

УДК 532.68

К.И.Луданов, канд.техн.наук (Ин-т проблем материаловедения им. И.М.Францевича НАН Украины, Киев)

Транспирационный механизм капиллярного транспорта в ксилеме растений

Статья посвящена проблеме капиллярного транспорта водного раствора минеральных веществ в ксилеме растений за счет процесса транспирации. На основе анализа баланса движущих сил (капиллярных сил, сил тяжести и вязкого трения) получено и проинтегрировано дифференциальное уравнение течения жидкости в ксилеме, состоящей из капилляров переменного сечения. Получен профиль вертикального капилляра для максимального расхода воды. На основе полученной формулы для минимального радиуса капилляра и закона Томсона для давления пара над вогнутым мениском получено выражение максимальной длины капилляра в зависимости от влажности атмосферного воздуха.

Ключевые слова: ксилема, транспирация, капиллярный транспорт, радиус мениска, устьице листа, профиль капилляра, шкала высот.

Статья посвящена проблеме капиллярного транспорта водного раствора минеральных веществ в ксилеме растений за счет процесса транспирации. На основе анализа баланса движущих сил (капиллярных сил, сил тяжести и вязкого трения) получено и проинтегрировано дифференциальное уравнение течения жидкости в ксилеме, состоящей из капилляров переменного сечения. Получен профиль вертикального капилляра для максимального расхода воды. На основе полученной формулы для минимального радиуса капилляра и закона Томсона для давления пара над вогнутым мениском получено выражение максимальной длины капилляра в зависимости от влажности атмосферного воздуха.

Ключевые слова: ксилема, транспирация, капиллярный транспорт, радиус мениска, лопатка, профиль капилляра, шкала высот.

Введение. В настоящее время человечество переходит от этапа использования теплоты сгорания древесины к этапу использования энергии биомассы в форме жидкого автотормозного топлива (биодизеля). Поэтому темпы сельскохозяйственного производства биомассы, например, в виде рапса, приобретают высокую актуальность. Очевидно, что темпы производства биомассы в этом случае зависят не только от удобрений, полива и т.д., но и от наличия новых интенсивных сортов. А для их выведения необходимо понимание сути процессов транспирационного механизма капиллярного транспорта водных растворов веществ из почвы к листьям растений.

Еще тридцать лет назад известный специалист в области капиллярных явлений А.Д.Зимон написал в своей книге "Что такое адгезия": "Весь растительный мир имеет корневую систему. Внутри каждого корня имеются тонкие капиллярные каналы. Влага почвы смачивает эти каналы, и благодаря адгезии возникает возможность движения воды из почвы к листьям растения. Природа создает растительный адгезионный насос. Ка-

налы корневой системы переходят в каналы ствола дерева, стебля и листьев растений. Эти каналы пронизывают все растение. За счет капиллярного поднятия воды происходит питание растительного мира" [1].

В последние годы проблемы "питания" растений и механизмы транспорта водных растворов минеральных веществ из почвы в листья переходят из научно-популярных изданий на страницы научных журналов. Даже в ведущих научных журналах мира, таких как *Nature* [2] и *Science* [3], уже появились статьи с оценками параметров капиллярного транспорта в ксилеме растений. Появились и совершенно экзотические гипотезы для объяснения относительно высокой пропускательной способности ксилемы по отношению к водным растворам из почвы [4].

Обзор. В докладе [5] на конференции "Возобновляемая энергетика 21 века" в сентябре 2013 г. (АР Крым) было представлено современное состояние проблемы исследования транспирационного механизма капиллярного транспорта водного раствора минеральных

веществ в ксилеме растений.

В частности, на основе анализа ранее опубликованных данных в [5] был сформулирован ряд гипотез, которые легли в основу математической модели капиллярного транспорта в ксилеме растений.

1. Гипотезы, принятые в математической модели:

1) Радиус капилляра – величина переменная, он максимален у кончиков корня, уменьшается с увеличением расстояния его сечения от корней и минимален на поверхности листьев (в устьицах). Это положение подтверждается тем, что диаметр ствола деревьев также уменьшается с высотой его сечения.

