6)$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial C}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial x}(CU) + \frac{\partial}{\partial y}(CV) + \frac{\partial}{\partial z}(CW) &= \\ = D_c \left(\frac{\partial^2 C}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 C}{\partial y^2} + \frac{\partial^2 C}{\partial z^2} \right); \end{aligned}$$

в области V_{II} :

$$\begin{aligned} \frac{\partial u}{\partial x} + \frac{\partial v}{\partial y} + \frac{\partial w}{\partial z} &= 0, \\ u &= -\frac{k_x}{\mu} \left(\frac{\partial p}{\partial x} - \zeta \frac{\partial \pi}{\partial x} \right), \\ v &= -\frac{k_y}{\mu} \left(\frac{\partial p}{\partial y} - \zeta \frac{\partial \pi}{\partial y} \right), \\ w &= -\frac{k_z}{\mu} \left(\frac{\partial p}{\partial z} - \zeta \frac{\partial \pi}{\partial z} \right), \end{aligned} \quad (7)$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial b}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial x}(bu) + \frac{\partial}{\partial y}(bv) + \frac{\partial}{\partial z}(bw) &= \\ = D_b \left(\frac{\partial^2 b}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 b}{\partial y^2} + \frac{\partial^2 b}{\partial z^2} \right) - q_b, \end{aligned}$$

где (U, V, W) и (u, v, w) – компоненты скорости движения воды; P, p – гидростатические давления; (K_x, K_y, K_z) и (k_x, k_y, k_z) – проницаемости в направлении соответствующей оси координат для областей I и II; π – осмотическое давление в области II; μ – вязкость; D_b, D_c – коэффициенты диффузии растворенного вещества в средах; q_b – скорость поглощения растворенного вещества клетками; ζ – коэффициент избирательности [2], характеризующий проницаемость стенки для растворенного вещества. Для проницаемой стенки $\zeta = 0$ и течение жидкости определяется только гидростатическими факторами. Для непроницаемой стенки $\zeta = 1$ и осмотические механизмы значимы наравне с гидродинамическими. Величина ζ зависит от типа (диаметра) пор и степени связывания растворенного вещества клеточной стенкой. Так, на

границе раздела ксилема-клетка $\zeta \sim 0.5$ для минеральных компонент [19] и $\zeta = 0.7 - 0.8$ – для органических [2]. Поглощение вещества с последующим связыванием воды также происходит и в стенках ксилемы, но количество связанного вещества, по-видимому, мало по сравнению с поглощенными клетками [17], поэтому в уравнении баланса (6) оно в представленной модели не учитывается.

Краевые условия зададим в виде:
область V_I :

$$\begin{aligned} x = 0 & : C = C^+ , P = P^+ , \\ x = L & : C = C^- , P = P^- , \\ z = 0 ; y = 0 & : V = 0 , W = 0 , \\ y = \pm a & : U = 0 , W = 0 , V = \pm V_f , \\ z = \pm h & : \frac{\partial C}{\partial z} = 0 , W = \varepsilon_{\pm}^I , \\ t = 0 & : C = C_0(x, y, z) ; \end{aligned} \tag{8}$$

область V_{II} :

$$\begin{aligned} x = 0 ; L & : \frac{\partial b}{\partial x} = 0 , \frac{\partial p}{\partial x} = 0 , \\ y = \pm H & : \frac{\partial b}{\partial y} = 0 , \frac{\partial p}{\partial y} = 0 , \\ z = \pm h & : \frac{\partial b}{\partial z} = 0 , w = \varepsilon_{\pm}^{II} , \\ t = 0 & : b = b_0(x, y, z) , \end{aligned} \tag{9}$$

где V_f – скорость оттока жидкости из области I в область II через общую поверхность $y = a$; ε^I – скорость транспирации на поверхностях области I; ε_{\pm}^{II} – скорости транспирации на верхней и нижней поверхностях области II; C_0 и b_0 – известные начальные распределения растворенного вещества в областях I и II; C^{\pm} – концентрации в начальном и конечном сечениях проводящего элемента. Введение различных скоростей транспирации на поверхностях $z = h$ и $z = -h$ позволит учесть различное расположение устьиц у разных видов растений (или только на нижней (верхней) поверхности листовой пластинки, или на обеих поверхностях). Скорость транспирации значительно выше на поверхности, содержащей большее число устьиц [1].

Для скорости оттока V_f в соответствии с законом Старлинга, который используется для описа-

ния транспорта жидкости в тканях животных [9] и растений [20], примем:

$$V_f = \xi_1 (P - p - \zeta_s (\Pi - \pi)) , \tag{10}$$

где ξ_1 – проницаемость стенки проводящего элемента для воды; ζ_s – коэффициент отражения, соответствующий проницаемости стенки для растворенных веществ; Π – осмотическое давление в области I. В общем случае $\zeta_s \neq \zeta$ [19].

