УДК 581.1 DOI 10.12737/5698

Механизм продвижения воды в капиллярах ксилемы растений*

И. А. Кипнис, Ю. М. Вернигоров

Рассмотрен механизм подъёма воды в ксилеме, который позволяет описать распределение воды в растениях с учётом их анатомического строения, архитектурной формы и воздействующих внешних факторов. Выдвинуто предположение, что основным механизмом продвижения воды в растениях является капиллярный подъём. Основная движущая сила, поднимающая воду до вершины растения, — поверхностное натяжение в менисках капилляров. Установлено, что условием подъёма воды в растениях является, во-первых, наличие горизонтального перемещения воды. Во-вторых, суммарная площадь поперечного сечения капилляров должна увеличиваться от комля к вершине. Показано, что высоту растений определяет количество боковых ветвей, а также наличие поперечных пластинок со сквозными отверстиями в сосудах ксилемы. Приведено объяснение механизма автоколебательного режима транспирации растений на малых временных интервалах.

Ключевые слова: *капилляры, ксилема, модель, транспирация, растение.*

Введение. Вода является одной из основных субстанций, обеспечивающих жизнедеятельность растений. Она участвует в сложных процессах формирования внутренней структуры и внешнего вида растения. В замкнутой цепи оборота воды «почва — растение — атмосфера — почва» достаточно хорошо изучены физические свойства почв и движение в них воды [1, 2], а также влияние физических и химических явлений на рост и развитие растений [3–5].

Вопрос о факторах, обеспечивающих подъём воды и её продвижение в корневой системе, стволах, стеблях и листьях, изучается более 250 лет [6]. Однако до настоящего времени не существует ясного понимания этого процесса.

Если при объяснении подъёма воды в растениях исключить из рассмотрения понятия «сосущей силы» [6] или «присасывающей силы транспирации» [7] и всё, с этими терминами связанное, то можно выделить гипотезы, которыми за неимением других объясняют в настоящее время наличие восходящего транспирационного тока воды в ксилеме растений.

По одной из гипотез причиной возникновения восходящего транспирационного тока воды считается наличие градиента водного потенциала между корнями и листьями растения, создаваемого нижним и верхним концевыми двигателями [4]. Нижний концевой двигатель — корневое давление, под действием которого вода поступает из корня в капилляры ксилемы. Наличие корневого давления подтверждают:

— возникновение пасоки (выделение сока при перерезке стебля растения на небольшом расстоянии от почвы);

— гуттация, наблюдаемая на неповреждённом растении.

Верхний концевой двигатель — транспирация. С ней связано продвижение воды от более насыщенных ею клеток и сосудов к поверхности листа. Транспирация приводит к обезвоживанию клеток листа. Считается, что при отсутствии листьев в сухой сезон и при высокой влажности атмосферного воздуха, когда транспирация минимальна, работает только нижний концевой двигатель. Величина корневого давления невелика. На неё влияют как внешние, так и внутренние факторы, но при оптимальных условиях она равна 0,1–0,15 МПа [4] и может уменьшаться при недостатке влаги в почве.

Осмотический потенциал корневой системы у растений средней полосы колеблется в интервале 0,5–3 МПа [8]. Сопоставление этой величины с приведённой выше величиной корневого

* Работа выполнена в рамках инициативной НИР.

давления указывает на наличие значительных потерь давления воды при её перемещении из почвы через клетки коры, апопласт и симпласт, эндодерму и перецикл к центральному цилиндру корня и к сосудам ксилемы.

Опытные факты говорят о следующем. На срезанном весной и помещённом в воду, не имеющем цветков и листьев побеге (транспирация в этом случае минимальна) через некоторое время появляются почки и распускаются листья и цветы. Срезанные и помещённые в воду цветы и другие растения достаточно долго сохраняют форму и внешний вид, а некоторые растения существуют вплоть до развития новой корневой системы. Корневое давление во всех случаях отсутствует. Это значит, что в растение продолжает поступать вода по существующей капиллярной сети. Попытка закупорить срез ветки желатином и опустить ветку в сосуд с водой приведёт к тому, что листья быстро завянут [9], поскольку вода не будет поступать в ксилему из сосуда. Транспирация с поверхности листьев будет ещё продолжаться, но количество воды в сосудистой системе листовых пластин будет уменьшаться, и листья начнут подсыхать. Если вовремя прервать процесс начинающегося подсыхания, срезав желатиновую заглушку, то подъём воды в листья восстановится под действием сил поверхностного натяжения воды в мениске капилляров.