2) За нулевую отметку для высоты подъема жидкости в капиллярах ксилемы в модели принимается не поверхность земли, а так называемый "уровень грунтовых вод" в почве (поскольку почвенная вода, расположенная выше этого уровня, находится в "капиллярном" состоянии, т.е. характеризуется вогнутым мениском).

3) "Корневое давление" основано на явлении осмоса и не является движущей силой капиллярного транспорта раствора веществ в ксилеме. Поверхностный слой корневой системы растения представляет собой мембрану, которая селективно пропускает из почвы водный раствор только определенных минеральных веществ и лишь подводит их к нижнему срезу капилляров ксилемы.

4) Транспирация или испарение воды с поверхности менисков на верхних концах капилляров ксилемы (т.е. из устьиц на листьях) происходит исключительно за счет теплоты солнечного излучения, поглощаемой поверхностью листьев.

5) Испарение с поверхности мениска осуществляется в основном с его краев (по периметру) – при этом край мениска утончается и уменьшается краевой угол θ , что приводит к увеличению капиллярного давления, а соответственно, и расхода воды через капилляр.

6) Именно транспирация и является движущей силой, поднимающей минеральные вещества в виде их водных растворов из почвы от корней к листьям растений, где вода испаряется, а минеральные вещества в процессе фотосинтеза преобразуются в органику.

2. Молекулярная физика капиллярных явлений [6]. Капиллярное давление Δp_σ связано со средним радиусом кривизны поверхности мениска r_o уравнением Лапласа:

$$\Delta p_\sigma = 2\sigma/r_o = 2\sigma \cdot \cos \theta/r,$$

где r – радиус капилляра, м; $r = r_o/\cos \theta$; θ – краевой угол смачивания водой поверхности капилляров.

Перепад давлений Δp_g , создаваемый столбом воды в капилляре:

$$\Delta p_g = \rho \cdot g \cdot h,$$

где ρ – плотность воды, кг/м³; g – ускорение силы тяжести (9,8 м/с²).

Высота h капиллярного подъема жидкости в цилиндрическом канале при условии $\Delta p_\sigma = \Delta p_g$ определяется формулой Жюрена:

$$h = 2\sigma \cdot \cos \theta / (\rho \cdot g \cdot r).$$

С учетом того, что комплекс $2\sigma/\rho \cdot g$ определяется как квадрат капиллярной постоянной a^2 (для воды при 20°C $a = 3,8$ мм), формулу Жюрена можно переписать следующим образом:

$$h = a^2 \cdot \cos \theta / r.$$

Перепад давления в капилляре Δp_μ за счет сил вязкого трения при ламинарном течении определяется законом Гагена-Пуазейля:

$$\Delta p_\mu = 8\mu \cdot V \cdot h / (\pi r^4),$$

где μ – динамическая вязкость, для воды при 20°C $\mu = 1,0$ МПа·с; V – объемный расход воды в капилляре, м³/с.

3. Адгезионный подъем воды в капиллярах с $r = const$. Если условно принять, что радиус капилляра $r = const$ (это не характерно для ксилемы), то из баланса давлений $\Delta p_\sigma = \Delta p_g + \Delta p_\mu$ можно получить следующее выражение:

$$2\sigma \cos \theta / r = \rho \cdot g \cdot h + 8\mu \cdot V \cdot h / (\pi r^4).$$

Из полученного соотношения можно выразить расход воды в капилляре постоянного сечения:

$$V = [2\pi \cdot r^3 \sigma \cos \theta / h - \pi \rho \cdot g \cdot r^4] / 8\mu. \quad (1)$$

Анализ этого выражения показал, что оно имеет экстремум при $r = r_{opt}$, который можно найти, приравняв к нулю производную $dV/dr = 0$. В результате исследования на экстремум получаем оптимальное значение радиуса: $r_{opt} = 1,5\sigma \cos \theta / (\rho \cdot g \cdot h) = 0,75 \cdot (a^2 \cdot \cos \theta) / h$ и величину максимального расхода воды в капилляре:

$$V_{max} = 27\pi \cdot (g/v) \cdot (a^2 \cdot \cos \theta / h_{max})^4 / 2048. \quad (2)$$

Постановка задачи. Анализ аналитического выражения для объемного расхода V_{max} показывает, что максимальное значение расхода воды (а соответственно, и растворенных в ней минеральных веществ) через отдельный капилляр ксилемы обратно пропорционален четвертой степени его длины. А это значит, что, например, уменьшение длины капилляра (соответственно, и высоты растения) вдвое приводит к увеличению максимального расхода воды через капилляр за счет транспирации в шестнадцать ($2^4 = 16$) раз!

