

УДК 531/534: [57+61]

МЕХАНИКА ФОРМИРОВАНИЯ ЗОНЫ РОСТА В КОРНЯХ РАСТЕНИЙ

С.А. Логвенков^{1,2}, А.А. Штейн¹

¹ Институт механики Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Россия, 117899, Москва, Мичуринский проспект, 1, e-mail: stein@imes.msu.ru

² Государственный университет – Высшая школа экономики, Россия, 101000, Москва, ул. Мясницкая, 20, e-mail: logv@bk.ru

Аннотация. Предложена одномерная модель роста корня в зоне растяжения. Рост рассматривается как необратимая деформация твердой фазы (клеточных стенок), которая управляется механическими напряжениями в этой фазе, формирующимися в результате взаимодействия давления в жидкой фазе (внутриклеточного) и внешней сжимающей нагрузки. Ростовая вязкость твердой фазы считается зависящей от внутреннего параметра (плотности химических связей), изменение которого описывается кинетическим уравнением, определяющим скорость формирования и распада связей. Модель позволяет описать конечность длины зоны роста растяжением, ее зависимость от внешних нагрузок и влияние нагрузок на среднюю длину клеток.

Ключевые слова: рост корня, зона роста, многофазные среды, влияние механических напряжений на рост биологических тканей, математические модели.

ВВЕДЕНИЕ

Продольный рост корня осуществляется в короткой (не более 1 см) области, примыкающей к кончику (рис. 1). Растущая часть корня состоит из двух зон: меристемы (зоны делений) и зоны растяжения [2, 6]. В меристеме, протяженность которой, как правило, существенно меньше, чем у зоны растяжения, происходят клеточные деления, при этом средняя длина клеток мало меняется с удалением от кончика. С переходом в зону растяжения деление клеток прекращается, и клетки всех тканей переходят в фазу роста за счет продольного растяжения. В конце зоны растяжения удлинение клеток останавливается (зона покоя).

Механизмы организации роста корня, в частности, формирования зон, остаются во многом неясными. В первую очередь естественно поставить вопрос, каким образом механические (включая ростовые) характеристики растущей ткани предопределяют наблюдаемые закономерности ростовой деформации и разметки на зоны. В число фактов, которые требуется объяснить, входят формирование зоны растяжения конечной длины (остановка роста), зависимость этой длины от внутриклеточного давления и внешней сжимающей нагрузки, взаимосвязь этих динамических характеристик со средней длиной клеток. Соотношение названных эффектов с тонкими, в частности молекулярными, механизмами представляет собой предмет более детализованного анализа и соответствует переходу к иному масштабному уровню.

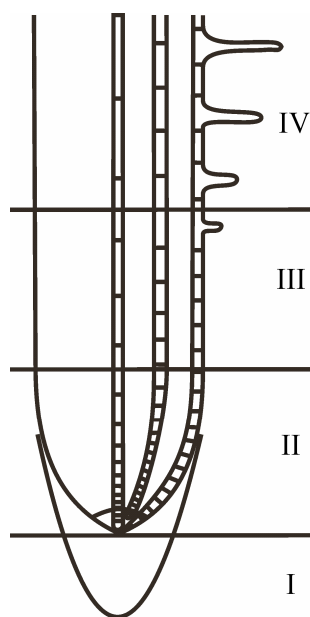


Рис. 1. Строение растущей части корня: I – чехлик, II – меристема, III – зона растяжения, IV – зона дифференцировки. Схема не воспроизводит реальное соотношение длин зон

Между тем даже первоначальное крупномасштабное математическое моделирование процесса роста корня на основе отчетливых физических гипотез, объясняющее известные закономерности, до сих пор не выполнено. Некоторые авторы предпринимали попытки математически описать прекращение растяжения клеток [3, 10, 16, 17]. При этом, однако, либо вводились в рассмотрение механизмы, приводившие в расчетах к не наблюдаемым в действительности распределениям внутриклеточного давления вдоль оси корня, либо использовались искусственные гипотезы о реологических свойствах клеточной стенки.

Цель предлагаемой публикации – создание адекватной макроскопической модели продольного роста кончика корня, базирующейся на ясных физических принципах, рассмотрение механических характеристик этого процесса и объяснение на основе разработанной модели основных наблюдаемых закономерностей. Предлагаемая теория, в известной мере, представляет собой базовую конструкцию для дальнейших исследований. Основная концепция реализуемого подхода была ранее сформулирована в [5, 12].

МАТЕМАТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ

Кончик корня не растет непрерывно с одной и той же скоростью. Изучение изолированных корней показало, что ритм их роста может зависеть не только от сезонных изменений, а во многом определяется внутренними факторами [8]. Кроме того, наблюдаются высокочастотные флуктуации скорости кончика. Вместе с тем в течение достаточно длительных периодов времени корень в среднем растет с постоянной скоростью, а меристема и зона растяжения, как целое, сохраняют свои размеры и структуру в системе координат, связанной с окончанием. Это позволяет рассматривать стационарно распределенные по длине корня континуальные (тканевые) и осредненные клеточные кинематические характеристики. Далее будет рассмотрена задача об одномерном стационарном росте деформировании зоны растяжения.

Зона растяжения представляет собой уникальный объект ростовой механики, поскольку ее ростовое деформирование не связано с клеточными делениями.

Будем исходить из представлений о росте ткани как неупругом растяжении под действием напряжений, возникающих в твердой фазе (в данном случае продольной клеточной стенке) из-за совместного действия внутриклеточного давления и внешних сил, с одновременной откладкой нового материала [7]. Будем пользоваться одномерными соотношениями (что соответствует фактическому осреднению по нормальному к оси корня сечению).

Ткань корня может быть рассмотрена как совокупность сообщающихся клеточных объемов, заполненных находящейся под давлением жидкостью. Отсутствие взаимного перемещения клеток относительно друг друга [2, 8] позволяет рассматривать все клеточные стенки как единый деформируемый каркас. Кроме внутриклеточных объемов жидкость присутствует в межклеточном пространстве, а также порах стенок. В данной работе эта (внеклеточная) жидкая фаза, в которой давление намного меньше, чем во внутриклеточной жидкости, отдельно не рассматривается.

Выберем систему координат, связанную с окончанием корня и осью x , направленной вверх. Реологические соотношения для растительной ткани, образованной рядами клеток, подробно обсуждаются в работе [7]. Ниже воспользуемся основными положениями этой работы. Для осевой компоненты среднего по сечению тензора напряжений среды в целом σ примем соотношение

$$\sigma = -p(1 - \alpha) + \alpha\sigma_1,$$

где α является объемной долей продольно ориентированных клеточных стенок, σ_1 – напряжение в продольно ориентированных клеточных стенках, действующее вдоль оси x , p – среднее давление в жидкой фазе, соответствующей внутриклеточному пространству.

Будем предполагать, что благодаря выделению слизи на внешней поверхности корня в области чехлика сила трения со стороны почвы пренебрежимо мала по сравнению с силой сопротивления, приложенной в апикальной зоне корня. Тогда уравнение квазистатического равновесия для ткани корня с учетом отнесенной к площади поперечного сечения сжимающей силы T , действующей на кончик корня, примет вид

$$-T = -(1 - \alpha)p + \alpha\sigma_1.$$

Известно, что в зоне растяжения величина внутриклеточного давления и толщина продольных клеточных стенок остаются, как правило, практически неизменными вдоль оси корня [13, 19]. Механизмы, участвующие в поддержании внутриклеточного давления на постоянном уровне и регулирующие строительство клеточных стенок, здесь не рассматриваются, и в дальнейшем внутриклеточное давление и объемная доля продольных стенок считаются известными постоянными параметрами.

Наряду с упругим растяжением развивается неупругая деформация клеточной стенки на больших временах из-за вязкого течения материала, сопровождаемая встраиванием новой массы, поступающей из жидкости. Примем допущение о линейной зависимости продольной скорости неупругого растяжения стенки от продольного растягивающего напряжения в ней с учетом существования порогового значения напряжения, ниже которого неупругая деформация отсутствует. Получаем следующие уравнения осевого деформирования продольных стенок:

$$\varepsilon = \varepsilon^e + \varepsilon^i, \quad \varepsilon^e = \varepsilon^e(\sigma_1), \quad \dot{\varepsilon}^i = \begin{cases} K(\sigma_1 - Y), & \sigma_1 \geq Y, \\ 0, & \sigma_1 < Y, \end{cases} \quad (1)$$

