

МЕХАНИЗМ ПОДЪЁМА ПИТАТЕЛЬНЫХ РАСТВОРОВ ПРОТИВ СИЛ ГРАВИТАЦИИ ПО ПРОВОДЯЩЕМУ ПУЧКУ КСИЛЕМЫ И В ПОЧВЕ

АННОТАЦИЯ

В статье исследованы процессы подъёма питательного раствора в ксилемном пучке на большую высоту, например, к вершине эвкалипта. Показано, что морфологические особенности ксилемы позволяют силам адгезии в содружестве с процессом транспирации воды с поверхности листьев, формировать объёмные потоки с мощностью, превосходящей работу против сил гравитации.

Ключевые слова: ксилема, паренхима, трахеиды, транспирация, адгезия, капилляр, поверхностное натяжение, степень сухости, эвкалипт, секвойя, закон Пуазейля.

Для того чтобы доставить питательные растворы от корневых волосков до листьев на вершине дерева необходимо совершить значительную работу против сил гравитации. Высота, на которую поднимается объёмный поток, порой превышает сотню метров. Энергетически эти процессы обеспечивает транспирация, используя тепло окружающей среды. Здесь возникает вопрос о механизме перемещения объёмного потока по стволу или стеблю. Возможны два способа формирования объёмного потока: обеспечение перепада давлений методом разрежения (всаса) или методом нагнетания (напора). Однако оба способа имеют ограничения по высоте подъёма водного раствора. Всас не может одноактно обеспечить подъём на высоту более 10-и метров. При большей высоте происходит разрыв столба жидкости под действием сил тяжести и поток нарушается, так как атмосферное давление обеспечивает подъём только на высоту около 10-ти метров. Чтобы способом нагнетания поднять столб водного раствора на высоту более ста метров необходимо в корневой системе создать давление более 10-ти атмосфер. Это без учёта гидравлического сопротивления, с учётом же гидравлического сопротивления объёмного потока - до 40-ка атмосфер (по данным [7]). Таких давлений в растительном мире не наблюдалось. Обеспечить подъём на большую высоту обоими способами физически возможно только за счёт последовательного ступенчатого подъёма, обеспечивая на каждой ступени одинаковое (близкое к атмосферному) давление.

МЕХАНИЗМ ФОРМИРОВАНИЯ ВОСХОДЯЩЕГО ОБЪЁМНОГО ПОТОКА ПИТАТЕЛЬНОГО РАСТВОРА В ПУЧКЕ КСИЛЕМЫ

Авторы [7] отмечают: “Любая теория, объясняющая транспорт воды по ксилеме, не может не учитывать следующие наблюдения:

1. Анатомические элементы ксилемы – тонкие мёртвые трубки, диаметр которых варьирует от 0,01 мм в “летней” древесине до 0,2 мм в “весенней” древесине.
2. Большие количества воды движутся по ксилеме с относительно высокой скоростью: у высоких деревьев она составляет до 8 м/час (2,2 мм/сек),...
3. Для подъёма воды по таким трубкам к вершине высокого дерева необходимо давление порядка 4000 кПа (40 атм., прим. авт.). Самые высокие деревья – секвойи в Калифорнии и эвкалипты в Австралии – достигают высоты более 100 м. Вода способна подниматься по тонким смачивающимся трубкам благодаря своему высокому поверхностному натяжению (это явление называется капиллярностью), однако только за счёт этих сил даже по самым тончайшим сосудам ксилемы вода не поднимается выше 3-х метров”.

Экспериментально установлено, что в растительном мире объёмный поток обеспечивается методом всаса. “Доказательством того, что жидкость внутри ксилемных сосудов сильно напряжена (растянута), служат суточные колебания диаметра древесных стволов, измеряемые инструментом под названием дендрограф. Минимальный диаметр

отмечен днём, когда интенсивность транспирации наивысшая. Натяжение столба воды в ксилемном сосуде немного втягивает его стенки (из-за адгезии), и сочетание этих микроскопических сжатий даёт фиксируемую прибором общую “усадку” ствола.” [7].

а) Особенности ксилемной адгезии

Если вода за счёт капиллярности не поднимается выше 3-х метров, то, что же поднимает её по сосудам ксилемы на высоту более 100 метров?