Именно таким образом оказалось возможным резко увеличить урожайность посевов пшеницы ("пшеничный переворот") за счет уменьшения путем селекции длины ее стебля при скрещивании обычных сортов пшеницы с карликовыми, причем с сохранением величины колоса обычной пшеницы (что было задачей генетики).

Известно, что на рубеже 60-х и 70-х годов прошлого столетия произошел так называемый "пшеничный переворот". Он связан с именем известного селекционера Н.Э.Борлоуга, который, работая в Мексике, вывел группу высокопродуктивных карликовых сортов пшеницы *Рохо 64* и *Сонора 64*. До этого урожая обычных сортов пшеницы в Мексике составляли около 7 центнеров с гектара, а переход на интенсивные карликовые сорта пшеницы, выведенные Н.Э.Борлоугом, позволил повысить урожайность зерновых до 30-40 центнеров. В дальнейшем это направление позволило уже другим селекционерам повысить урожайность карликовых сортов пшеницы до 100 центнеров с гектара и выше. За этот результат Н.Э.Борлоуг в 1970 году был удостоен звания лауреата Нобелевской премии.

Поэтому целью данной работы является аналитическое исследование транспирационного механизма капиллярного транспорта в ксилеме и, в частности, определение зависимости производительности адгезионного насоса для капилляра переменного радиуса от длины капилляров ксилемы и влажности атмосферного воздуха – на основе законов молекулярной физики капиллярных явлений.

Результаты исследований.

1. Модель подъема воды в капиллярах переменного сечения.

На основе анализа формулы Жюрена можно получить модель канала переменного радиуса с предельными характеристиками для высоты подъема мениска в капилляре. Она имеет такой вид:

$$r = f(h) = a^2 \cdot \cos \theta / h.$$

Однако такой канал не сможет осуществлять капиллярный транспорт в ксилеме растения, поскольку его профиль не учитывает потерь на вязкое трение при течении воды, то есть, он может "работать" только в статике.

Профиль капилляра переменного радиуса, который может подавать воду от нижнего среза к верхнему (к устьицам листа) за счет ее поверхностного натяжения, можно определить из баланса перепадов давлений между двух сечений капилляра: от 0 до h ($\Delta p_\sigma = \Delta p_g + \Delta p_\mu$), откуда при $r = f(h)$ имеем:

$$2\sigma \cdot \cos \theta / r(h) = \rho \cdot g \cdot h + \int_0^h (\partial p / \partial h)_\mu dh, \quad (3)$$

где производная под знаком интеграла $(\partial p / \partial h)_\mu$ находится из закона Гагена-Пуазейля в дифференциальной форме:

$$(\partial p / \partial h)_\mu = - 8\mu V / (\pi r^4).$$

Почленное дифференцирование правой и левой частей полученного баланса давлений по переменной h (т.е. по текущей длине капилляра) приводит к дифференциальному уравнению:

$$(dr/dh) = - [r^4 / (a^2 \cdot \cos \theta) + \mu V / (\pi \sigma \cdot \cos \theta)] / r^2. \quad (4)$$

Разделение переменных и интегрирование дифференциального уравнения, описывающего ламинарное течение жидкости против сил тяжести в цилиндрическом канале переменного радиуса, дает профиль капилляра в виде зависимости высоты подъема мениска в ксилеме h от объемного расхода воды V и текущего радиуса капилляра r :

$$h = \frac{b}{2c\sqrt{2}} \left[\operatorname{arctg} \frac{rc\sqrt{2}}{r^2 - c^2} + \operatorname{arth} \frac{rc\sqrt{2}}{r^2 + c^2} \right], \quad (5)$$

где h – расстояние от уровня грунтовых вод в почве до текущего сечения капилляра, м; r – текущий радиус капилляра, м; b и c – комплексы: $b = a^2 \cdot \cos \theta$, м²; $c^4 = 2V \cdot v / (\pi g)$, м⁴; $v = \mu / \rho$, м²/с.