где ε , ε^e , ε^i – полная, упругая и неупругая деформации продольных стенок в осевом направлении соответственно, $\dot{\varepsilon}^i$ – скорость неупругой деформации, Y – пороговое напряжение, превышение которого приводит к необратимому деформированию, K – обратная ростовая вязкость. В дальнейшем будем считать, что коэффициент обратной ростовой вязкости K зависит от структурного параметра, характеризующего свойства клеточной стенки [3, 15]. Податливость стенок (наклон функции $\varepsilon^e(\sigma_1)$), вообще говоря, зависит от напряжений: в частности, есть данные, что при $\sigma_1 > Y$ она существенно выше, чем при $\sigma_1 < Y$.

Главным структурным компонентом клеточных стенок служит целлюлоза, волокна которой обеспечивают клеткам необходимую прочность. Волокна целлюлозы имеют правильную упаковку и окружены матриксом из других полимерных материалов (гемицеллюлозы, пектина, экстенсина). Существуют различные точки зрения по поводу того, какие именно связи влияют на способность клеточной стенки необратимо растягиваться [18]. Согласно одной из них эта способность регулируется благодаря наличию сильных ковалентных связей в матриксе. Другая теория утверждает, что матрикс своими механическими свойствами обязан большому числу взаимодействий между различными полимерами клеточной стенки и ионами. Хотя до конца не ясно, какие взаимодействия оказывают решающее влияние на механические свойства клеточной стенки, все же, основываясь на вышесказанном, можно считать правомерным введение внутреннего параметра Γ , имеющего смысл числа эффективных связей в единице объема твердой фазы, усредненного по поперечному сечению. Изменение числа эффективных химических связей подчиняется балансовому уравнению, описывающему динамику эффективных связей в единице объема среды,

$$\frac{\partial(\rho\Gamma)}{\partial t} + \frac{\partial(\rho v\Gamma)}{\partial x} = F^+(\Gamma, \rho) - F^-(\Gamma, \rho, \sigma_1) + J_\Gamma,$$

где ρ – кажущаяся плотность материала продольных стенок, v – скорость перемещения твердой фазы, функция $F^+(\Gamma, \rho)$ описывает процесс образования новых связей, функция $F^-(\Gamma, \rho, \sigma_1)$ – их распад, J_Γ описывает приток связей за счет встраивания нового материала, образующегося из жидкой фазы. Аналогичный подход использовался в механике полимеров при описании кинетики процесса структурного стеклования вещества [1]. При выборе конкретного вида функций F^+ и F^- следует учесть, что по достижении максимально возможного количества эффективных связей Γ_{\max} их образование должно прекращаться, а при уменьшении количества связей до нуля должен прекращаться их распад. Кроме того, необходимо принять во внимание, что продольное растяжение способствует разрыву связей [3, 15]. Далее примем простейшую форму соотношения для структурного параметра $z = \Gamma/\Gamma_{\max}$, удовлетворяющую этим условиям:

$$\frac{\partial(\rho z)}{\partial t} + \frac{\partial(\rho v z)}{\partial x} = \rho \left[A(1-z)^\alpha - B(\sigma_1)z^\beta \right] + \theta \tilde{z}, \quad (2)$$

где θ – скорость притока массы на строительство клеточных стенок, а \tilde{z} – относительное количество связей во встраиваемой массе.

Полное описание процесса деформирования растущей части корня получим добавлением к уравнениям (1) и (2) связи между скоростью перемещения твердой фазы и скоростью деформации, а также уравнения баланса массы клеточных стенок

$$\dot{\varepsilon} = \frac{\partial v}{\partial x}, \quad \frac{\partial p}{\partial t} + \frac{\partial p v}{\partial x} = \theta. \quad (3)$$

Естественно предположить, что зависимость $K = K(z)$ – невозрастающая функция структурного параметра, пока он не превышает некоторого критического значения z_c , а при $z > z_c$ клеточная стенка отвердевает и $K = 0$. В силу равновесия твердой и жидкой фаз эти параметры войдут во все соотношения в виде комбинации, содержащей единственное напряжение – напряжение в продольных клеточных стенках σ_1 (или $\Delta\sigma = \sigma_1 - Y$).

