

ВЛИЯНИЕ ЭЛЕКТРОМАГНИТОАКУСТИЧЕСКОГО ИЗЛУЧЕНИЯ КВЧ-ДИАПАЗОНА НА АКТИВИЗАЦИЮ ДАЛЬНЕГО ТРАНСПОРТА ЖИДКОСТИ И ВОЛНООБРАЗОВАНИЙ В ПРОВОДЯЩИХ ПУТЯХ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Д. Войтюк, канд. тех. наук, проф., член-корр. НААН Украины,

Ю. Човнюк, канд. тех. наук, проф.,

Ю. Гуменюк, канд. тех. наук, **О. Гуцол**, канд. тех. наук,

Национальный университет биоресурсов и природопользования Украины

Приведено физико-механическое обоснование активации дальнего транспорта жидкостей и волнообразований в проводящих путях высших растений. Течение жидкостей (ксилемного и флоэмного сока) обеспечивается механическими факторами и усиливается под воздействием электромагнитного излучения крайне высокочастотного КВЧ-диапазона (с несущей частотой $f = 60$ ГГц).

Ключевые слова: *влияние, электромагнитоакустоупругость, излучение, крайне высокочастотный диапазон, жидкости, волнообразование, проводящие пути, высшие растения.*

Актуальность проблемы. Известно, что дальний транспорт жидкости в высших растениях обеспечивается специальными проводящими путями, которые проходят от корней растений по стеблям и стволам до листьев, цветов, плодов и других органов, обеспечивая доставку воды и питательных веществ из почвы (т.н. ксилемные пути). Продукты фотосинтеза транспортируются от листьев к растущим и запасающим органам по параллельно расположенным флоэмным путям. Течение жидкости (ксилемного и флоэмного сока) обеспечивается следующими механическими факторами: гидростатическим и осмотическим давлением, испарением и секрецией воды, гидродинамическим взаимодействием различных подсистем и органов. Механизмы транспорта жидкостей в растениях окончательно не выяснены и до сих пор составляют предмет экспериментальных и теоретических исследований. В частности, активно исследуются волнообразования, сопровождающие дальним транспортом жидкости, электрохимическая сигнализация, концентрационные волны, акустоэлектромагнитные явления и ряд других механических и биофизических процессов. Многие физические явления связаны с особенностями распространения, отражения и рассеивания волн в заполненных жидкостью трубках и пористых материалах и требуют своего дальнейшего детального исследования, а также выявления физических механизмов, лежащих в их основе. Кроме того, актуальной является и систематизация существующих

экспериментальных и математических моделей, связанных с волновыми процессами и дальним транспортом жидкости в растениях, а также обоснование акустоэлектромагнитотермовязкоупругой природы процессов, активирующих (стимулирующих) дальний транспорт жидкости и сопутствующие ему волновые процессы в проводящих путях высших растений.

Анализ последних исследований и публикаций по теме. Роль ксилемных путей в дальнем транспорте жидкости в высших растениях изучена в [1]. Механические факторы, обеспечивающие течение жидкостей (ксилемного и флоемного сока) описаны в [2]. Особенности распространения, отражения и рассеивания волн в заполненных жидкостью трубках и пористых материалах исследованы в [3 - 8].

Результаты указанных выше работ будут использованы в данном исследовании.

Цель работы состоит в обосновании физических механизмов, лежащих в основе дальнего транспорта жидкости и волнообразований в проводящих путях растений, имеющих акустоэлектромагнитотермовязкоупругую природу.

Изложение основного содержания исследования. Известные и возможные физические механизмы дальнего транспорта жидкости в высших растениях. Проводящие пути ксилемы, образованные пучками параллельных трубок с диаметром $d \sim (10 \dots 800)10^{-6} \text{ м}$, расположенными торцом к торцу и имеющими проницаемые стенки, обеспечивают восходящий ток жидкости от корней к верхушке растения. Движущей силой ксилемного транспорта является градиент водного потенциала Ψ (химически потенциал воды) в направлении корень-листья. Водный потенциал определяется [9] молярной концентрацией воды C_w и растворенных в ней веществ C_j , а также гидростатическим давлением p : $\Psi = (C_w, C_j, p)$. Для определения водного потенциала используется соотношение:

$$\Psi = \frac{\mu - \mu_0}{V_w}, \quad (1)$$

где μ, μ_0 – химические потенциалы раствора и чистой воды,

V_w – парциальный молярный объем воды, который для разбавленных растворов, подобных ксилемному соку, при заданной температуре можно получить постоянным: $V_w = 18 \text{ см}^3/\text{моль}$.