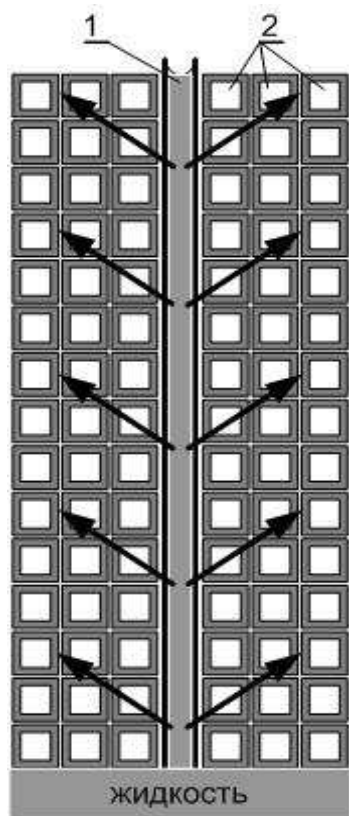


Рис. 1

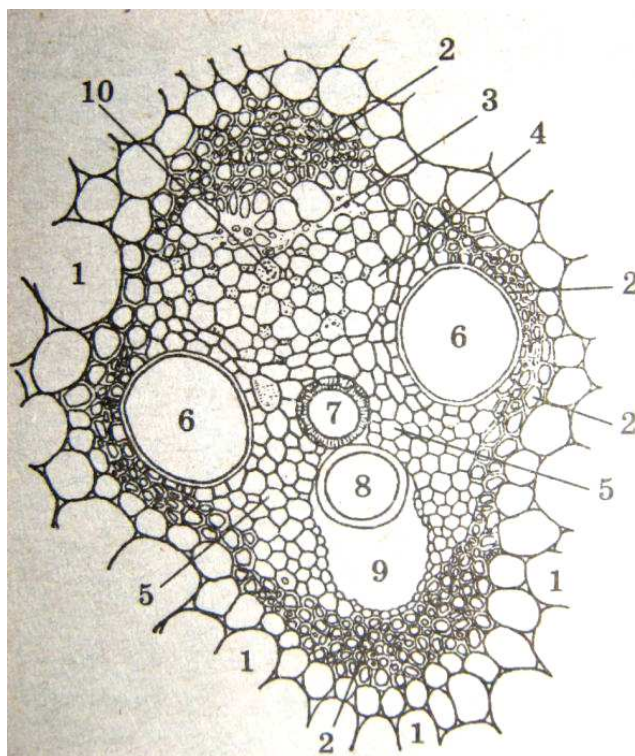


Рис. 2

На столб жидкости, находящийся в капилляре, действуют две внешние силы (сила гравитации и силы адгезии (силы сцепления между молекулами жидкости и стенки капилляра)), и внутренняя сила сцепления молекул жидкости между собой (силы когезии). Соотношение этих сил и определяет поведение и характеристики капиллярного столба. Выпишем аналитические зависимости, определяющие соотношение этих сил. Для того чтобы капиллярный столб жидкости достиг определённой высоты необходимо равенство сил тяжести и сил адгезии между жидкостью и капиллярной стенкой, соответствующих этой высоте.

$$P = mg = \pi \cdot r^2 \cdot h \cdot \rho \cdot g; \quad (1) \quad F_{\text{адг}} = S_{\text{адг}} \cdot f_{\text{адг}}^{\text{уд}} = 2\pi \cdot r \cdot h \cdot f_{\text{адг}}^{\text{уд}}; \quad (2)$$

В (1) и (2): P - вес столба жидкости, m - масса столба жидкости, g - ускорение свободного падения, r - радиус капилляра, h - высота столба жидкости, ρ - плотность жидкости, $F_{\text{адг}}$ - полная сила адгезии столба жидкости со стенкой капилляра, $S_{\text{адг}}$ - площадь адгезии столба жидкости со стенкой капилляра, $f_{\text{адг}}^{\text{уд}}$ - удельная (на единицу площади) сила адгезии столба жидкости со стенкой капилляра.