В целях получения аналитического решения и упрощения дальнейших оценок коэффициентов будем считать обратную ростовую вязкость кусочно-постоянной функцией: $K = K_0$, пока $z \leq z_c$, и $K = 0$ при $z > z_c$. При численных расчетах будет использована непрерывная зависимость, обеспечивающая быстрое падение K при приближении z к z_c . Рассмотрим для определенности линейные зависимости, т.е. положим показатели степеней α и β в уравнении (2) равными единице, а функцию $B(\sigma_1)$ примем в виде $B(\sigma_1) = B_0(\sigma_1 - Y)$. Форма функции $B(\sigma_1)$ соответствует допущению, что распад связей определяется только напряжением и становится существенным лишь с началом неупругого течения материала стенки. В дальнейшем рассматривается только медленный ростовой процесс, поэтому мы вправе считать, что упругая деформация значительно меньше ростовой. Тогда с учетом стационарности из уравнений (1)–(3) получим систему

$$\frac{dv}{dx} = K(z)\Delta\sigma, \quad (4)$$

$$v \frac{dz}{dx} = A(1-z) - B_0 \Delta\sigma z + \frac{dv}{dx}(\tilde{z} - z). \quad (5)$$

В качестве граничных условий возьмем $v = v_0$ и $z = z_0$ при $x = l_0$, где l_0 – координата начала зоны растяжения. Присутствующие в граничных условиях значения v_0 и z_0 соответствуют скорости клеток относительно окончания и плотности связей по выходе из зоны делений. Длина зоны растяжения l находится из равенства $z(l + l_0) = z_c$. Скорость клеток, выходящих из меристемы (зоны делений) и попадающих в зону растяжения, скорей всего, меняется при изменении осевой нагрузки на корень. Описание такой зависимости требует формулирования дополнительных гипотез об организации зоны делений и зависимости ее характеристик от нагрузки, что в данное время не представляется возможным, поэтому в расчетах величина v_0 считается неизменной.

Если предположить, что встраивающийся материал воспроизводит строение уже существующего, то выполняется равенство $\tilde{z} = z$ и исчезает последнее слагаемое в уравнении (5). Пока ограничимся этим допущением. Тогда выражение для длины зоны растяжения, полученное из решения уравнений (4), (5) с принятыми граничными условиями для кусочно-постоянной функции $K(z)$, имеет вид

$$l = \frac{v_0}{K_0 \Delta\sigma} \left(\left[\frac{(A + B_0 \Delta\sigma)z_0 - A}{(A + B_0 \Delta\sigma)z_c - A} \right]^{\frac{K_0 \Delta\sigma}{(A + B_0 \Delta\sigma)}} - 1 \right). \quad (6)$$

Заметим, что решение уравнения (5) выходит на не зависящую от осевой координаты при $x \rightarrow \infty$ асимптотику лишь при условии $A(1 - z_c) - B_0 \Delta \sigma z_c > 0$. При $\Delta \sigma \rightarrow A(1 - z_c) / (B_0 z_c)$ длина зоны растяжения стремится к бесконечности.

Влияние механических напряжений связано с действием двух различных механизмов: зависимости от напряжений скорости неупругого деформирования, которое характеризуется функцией $K(z)$, и влиянием напряжений на скорость распада связей (интенсивность такого влияния определяется величиной коэффициента B_0). Если $B_0 \Delta \sigma \ll A$, действием второго механизма можно пренебречь.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Интерпретация экспериментальных данных, полученных в опытах по релаксации внутриклеточного давления в органах растений, не испытывающих внешней нагрузки, обычно проводится на основе уравнения [14]