Для приращения $d\mu$ из термодинамики можно получить [2]:

$$d\mu = \left(p - \sum_j d\Pi_j - d\Psi_m \right) V_w, \quad (2)$$

где Π_j – параллельное осмотическое давление, создаваемое j -й компонентой растворенного вещества,

Ψ_m – матричный потенциал, обусловленный взаимодействием воды с внутренней поверхностью клеточных стенок и капиллярными явлениями. Интегрирование последнего соотношения (2) приводит к следующему выражению для водного потенциала:

$$\Psi = p - \Pi - \Psi_m. \quad (3)$$

Противоположную по знаку величину $F_s = -\Psi$ принято называть сосущей силой растения [9]. При обсуждении возможных движущих сил дальнего транспорта жидкости в разное время рассматривались нагнетающее действие живых клеток, капиллярные силы, атмосферное давление и пр. [10] В корневой системе происходит осмотическое накачивание воды из почвы, в результате чего гидростатическое давление на нижнем конце ксилемных путей повышается. В листьях вследствие испарения жидкости давление и осмотический потенциал снижаются. Таким образом, градиент водного потенциала $\nabla\Psi$ вдоль системы ксилемных сосудов является основной движущей силой дальнего транспорта воды и растворенных в ней минеральных и органических компонент по ксилемным проводящим путям растения. Распределение величины Ψ вдоль стебля ветвей и листьев растения носит сложный характер и определяется балансом воды в растении. Так, распределение осмотического потенциала в ксилемных сосудах и в клетках основной ткани (паренхиме) различно и варьирует в разных междуузлиях [11], что можно зафиксировать по периодическим изменениям диаметра отдельных междуузлий. Поскольку диаметр ксилемных сосудов меньше капиллярной постоянной (высота подъема жидкости в капиллярной трубке, умноженная на радиус трубки) для растительного сока, капиллярные явления играют немаловажную роль в транспорте жидкости у растений, однако, в связи с трудностями в экспериментальных измерениях, часто полагают, что $\Psi_m = 0$.

Дальний транспорт углеводов – основного компонента роста растений – протекает по флоэме, состоящей из ситовидных трубок – вытянутых проводящих элементов с живым клеточным содержимым, расположенных торцом к торцу и образующих длинные трубки с пористыми поперечными перегородками – ситовидными пластинками. Флоэмный транспорт идет в направлении от фотосинтезирующих листьев к растущим

листьям, цветкам, плодам и корням растения. По мере продвижения жидкости происходит обмен аминокислотами и азотистыми соединениями между ксилемными и флоэмными проводящими элементами [12]. Движущие силы флоэмного транспорта до конца не исследованы. В качестве возможного механизма была предложена гипотеза, связанная с наличием градиента концентрации осмотически активных веществ во флоэме, однако вплоть до настоящего времени взаимосвязь гидродинамических и осмотических факторов во флоэмном транспорте является предметом интенсивных исследований, в том числе в рамках моделей механики сплошных сред [13-17]. В фотосинтезирующих листьях высокая концентрация углеводов обеспечивает осмотическое накачивание воды в ситовидные трубки. В растущих органах, активно потребляющих углеводороды, которые идут на синтез новых клеточных стенок и рост, низкая концентрация обуславливает малое осмотическое давление. Таким образом, создается градиент гидростатического давления вдоль флоэмных путей, что обеспечивает массоперенос в направлении от источников углеводородов к стокам (потребителям). В качестве дополнительных механизмов транспорта жидкости рассматривается электроосмос, перистальтические волны в транспортных микротрубочках ситовидных пластинок, концентрационные волны [13-16].

По мере перемещения вдоль проводящего элемента ксилемный и флоэмный соки могут перетекать в радиальном направлении, от одного элемента к другому, через пористые клеточные стенки и от клетки к клетке через специальные поры в клеточных стенках – плазмодесмы. Флоэмный сок может перемещаться вдоль ситовидных трубок в противоположных направлениях, поступая вниз – и нижерасположенные органы в соответствии с динамикой активных конкурирующих источников и стоков углеводов в фотосинтезирующем растении. Соотношение между проводимостью трубок проводящей системы в радиальном L_r и аксиальном L_x направлениях по данным измерений [18], составляет $L_r / L_x \sim 10^{-6}$.