Зависимости $\varepsilon^I, \varepsilon^{II}, q_b$ от своих параметров должны быть заданы на основе соотношений (2)–(5) и эмпирических данных и удовлетворять условиям баланса потоков поступающей и испаряемой жидкости, поступающего и поглощенного клетками растворенного вещества:

$$\begin{aligned} \int_{-h}^h dz \int_{-a}^a (U^+ - U^-) dy &= 2 \int_{-a}^a dy \int_0^L \varepsilon^I dx + \\ &+ 2 \int_{-a}^a dy \int_0^L (\varepsilon_+^{II} + \varepsilon_-^{II}) dx , \\ \int_{-h}^h dz \int_{-a}^a (C^+ U^+ - C^- U^-) dy &= \\ &= 2 \int_{-h}^h dz \int_a^H dy \int_0^L q_b dx . \end{aligned} \tag{11}$$

Система уравнений (6)–(7) с граничными условиями (8)–(9) и соотношениями (2)–(3), (10), (11) представляет собой связанную задачу о движении жидкости в модели, которая представляет собой обобщение цилиндра Крога [9] на случай растительной ткани. Решение задачи может быть проведено численными методами при задании числовых значений всех параметров. Поскольку надежные данные о проницаемостях $K_j, k_j, j = 1 - 3, \xi_1$ и коэффициентах избирательности ζ, ζ_s , а также о распределениях $C_0(x, y, z), b_0(x, y, z), q_b(t, x, y, z)$ отсутствуют, то имеет смысл получить и исследовать вначале модель с сосредоточенными параметрами, в которую будут входить величины, осредненные по объему системы. Значения осредненных параметров поддаются оценке из результатов различных экспериментов, связанных с измерением транспирации и скорости перемещения жидкости по проводящим путям растений при различных водных режимах.

2. ВЫВОД СИСТЕМЫ УРАВНЕНИЙ ДЛЯ МОДЕЛИ С СОСРЕДОТОЧЕННЫМИ ПАРАМЕТРАМИ

Поскольку $h \ll \{H, L\}$, то можно провести осреднение уравнений (6)–(7) по координате z и получить соотношения для параметров, осредненных по толщине пластинки. Проинтегрируем уравнения (6)–(9), вводя средние по толщине пластинки значения

$$\langle F(t, x, y) \rangle_z = \frac{1}{2h} \int_{-h}^h F(t, x, y, z) dz$$

величин $F = \{U, V, P, C, u, v, p, b\}$ модели. Учитывая малость концентраций C, b растворенного вещества (4.6–7.2 ммоль/л [1]), будем считать, что $\langle CV_j \rangle = \langle C \rangle \langle V_j \rangle$, $\langle bv_j \rangle = \langle b \rangle \langle v_j \rangle$. Тогда после осреднения выражений (5)–(6) получим следующие уравнения (знаки осреднения у переменных опущены):

область V_I :

$$\begin{aligned} \frac{\partial U}{\partial x} + \frac{\partial V}{\partial y} &= -\frac{2}{h} \varepsilon^I, \\ U &= -\frac{K_x}{\mu} \frac{\partial P}{\partial x}, \quad V = -\frac{K_y}{\mu} \frac{\partial P}{\partial y}, \\ \chi_I \frac{\partial C}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial x} (CU) + \frac{\partial}{\partial y} (CV) &= \\ &= \chi_I D_C \left(\frac{\partial^2 C}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 C}{\partial y^2} \right); \end{aligned} \quad (12)$$

область V_{II} :

$$\begin{aligned} \frac{\partial u}{\partial x} + \frac{\partial v}{\partial y} &= -\frac{1}{h} (\varepsilon_+^{II} + \varepsilon_-^{II}), \\ u &= -\frac{k_x}{\mu} \left(\frac{\partial p}{\partial x} - \zeta RT \frac{\partial b}{\partial x} \right), \\ v &= -\frac{k_y}{\mu} \left(\frac{\partial p}{\partial y} - \zeta RT \frac{\partial b}{\partial y} \right), \\ \chi_{II} \frac{\partial b}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial x} (bu) + \frac{\partial}{\partial y} (bv) &= \\ &= \chi_{II} D_b \left(\frac{\partial^2 b}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 b}{\partial y^2} \right) - qb, \end{aligned} \quad (13)$$

где χ_I, χ_{II} – соответствующие линейные пористости; R – газовая постоянная. Здесь принято, что в соответствии с уравнением Вант-Гоффа для слабоконцентрированных совершенных растворов $\pi = RTb$, $\Pi = RTC$. Краевые условия (8)–(9) примут вид:

область V_I :

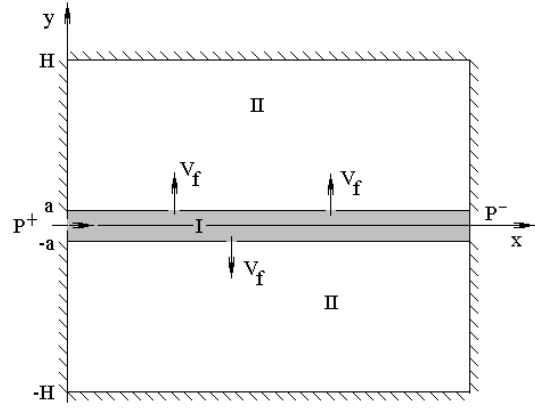


Рис. 2. Схема двумерной микроциркуляторной ячейки

$$\begin{aligned} x=0 &: C = C^+, \quad P = P^+, \\ x=L &: C = C^-, \quad P = P^-, \\ y=\pm a &: U = 0, \quad V = \pm V_f, \end{aligned} \quad (14)$$

$$t=0 : C = C_0(x, y);$$

область V_{II} :

$$\begin{aligned} x=0; L &: \frac{\partial b}{\partial x} = 0, \quad \frac{\partial p}{\partial x} = 0, \\ y=\pm H &: \frac{\partial b}{\partial y} = 0, \quad \frac{\partial p}{\partial y} = 0, \end{aligned} \quad (15)$$

$$t=0 : b = b_0(x, y).$$

После задания всех функций и значений в условиях (14)–(15) двумерная связанная задача (12)–(15) может быть решена численными методами, например, методом сеток [21]. Соответствующая схема плоской микроциркуляторной ячейки представлена на рис. 2. Аналогичная уравнениям (12)–(15) гидравлическая модель, не учитывающая осмотические эффекты, была исследована в работе [7].