$$\frac{1}{V} \frac{dV}{dt} = \frac{1}{E} \frac{dp}{dt} + \varphi(p - p_c),$$

связывающего скорость изменения объема клетки V за счет упругого растяжения и необратимого деформирования с внутриклеточным давлением. Пороговое внутриклеточное давление p_c , которое необходимо превзойти для возможности необратимого увеличения объема клетки, в корнях кукурузы составляет, по данным, полученным в [11], $0,21 \pm 0,13$ МПа; аналогичные значения приводятся и в других работах. Значение коэффициента обратной ростовой вязкости φ для корней кукурузы, определенное на основании обработки экспериментальных кривых, соответствующих росту с постоянной скоростью, равнялось $0,23 \pm 0,13$ МПа⁻¹ч⁻¹ [11]. В дальнейшем все обсуждаемые числовые значения параметров будут относиться к корням кукурузы. Полученное экспериментально значение обратной ростовой вязкости неплохо согласуется с косвенными оценками. Так, если считать, что скорость роста корня $v_\infty \sim 1,2$ мм/ч [11], скорость поступления клеток в зону растяжений $v_0 \sim 0,1$ мм/ч [2], длина зоны растяжений $l \sim 5$ мм [6], внутриклеточное давление $\sim 0,67$ МПа, пороговое давление $\sim 0,21$ МПа [11], то $\varphi \sim (v_\infty - v_0) / [l(p - p_c)]$, что составит $0,48$ МПа⁻¹ч⁻¹.

Чтобы оценить долю продольно ориентированных клеточных стенок α , рассмотрим одиночную клетку, считая ее форму близкой к цилиндрической. Если средний диаметр и протяженность клетки равны 50 мкм, а толщина клеточной стенки – 1 мкм, то доля клеточной стенки в объеме клетки не превышает величины порядка 0,1. Величины обратной ростовой вязкости K_0 , порогового растягивающего напряжения Y в клеточных стенках, напряжения в клеточных стенках σ_1 связаны с измеряемыми характеристиками посредством соотношений

$$K_0 = \varphi \frac{\alpha}{1 - \alpha}, \quad Y = \frac{1 - \alpha}{\alpha} p_c, \quad \sigma_1 = p \frac{1 - \alpha}{\alpha},$$

откуда получаем, что $K_0 = 0,011 \div 0,053$ МПа⁻¹ч⁻¹, $Y = 0,72 \div 3$ МПа, $\sigma_1 = 4,5 \div 6,3$ МПа.

Определенные трудности возникают при оценивании параметров A и B_0 , z_0 и z_c , входящих в уравнение (5). Оценка диапазона численных значений входящих в

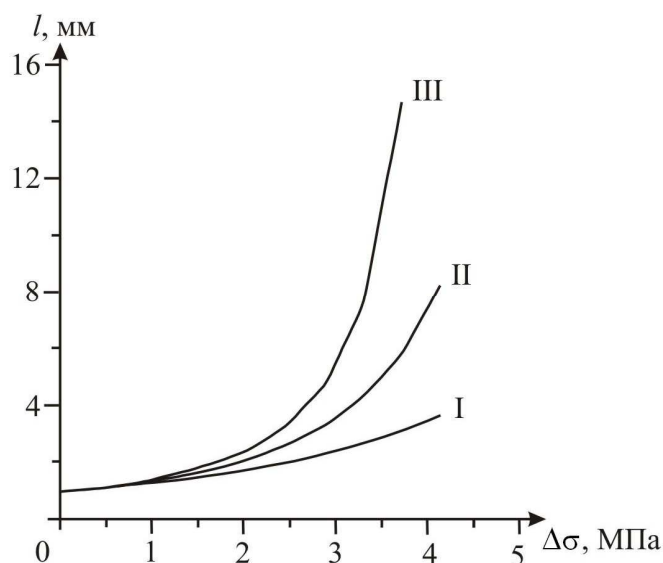


Рис. 2. Зависимость длины зоны растяжений l от растягивающего напряжения в клеточной стенке $\Delta\sigma$: I – $B_0 = 0,0012 \text{ МПа}^{-1} \text{ ч}^{-1}$, II – $B_0 = 0,006 \text{ МПа}^{-1} \text{ ч}^{-1}$, III – $B_0 = 0,009 \text{ МПа}^{-1} \text{ ч}^{-1}$. Значения остальных параметров взяты из таблицы

модель коэффициентов возможна на основании имеющихся данных не в полной мере.

$K_0, \text{ МПа}^{-1} \text{ ч}^{-1}$	$A, \text{ ч}^{-1}$	$v_0, \text{ мм ч}^{-1}$	z_0	z_c
0,053	0,16	0,1	0,1	0,8

В [5] показано, что диапазон значений этих параметров можно выбрать таким образом, чтобы он по порядку величины согласовывался с результатами измерений. В настоящей работе проблема оценок этих параметров не рассматривается: она будет детально исследована в последующих публикациях.