Другая гипотеза о причинах подъёма воды предполагает существование в ксилеме непрерывных водяных нитей. Впервые эта идея была сформулирована Е.-Ф. Вотчелом в 1897 году [6], а позднее — Диксоном и Джоли [10]. Согласно этой теории, вода в сосудах ксилемы образует непрерывные водяные нити, проходящие от корней до самых верхних листьев. Силы сцепления между молекулами воды не допускают разрыва водяных нитей. А сила, тянущая воду вверх, передаётся вниз по стеблю благодаря силе сцепления между молекулами воды. По разным оценкам прочность на разрыв водяной нити может достигать от 20 МПа [10] до 30 МПа [11]. Однако, если допустить, что это в самом деле имеет место, необходимо обратить внимание на следующее. Любая механическая сила характеризуется тремя параметрами: точкой приложения, величиной и направлением действия. В восходящем транспирационном токе воды в капиллярах ксилемы действующая сила поверхностного натяжения направлена вертикально вверх, а точками приложения силы вследствие непрерывности водяных нитей являются водяной мениск в капилляре и та часть корневой системы, откуда вода поступает в ксилему. Следовательно, при большом дефиците влаги в почве и высокой температуре воздуха водяная нить между точками приложения сил должна стать значительно тоньше и испытывать натяжение от 20 до 30 МПа. Согласно [12], средняя длина трахеид, например, сосны — 2,8 мм, а ели — 2,8–5 мм (при диаметре от 20 до 40 мкм). Количество окаймлённых пор на радиальных стенках каждой ранней трахеиды — от 70 до 90 штук. Простой расчёт показывает, что в среднем на одном погонном метре цепочки трахеид ксилемной нити ствола хвойного дерева имеется от 200 до 400 трахеид и от 8000 до 15000 окаймлённых пор (с торусом). Диаметр окаймлённых пор у разных пород колеблется от 8 до 31 мкм, а диаметр отверстия в порах — от 4 до 8 мкм. Торус, находящийся внутри полости окаймлённой поры, расположен симметрично относительно отверстий и крепится к самой поре с помощью замыкающей плёнки поры [13]. Подошедшая к окаймлённой поре вода изменяет направление движения с вертикального на горизонтальное и, обтекая торус, переходит в соседнюю трахеиду. При этом восходящий ток воды оказывает одностороннее давление на торус. Таким образом, гипотетическая водяная нить не является строго вертикальной и однородной по структуре. Сила поверхностного натяжения воды в мениске капилляра не может быть меньше силы натяжения нити, так как в противном случае это приведёт к опусканию мениска вниз и прекращению подъёма воды и транспирации. При наличии транспирации сила поверхностного натяжения должна быть не меньше силы натяжения водяной нити. Эта же сила должна действовать на все ткани, в том числе на молодые ткани заболони, торуса, замыкающих плёнок пор, через которые проходит водяная нить, а также на более мягкие ткани листьев. И эти ткани должны иметь соответствующую механическую

прочность. При высоком одностороннем давлении воды торус может закупорить выходное отверстие поры. Но в литературных источниках нет ни сведений, обосновывающих теорию водяных нитей, ни сведений о механической прочности тканей и клеточных структур, через которые проходит водяная нить.

В [10] приводятся факты, также ставящие под сомнение справедливость теории водяных нитей. Так, в одном из опытов на стволах деревьев с двух противоположных сторон и на различной высоте делали неполные поперечные разрезы. Оба разреза проходили через центр ствола и перекрывали друг друга. Согласно теории водяных нитей, это должно было остановить движение воды вверх по стволу, поскольку нарушалась непрерывность водяных нитей в сосудах. Но в этом эксперименте вода всё же продолжала подниматься. Это означает, что вода каким-то образом поднималась, минуя разрезы. В [14] было высказано предположение о наличии в стволах деревьев кроме восходящего вертикального транспирационного тока в ксилеме ещё и горизонтального (радиального или тангенциального) её продвижения в древесных тканях. Экспериментальное подтверждение этого можно найти в [15], где авторы сообщают, что краска, введённая в ксилему, передвигается по спирали приблизительно на 90° на каждый метр подъёма. В этой же работе приводится утверждение о том, что спиральный подъём ксилемного сока обеспечивает более равномерное распределение воды по всем частям кроны, чем строго вертикальный. Эти выводы основаны на наблюдениях, показавших, что дуб белый, в котором ксилемный сок передвигается вверх почти вертикально, меньше повреждается от болезни увядания, вызванной сосудистым бактериозом, чем дуб болотный, в котором восходящий транспирационный ток проходит по спирали и расходится в верхней части растения.

По-видимому, ксилема высших растений не является набором простых вертикальных капилляров, по которым движется вода, а представляет более сложную структуру, в которой продвижение воды происходит не только вертикально и прямолинейно.

Подъём воды имеет капиллярную природу и не осуществляется за счёт осмотического потенциала клеток стенок сосудов ксилемы. Это подтверждается следующим экспериментом, проведённым Э. Страсбургером и рядом других учёных и описанным К. Даддингтоном [10]. Пикриновая кислота (являющаяся ядом для растительной клетки), введённая в ствол через разрезанные сосуды, поднималась на очень большую высоту и достигала листьев, хотя она убивала все встречавшиеся на её пути живые клетки. Но если живая клетка убита и все (в том числе осмотические) процессы в ней прекращены, то следует предположить, что подъём жидкости в капиллярных сосудах ксилемы, клеточные стенки которых убиты, обусловлен исключительно её взаимодействием со стенкой сосуда, т. е. обычным капиллярным подъёмом жидкости.