Принимая во внимание, что $H/L \leq 1$, предполагая, что ячейка симметрична относительно оси Ox , и осредняя уравнения (12)–(13) по координате y , можно получить соответствующие квазиодномерные уравнения для средних значений

$$\langle F(t, x) \rangle_y = \frac{1}{a} \int_0^a F(t, x, y) dy \quad (\text{область I})$$

$$\text{и } \langle f(t, x) \rangle_y = \frac{1}{H-a} \int_a^H f(t, x, y) dy \quad (\text{область II})$$

параметров $F = \{U, P, C\}$, $f = \{u, p, b\}$ из уравнений (11)–(14). Аналогичные квазиодномерные соотношения для случая цилиндрической симметрии (в тканях животных) были найдены в [22]. Интегрируя уравнения (12)–(15), получаем следующую систему уравнений и граничные условия (знаки осреднения опущены):

область V_I :

$$\begin{aligned} \frac{\partial U}{\partial x} &= -\frac{1}{a}V_f - \frac{2}{h}\varepsilon^I, \\ U &= -\frac{K_x}{\mu} \frac{\partial P}{\partial x}, \\ \chi_I \frac{\partial C}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial x}(CU) &= \chi_I D_c \frac{\partial^2 C}{\partial x^2} - \\ &- J_c - \frac{1}{a}CV_f; \end{aligned} \tag{16}$$

область V_{II} :

$$\begin{aligned} \frac{\partial u}{\partial x} &= \frac{1}{H-a}V_f - \frac{1}{h}(\varepsilon_+^{II} + \varepsilon_-^{II}), \\ u &= -\frac{k_x}{\mu} \left(\frac{\partial p}{\partial x} - \zeta RT \frac{\partial b}{\partial x} \right), \\ \chi_{II} \frac{\partial b}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial x}(bu) &= \chi_{II} D_b \frac{\partial^2 b}{\partial x^2} - \\ &- J_b - q_b + \frac{bV_f}{H-a}, \end{aligned} \tag{17}$$

где χ_I, χ_{II} – просветности сред I и II на поперечном сечении $x = \text{const}$; $J_c = -\frac{\chi_I D_c}{a} \frac{\partial C}{\partial y} \Big|_{y=a}$,

$J_b = -\frac{\chi_{II} D_b}{H-a} \frac{\partial b}{\partial y} \Big|_{y=a}$ – диффузионные потоки растворенного вещества через поры 2-го и 3-го типов.

Краевые условия примут вид:

область V_I :

$$\begin{aligned} x=0 : C &= C^+, \quad P = P^+, \\ x=L : C &= C^-, \quad P = P^-, \\ t=0 : C &= C_0(x); \end{aligned} \tag{18}$$

область V_{II} :

$$\begin{aligned} x=0; L : \frac{\partial b}{\partial x} &= 0, \quad \frac{\partial p}{\partial x} = 0, \\ t=0 : b &= b_0(x). \end{aligned} \tag{19}$$

Если значения всех величин в условиях (18)–(19) и параметров сред в уравнениях (16)–(17)

известны из экспериментов, то задача (16)–(19) может быть решена. Если же измерение пространственных (квазиодномерных) распределений C_0, b_0 недоступно, то из (16)–(19) можно получить модель с сосредоточенными параметрами. При построении таких моделей пренебрегают пространственным распределением неизвестных величин и считают, что все параметры постоянны по области и равны своим средним значениям. В применении к рассматриваемой модели это означает, что давления и концентрации растворенных веществ в областях I, II являются функциями только времени, а разница давлений определяет соответствующие потоки массы. Аналогичная нульмерная модель была получена путем интегрирования квазиодномерных уравнений для микроциркуляторной ячейки тканей животных [9]. Исследование моделей с сосредоточенными параметрами представляет значительный интерес, поскольку для функционирующих биологических систем определение начальных распределений параметров по объему ткани недоступно, тогда как измерение концентраций и давлений в разных точках ткани позволяет судить об их средних значениях и изменении средних значений во времени или в ответ на внешний физический или биохимический стимул. Проводя интегрирование и вводя средние по объему областей значения неизвестных

$$\langle F(t) \rangle_x = \frac{1}{L} \int_0^L F(t, x) dx,$$

и оставшихся неиспользованными условий в (8) и (11) следующую систему для средних по областям параметров $\{P, C, p, b\}$ (знаки осреднения опущены):

$$Q^+ - Q^- = \xi_1 L (P - p) - \tag{20}$$

$$- \xi_1 \zeta RTL (C - b) + \frac{2aL}{h} \varepsilon^I,$$

$$Q = Y (P^+ - P^-), \tag{21}$$

$$\begin{aligned} L \chi_I \frac{dC}{dt} &= C^+ U(0) - C^- U(L) - L \xi_2 (C - \\ &- b) - \frac{\xi_1 LC}{a} (P - p) + \frac{\xi_1 \zeta RTL}{a} C (C - b), \end{aligned} \tag{22}$$