Эффективность дальнего транспорта жидкости определяется гидравлической проводимостью проводящих путей на единицу длины $L_h = Q / |\vec{\nabla}p|$, где Q – объемный расход, $|\vec{\nabla}p|$ – модуль градиента давления.

Выражение для скорости течения \vec{V} при этом примет вид [9]:

$$\vec{V} = \frac{L_h}{S} - \vec{\nabla}p + \delta\vec{\nabla}\Pi + \vec{\nabla}\Psi_m \quad (4)$$

где $\delta \in [0,1]$ – коэффициент отражения, характеризующий проницаемость стенок проводящих путей и тканей для растворенных веществ, S – площадь поперечного сечения проводящих путей, $\vec{\nabla}\Psi_m$ – градиент матричного потенциала, обусловленный взаимодействием воды с внутренней поверхностью клеточных стенок и капиллярными явлениями. Выражение (4) может быть переписано в виде, удобном при решении задач, путем использования соотношения между осмотическим давлением Π концентрацией C осмотически активных веществ с молярной массой M_C (уравнение Вант-Гоффа):

$\Pi = RT C / M_c$, где R – универсальная газовая постоянная, T – абсолютная температура вещества. Матричная компонента движущей силы в силу трудностей в точной ее оценке редко используется при решении конкретных задач и поэтому полагается равной нулю [9] (хотя это некорректно!). При интенсивной транспирации жидкости осмотической компонентой потока пренебрегают по сравнению с гидростатической. Гидравлические соотношения записываются с учетом равенства объемного расхода жидкости, транспортируемой по проводящей системе и испаряемой с полной листовой поверхности площадью Σ с интенсивностью E : $Q = E\Sigma$, откуда $\delta p = E\Sigma / (L_{in} + L_s)$, где L_s, L_{in} – сопротивление движению водяного пара со стороны слоя воздуха у наружной поверхности листовой пластинки и внутри пластинки, δp – разница давления водяного пара внутри листа (на поверхности межклеточных полостей) и в воздухе [19]. При этом влажность воздуха над испаряющей поверхностью внутри листа зависит от влажности воздуха в приповерхностном слое и окружающей среде и может сильно отличаться от насыщающей влажности [20]. Для решения задач при этом используются данные о скорости транспирации различных растений при разных условиях (освещенность, доступность влаги и др.).

Выводы:

1. Волновые процессы играют немаловажную роль в физиологии растений, обеспечивая дальний транспорт жидкости на расстояния, сравнимые с размером растения.
2. Волны, распространяющиеся вдоль ксилемных и флоэмных проводящих путей растения, заполненных растительным соком, могут служить для коммуникации между различными удаленными органами растения и для переноса информации в виде концентрации волн.
3. Наиболее перспективным для дальнейших исследований являются подходы (нано-) механики сплошной среды, в рамках которой движение жидкости по крупным проводящим элементам рассматривается как движение жидкости по каналам с проницаемыми стенками, а по мелким проводящим

путям – как фильтрация жидкости в пористой, в общем случае анизотропной среде. Поскольку транспорт жидкости в растениях определяется гидравлическими и осмотическими факторами, то в уравнения модели могут входить нелинейные слагаемые, описывающие испарение жидкости и осмотическое давление в концентрированном флоэмном соке, поэтому в таких моделях можно исследовать различные типы нелинейных колебаний давления, скорости течения и концентрации растворенных веществ.