Таким образом, подъём воды в ксилеме растений обусловлен физическими законами подъёма жидкости в капиллярах. В данном случае не имеют значения ни наличие верхнего и нижнего концевых двигателей, ни гипотетические водяные нити, ни осмотический потенциал клеток стенок сосудов ксилемы. Эти гипотезы не могут объяснить наличие восходящего транспирационного тока воды в ксилеме главным образом потому, что они не учитывают особенности анатомического строения растений и их архитектурных форм во взаимосвязи с физическими процессами, происходящими при распределении воды в ветвящейся капиллярной системе ксилемы, а также с воздействующими на растения физическими и химическими факторами.

Цель работы. Показать следующее.

1) Восходящий транспирационный ток воды в ксилеме растений обусловлен силами поверхностного натяжения воды в менисках капилляров.

2) Возможно построение математических моделей архитектурных форм растений. Для этого следует учитывать анатомическое строение органов растений и процессы распределения воды

в ветвящихся капиллярных системах во взаимосвязи с воздействующими на растения физическими и химическими факторами.

Основная часть. При объяснении подъёма воды (или иной жидкости) в капилляре радиуса r на высоту h традиционно рассматривают погружённый в воду стеклянный вертикальный капилляр и записывают условие равенства двух сил:

— силы, обусловленной весом столба воды в капилляре P, направленной вертикально вниз;

— силы поверхностного натяжения жидкости в мениске капилляра $F_н$, направленной вверх.

Уравнение равновесия этих сил для цилиндрического капилляра записывается в виде

$$P = F_н \leftrightarrow \pi r^2 h\rho g = 2\pi r \sigma \cos \alpha, \quad (1)$$

где ρ — плотность воды, g — ускорение свободного падения, α — угол смачивания, σ — коэффициент поверхностного натяжения воды.

Полагая α = 0, ρ = 0,998·10^3 кг/м^3 при 20 °С, g = 9,8 м/с^2, σ = 0,0728 Н/м, из (1) можно получить формулу для определения высоты подъёма воды в капилляре:

$$h = 0{,}15 \cdot 10^{-4} / r \quad (2)$$

Диаметр трахеид и сосудов в стволах хвойных и лиственных деревьев варьируется в диапазоне от 2·10^{-5} м до 6·10^{-4} м. В капиллярах таких диаметров вода может достичь высот соответственно 1,5 и 0,5 м. Даже при диаметре капилляра, равном 2·10^{-6} м, высота подъёма воды в нём составляет всего 15 м. Сила поверхностного натяжения в мениске капилляра такого радиуса равна 2,28·10^{-7} Н (или 2,33·10^{-8} кгс). Нетрудно показать, что возникающее при этом механическое напряжение в водяной нити в капилляре составляет величину порядка 0,074 МПа (0,74 бар), что до 400 раз меньше её прочности [11] на разрыв. В природе деревья, имея капиллярное строение сосудов ксилемы, могут достигать высот 100 и более метров, что не согласуется с классической формулой Жюрена (2).

Это противоречие разрешено при моделировании распределения воды в системе, состоящей из вертикального капилляра и симметрично присоединённых к нему в разных уровнях прямолинейных боковых капиллярных ветвей равного радиуса r, наклонённых под углом β к горизонтали. Расстояние между уровнями — h_1 [16]. Показано, что общая высота подъёма воды в вертикальном капилляре $h_{n\,об}^{(N)}$ и её продвижение в правой и левой ветвях разных уровней $L_{n\,пр/лв}^{(N)}$ описываются соотношениями:

$$h_{n\,об}^{(N)} = h + (N)\, h_1 - h_1 \sum\nolimits_{(N)}^{n} \frac{1}{2n+1}, \quad (3)$$

$$L_{n\,пр/лв}^{(N)} = \left(h - h_1 \sum\nolimits_{(N)}^{n} \frac{1}{2n+1} \right) / \sin \beta, \quad (4)$$

где N — количество уровней в системе, n — номер рассматриваемого уровня, h — высота подъёма воды в одиночном вертикальном капилляре равного радиуса r.

Из (3) и (4) следует, что подъём воды в вертикальном капилляре такой системы выше, чем в одиночном вертикальном капилляре. Общая высота подъёма воды увеличивается при увеличении количества ветвей и расстояния между ними, но не зависит от угла наклона боковых ветвей. Наибольшее продвижение воды в боковых ветвях имеет место в самом нижнем уровне и уменьшается в каждом последующем.