$$h \xi_1 (P - p - \zeta RT (C - b)) = \tag{23}$$

$$= (H - a) (\varepsilon_+^{II} + \varepsilon_-^{II}),$$

$$\Omega = y (p|_{x=0} - p|_{x=L} + \zeta RT (b|_{x=L} - b|_{x=0})), \tag{24}$$

$$\chi_{II} \frac{db}{dt} = \frac{\xi_1 b}{H-a} (P-p - \zeta RT(C-b)) + \xi_3 (C-b) - q_b, \quad (25)$$

$$2ah(U(0) - U(L)) = L(2a\epsilon^I + (H-a)(\epsilon_+^{II} + \epsilon_-^{II})), \quad (26)$$

$$a(C^+U(0) - C^-U(L)) = L(H-a)q_b, \quad (27)$$

где $Q^+ = aU(0)$, $Q^- = aU(L)$; $Q = aU$, $\Omega = (H-a)u$ – объемный расход жидкости в канале и в ячейке; $Y = aK_x/(\mu L)$, $y = (H-a)k_x/(\mu L)$ – гидравлические проводимости канала и ячейки; χ_I, χ_{II} – пористости сред I и II. Поскольку перенос растворенного вещества через поры 2-го и 3-го типа определяется скачком концентраций вещества по разные стороны границы раздела сред, физически имеющей некоторую малую толщину δ (равную, например, толщине клеточной мембраны), то выражения для потоков $J_{c,b}$ можно преобразовать в соответствии с законами массопереноса через мембраны, заменяя производные соответствующими отношениями приращений: $J_{c,b} = \xi_{2,3}(C-b)$, где $\xi_2 = \chi_I D_c / (a\delta)$, $\xi_3 = \chi_{II} D_b / ((H-a)\delta)$ – проницаемости пор 2-го и 3-го типов. По данным [23] $\xi_{2,3}$ отличаются в 1.3–1.7 раза в зависимости от направления потока вещества (в клетку или из клетки).

Уравнение (20) показывает, что поступающая по каналу жидкость оттекает в ячейку и испаряется с наружных поверхностей $z = \pm h$ канала. Уравнения (21) и (24) являются аналогами закона Пуазейля для канала и ячейки. Уравнение (22) показывает, что концентрация растворенного в канале вещества увеличивается за счет конвективного переноса с потоком поступающей в канал жидкости и уменьшается за счет диффузионного и конвективного переноса через стенку канала в ячейку. Уравнение (23) показывает, что поступающая в ячейку жидкость испаряется с поверхности ячейки. Уравнение (25) описывает динамику концентрации вещества в ячейке, которая определяется притоком из канала и поглощением в ячейке. Соотношения (26)–(27) описывают баланс жидкости и вещества, поступающего в ячейку из канала за счет конвективного и диффузионного переноса и поглощаемого в объеме ячейки. Начальные условия задачи (20)–(27) имеют вид:

$$t = 0 : C = C_0, \quad b = b_0. \quad (28)$$

Уравнения (20), (22), (24)–(25) представляют собой замкнутую систему обыкновенных дифференциальных уравнений с начальными условиями

(28) для осредненных величин $\{P, p, C, b\}$. После решения системы средние значения скоростей течения U, u и объемные расходы Q, Ω могут быть определены из соотношений (21), (23).

3. ИССЛЕДОВАНИЕ МОДЕЛИ С СОСРЕДОТОЧЕННЫМИ ПАРАМЕТРАМИ

Выразив из уравнения (23) и подставив в (22), (25) выражение для $P-p$, получим два обыкновенных дифференциальных уравнения для определения концентраций C, b :

$$\chi_I \frac{dC}{dt} = - \left(\frac{(\epsilon_+^{II} + \epsilon_-^{II})(H-a)}{ah} + \xi_2 \right) C + \xi_2 b + \frac{I_2}{2ahL}, \quad (29)$$

$$\chi_{II} \frac{db}{dt} = \xi_3 C + \left(\frac{\epsilon_+^{II} + \epsilon_-^{II}}{h} - \xi_3 \right) b - q_b. \quad (30)$$

Если параметры модели не зависят явно от времени, а транспирация определяется разницей температур в соответствии с выражениями (4), (5), то можно получить стационарное решение системы (29)–(30):

$$C^* = \frac{1}{\Phi} (I_2 (\epsilon_+^{II} + \epsilon_-^{II}) + 2ah^2 L \xi_2 q_b),$$

$$b^* = \frac{1}{\Phi} (2q_b L ((\epsilon_+^{II} + \epsilon_-^{II})(H-a) - I_2 \xi_3 - ah \xi_2)), \quad (31)$$

$$\Phi = 2L (\epsilon_+^{II} + \epsilon_-^{II}) ((\epsilon_+^{II} + \epsilon_-^{II} - \xi_3 h) \times (H-a) + ah \xi_2).$$

Систему (29)–(30) можно преобразовать к матричному виду:

$$\frac{d}{dt} \begin{pmatrix} C \\ b \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} A_{11} & A_{12} \\ A_{21} & A_{22} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} C \\ b \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} B_1 \\ B_2 \end{pmatrix}.$$