Очевидно, что для $r \rightarrow r_{\min} = c$ имеем: $h \rightarrow h_{\max}$, при этом $\arctg(\infty) = \frac{\pi}{2}$, а $\arctg\left(\frac{\sqrt{2}}{2}\right) = 0,8814$ [7]. В результате проведенного анализа для h_{\max} можно записать выражение:

$$h_{\max} = b(\pi/2 + 0,8814)/(2c\sqrt{2}) = 0,867 \cdot (b/c).$$

А для расхода жидкости в капилляре переменного сечения V_{\max} получаем окончательное выражение:

$$V_{\max} = 2(g/v) \cdot (a^2 \cdot \cos \theta / h_{\max})^4 / 9. \quad (6)$$

Детальный анализ полученных выражений V_{\max} для оптимального капилляра постоянного сечения и капилляра переменного сечения показал, что при прочих равных условиях максимальный расход воды в капилляре переменного радиуса будет в 5,36 раз больше, чем в оптимальном капилляре постоянного радиуса. Однако аналитические выражения V_{\max} , как для капилляра постоянного радиуса, так и переменного радиуса, не содержат верхней границы длины капилляров, т.е. их максимальной величины, а соответственно, и предельной высоты деревьев.

Однако широко известно, что длина капилляров ксилемы высоких деревьев ограничена: она составляет около 150 м (так, например, максимальная высота эвкалипта достигает 110 м и еще около 40 м составляет длина его корней). А полученная выше зависимость для максимального расхода воды в капилляре не дает предельного значения для минимального радиуса его верхнего среза (радиуса устьиц на листьях).

2. Оценка минимального радиуса капилляров в устьицах.

Для расчета минимального радиуса капилляров в устьицах листьев воспользуемся известным уравнением Томсона (лорда Кельвина [8]) для равновесного давления пара P_s над изогнутой поверхностью мениска:

$$P_s = P_{\infty} \cdot \exp[-2\sigma \cdot M / (\rho \cdot R \cdot T \cdot r_o)], \quad (7)$$

где P_{∞} – равновесное давление насыщения паров воды для плоской поверхности при данной температуре. Оно растет с температурой и для значений 12°C и 14°C составляет соответственно 1,4 и 1,6 кПа; r_o – радиус поверхности мениска, $r_o = r / \cos \theta$; r – радиус устьица, м; θ – краевой угол смачивания водой поверхности капилляра, град.; σ – поверхностное натяжение воды, Н/м;

ρ – плотность воды, кг/м³; M – молярная масса воды, для H₂O $M = 18$ г/моль; T – абсолютная температура, К; R – универсальная газовая постоянная, $R = 8,3144$ Дж/моль·К.

Из этого уравнения можно выразить радиус устьица:

$$r = 2M \cdot \sigma \cdot \cos \theta / [\rho \cdot R \cdot T \cdot \ln(P_s / P_{\infty})]. \quad (8)$$

Очевидно, что в процессе транспирации давление насыщения пара над мениском P_s должно быть больше парциального давления $P_{\text{парц}}$ водяных паров в воздухе, окружающем листья. Его величина обычно задается "относительной влажностью" воздуха $\varphi = P_{\text{парц}} / P_{\infty}$.

Кроме того, на пути пара от поверхности мениска к окружающему воздуху имеет место перепад ΔP_D между давлениями P_s и $P_{\text{парц}}$, который определяется объемным расходом H₂O, испаряющейся с поверхности мениска в устьице листа V_{\max} и диффузионным сопротивлением R_D на пути пара от поверхности мениска к окружающему листья воздуху:

$$\Delta P_D = P_s - P_{\text{парц}} = R_D \cdot V_{\max} (\rho'' / \rho'),$$

где множитель в скобках равен отношению плотности пара ρ'' к плотности жидкости ρ' . Из этого уравнения можно получить значение P_s :

$$P_s = \varphi \cdot P_{\infty} + \Delta P_D, \quad (9)$$

где $\Delta P_D = V_{\max} (\rho'' / \rho') \cdot R_D$.