Сравнивая (1) и (2) видим, что при постоянной высоте столба жидкости, с увеличением радиуса капилляра вес растёт в квадратичной зависимости, а силы адгезии в линейной. И, наоборот, с уменьшением радиуса вес столба уменьшается обратно пропорционально квадрату радиуса, а силы адгезии обратно пропорционально первой

степени радиуса. Отсюда, чем меньше радиус капилляра, тем длиннее столб жидкости, удерживаемый силами адгезии. Выше мы отмечали, что по данным [7] высота столба жидкости в сосуде ксилемы диаметром 0,01 мм, достигает 3-х метров. Расчетная величина капиллярного поднятия воды для частиц почвы размером 0,001 мм, составляет порядка 75 метров. [6]. Автор [6] указывает размеры частиц почвы, но можно предположить, что размеры почвенных капилляров сопоставимы с ними по величине. Казалось бы, растению выгодно иметь как можно более тонкие сосуды ксилемы, что обеспечивает большую высоту подъёма воды. Однако здесь вступает в противоречие закон Пуазейля. Согласно этого закона объёмный расход жидкости в сосуде при заданном перепаде давлений уменьшается обратно пропорционально четвёртой степени радиуса (см. например, [1]). По данным [7] для подъёма воды к вершине больших деревьев по сосудам ксилемы диаметром 0.01 мм, требует для существующих объёмных расходов перепада давлений порядка 40 атмосфер. Даже незначительное уменьшение диаметра сосудов ксилемы потребует многократного увеличения и без того огромного перепада давлений. Так какой же выход нашла эволюция в процессе естественного отбора? Вернёмся к соотношениям (1) и (2). Для удержания в капилляре столба жидкости определённой высоты необходимо равенство веса столба и сил адгезии между столбом жидкости и стенкой капилляра: $P = F_{\text{адг}}$ (3). Конечно, для строгих расчётов необходимо учитывать факт не параллельности сил в (3). Это приведёт к появлению определённого коэффициента. Но нам для уяснения механизма усиления сил адгезии будет достаточно и равенства (3). Распишем выражение (3). $mg = S_{\text{адг}} \cdot f_{\text{адг}}^{\text{уд}}$ (4). Из (4) получаем:

$$\frac{m}{S_{\text{адг}}} = \frac{f_{\text{адг}}^{\text{уд}}}{g} = \text{const} \quad (5)$$

Из (5) следует, что отношение массы (соответственно и веса) капиллярного столба жидкости к удерживающим его силам сцепления, которые пропорциональны площади адгезии, есть величина постоянная, т.к. расположенные в правой части равенства, удельная сила сцепления и ускорение свободного падения величины постоянные для конкретных условий. Чтобы поднять раствор на большую высоту (увеличить массу столба) необходимо увеличивать силы сцепления. Выше мы показали, что достижение этого эффекта только за счёт уменьшения диаметра капилляров ограничено законом Пуазейля. Но эволюция методом естественного отбора нашла способ удовлетворить требования закона Пуазейля и использовать соотношение (5). Не уменьшая диаметр капиллярных сосудов менее 0,01 мм., морфология ксилемного пучка позволяет в десятки раз увеличить силы адгезии. Для уяснения механизма этого усиления рассмотрим рисунки 1 и 2. На Рис.1 вертикально изображён ксилемный сосуд – 1, окружённый по всей высоте паренхимными клетками – 2. На Рис.2 (рисунок взят из [2], где обозначен под №3) изображено поперечное сечение ксилемного пучка. На Рис.2 цифрами 6, 7 и 8 изображены ксилемные сосуды, цифрой 5 обозначены клетки ксилемной паренхимы, окружающие сосуды. Ксилемные сосуды, состоящие из члеников у лиственных деревьев и из трахеид у более древних хвойных пород, имеют в своих стенках огромное количество пор. Через эти поры столб жидкости в сосуде смачивает клеточные стенки паренхимы, что многократно увеличивает площадь, а, следовательно, и силы адгезии. Необходимо отметить, что клеточные стенки состоят в основном из целлюлозных микрофибрил, обладающими огромной суммарной площадью, с которыми и связываются силами адгезии молекулы воды. Многочисленные водные нити, проходящие через поры от капиллярного столба жидкости, внутри себя связаны силами когезии, а со стенками клеток паренхимы связаны силами адгезии. В совокупности с большим количеством клеток паренхимы это создаёт огромные силы сцепления и согласно (5) позволяет удерживать в подвешенном состоянии большие массы воды, которые при малом диаметре сосудов, поднимаются на большую высоту. На Рис.1 жирными стрелками условно обозначены силы сцепления между водным столбом сосуда и клеточными стенками окружающей сосуд паренхимы.