Добавление одиночных асимметричных элементов к этой системе приводит к дополнительному увеличению $h_{n\,об}^{(N)}$ и $L_{n\,пр/лв}^{(N)}$. В [17] получены соотношения, описывающие подъём воды в вертикальном капилляре и продвижение её в боковых ветвях 5-уровневой системы при шести капиллярных ветвях в каждом уровне:

$$h_{n\,об}^{(N)} = h + (N)\,(h_1 + \Delta h_1) - h_1 \sum\nolimits_{(N)}^{n} \frac{1}{6n+1} - \Delta h_1 \sum\nolimits_{(N)}^{n-1} \frac{1}{6n-2}, \quad (5)$$

$$L_{1(2,3)}^{N(n)} = \left(h - h_1 \sum\nolimits_{(N)}^{n} \frac{1}{6n+1} - \Delta h_1 \sum\nolimits_{(N)}^{n-1} \frac{1}{6n-2} \right) \Big/ \sin\beta, \quad (6)$$

$$L_{4(5,6)}^{N(n)} = \left(h - h_1 \sum\nolimits_{(N)}^{n} \frac{1}{6n+1} - \Delta h_1 \sum\nolimits_{(N)}^{n-1} \frac{1}{6n-2} \right) \Big/ \sin\beta. \quad (7)$$

Анализ полученных соотношений показывает, что увеличение количества капиллярных ветвей в уровне и увеличение количества уровней приводят к увеличению продвижения воды в боковых капиллярах всех уровней и в вертикальном капилляре.

Применимость полученных в [17] результатов к реальным растениям можно показать на примере пихты Нордмана (Abies nordmanniana). Внизу вокруг ствола в одном уровне расположены 5–6 наиболее длинных ветвей. Они занимают почти всю окружность ствола. Чуть выше этих ветвей (на величину Δh_1, примерно равную диаметру этих ветвей) в одном уровне расположены ещё 3–4 ветви такого же диаметра и длины. Ветви этого ряда по вертикали располагаются «между» нижними. Скелетные ветви последующих уровней расположены по отношению друг к другу на расстоянии h_i, много большем Δh_1. Длина ветвей в этих уровнях тем меньше, чем больше номер уровня. В промежутках между уровнями скелетных ветвей на стволе имеются короткие, несимметричные отростки и отдельные веточки (не образующие скелетных ветвей). Возможно, одна из их функций — обеспечение подъёма воды в капиллярной сети ксилемы до ближайшей вышележащей скелетной ветви. А сама пихта имеет характерную пирамидальную форму кроны.

Прямолинейность свойственна стволам многих растений. В отличие от стволов боковые побеги и ветви часто выглядят как разнообразные математические кривые линии. Криволинейные ветви могут иметь самый разный вид. Так, например, ствол фанерофитов [18] вертикален, а боковые ветви напоминают математическую экспоненциальную кривую. Внешне боковые побеги эвгалофита солероса (*Salicornia sp.*) [13] имеют вид параболических кривых, попарно симметрично отходящих от прямолинейного ствола. Точно так же расположены боковые побеги погремка большого (*Rhinanthus major*) [13].

В [19] получены соотношения, описывающие продвижение воды в симметричной многоуровневой капиллярной системе с прямолинейным вертикальным и криволинейными боковыми капиллярами, имеющими форму параболы и описываемыми функцией $y(x) = h_1 + kx^n$ в виде:

$$\breve{h}_{m\,об}^{(M)} = h + (M)\, h_1 - h_1 \sum\nolimits_{(M)}^{m} \frac{1}{2m+1}, \quad (8)$$

$$\breve{L}_{m\ \text{пр/лв}}^{(M)} = \frac{h - h_1 \sum\nolimits_{(M)}^{m} \frac{1}{2m+1}}{1 - \cos\theta_m^{(M)}}, \quad (9)$$

где M — количество уровней в капиллярной системе; m — номер рассматриваемого уровня; $\theta_m^{(M)}$ — угол наклона касательной к менискам в капиллярах разных уровней, определяемый соотношением:

$$\theta_m^{(M)} = \operatorname{arctg}\left[kn \left(\sqrt[n]{\frac{h - h_1 \sum\nolimits_{(M)}^{m} \frac{1}{2m+1}}{k}} \right)^{n-1} \right]. \quad (10)$$

Сравнивая величины продвижения воды в вертикальном капилляре и в криволинейных капиллярах разных уровней, можно отметить следующее.

— По мере увеличения количества уровней величина продвижения воды в каждом последующем более высоком уровне криволинейных капилляров меньше, чем в капиллярах предыдущих уровней.

— Угол наклона касательной к мениску в капиллярах растёт с увеличением n и k, то есть ветвь поднимается более круто. При этом наибольший угол наклона касательной к мениску имеет место в капилляре самого нижнего уровня, и этот угол уменьшается в каждом последующем уровне.

— Высота подъёма воды в вертикальном капилляре увеличивается по мере роста «этажности» капиллярной системы.

— Продвижение воды в криволинейных капиллярах всегда больше, чем в прямолинейных капиллярах тех же уровней, наклонённых к горизонтали под тем же углом, что и касательная к мениску в капилляре.

Во всех рассмотренных моделях, описываемых соотношениями (3) — (10), обнаруживается интересное свойство, впервые описанное в [16]: фигура, полученная при последовательном соединении линией менисков капилляров разных уровней и вертикального капилляра, соответствует форме кроны дерева или листа. Это может служить доказательством того, что своей специфической формой кроны и листьев растения обязаны наличию в них капиллярных систем.