Тогда поведение динамической системы (29)–(30) определяется собственными значениями матрицы A_{ik} . Дискриминант D квадратного уравнения $\det |A - \lambda E| = 0$, где E – единичная матрица суть:

$$D = \left(\frac{(\varepsilon_+^{II} + \varepsilon_-^{II})(H-a)}{ah\chi_I} + \frac{\xi_2}{\chi_I} + \left(\frac{\xi_3}{\chi_{II}} \right)^2 + \frac{2I_2\xi_2}{ah\chi_I^2} \right) \quad (32)$$

Таким образом, $D > 0$ и собственные значения A вещественны и различны, причем

$$\lambda_{1,2} = \frac{1}{2} \left(-\frac{(\varepsilon_+^{II} + \varepsilon_-^{II})(H-a)}{ah\chi_I} - \frac{\xi_2}{\chi_I} + \frac{\xi_3}{\chi_{II}} \pm \sqrt{D} \right).$$

Решение системы (29)–(30) имеет вид:

$$C = C^* + s_1 \exp(t/\tau_1) + s_2 \exp(t/\tau_2),$$

$$b = b^* + s_3 \exp(t/\tau_1) + s_4 \exp(t/\tau_2),$$

где $\tau_j = \lambda_j^{-1}$ – времена релаксации; s_j – константы, подлежащие определению из начальных условий.

Если $\lambda_1 > 0, \lambda_2 < 0$, то фазовый портрет в плоскости (C, b) представляет собой неустойчивое седло, а при $\lambda_{1,2} < 0$ – устойчивый узел. Дальнейший детальный анализ решения системы (29)–(30) может быть проведен путем численных расчетов.

В случае, если проницаемости пор $\xi_{2,3}$ малы и диффузионным транспортом через стенку можно пренебречь по сравнению с конвективным, из системы (31)–(32) с учетом (28) получим:

$$C = C^* + (C_0 - C^*) \exp(-t/\tau),$$

$$b = b^* + (b_0 - b^*) \exp(-t/\tau),$$

$$\tau = \frac{ah\chi_I}{(\varepsilon_+^{II} + \varepsilon_-^{II})(H-a)}, \quad (33)$$

$$C^* = \frac{I_2}{2L(H-a)(\varepsilon_+^{II} + \varepsilon_-^{II})},$$

$$b^* = \frac{q_b h}{\varepsilon_+^{II} + \varepsilon_-^{II}}.$$

Если растворенное вещество, поступающее с потоком жидкости в область I, полностью поглощается в области II, то из (27) следует, что $I_2 = 2hL(H-a)q_b$ и тогда стационарные значения концентраций C^*, b^* совпадают, что и следовало ожидать.

Другой предельный случай в задаче связан с равенством нулю транспирационных потоков, что практически имеет место у растений в ночные часы. Полагая $\varepsilon_{\pm}^{II} = 0$, получаем решение (28)–(30)

в виде (33) при $\tau = (\xi_2 + \xi_3)^{-1}$, причем стационарное решение $C^* - b^* = I_2/(2ahL\xi_2)$ достигается при условии $\xi_2/\xi_3 = (H-a)/a$.

Подставляя полученные значения $C(t), b(t)$ в (23), получаем выражение для перепада средних по областям гидростатических давлений:

$$P - p = \frac{(H-a)(\varepsilon_+^{II} + \varepsilon_-^{II})}{h\xi_1} + \zeta RT(C - b). \quad (34)$$

В случае $\xi_{2,3} \sim 0$ с учетом (33) имеем:

$$P - p = \frac{I_2 - 2L(H-a)hq_b}{2L(H-a)(\varepsilon_+^{II} + \varepsilon_-^{II})} (1 - \exp(-t/\tau)) + (C_0 - b_0) \exp(-t/\tau).$$

При этом со временем давления в системе будут стремиться к своим стационарным значениям, так что

$$P - p \rightarrow \frac{I_2 - 2L(H-a)hq_b}{2L(H-a)(\varepsilon_+^{II} + \varepsilon_-^{II})}.$$

Если приток растворенного вещества уравновешивается поглощением в области II, то $P - p \rightarrow 0$, а в противном случае между областями I и II устанавливается постоянный перепад концентраций растворенного вещества и гидростатических давлений. При $\varepsilon_{\pm}^{II} = 0$ получим соответственно:

$$P - p = \frac{\zeta RT I_2}{2ahL\xi_2},$$

то есть при отсутствии транспирации в системе устанавливается перепад давлений, который зависит от соотношения между конвективным притоком I_2 компоненты и ее диффузионным транспортом из области I в область II.

Подставляя полученные выражения в (20), получим соотношение для объемного расхода в системе:

$$Q^+ - Q^- = \frac{(H-a)L(\varepsilon_+^{II} + \varepsilon_-^{II})}{h} + \frac{2aL}{h} \varepsilon^I, \quad (35)$$

которое имеет место при условии сбалансированности притока-оттока жидкости и растворенной компоненты.