Здесь мы ограничимся демонстрацией того, что развитой теории достаточно для объяснения основных качественных особенностей стационарного роста корня, наблюдаемых экспериментально. Как уже упоминалось, рассматриваемая модель позволяет объяснить конечность длины зоны растяжения. На рис. 2 приведена зависимость длины зоны растяжения от $\Delta\sigma$ – разности растягивающего напряжения в клеточной стенке и порогового напряжения, полученная на основании формулы (6) для кусочно-постоянной функции $K(z)$. Приведенные графики получены для разных значений B_0 при наборе параметров, взятых из таблицы.

Таким образом, модель описывает возрастание длины зоны растяжения с увеличением $\Delta\sigma$. Эта последняя величина растет с внутриклеточным давлением и падает с увеличением сжимающей нагрузки, что соответствует экспериментальным данным [4, 9].

Все последующие графики построены для значений параметров, взятых из вышеприведенной таблицы и $B_0 = 1,2 \cdot 10^{-3} \text{ МПа}^{-1} \text{ ч}^{-1}$. При таком значении B_0

зависимость скорости распада связей от напряжений слабая и основным механизмом, обеспечивающим влияние напряжений, оказывается присутствие ростовой вязкости.

В различных опытах, проводившихся на корнях проростков, отмечается уменьшение скорости прямолинейного роста корня в ответ на приложение механической нагрузки к поверхности его растущей части. При этом длина клеток, покинувших зону растяжения, также оказывается меньше по сравнению с растением, не испытывающим сопротивления прямолинейному росту (более подробная информация, относящаяся к влиянию механического воздействия на рост корней, содержится в обзорной работе [4]). Влияние сопротивления почвы на скорость роста корня и сопоставление с экспериментальными данными работы [9] (кривая на рис. 4 этой работы) приведено на рис. 3. При сопоставлении расчетных и экспериментальных данных учитывался тот факт, что сопротивление, испытываемое датчиком давления в виде металлического стержня с конической насадкой, может превышать осевое сопротивление, испытываемое корнем, в 8–10 раз. Поэтому для сравнения с проведенными расчетами экспериментальный график был сжат вдоль горизонтальной оси в 10 раз. На графике отражено уменьшение скорости роста корня (в процентах по сравнению со скоростью роста корня, не испытывающего сопротивления) при увеличении сопротивления почвы.

Учитывая, что в зоне растяжений отсутствуют деления клеток, уравнение для локального числа клеток в каждом ряду, приходящегося на единицу длины, $n(t, x)$ можно принять в виде [2]

$$\frac{\partial n}{\partial t} + \frac{\partial(nv)}{\partial x} = 0.$$

В случае стационарного роста, учитывая, что $n = 1/L$ [2], где L – средняя

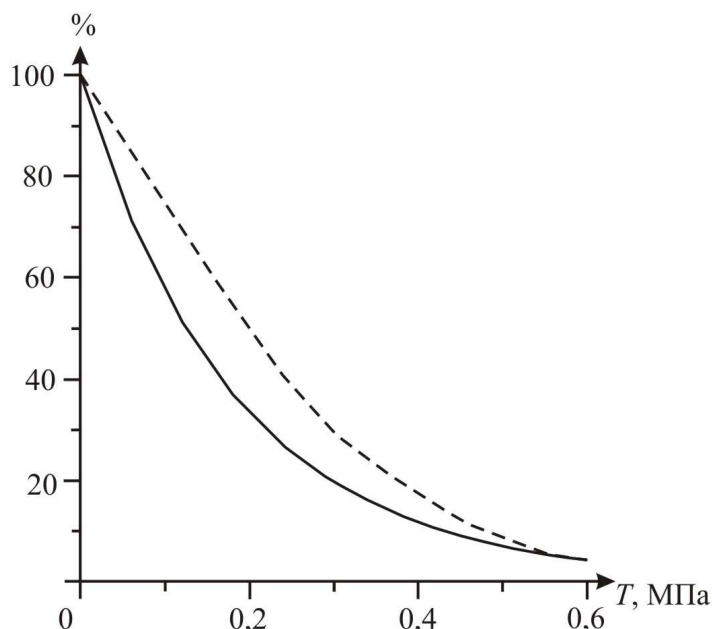


Рис. 3. Отношение скорости роста корня к скорости роста корня, не испытывающего сопротивления (в процентах), в зависимости от сопротивления почвы T . Пунктирная линия – экспериментальные данные [9], сплошная линия – расчет. В расчетах внутриклеточное давление p полагалось равным 0,67 МПа, пороговое напряжение $Y = 1,9$ МПа, а объемная концентрация стенок $\alpha = 0,1$