Принятая нами для расчётов степенная функция $y(x) = h_1 + k\,x^n$ содержит два параметра k и n, физический смысл которых применительно к древесным растениям может заключаться в следующем. В [3] и других работах описаны явления фото-, термо- и гравитропизмов, совместное действие которых приводит к искривлению формы ветви и её росту против силы тяжести. Причиной возникновения тропизмов является воздействие гормона ауксина (β-индолилуксусной кислоты) на клетки растений в период роста. При неравномерном освещении побега происходит перемещение ауксина в сторону неосвещённого участка и увеличение концентрации ауксина в теневой стороне бокового побега — и здесь (т. е. на нижней стороне) ускоряется рост клеток. Аналогичное действие оказывает и температура: активность ауксина уменьшается на более нагретой части побега. Повышенная концентрация ауксина делает более эластичными и способными к растяжению ткани побега в зоне его действия. Клеточные структуры побега на обращённой к источнику света и (или) тепла стороне растут медленнее, и побег изгибается в сторону источника. Воздействие ультрафиолета с длиной волны 280 нм разрушает ауксин, что также приводит к его неравномерному распределению на освещённом и теневом участке бокового побега [3]. Описывая эти явления, авторы не отвечают на вопрос, до каких пор будет изгибаться боковой побег при неравномерном действии ауксина. Можно предположить, что побеги будут изгибаться, пока не примут положение, параллельное падающим на них лучам света, что исключит неравномерное распределения ауксина. Отсюда следует, что угол наклона ветвей будет зависеть от места географического расположения растущего дерева. В южных климатических зонах солнце поднимается высоко — и ветви должны расти более круто, чем в северных широтах. То есть имеет место «географический тропизм», а показатель n в полученном выше уравнении характеризует степень этого тропизма. Коэффициент k является фокусом кривой. Возможно, его смысл состоит в том, что по мере роста растения диаметр ствола вдоль вертикальной оси дерева не остаётся одинаковым и уменьшается к верхней части. Одновременно с увеличением диаметра в нижней части ствола и увеличением длины нижних ветвей апикальные точки роста этих ветвей удаляются от ствола, и ауксин уже не достигает нижних боковых ветвей вблизи их соединения со стволом и не оказывает на них действия. Рост и растяжение клеток происходят в этой зоне равномерно, и угол наклона этих ветвей постепенно уменьшается. Для таких ветвей увеличивается фокус параболы: $k < 1$. В то же время в верхней части ствола распределение ауксина в растущих побегах неравномерно, и они изгибаются до тех пор, пока не станут параллельными падающим лучам света. В природе описанное явление можно наблюдать на примере пихты Нордмана, у которой нижние ветви отходят от ствола под небольшим углом к горизонтали, а самые верхние молодые ветви растут криволинейно.

Аномально высокий подъём воды в ксилеме может быть также обусловлен специфическим анатомическим строением её сосудов. В [14] показано, что перфорационные пластинки с одним или несколькими сквозными отверстиями [13] и [17], образующиеся при слиянии конечных торцевых клеток стенок трахеид, компенсируют часть веса воды силами упругости пластинки, на которую вода действует. В зависимости от соотношения диаметров сосуда и отверстий в перфорационных пластинах и соосности взаимного положения пластин высота подъёма воды в сосуде, а следовательно, и высота растения, может превосходить высоту подъёма воды, регламентируемую (2), в несколько раз.

Габитус древесных растений весьма разнообразен. И среди разнообразия архитектурных конструкций растений можно найти побеговые системы, отходящие от стволов криволинейно [13]. К ним относятся, например, конструктивные модели Аттимса, Лёйвенберга, Рау, Скарроне. Ветви в данных моделях имеют вид параболической кривой. Дихотомически ветвящиеся побеги образующего куртины поликарлика в модели Шута имеют экспоненциальную форму ветвей первого порядка и параболическую — ветвей второго порядка. В [20] получены аналитические соотношения для определения величины продвижения воды в криволинейных капиллярах разных форм, описываемых уравнениями вида: $y(x) = a + k\,x^n$, $y = a^x - 1$, $y = e^{kx} - 1$ и рядом других. При этом показано, что продвижение воды в криволинейных капиллярах является функцией угла наклона касательной к водному мениску к горизонтали, а объём воды, поднимающейся в боковых криволинейных ветвях, при прочих равных условиях всегда больше, чем в прямолинейных. Таким образом, математические модели продвижения воды в ветвящихся капиллярных системах, полученные в [14, 16, 17, 19, 20], позволяют описать процесс подъёма воды в растениях с учётом их анатомического строения и архитектурной формы.

Результаты моделирования движения воды в древесных стволах показали [14], что для обеспечения бесперебойного подъёма воды в капиллярной сети растений необходимо выполнение двух условий. Первое — наличие кроме вертикального ещё и горизонтального её перемещения. Второе — выполнение соотношения:

$$\sum q_i \pi r_i^2 \le \sum m_i \pi r_{i+1}^2, \tag{11}$$

где q_i и m_i — количество капилляров в предшествующем i и вышележащем $i + 1$ уровнях.