Но силы адгезии не способны обеспечивать объёмный расход. Они лишь обеспечивают поднятие столба жидкости до равновесного состояния, определяемого соотношением (3) и удерживать его на соответствующей высоте.

б) Роль транспирации

Процесс транспирации, процесс испарения влаги с поверхности растений в атмосферу связан с закономерностями, описывающими состояние влажного воздуха. Важнейшими термодинамическими характеристиками окружающего воздуха, самым непосредственным образом влияющими на интенсивность транспирации, являются степень сухости и температура. Чем суше воздух и выше его температура, тем интенсивнее транспирация. Абсолютная влажность воздуха определяется количеством влаги (пара), содержащимся в единице объёма воздуха. Определённой температуре и абсолютной влажности соответствует своё парциальное давление паров влаги. Для каждой температуры имеется максимально возможное парциальное давление, максимально возможная влажность воздуха, при которых прекращается дальнейшее насыщение воздуха парами влаги и прекращается транспирация. Это состояние называется точкой росы. Относительная влажность или степень сухости, определяются как отношение абсолютной влажности к максимально возможной влажности при данной температуре (или отношение парциального давления паров влаги к максимально возможному парциальному давлению). На практике степень сухости определяется с помощью психрометров по температурам сухого и влажного термометров. При состоянии точки росы относительная влажность составляет 100%. При снижении температуры, снижается максимально возможное парциальное давление и точка росы наступает уже при малой абсолютной влажности. По этой причине в осенний период транспирация и питание растений прекращается, а в весенний период, с подъёмом температуры выше точки росы питание возобновляется.

Составим математическую модель подъёма питательных растворов.

Биологические организмы являются исключительно сложными структурами, в которых протекают одновременно и взаимозависимо множество биохимических и биофизических процессов. Эти процессы в определённых ситуациях усиливают друг друга, в других взаимно гасят. При этом зависимости чаще всего носят наиболее сложный нелинейный характер. В совокупности это представляет большие трудности при количественном описании. Автор не претендует на количественную точность и конкретную приложимость описания. Мы ставим задачу выявления биофизических зависимостей формирующих водоподъёмные свойства в ксилеме и в почве.

Математическую модель совокупности биофизических процессов составим применительно к одному капилляру ксилемного пучка.

Определим массовый расход воды, испарившейся с поверхности листьев, питающихся с одного общего сосуда ксилемного пучка. Методика расчёта взята из [4]. Расход тепла Q_1 , пошедшего на испарение влаги с поверхности листьев, находится их уравнения: $Q_1 = G \cdot r$, *вт.* (6) где G , *кг/сек* - массовый расход испарившейся влаги с поверхности листьев, питающихся с одного общего сосуда ксилемного пучка; r , *дж/кг* – скрытая теплота парообразования, определяется по таблицам теплофизических свойств воды и водяного пара.

Одновременно вследствие разности температур окружающего воздуха и поверхности листьев, охлаждающихся в результате испарения влаги, листьям передаётся от воздуха расход тепла Q_2 . $Q_2 = \alpha \cdot F(t' - t'')$, *вт.* (7)

где α , *вт/(м² · град)* – коэффициент теплоотдачи; F , *м²* - площадь поверхности листьев, питающихся с одного общего сосуда ксилемного пучка; t' , - температура окружающего воздуха; t'' - температура поверхности листьев.

В первом приближении разность температур между окружающим воздухом и поверхностью листьев можно брать как разность температур между сухим и влажным термометрами психрометра.

При достижении равновесия между потерей и притоком тепла будет справедливо равенство между (6) и (7).

$$Q_1 = Q_2 \text{ или } G \cdot r = \alpha \cdot F(t' - t'') \quad (8)$$

Искомую величину массового расхода воды, приходящегося на один ксилемный сосуд определим из (8).

$$G = \frac{\alpha \cdot F(t' - t'')}{r}, \text{ кг/сек} \quad (9)$$

К чему приводит расход воды на испарение из капиллярных сосудов ксилемы? Это приводит к понижению уровня воды в капиллярах и как следствие возникают силы Лапласа, тянущие ксилемный столб жидкости вверх, совершая работу против сил гравитации. Остаётся вопрос, как достаточно слабые силы Лапласа поднимают 100 метровый столб жидкости, преодолевая при этом ещё и силы адгезии по всему столбу?