4. РЕЗУЛЬТАТЫ ЧИСЛЕННЫХ РАСЧЕТОВ И ОБСУЖДЕНИЕ

Подводя итоги анализа модели применительно к транспорту жидкости по главной жилке и

листовой пластинке листьев двудольных растений умеренной зоны, используем следующие значения для размеров пластинки и проводящего элемента L, H, a, h и скоростей перемещения жидкости по сосуду V^* : $L = 1-10$ см, $H = 1-5$ см, $h = 200-2000$ мкм, $a = 1-2$ мм, $V^* = 5-100$ см/час по данным [1, 2, 18] и $V^* = (0.03 - 1.7) \cdot 10^{-4}$ м/с по данным [24]. Проводимость ксилемных путей в стеблях растений $K = (1 - 10) \cdot 10^{-14}$ м² [2]. Аналогичный порядок проводимости можно получить при вычислениях по формулам [25] для пористых сред с заданной пористостью и размером пор, которые соответствуют просветности на поперечных срезах листьев [26]. Проводимость клеточных путей по данным [23] составляет $\xi = (4.9 - 6.4) \cdot 10^{-8}$ м/(Па · с) и $\xi = (1.6 - 2.7) \cdot 10^{-8}$ м/(Па · с) для молодых и старых листьев соответственно. По данным [25] $\xi = 10^{-13} - 10^{-9}$ м/(Па · с) и $\xi = 10^{-11} - 10^{-8}$ м/(Па · с) для мембраны клетки и вакуоли. На границе раздела ксилема-клетка $\xi = 2.5 \cdot 10^{-14}$ м/(Па · с) [19]. Характерные значения водного потенциала ψ в листьях растений $\psi \in [-4; -0.5]$ МПа, в корнях $\psi \in [-0.2; -0.02]$ МПа, в почве $\psi \in [-0.1; -0.01]$ МПа [27], у некоторых видов растений – вплоть до -10 МПа [2]. Градиент водного потенциала $\nabla\psi$ составляет 0.08 МПа/м в лианах, 0.27 МПа/м между стволом и листьями, 0.2 МПа/м вдоль отдельных ветвлений проводящей системы листа [4]. Гидростатическое давление в ксилеме листьев $p = -0.7 - 0$ МПа [4, 5]. Градиент гидростатического давления вдоль стебля растения $\nabla P (1 - 5) \cdot 10^4$ Па/м [2]. Скорость транспирации у разных растений $\varepsilon = (3 - 7) \cdot 10^{-8}$ м/с [28]. Характерные значения осмотического давления в клетках корня и надземных органов растения составляют $\Pi = 0.3-1.2$ МПа и $\Pi = 1-15$ МПа [1]. Из всех минеральных и органических компонент ксилемного сока наибольшие концентрации имеют ионы K^+ , Na^+ , причем $[K^+] = 2.4-4.6$ ммоль/л, $[Na^+] = 2.2-2.6$ ммоль/л [1]. Суммарное сопротивление путей перемещения пара в листе $R_\Sigma = 2 \cdot (10^3 - 10^4)$ с/м [2]. Используя эти данные и соотношения (26)–(27), получим следующие оценки для динамических параметров модели: $\xi_{2,3} = 10^{-3}-10^{-2}$ с⁻¹, $\varepsilon^I \sim 10^{-10}-10^{-8}$ м/с, $\varepsilon^{II} \sim 10^{-9} - 10^{-7}$ м/с, $I_1 \sim 10^{-8} - 10^{-6}$ м³/с, $I_2 \sim 10^{-14} - 10^{-13}$ м³/с, $q_b 10^{-10} - 10^{-8}$ с⁻¹. Результаты расчетов решения системы (28)–(30) и стационарных значений (31) показали, что при вариации разных параметров модели в выбранных диапазонах значений система

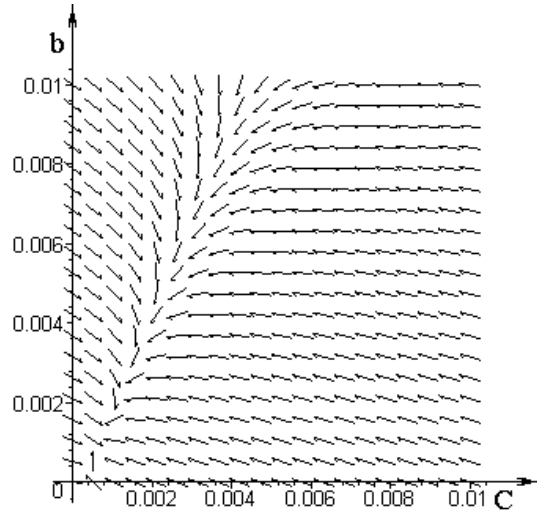


Рис. 3. Фазовый портрет системы (28)–(30) при значениях параметров, соответствующих средним значениям из соответствующих диапазонов

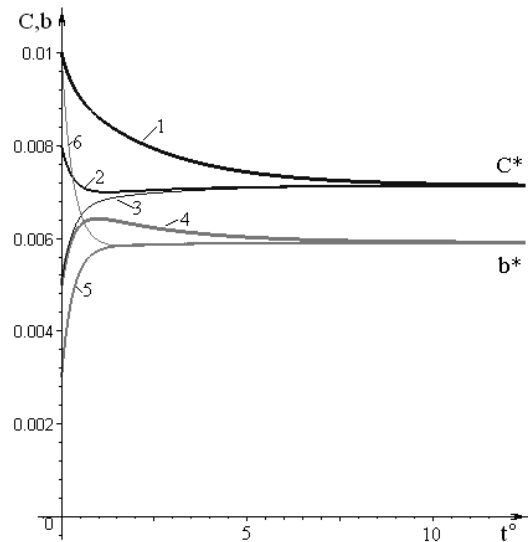


Рис. 4. Зависимости $C(t^0)$ (кривые 1–3) и $b(t^0)$ (кривые 4–6) при одних и тех же значениях параметров модели и начальных концентрациях: $C_0 = 0.01, b_0 = 0.005$ (кривые 1, 4), $C_0 = 0.003, b_0 = 0.008$ (кривые 2, 5), $C_0 = 0.005, b_0 = 0.01$ (кривые 3, 6)