Физический смысл (11) состоит в том, что для подъёма воды в капиллярной системе необходимо, чтобы суммарная площадь капилляров каждого последующего уровня была не меньше суммарной площади предыдущего уровня. При выполнении этих условий увеличивается возможность перемещения воды в системе капилляров. Этот вывод соответствует анатомическому строению деревьев. Согласно [12], количество сосудов и площадь их сечения возрастает от комля к вершине. В проводящую систему растений входит ещё и разветвлённая сосудистая система ветвей и листьев разных уровней, поэтому можно полагать постоянство выполнения (11) и говорить о высокой степени подвижности воды в растении. Этим также можно объяснить описанный выше результат опыта с поперечным разрезом стволов деревьев в разных уровнях.

В рамках рассмотренной модели капиллярного подъёма воды в [16] приведено объяснение механизма наблюдаемого автоколебательного режима транспирации растений на малых временных промежутках. Предполагалось, что, достигая концов капилляров в проводящих пучках, вода выходит из них (вода, выйдя из капилляра, образует мениск выпуклой формы [7]), смачивает расположенные рядом с капиллярами стенки межклетника — и процесс подъёма воды прекращается, поскольку вне капилляра вогнутого мениска нет, и сила поверхностного натяжения, поднимавшая воду, исчезает. Детально процесс перехода воды из капилляра на стенки межклетника можно описать, опираясь на результаты работ [21] и [22]. В [21] указано на возможность, а в [22] теоретически и экспериментально показано, что профиль скоростей движения воды в капиллярах не совпадает с пуазейлевским распределением, а именно: скорость жидкости вблизи стенки ци-

линдрического капилляра имеет максимальное значение, существенно превышающее и среднее значение скорости по сечению, и скорость в центре капилляра. Экспериментально обнаружен эффект скачкообразного движения мениска жидкости в цилиндрических стеклянных капиллярах диаметрами $3{,}4 \cdot 10^{-4}$ м и 10^{-3} м — как стоящих вертикально, так и наклонённых к горизонтали. Цифровая видеосъёмка показала, что по мере заполнения капилляра вдоль его стенки скользит вверх тонкая плёнка жидкости (авторы [21, 22] называют её прекурсионной), значительно опережающая мениск. Опережение может достигать $2{,}6 \cdot 10^{-2}$ м. Когда сила, обусловленная поверхностным натяжением, становится равной силе начального напряжения сдвига в жидкости, происходит срыв основной массы жидкости относительно плёнки вдоль стенки, что фиксируется в виде скачка столбика жидкости. Прекурсионная плёнка при движении может перейти из капилляра на поверхность стенок межклетника, а последующий скачкообразный подъём воды за счёт напряжения сдвига может вывести воду за край капилляра. При этом мениск исчезает, и дальнейший процесс происходит как описано в [16]. Это ещё раз подтверждает вывод о том, что процесс продвижения воды в ксилеме растений обусловлен силами поверхностного натяжения воды в менисках капилляров.

Выводы.

1. Распределение воды в ветвях разных уровней неодинаково. Наибольшее продвижение воды происходит в ветвях нижнего уровня и уменьшается в каждом последующем уровне, образуя при этом специфическую форму кроны дерева или листа.

2. Высота подъёма воды в вертикальном капилляре зависит от количества ветвей в уровне, расстояния между уровнями и не зависит от формы и угла наклона боковых ветвей.

3. Высоту растения определяет наличие поперечных перфорированных перегородок в капиллярных сосудах ствола. Это делает возможным подъём воды в стволе на высоту, большую, чем рассчитанная по формуле Жюрена для одиночного вертикального капилляра.

4. Географический тропизм связан с географической широтой места произрастания растения и с искривлением его ветвей.

5. Для бесперебойного подъёма воды в растении необходимы следующие условия:

— наличие кроме вертикального ещё и горизонтального перемещения воды;

— начиная от комля к вершине суммарная площадь каждого последующего поперечного сечения капилляров должна быть больше предыдущего, что соответствует реальному анатомическому строению деревьев.

6. Построенные капиллярные модели позволяют математически описать распределение воды в ксилеме растений в соответствии с их анатомическим строением, архитектурной формой. Данные модели показывают, что основным механизмом продвижения воды в растениях является её капиллярный подъём, создаваемый поверхностным натяжением воды в менисках капилляров, и испарение.

Библиографический список

1. Шеин, Е. В. Курс физики почв / Е. В. Шеин. — Москва : Изд-во Моск. гос. ун-та, 2005. — 432 с.

2. Теория и методы физики почв / под ред. Е. В. Шеина, Л. О. Карпачевского. — Москва : Гриф и К, 2007. — 616 с.

3. Якушкина, Н. И. Физиология растений / Н. И. Якушкина, Е. Ю. Бахтенко. — Москва : ВЛАДОС, 2005. — 463 с.

4. Кузнецов, В. В. Физиология растений / В. В. Кузнецов, Г. А. Дмитриева. — Изд. 2-е, перераб. и доп. — Москва : Высш. шк., 2006. — 742 с.