Транспирация многими авторами отмечается как вредное для растений явление. Как видим это не так, транспирация энергетически обеспечивает процесс подъёма раствора по ксилеме и порождает силы Лапласа. Во-вторых, транспирация (испарение воды из раствора), повышает концентрацию питательных веществ в растворе, находящемся в листьях растений и тем самым облегчает их усвоение при течении биохимических реакций.

в) Возникновения объёмного потока за счёт волны разрежения

Возможный механизм возникновения объёмного потока изображён на рисунке 3 и представляется следующим образом. В результате транспирации из ксилемного сосуда испаряется некоторая масса жидкости (обозначенная на Рис.3 как Δm), определяемая из выражения (9). Столб жидкости опускается ниже верхней кромки сосуда на величину Δh (см. Рис.3), что порождает силы Лапласа. В данной ситуации верхняя часть столба жидкости оказывается под воздействием 3-х внешних разнонаправленных сил, что вызывает локальное растяжение. Это силы адгезии, притягивающие жидкость к стенкам капилляра и через водные нити, проходящие через многочисленные поры, к клеточным стенкам ксилемной паренхимы. Силы Лапласа, которые тянут вверх капиллярный столб, а вместе с ним через водные нити, проходящие через поры, и жидкость, запасённую в целлюлозных стенках паренхимы. И, наконец, силы гравитации, которые тянут жидкость в капиллярном столбе и окружающей паренхиме, вниз. Под воздействием этих трёх сил производится работа против внутренних сил когезии и в растянутой зоне накапливается потенциальная энергия неравновесности и неравновесность по давлению между зоной растяжения и окружающей областью. Из трёх внешних сил активной является сила Лапласа. Именно она производит работу растяжения, запускает своеобразный вакуумный насос. Перепад давления в соответствии с законом Пуазейля вызывает объёмный поток жидкости из окружающей области в зону растяжения. Так как над возникшей зоной растяжения, сверху под воздействием транспирации и сил Лапласа формируется новая зона растяжения, то основной приток жидкости возможен только снизу. Этот приток осуществляется из ниже лежащей области капилляра и через поры из окружающей паренхимы. Зона растяжения паренхимы апопластным путём заполняется из нижележащих слоёв паренхимных клеток. В результате такого перетока жидкости зона растяжения опускается ниже, так как сверху благодаря транспирации формируются всё новые и новые зоны растяжения. Волны растяжения непрерывно бегут от устьиц листьев к волоскам корней.

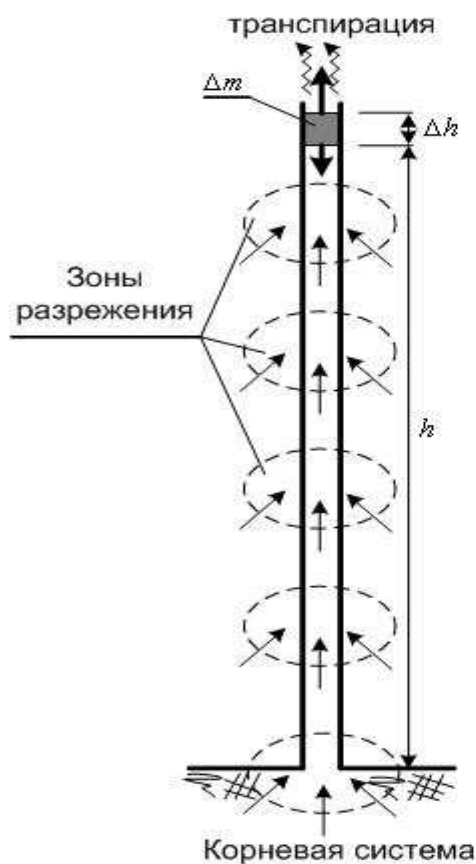


Рис. 3

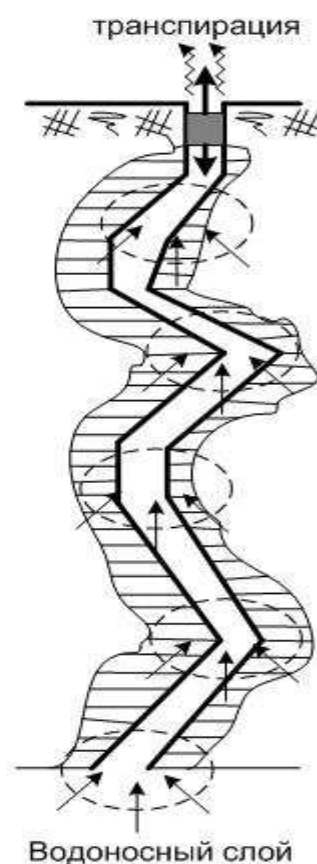


Рис. 4

Чем интенсивней транспирация, тем интенсивнее формируются и опускаются волны разрежения, обеспечивая восходящий объёмный поток питательных растворов.