достаточно быстро приходит к стационарным значениям концентраций. Характерный фазовый портрет и зависимости $C(t^0), b(t^0)$, где $t^0 = t/T$ – безразмерное время, $T = 5$ ч, $C_0 - b_0 = 0.005$, приведены на рис. 3-4.

В указанных физиологических диапазонах изменения параметров модели получены только случаи $\lambda_{1,2} < 0$, соответствующие устойчивой

динамике системы (28)–(30). При достаточно больших значениях начальной концентрации b_0 растворенного вещества в области II вначале наблюдается некоторое увеличение значений b (кривая 4 на рис.4), связанное с транспирацией жидкости с поверхностью области II и с преобладанием конвективного транспорта над осмотическим. Время релаксации концентраций тем больше, чем больше их начальные значения по сравнению со стационарными (кривые 1, 4 на рис. 4). Если начальные значения меньше стационарных, равновесие устанавливается быстрее (кривые 5, 6 на рис. 4). Это связано с тем, что высокие начальные значения концентраций стимулируют соответствующие потоки на границе между средами с разными свойствами. В качестве иллюстрации результаты расчетов безразмерных времен $\tau_{1,2}^{\circ} = \tau_{1,2}/t^{\circ}$ от безразмерной транспирации $\varepsilon_{\pm}^{\circ} = \varepsilon_{\pm}^{II}/\varepsilon^{\circ}$, $\varepsilon^{\circ} = 10^{-8}$ м/с приведены на рис. 5 для общего случая $\varepsilon_{\pm}^{II} \neq 0$, $\xi_{2,3} \neq 0$. На процесс установления концентраций влияют не только различие пористостей проводящего элемента и окружающих тканей, но и ряд других параметров: относительный размер области $(H - a)/a$, относительная толщина пластинки a/h , безразмерный параметр $(\varepsilon_{+}^{II} + \varepsilon_{-}^{II})/(h\xi_3)$, который отражает соотношение транспирации и диффузионного транспорта. Компьютерное моделирование различных режимов поведения системы (31)–(33) по данным экспериментальных измерений для листьев с заданной геометрией и механическими свойствами материалов проводящего элемента и основной ткани листа позволит описать кинетику процесса и рассчитать стационарные распределения концентраций.

Расчеты по формулам (34)–(35) позволяют всесторонне исследовать зависимости $P - p$ и $Q^{+} - Q^{-}$ от параметров модели. Следует отметить, что значения $\varepsilon = \varepsilon^{I} + \varepsilon_{+}^{II} + \varepsilon_{-}^{II}$ могут быть получены в ходе экспериментальных исследований, в то время как оценка значений ε^{I} , ε_{+}^{II} , ε_{-}^{II} требует знания особенностей транспирации с верхней и нижней поверхностей листа, что возможно только при постановке специальных экспериментов в камере давления, например, когда нижняя (верхняя) часть листовой пластинки смазывается веществом, закупоривающим устьица. В современной литературе отсутствуют данные о подобных экспериментах. Однако на основе проведенных расчетов можно, учитывая зависимости (33)–(35), оценить соотношение $(\varepsilon_{+}^{II} + \varepsilon_{-}^{II})/\varepsilon^{I}$ и использовать его для оценки скорости транспирации по результатам измерения значений $C^{*} - b^{*}$ и $Q^{+} - Q^{-}$.

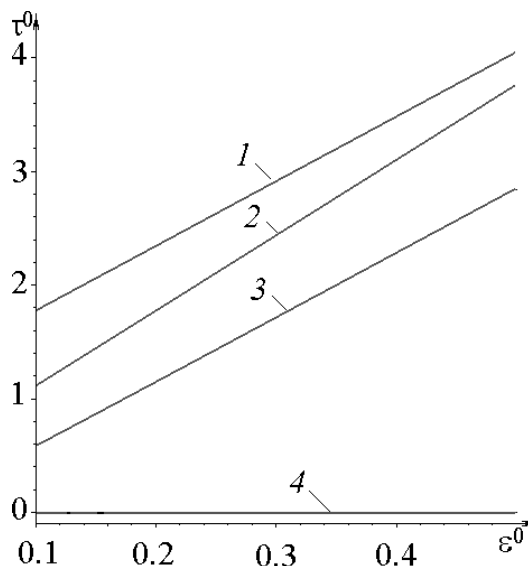


Рис. 5. Зависимости $\tau_{1,2}^{\circ}(\varepsilon^{\circ})$. Кривые 1–4 соответствуют значениям 0.6, 0.5; 0.7, 0.4; 0.8, 0.3; 0.9, 0.1 соответственно

Рассмотренная модель (20)–(28) должна быть дополнена зависимостями $\varepsilon^{I,II}(C, b)$ и $I_2(t)$, которые отражают систему обратных связей в листе растения, что составит предмет дальнейших исследований.