5. Ботаника. Учеб. для вузов : в 4 т. / П. Зитте [и др.] ; на основе учеб. Э. Страсбургера [и др.]. Т. 2. Физиология растений / под ред. В. В. Чуба. — Москва : Академия, 2008. — 496 с.

6. Рубин, Б. А. Курс физиологии растений : учеб. для ун-тов / Б. А. Рубин. — Изд. 4-е, перераб. и доп. — Москва : Высш. шк., 1976. — 576 с.

7. Якушина, Н. И. Физиология растений / Н. И. Якушина. — Москва : Просвещение, 1980. — 308 с.

8. Малиновский, В. И. Физиология растений / В. И. Малиновский. — Владивосток : Изд-во Дальневост. гос. ун-та, 2004. — 109 с.

9. Генкель, П. А. Физиология растений / П. А. Генкель. — Москва : Просвещение, 1970. — 192 с.

10. Даддингтон, К. Эволюционная ботаника / К. Даддингтон ; пер. с англ. Е. Е. Беренгартен ; под ред. Т. И. Серебряковой. — Москва : Мир, 1972. — 307 с.

11. Пахомова, Г. И. Водный режим растений / Г. И. Пахомова, В. К. Безуглов. — Казань : Изд-во Казан. ун-та, 1980. — 252 с.

12. Уголев, Б. Н. Древесиноведение и лесное товароведение : учеб. / Б. Н. Уголев. — 3-е изд., стер. — Москва : Академия, 2010. — 272 с.

13. Тимонин, А. К. Ботаника : учеб. для студентов высш. учеб. заведений : в 4 т. Т. 3. Высш. растения / А. К. Тимонин. — Москва : Академия, 2007. — 352 с.

14. Вернигоров, Ю. М. Капиллярная модель древесных стволов / Ю. М. Вернигоров, И. А. Кипнис // Вестн. Дон. гос. техн. ун-та. — 2012. — № 6 (67). — С. 26–40.

15. Крамер, П. Д. Физиология древесных растений / П. Д. Крамер, Т. Т. Козловский. — Москва : Лес. пром-сть, 1983. — 464 с.

16. Вернигоров, Ю. М. Математическое моделирование распределения жидкости в ветвящихся капиллярных системах / Ю. М. Вернигоров, И. А. Кипнис // Вестн. Дон. гос. техн. ун-та. — 2010. — Т. 10, № 8 (51). — С. 1195–1206.

17. Кипнис, И. А. Продвижение воды в системе несимметричных линейных капилляров / И. А. Кипнис, Ю. М. Вернигоров // Вестн. Дон. гос. техн. ун-та. — 2013. — № 3–4 (72–73). — С. 54–63.

18. Лотова, Л. И. Ботаника. Морфология и анатомия высших растений / Л. И. Лотова. — 4-е изд., доп. — Москва : ЛИБРИКОМ, 2010. — 512 с.

19. Кипнис, И. А. Капиллярная модель габитуса растений / И. А. Кипнис, Ю. М. Вернигоров // Изв. Юж. федер. ун-та. Техн. науки. — 2013. — № 9. — С. 250–255.

20. Кипнис, И. А. Математическая модель подъёма воды в простых криволинейных капиллярах / И. А. Кипнис, Ю. М. Вернигоров // Вестник Дон. гос. техн. ун-та. — 2013. — № 5, 6 (74). — С. 110–120.

21. Де Жен, П. Ж. Смачивание : статика и динамика / П. Ж. де Жен // Успехи физ. наук. — 1987. — Т. 151, вып. 4. — С. 619–681.

22. Кирколуп, Е. Р. Разработка устройств для исследования свойств жидкости в капиллярной гидродинамике : дис. … канд. техн. наук / Е. Р. Кирколуп. — Барнаул, 2008. — 146 с.

Материал поступил в редакцию 16.12.2013.

References

1. Shein, E. V. Kurs fiziki pochv. [Soil Physics course.] Moscow : Moscow State University, 2005, 432 p. (in Russian).

2. Shein, E. V., Karpachevsky, L. O., eds. Teoriya i metody fiziki pochv. [Theory and methods of Soil Physics.] Moscow : Grif i K, 2007, 616 p. (in Russian).

3. Yakushkina, N. I., Bakhtenko, E. Y. Fiziologiya rasteniy. [Plant Physiology : textbook for students.] Moscow : VLADOS, 2005, 463 p. (in Russian).

4. Kuznetsov, V. V., Dmitrieva, G. A. Fiziologiya rasteniy. [Plant Physiology.] 2nd revised and enlarged ed. Moscow : Vysshaya shkola, 2006, 742 p. (in Russian).

5. Zitte, P., et al. Botanika. Uchebnik dlya vuzov: v 4 t. [Botany. Textbook for high schools : in 4 vol.] based on the textbook by E. Strasburger, et al., transl. from German. Vol. 2. Chub, V. V., ed. Fiziologiya rasteniy [Plant Physiology.] Moscow : Akademiya, 2008, 496 p. (in Russian).