Запишем аналитическую зависимость между массовой (следовательно и энергетической) мощностью транспирации, работой сил Лапласа и частотой волны разрежения, обеспечивающих объёмный поток в ксилемном пучке.

Для конкретного капилляра величина силы Лапласа определяется краевым углом и есть величина постоянная. Краевой угол зависит от диаметра капилляра, материала стенки и рода жидкости. [5]. Сила Лапласа должна совершить работу по поднятию всего столба жидкости на величину Δh (испарившаяся часть столба жидкости) или, тоже самое, совершить работу по поднятию массы Δm , вместо испарившейся из капилляра, на высоту h (см. Рис.3). Причём производить эту работу с такой скоростью (соответствующей мощности), чтобы обеспечить массовую мощность транспирации определяемую из (9). Запишем работу, производимую силой Лапласа:

$$A = F_{\pi} \cdot h = \Delta m \cdot g \cdot h, \text{ дж.} \quad (10)$$

где A - работа; F_{π} - сила Лапласа; h - высота подъёма влаги от волосков корней до листьев; Δm - масса испарившейся жидкости; g - ускорение свободного падения.

Из (10) определяем величину массы жидкости Δm , которую сила Лапласа способна поднять на требуемую высоту. Если разделить массовую мощность транспирации из (9) на величину массы, которую способна поднять сила Лапласа, мы получим количество зон растяжения, которые ежесекундно формируются силой Лапласа для обеспечения массовой мощности транспирации. Чем больше мощность транспирации, тем выше частота волн разрежения, а, следовательно, и мощность объёмного потока. Действует своеобразная транспирационная помпа.

Реализованный эволюцией механизм подъёма, с одной стороны резко увеличивает условное проходное сечение для объёмного потока (так как сечение потока во внутрь

зоны растяжения примерно равно половине площади условной поверхности охватывающей всю зону растяжения, на Рис.3 – замкнутые пунктирные линии). С другой, на порядок снижается длина канала (от периферии зоны растяжения к её центру, вместо длины всего капилляра). Вместе это резко снижает гидравлическое сопротивление на пути потока (диссипативный порог рассеяния потоков энергии [3]). Это в свою очередь резко снижает необходимые перепады давления. Во-вторых, многочисленные зоны растяжения, перемежаемые с окружающими их областями нормального давления, не позволяют в подвешенном силами адгезии столбе жидкости, превысить силы когезии (силы внутреннего сцепления) и тем самым разорвать объёмный поток.

В настоящее время для транспортировки жидкости в растениях рассматривают апопластный, семипластный и вауколярный пути. Выше мы показали, что апопластный путь имеет место во взаимосвязи с гидродинамическим потоком по сосудам ксилемы. Причём главную роль апопластный путь (стенки ксилемной паренхимы) играет для значительного (на порядок) увеличения сил адгезии. Сколько-нибудь заметная роль семипластного и вауколярного пути у автора вызывает сомнение. Эти пути важны для обмена, обеспечивающего метаболизм в клетке. Осмос также не способен обеспечить мощные транспортные потоки жидкости. Конечно значение осмоса нельзя недооценивать. Но осмос выполняет скорее защитные функции. Закрытие устьиц за счёт явления осмоса предотвращает обезвоживание и гибель растений при длительной засухе.

Динамика подъёма питательных растворов в растительном мире соответствует универсальной динамике неравновесных биологических систем, основы которой изложены в [3].