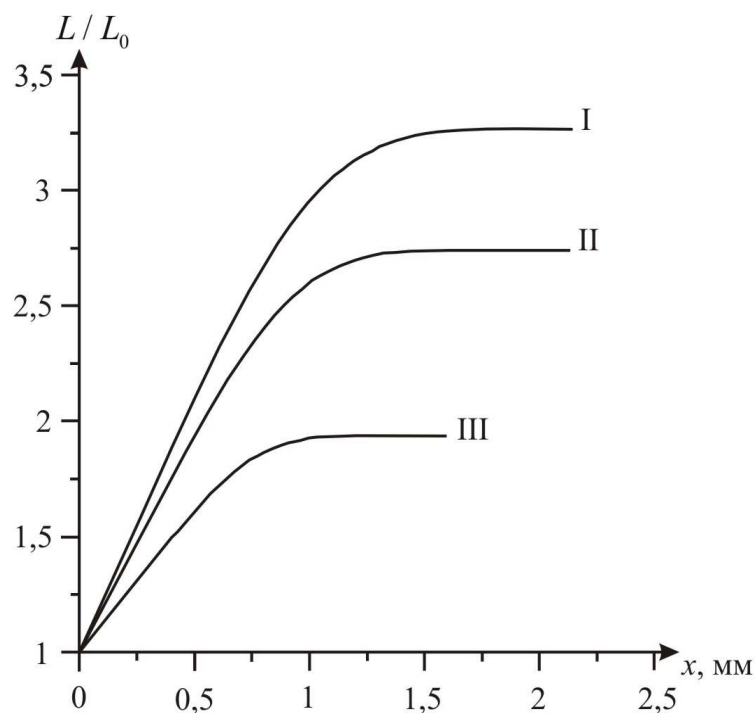


Рис. 4. Распределение вдоль оси корня отношения длины клеток, покидающих зону растяжений, к начальной длине клеток при различных напряжениях в клеточной стенке $\Delta\sigma$: I – $\Delta\sigma = 4,13$ МПа, II – $\Delta\sigma = 3,53$ МПа, III – $\Delta\sigma = 2,33$ МПа

локальная длина клетки, получим $L/L_0 = v/v_0$. Здесь L_0 и v_0 – длина и скорость клеток при выходе из меристемы.

Для случая переменной ростовой вязкости $K(z) = K_0 \left(1 - (z/z_c)^{10}\right)^{10}$ на рис. 4 представлены графики зависимости отношения длины клетки, покинувшей зону растяжения, к начальной длине от координаты при различных $\Delta\sigma$. Уменьшение этой величины (например, из-за увеличения внешней сжимающей нагрузки) приводит к уменьшению длин клеток, прекращающих растяжение, что также наблюдалось в опытах [4]. Из графиков видно, что длины клеток в случае выбранной функции $K(z)$ практически перестают меняться еще до выхода из зоны растяжения (каждый из приведенных графиков тянется только до точки прекращения растяжения). Этот факт может оказаться существенным, если учесть, что экспериментальное измерение длины зоны растяжения основано на определении расстояния, начиная с которого длины клеток прекращают изменение. Однако расчеты показывают, что клетки еще не отвердели ($z < z_c$) и сохраняют способность к растяжению.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Предложена модель, описывающая формирование зоны роста растяжением в корнях растений, основанная на представлении ткани корня двухфазной растущей средой, причем ростовая вязкость твердой фазы (клеточные стенки) зависит от структурного параметра, управляемого кинетическим уравнением. Показано, что модель удовлетворительно описывает качественное поведение объекта и согласуется с имеющимися данными количественно по порядку величины измеряемых характеристик.

Метод расчета длины зоны растяжения как функции осевого напряжения в клеточных стенках позволяет анализировать влияние внутриклеточного давления и испытываемого корнем механического сопротивления на скорость роста корня и сравнивать полученные результаты с экспериментами.