Литература

1. Раздорский В.Ф. Архитектоника растений./ В.Ф. Раздорский. – М.: Советская наука, 1955. – 432 с.
2. Слейчер Р. Водный режим астиений. / Р. Слейчер. – М.: Мир, 1970. – 320с.
3. Селезов И.Т. Моделирование волновых и дифракционных процессов в сплошных средах. / И.Т. Селезов – Киев: Наукова думка, 1989. – 204с.
4. Гринченко В.Т. Гармонические колебания и волны в упругих телах. / В.Т. Гринченко, В.В. Мелешко – Киев: Наукова думка, 1981. – 283с.
5. Селезов И.Т. Рассеяние волн локальными неоднородностями в сплошных средах. / И.Т. Селезов, В.Г. Кривонос, В.В. Яковлев – Киев: Наукова думка, 1985. – 136с.
6. Григолюк Э.И. Неклассические теории колебаний стержней пластин и оболочек./ Э.И. Григолюк, И.Т. Селезов. – М.: ВИНТИ, 1973. – 272 с.
7. Селезов И.Т. Распространение импульса давления в цилиндрической оболочке с жидкостью при различных условиях закрепления. / И.Т. Селезов, О.В. Звонарева// Математичні методи та фізико-механічні поля. – 2003. – Т. 46, №2. – С.62 – 68.
8. Селезов И.Т. Распространение импульса давления в упругой полубесконечной коаксиальной цилиндрической оболочке с жидкостью. / И.Т. Селезов, В.Н. Кузнецов, О.В. Звонарева// Математичні методи та фізико-механічні поля. – 2007. – Т. 50, №2. – С.113 – 119.
9. Жолкевич В.Н. Водный обмен растений./ В.Н. Жолкевич, Н.А. Гусев, А.В. Капля и др. - М.: Наука, 1989. — 256 с.
10. Greenidge K.N.H. Ascent of Sap./ K.N.H. Greenidge // Annual Review of Plant Physiology. – 1957. - Vol. 8 – P.237 – 256.
11. Зялалов А.А. Состояние воды и автокорреляционный анализ объемных колебаний стебля по междуузлиям./ А.А. Зялалов// Доклады АН СССР. – 1981. – С.247 – 251.
12. Gebler A. Bidirectional exchange of amino compounds between phloem and xylem during long-distance transport in Norway spruce trees (*Picea abies* [L.] Karst). / A. Gebler, P. Weber, S. Schneider, H. Rennenberg//J. Experim.Botany. – 2003. - Vol. 54, No. 386. - P. 1389-1397.
13. Henton S.M. *Revisiting the Münch pressure-flow hypothesis for long-distance transport of carbohydrates: modelling the dynamics of solute transport*

inside a semipermeable tube./ Henton SM, Greaves AJ, Piller GJ, Minchin PE. //J. Experim.Botany. – 2002. - Vol. 53, No. 373. - P. 1411-1419.

14. Thompson M.W. Scaling phloem transport: Elasticity and pressure – concentration waves./ M.W. Thompson //J. Theor. Biol. – 2005. - Vol. 236. - P. 229-241.

15. Kizilova N.N. Biophysical mechanisms of long-distance transport of liquids and signaling in high plants./ N.N. Kizilova, L.O.Posdniak// Biophysical Bulletin. – 2005. - №1(15). – P.99 – 103.

16. Kizilova N.N. Long-distance liquid transport in plants./ N.N. Kizilova // Proc. Estonian Acad. Sci. Ser. Phys. Wath – 2008. - Vol. 57, №3. – P.179 – 203.

17. Kizilova N.N. Wave propagation in the conducting systems of plants./ N.N. Kizilova//Proceedings of the Sixth plant Biomechanics Conference. Ed.: Bernard Thibaut. – 2009. – P.148 – 155.

18. Tyree M.T Cavitation Events in Thuja occidentalis L. Ultrasonic acoustic emissions from the sapwood can be measured./ M.T. Tyree, M.A. Dixon// Plant Physiology. – 1983. - vol. 72, №4. – P.1094-1099.

19. Pachepsky L.B. Transpiration rates and leaf boundary layer parameters for peanut analyzed with the two-dimensional model 2d-leaf./ L.B. Pachepsky, R. A. Ferreyra, D. Collino, B. Acock//Biotronics. – 1999. - vol. 28. – P.1-12.

20. Егоров В.П. Экспериментальное исследование моделирование взаимосвязи кинетических параметров водообмена листа./ В.П. Егоров, Л.Т. Карпушкин// Физиология растений. – 1990. – Т.37, №6. – С.1104 – 1112.

Анотація

Наведено фізико-механічне обґрунтування активації дальнього транспорту рідин і хвилеутворення в провідних шляхах вищих рослин. Плин рідин (ксилемного і флоемного соку) забезпечується механічними факторами і посилюється під впливом електромагнітного випромінювання вкрай високочастотного ВВЧ-діапазону (з несучою частотою $f = 60$ ГГц).

Summary

This Article describes a physical-mechanical substantiation of liquids long-distance transport activation and process of wave generation in the pathways of high plants. The flow of liquids (xylem and phloem sap) is provided by mechanical factors and amplified by electromagnetic radiation of ultra-high frequency UHF-band (with a carrier frequency $f = 60$ GHz).