МЕХАНИЗМ ФОРМИРОВАНИЯ ВОСХОДЯЩИХ ПОТОКОВ В ПОЧВЕ

Самый поверхностный слой суши почва – это особое природное образование, обладающее присущими только ей строением, составом и свойствами. Водоподъёмная способность почвы обуславливается капиллярным поднятием, которое связано с механическим составом почвы и её структурой. Хорошо развитая структура почвы – условие для создания в ней благоприятного воздушного и влажностного режима для развития растений. Капиллярная вода имеет большое значение для питания растений. Расчетная величина капиллярного поднятия воды для частиц почвы размером 0,001 мм, составляет порядка 75 метров. [6]. Однако в природе эта величина редко достигает 5-6 метров и в среднем значительно ниже. Например, для супесей она варьирует в пределах 120-150 см, а в песках изменяется от 10 до 100 см. Различают несколько форм почвенной влаги. “Гигроскопическая, сорбированная твёрдыми частицами, вода относится к прочно связанной и не может перемещаться в почве. Плёночная вода является рыхлосвязанной и в состоянии медленно перемещаться от почвенных частиц с относительно толстой плёнкой к частицам с более тонкой плёнкой. Почвенная вода, перемещающаяся свободно по профилю почвы, может относиться к капиллярной, движение которой связано с пониженным давлением в тонких порах и трещинах, и гравитационной, мигрирующей под влиянием силы тяжести”. [6].

Механизм формирования восходящих потоков влаги в почве с точки зрения физики совершенно аналогичен ранее рассмотренному механизму в ксилеме. Разница только в морфологии. Схематично механизм изображён на Рис.4. На рисунке в центральной части зигзагообразно обозначен капиллярный канал, случайно сформированный из пор и трещин, имеющий поперечные размеры сопоставимые с поперечным сечением ксилемных сосудов. Вокруг капиллярного канала штриховкой обозначена область микротрещин, соединённых между собой и с капиллярным каналом. Это область плёночной, рыхлосвязанной влаги. Она играет ту же роль, что и ксилемная паренхима – резко увеличивает силы адгезии. Линейно капилляры могут тянуться от водоносного слоя до самой поверхности. Но могут быть и в виде прерывистой ломаной линии. Необходимо лишь, чтобы охватывающие их области микротрещин непрерывно простирались от

водоносного слоя до поверхности. В такой случайным образом сформировавшейся структуре, под действием транспирации действует уже рассмотренный механизм формирования объёмного потока, действует та же транспирационная помпа.

Водоподъёмная способность почвы усиливается за счёт процессов в ксилеме растений. Волны разряжения в ксилеме доходят до волосков корней и далее переходят в почву, тем самым вызывая эффект всасывания влаги из окружающего корень пространства. Это в свою очередь приводит к подтягиванию воды из более низких горизонтов почвы. К тому же органические остатки способствуют формированию капиллярной системы в почве. Польза агротехнического приёма рыхления междурядий растений связана с тем, что уменьшается бесполезная транспирация через почву, и питательные растворы экономней используются для роста растений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Механизм подъёма питательных растворов в растениях и в почве имеет единую физическую природу. Транспирация порождает силы Лапласа в капиллярных структурах, а силы Лапласа приводят в действие “вакуумные насосы” этих структур. Принципиальные различия проявляются лишь в формировании структуры капиллярных систем. В растениях процесс формирования капиллярных систем генетически предопределён ферментативным набором и носит чисто биологический характер. В почве капиллярная система обусловлена физическими условиями среды, в которых она формируется, и во много носит случайный характер, хотя и здесь воздействие живого, органического мира весомо проявляется.

ЛИТЕРАТУРА

1. Антонов В.Ф., Черныш А.М. и др. Биофизика. – М.: Гуманит. изд. Центр ВЛАДОС, 2006г.-288 с.
2. Каменский А.А., Ким А.И. и др. Биология. – М.: ЭКСМО, 2003г. – 640с.
3. Косарев А.В. Биодинамика, механизм и условия производства кооперативных потоков энергии в биологических структурах. // Вестник Оренбургского гос. у-та. – 2004, №6 – с. 93-99.
4. Мурин Г.А. Теплотехнические измерения. – М.: Энергия, 1968г. – 584с.
5. Сивухин Д.В. Общий курс физики. Т.2. Термодинамика и молекулярная физика. – М.: Наука, 1979г. – 552с.
6. Сладкопепцев С.А. Землеведение и природопользование. – М.: Высшая школа, 2005г. – 357с.
7. Тейлор Д., Грин Н., Стаут У. Биология. Т.1 и 2: Пер. с англ. / Под ред. Р. Сапера. – М.: Мир, 2002г. – 890с.