Подставляя значение P_s в выражение (9) для радиуса устьица, окончательно получаем:

$$r_{\min} = 2M \cdot \sigma \cdot \cos \theta / [\rho \cdot R \cdot T \cdot \ln(\varphi + \Delta P_D / P_{\infty})^{-1}]. \quad (10)$$

Анализ полученного уравнения показывает, что минимальный радиус устьица r_{\min} будет величиной реальной, т.е. большей нуля, лишь в случае, если выражение в квадратных скобках меньше единицы, поскольку в этом случае логарифм выражения в скобках положителен.

3. Оценка предельных характеристик ксилемы.

Анализ результатов, полученных выше для минимального радиуса капилляра (из формулы Жюрена формулы Томсона), показывает, что на этой основе можно найти конечный результат этого исследования – максимальную длину капилляров ксилемы h_{\max} .

Итак, из выражения h_{\max} имеем: $r_{\min} = c = \sqrt[4]{2V \cdot v / (\pi g)}$. Приравнявая его к выраже-

нию r_{\min} , полученному из формулы Томсона, и сокращая одинаковые множители, в результате преобразований получаем:

$$h_{\max} = \frac{1}{C} \cdot (R \cdot T / M \cdot g) \cdot \ln(\varphi + \Delta P_D / P_{\infty})^{-1}, \quad (11)$$

где константа $C = \sqrt[4]{(36\pi)} = 3,261$.

Безразмерный комплекс $R \cdot T / M \cdot g$ содержится в давно известной "барометрической формуле" (впервые полученной Лапласом [9]), которая имеет следующий вид:

$$p = p_0 \exp[-(M \cdot g / R \cdot T) \cdot h] = p_0 \exp(-h / H_{\text{в-ха}}), \quad (12)$$

где $H_{\text{в-ха}}$ – характерный размер для атмосферы (по вертикали), называемый "шкалой высот" ($H_{\text{в-ха}} = R \cdot T / M \cdot g$) и служащий масштабом для высоты воздушного слоя над уровнем моря h .

Сравнение этих формул показывает, что выражение для полной длины капилляра h_{\max} содержит в качестве множителя "шкалу высот", которая отличается от атмосферной "шкалы" значениями абсолютной температуры (для атмосферы ее принимают 250 К) и молярной массы M (для воздуха $M = 29$ г/моль). Так, расчет "шкалы высот" для атмосферы дает значение $H_{\text{в-ха}} = 7,5$ км. А расчет величины "шкалы высот" для H_2O ($M = 18$ г/моль и, например, для $t = 12^\circ\text{C}$) дает: $H_{\text{пар}} = 13,5$ км.

Анализ формулы (11) показал, что максимальная длина капилляров ксилемы практически не зависит от физических свойств воды: плотности, поверхностного натяжения и кинематической вязкости (кроме M). Из этой формулы можно оценить максимальную влажность воздуха φ_{\max} , которая заблокирует капиллярный транспорт в ксилеме. Потенцируя правую и левую части равенства (11), получаем:

$$\varphi + \Delta P_D / P_{\infty} = \exp[-C \cdot (h / H_{\text{пар}})]. \quad (13)$$

Для предельного случая $V \rightarrow 0$ диффузионный перепад $\Delta P_D \rightarrow 0$, поэтому здесь можно записать:

$$\varphi_{\max} = \exp[-C \cdot (h / H_{\text{пар}})]. \quad (14)$$

Для максимальной высоты деревьев-великанов (например, эвкалипта или секвойи) с длиной капилляров $h_{\max} = 150$ м получаем значение:

$$\varphi_{\max} = \exp[-C \cdot (h / H_{\text{пар}})] = \exp(-0,03623) = 0,9644 \text{ (96,44 \%)}.$$

Таким образом, высокая влажность воздуха практически не влияет на процесс транспирации через ксилему растений.

Выводы. В работе проведено исследование транспирационного механизма капиллярного транспорта воды в ксилеме растений. Для обоснования математической модели процесса был сформулирован ряд гипотез по механизму движения воды, как в почве, так и в ксилеме растений.

На основе анализа баланса движущих сил (капиллярных сил, сил тяжести и сил вязкого трения) было получено и проинтегрировано дифференциальное уравнение течения жидкости в капилляре, радиус которого зависит от текущей координаты.