1. Полевой В. В. Физиология растений.– М.: Наука, 1989.– 464 с.
2. Слейчер Р. Водный режим растений.– М.: Мир, 1970.– 164 с.
3. Tyree M. T. The cohesion-tension theory of sap ascent: current controversies // J.Exp.Botany.– 1997.– 28.– P. 1753–1765.
4. Wei C., Tyree M.VT., SteudleVE. Direct measurement of xylem pressure in leaves of intact maize plants. A test of the cohesion-tension theory taking hydraulic architecture into consideration // Plant Physiol.– 1999.– 121.– P. 1191–1206.
5. Sack L., Streeter C. M., Holbrook N. M. Hydraulic analysis of water flow through leaves of sugar maple and red oak // Plant Physiol.– 2004.– 134.– P. 1824–1833.
6. Кизилова Н. Н. Гидравлические свойства ветвящихся трубопроводов с проницаемыми стенками // Прикладная гидромеханика.– 2003.– 5, N1.– С. 28–35.
7. Кизилова Н. Н., Столкинер М. Г. Исследование транспорта жидкости и структуры оптимальной микроциркуляторной ячейки // Проблемы бионики.– 2002.– N57.– С. 103–108.
8. Кизилова Н. М. Рух в'язкої рідини в мікроциркуляторній комірці листків рослин та параметри оптимальної комірки // Вісник Київського університету. Сер. Фізико-математичні науки.– 2003.– N5.– С. 54–59.
9. Моисеева И. Н. Транскапиллярная фильтрация жидкости // Современные проблемы биомеханики.– 1986.– Т. 3.– С. 137–164.

10. Корона В. В. Основы структурного анализа в морфологии растений.– Свердловск: Изд-во Уральского государственного университета, 1987.– 270 с.
11. Кизилова Н. Н. Транспортная система и рост листа. Современные проблемы биомеханики. Вып.10. Биомеханические аспекты роста и морфогенеза.– М.: Наука, 2000.– 379–405 с.
12. Kizilova N. N. Computational approach to optimal transport network construction in biomechanics // Lecture Notes in Computer Science.– 2004.– **3044**.– P. 476–485.
13. Shabala S., Babourina O., Newman I. Ion-specific mechanisms of osmoregulation in bean mesophyll cells // J.Exp.Bot.– 2000.– **51**.– P. 1243–1253.
14. Schulte P. J., Costa D. G. A Mathematical Description of Water Flow through Plant Tissues // J. Theor. Biol.– 1996.– **180**.– P. 61–70.
15. Полуэктов Р. А., Кумаков В. А., Василенко Г. В. Моделирование транспирации посевов сельскохозяйственных растений // Физиология растений.– 1997.– **44**.– С. 68–73.
16. Пригожин И., Кондепуди Д. Современная термодинамика. От тепловых двигателей до диссипативных структур.– М.: Мир, 2002.– 462 с.
17. Zwieniecki M. A., Melcher P. J., Holbrook N. M. Hydrogel control of xylem hydraulic resistance in plants // Science.– 2002.– **291**.– P. 1059–1062.
18. Pachepsky L. B., Ferreyra R. A., Collino D., Acock B. Transpiration rates and leaf boundary layer parameters for peanut analyzed with the two-dimensional model 2DLEAF // Biotronics.– 1999.– **28**.– P. 1–28.
19. Vesala T., Holttä T., Peramäki M., Nikinmaa E. // Refilling of a hydraulically isolated embolized xylem vessel: model calculations.– Ann. Botany.– 2003.– **91**.– P. 419–428.
20. Brodribb T. J., Hill R. S. Increases in water potential gradient reduces xylem conductivity in whole plants. Evidence from a low-pressure conductivity method // Plant Physiol.– 2000.– **123**.– P. 1021–1027.
21. Евдокимова Е. Е., Кизилова Н. Н. Фильтрация жидкости в проводящей системе и тканях листьев растений // Тез.докл. 7-й Пушкинской школы-конференции молодых ученых.– Пушкино, 2003.– С. 60.
22. Регирер С. А. Квазиодномерная модель транскапиллярной фильтрации // Известия АН СССР. Сер. МЖГ.– 1975.– N3.– С. 92–98.
23. Жолкевич В. Н., Гусев Н. А., Капля А. В. и др. Водный обмен растений.– М: Наука, 1989.– 256 с.
24. Анисимов А. В., Раткович С. Транспорт воды в растениях. Исследование импульсным методом ЯМР.– М.: Наука, 1992.– 144 с.
25. Полубаринова-Кочина П. Я. Теория движения грунтовых вод.– М: Наука, 1977.– 664 с.
26. James Sh. A., Smith W. K., Vogelmann T. C. Ontogenetic differences in mesophyll structure and chlorophyll distribution in Eucalyptus globulus // Amer.J.Botany.– 1999.– **86**.– P. 198–207.
27. Westgate M. E., Boyer J. S. Transpiration and growth-induced water potentials in Maize // Plant Physiol.– 1984.– **74**.– P. 882–889.
28. Outlaw W. H. Jr., De Vlieghere-He X. Transpiration rate. An important factor controlling the sucrose content of the guard cell apoplast of broad bean // Plant Physiol.– 2001.– **126**.– P. 1716–1724.