6. Rubin, B. A. Kurs fiziologii rasteniy : uchebnik dlya universitetov. [Plant Physiology course: textbook for universities.] 4th revised and enlarged ed. Moscow : Vysshaya shkola, 1976, 576 p. (in Russian).

7. Yakushina, N. I. Fiziologiya rasteniy. [Plant Physiology.] Moscow : Prosveschenie, 1980, 308 p. (in Russian).

8. Malinovsky, V. I. Fiziologiya rasteniy. [Plant Physiology.] Vladivostok, FEFU Publ. Centre, 2004, 109 p. (in Russian).

9. Henkel, P. A. Fiziologiya rasteniy [Plant Physiology.] Moscow : Prosveschenie, 1970, 192 p. (in Russian).

10. Daddington, K. Evolyutsionnaya botanika. [Evolutionary Botany.] transl. from English by E. E. Berengarten, T. I. Serebryakova, ed. Moscow : Mir, 1972, 307 p. (in Russian).

11. Pakhomova, G. I., Bezuglov, V. K. Vodnyy rezhim rasteniy. [Plant moisture status.] Kazan : Kazan Federal University Publ. Centre, 1980, 252 p. (in Russian).

12. Ugolev, B. N. Drevesinovedeniye i lesnoye tovarovedeniye : uchebnik. [Wood Science and Forestry Commodity : textbook.] 3rd ed., reimpr., Moscow : Akademia, 2010, 272 p. (in Russian).

13. Timonin, A. K. Botanika : uchebnik dlya studentov vysshikh uchebnykh zavedeniy : v 4 t. [Botany: textbook for universities in 4 vol.] Vol. 3. Vysshiye rasteniya. [Higher Plants.] Moscow : Akademiya, 2007, 352 p. (in Russian).

14. Vernigorov, Y. M., Kipnis, I. A. [Capillary model of tree trunks.] Vestnik of DSTU, no. 6 (67), 2012, pp. 26–40 (in Russian).

15. Kramer, P. D., Kozlowski, T. T. Fiziologiya drevesnykh rasteniy. [Physiology of woody plants.] trans. from English. Moscow : Lesnaya promyshlennost, 1983, 464 p. (in Russian).

16. Vernigorov, Y. M., Kipnis, I. A. Matematicheskoye modelirovaniye raspredeleniya zhidkosti v vetvyashchikhsya kapillyarnykh sistemakh. [Mathematical modeling of liquid distribution in branch capillary systems.] Vestnik of DSTU, vol. 10, no. 8 (51), 2010, pp. 1195–1206 (in Russian).

17. Kipnis, I. A., Vernigorov, Y. M. Prodvizheniye vody v sisteme nesimmetrichnykh lineynykh kapillyarov. [Water advancing in asymmetrical linear capillary system.] Vestnik of DSTU, no. 3-4 (72–73), 2013, pp. 54–63 (in Russian).

18. Lotova, L. I. Botanika. Morfologiya i anatomiya vysshikh rasteniy. [Botany. Morphology and anatomy of higher plants.] 4th revised and enlarged ed. Moscow : LIBRIKOM, 2010, 512 p. (in Russian).

19. Kipnis, I. A., Vernigorov, Y. M. Kapillyarnaya model gabitusa rasteniy. [Capillary model of plant habit.] Izvestiya of Southern Federal University. Technical sciences. No. 9, 2013, pp. 250–255 (in Russian).

20. Kipnis, I. A., Vernigorov, Y. M. Matematicheskaya model podyema vody v prostykh krivolineynykh kapillyarakh. [Water rise mathematical model in simple curvilinear capillaries.] Vestnik of DSTU, no. 5/6 (74), 2013, pp. 110–120 (in Russian).

21. De Gennes, P. G. Smachivaniye: statika i dinamika. [Wetting: Statics and Dynamics.] Physics-Uspekhi, vol. 151, no. 4, 1987, pp. 619–681 (in Russian).

22. Kirkolup, E. R. Razrabotka ustroystv dlya issledovaniya svoystv zhidkosti v kapillyarnoy gidrodinamike : dis. … kand. tekhn. nauk. [Development of devices for studying fluid properties in capillary hydrodynamics: Cand. tech. sci. diss.] Barnaul, 2008, 146 p. (in Russian).

MECHANISM OF WATER ADVANCING IN PLANT XYLEM CAPILLARIES*

I. A. Kipnis, Y. M. Vernigorov

The mechanism of water rise in the xylem which allows the description of the water distribution in plants taking into account their anatomy, architectural form, and the influencing external factors is considered. The assumption is made that the primary mechanism for the water promotion in plants is a capillary rise. The major driving force to lift water to the top of the plant is the superficial tension in the capillary menisci. It has been established that the condition for lifting water in plants is, firstly, the presence of the water horizontal movement. Secondly, the total cross-section area of capillaries should increase from the butt-end to the top. It is shown that the plant height is determined by the number of its lateral branches, as well as the presence of cross perforated plates in the xylem vessels. The mechanism of the self-oscillating mode of the plant transpiration at small time intervals is explained.
Keywords: *capillaries, xylem, model, transpiration, plant.*

* The research is done within the frame of the independent R&D.