Получен профиль капилляра переменного сечения, обеспечивающий максимальную транспортную способность по отношению к водному раствору минеральных веществ в ксилеме. Оказалось, что она в 5,36 раз выше, чем в оптимальном капилляре постоянного сечения. Кроме того, выражение профиля не содержит предельной длины капилляров ксилемы.

Установлено, что максимальный расход воды в элементах ксилемы очень сильно зависит от высоты растения: он обратно пропорционален четвертой степени длины капилляра. Поэтому уменьшение вдвое длины капилляров (например, ствола растения или его стебля) повышает производительность адгезионного насоса более чем на порядок (в 16 раз).

Анализ выражения, полученного с использованием закона Томсона для максимальной длины капилляра h_{\max} , показал, что длина элементов ксилемы практически не зависит от физических свойств воды: плотности, поверхностного натяжения и кинематической вязкости (кроме M).

На основе анализа процесса транспирации влаги из устьиц ксилемы в рамках закона Томсона установлено, что влажность атмосферного воздуха практически не влияет на производительность адгезионного насоса и не ограничивает максимальную длину капилляров ксилемы.

Таким образом, установлено, что предельная высота деревьев-великанов не лимитируется транспирационным механизмом капиллярного транспорта в ксилеме. Она, очевидно, лимитиру-

ється совершенно иными механизмами: теплом солнечного излучения, поступающего на листья за световой день, или же прочностью конструкции ксилемы (древесины).

1. *Зимон А.Д.* Что такое адгезия. – М.: Наука, 1983. – 176 с.
2. *Pockman W.T., Sperry J.S., O Leary J.W.* Sustained and significant negative water pressure in xylem // *Nature*. – 1995. – V. 378. – P. 715.
3. *Holbrook N.M., Burns M.J., Field C.B.* Negative xylem pressures in plants: A test of the balancing pressure technique // *Science*. – 1995. – V. 270. – P. 1193.

4. *Ходаков Г.С.* Сверхтекучесть почвенной воды в капиллярной системе растений // *Журнал Рос. хим. об-ва им. Д.И. Менделеева*. – 2007. – Т. LI. – №1. – С. 172–176.

5. *Луданов К.И.* Исследование транспирационного механизма капиллярного транспорта веществ в ксилеме растений // *Матеріали міжнародної конференції "Відновлювана енергетика XXI"*. 09.2013.

6. *Капиллярные явления* / Физическая энциклопедия. – М., Изд. БСЭ, 1988.

7. *Милн-Томсон Л.М. и Комри Л.Дж.* Четырехзначные математические таблицы. Пер. с англ. Изд. второе. – М.: Наука. – 1964. – 245 с.

8. *Беккер Р.* Теория теплоты. Пер. с нем. – М.: Энергия, 1974. – 504 с.

9. *Бауэр З.* Физика планетных атмосфер. – М.: Мир, 1976. – 251 с.

МІЖНАРОДНИЙ ІНВЕСТИЦІЙНИЙ БІЗНЕС-ФОРУМ З ПИТАНЬ ЕНЕРГОЕФЕКТИВНОСТІ ТА ВІДНОВЛЮВАНОЇ ЕНЕРГЕТИКИ

VII МІЖНАРОДНА СПЕЦІАЛІЗОВАНА ВИСТАВКА ЕНЕРГОЕФЕКТИВНІСТЬ. ВІДНОВЛЮВАНА ЕНЕРГЕТИКА - 2014
АЛЬТЕРНАТИВНІ ДЖЕРЕЛА ЕНЕРГІЇ, ЕНЕРГОЗБЕРІГАЮЧІ ТЕХНОЛОГІЇ, ОБЛАДНАННЯ, МАТЕРІАЛИ

4-7 листопада



ОРГАНІЗАТОР
Державне агентство з енергоефективності та енергозбереження України

СПІВОРГАНІЗАТОР
Міжнародний виставковий центр

ГАЛУЗЕВИЙ ПАРТНЕР
Українська Вітроенергетична Асоціація

Технічний партнер: *Reant*

МІЖНАРОДНИЙ ВИСТАВКОВИЙ ЦЕНТР
Україна, Київ, Броварський пр-т, 15
"Лівобережна"
☎ +38 044 201-11-66, 206-87-86
e-mail: sv@iec-expo.com.ua
www.iec-expo.com.ua
www.tech-expo.com.ua