Рассчитанные в данной работе на основе максимально простых допущений зависимости могут уточняться для более сложных постановок задачи на основе разработанного подхода. В частности, желательно проанализировать следствия различных гипотез о структуре вновь образовавшегося материала клеточной стенки и о кинетике формирования и распада связей. Необходимо провести сопоставление с данными экспериментов по конкретным растениям.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа поддержана РФФИ (проект № 09-01-90403) и Государственной программой поддержки ведущих научных школ (проект № НШ-1792.2008.1).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бартнев Г.М., Зеленев Ю.В. Физика и механика полимеров. – М.: Высш. школа, 1983. – 391 с.
2. Иванов В.Б. Клеточные основы роста растений. – М.: Наука, 1974.
3. Логвенков С.А. Механизм дифференцировки клеток корня растения // Биофизика. – 1993. – Т. 38. – С. 860–864.
4. Логвенков С.А. Механическое воздействие почвы на прямолинейный рост корня растения // Соврем. пробл. биомеханики. – Вып. 10. – 2000. – С. 359–378.
5. Логвенков С.А., Штейн А.А. Математическая модель формирования зоны растяжения в корнях растений // Отчет НИИМех МГУ № 4803. – 2005. – С. 1–21.
6. Обручева Н.В. Физиология растущих клеток корня. – М.: Наука, 1965. – 112 с.
7. Штейн А.А. Математическая модель растительной ткани колончатой структуры в стадии первичного роста // Биофизика. – 1996. – Т. 41. – С. 1301–1304.
8. Эзау К. Анатомия семенных растений. – М.: Мир, 1980.
9. Bengough A.G., Mullins C.E. Mechanical impedance to root growth: a review of experimental techniques and growth responses // J. Soil Sci. – 1990. – Vol. 41. – P. 341–358.
10. Chavarría-Krauser A., Schurr U. A cellular growth model for root tips // J. Theor. Biol. – 2004. – Vol. 230. – P. 21–32.
11. Frensch J., Hsiao T.C. Transient Responses of Cell Turgor and Growth of Maize Roots as Affected by Changes in Water Potential // Plant Physiol. – 1994. – Vol. 104. – P. 247–254.
12. Logvenkov S.A., Stein A.A. Mathematical modeling of the elongation zone formation in the plant roots // J. Biomech. – 2006. – Vol. 39, Suppl. 1. – P. 351 (Abstracts of the 5th World Congress of Biomechanics. Munich, Germany, 29 July – 4 August 2006).
13. Nonami H., Boyer J.S. Direct demonstration of a growth-induced water potential gradient // Plant Physiol. – 1993. – Vol. 102. – P. 13–19.
14. Ortega J.K.E. Augmented growth equation for cell wall expansion // Plant Physiol. – 1985. – Vol. 79. – P. 318–320.
15. Passioura J.B. The physical chemistry of the primary cell wall // J. Exp. Bot. – 1994. – Vol. 45. – P. 1675–1682.
16. Plant R.E. A continuum model for root growth // J. Theor. Biol. – 1982. – Vol. 98. – P. 45–59.
17. Plant R.E. A continuum model for root growth // J. Math. Biol. – 1983. – Vol. 16. – P. 261–268.
18. Taiz L. Plant cell expansion: regulation of cell wall mechanical properties // Ann. Rev. Plant Physiol. – 1984. – Vol. 35. – P. 585–657.
19. Tomos A.D., Pritchard J. Biophysical and biochemical control of cell expansion in roots and leaves // J. Exp. Bot. – 1994. – Vol. 45. – P. 1721–1731.

MECHANICS OF GROWTH ZONE FORMATION IN PLANT ROOTS

S.A. Logvenkov, A.A. Stein (Moscow, Russia)

A one-dimensional model of root growth in the elongation zone is proposed. Growth is considered as an irreversible deformation of the solid phase (cell walls), which is controlled by the mechanical stresses in this phase formed as a result of interaction of the fluid-phase (intracellular) pressure and the external compressive load. The growth viscosity of the solid phase is assumed to depend on an internal parameter (the density of chemical bonds) whose variation is described by a kinetic equation that determines the rate of formation and breakdown of the bonds. The model makes it possible to describe the finiteness of the elongation zone length, its dependence on external loads, and the load effect on the average cell length.

Key words: root growth, growth zone, multiphase media, effect of mechanical stresses on the growth of biological tissues, mathematical models.

Получено 15 декабря 2009