

УДК 581.151

МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ЭЛЕКТРИЧЕСКИХ СИГНАЛОВ В ПРОВОДЯЩЕЙ СИСТЕМЕ РАСТЕНИЯ

Ю. Х. ШОГЕНОВ, В. А. ВАСИЛЬЕВ, Н. Н. ТРЕТЬЯКОВ, Е. А. МИРОНОВА,
В. Ю. МОИСЕЕНКОВА, Ю. М. РОМАНОВСКИЙ

(Кафедра растениеводства)

Построена математическая модель для описания процесса распространения электрических импульсов вдоль проводящей системы растения при локальных и распределенных внешних воздействиях. Проведен качественный анализ возникновения импульса и возможности его распространения на фазовой плоскости. В распределенной модели получены 2 вида решений: распространяющиеся и нераспространяющиеся вдоль эквивалентного кабеля отклики. Представлены численные решения распространения одиночных и взаимодействия встречных импульсов. Проведены экспериментальные исследования распространения бегущих импульсов на 20-дневных проростках огурца (*Cucumis sativus L.*) сорта ТСХА-575 при локальных и распределенных внешних воздействиях различных факторов. Проведен сравнительный анализ результатов математического моделирования и экспериментальных данных.

Существует ряд моделей, описывающих распространение импульсных электрических сигналов в активных биологических средах [2, 4, 9]. Пути, по которым распространяются импульсы, часто сравнивают с кабелем, имеющим очень большое погонное сопро-

тивление. При этом кабельное уравнение принимает вид

$$1/r \partial^2 \varphi / \partial x^2 = c \partial \varphi / \partial t + I, \quad (1)$$

где $\varphi(x, t)$ — электрическое напряжение на клеточной мембране; r и c — соответственно погонное сопротивление и емкость

Работа выполнялась при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований по гранту «Научные школы России» № 96—15—97782.

мембраны; x и t — пространственная и временная координаты; I — ионный ток через мембрану.

Модель Ходжкина-Хаксли позволяет достаточно точно решить уравнение (1) для нервного импульса [13], если разложить I по ионным компонентам [12]. При этом для каждой компоненты пишется отдельное уравнение. Таким образом, решение модели Ходжкина-Хаксли затрудняется из-за наличия большого числа уравнений и переменных.

Уравнение (1) можно представить иначе, если ток I разложить на медленную $y(\varphi)$ и быструю $j(\varphi)$ составляющие. Для анализа быстрых изменений мембранного потенциала (распространение фронта возбуждения) обычно отбрасывают $y(\varphi)$. Тогда кабельное уравнение принимает вид [17]

$$\partial^2\varphi/\partial x^2 - rc \cdot \partial\varphi/\partial t = rj(\varphi). \quad (2)$$

$j(\varphi)$ является нелинейной вольт-амперной характеристикой проводящих свойств мембраны. Экспериментально такие кривые получены с помощью микроэлектродного метода фиксации потенциала для водоросли *Nitella*, аксона кальмара и других биологических объектов, размеры клеток которых намного превышают диаметр острия используемых микроэлектродов. Для высших растений эти размеры сравнимы, поэтому экспериментально вольт-амперные характеристики для них не получены.

В отличие от модели Ходжкина-Хаксли модель Фитц-Хью-Нагумо (3) позволяет качественно проанализировать процесс распространения импульса, хотя уступает ей в точности.

$$\begin{cases} \partial^2\varphi/\partial x^2 - rc \cdot \partial\varphi/\partial t = r(j(\varphi)+y), \\ \partial y/\partial t = \varepsilon(\varphi+a-by), \end{cases} \quad (3)$$

где ε — безразмерный параметр, характеризующий степень релаксационности системы (отношение характерных времен развития медленного тока по отношению к быстрому); $y(x, t)$ — функция, отражающая нелинейную проводимость мембраны; a, b — коэффициенты, характеризующие наклон медленной составляющей тока y к потенциалу φ , определяются из эксперимента.

Модель Фитц-Хью-Нагумо (3) учитывает возвращение системы после прохождения импульсного отклика в исходное состояние. Она до сих пор использовалась для описания распространения импульсов в тканях животных.

Скорость распространения и временные характеристики бегущих электрических сигналов у высших растений значительно отличаются от аналогичных параметров других биологических объектов, для которых адаптированы представленные выше системы уравнений (1), (2) и (3). Для сравнения в табл. 1 приведены параметры распространяющихся электрических импульсов для различных биологических систем.

Таким образом, систему уравнений (3) необходимо адаптировать для описания распространения бегущих электрических импульсов вдоль электропроводящих путей растения.

Главной целью данной работы является численное моделирование процесса распространения и взаимодействия бегущих электрических импульсов в проводящей системе растения на базе модели

Параметры распространяющихся электрических импульсов
у растительных и животных систем [4, 8, 11]

Система	Продолжительность восходящей фазы, с	Скорость распространения бегущего импульса, мм/с	Продолжительность рефрактерного состояния, с
Растения:	—	—	—
Традесканция	—	1,2—2,9	—
Бобы	—	1,8—4,6	—
Кислица	—	2,2—6,5	—
Харовые водоросли	1	10—20	—
Mimosa, черешки листьев	0,5	20—40	—
Dionaea, лопасти ловушки	0,1—0,2	60—170	10—30
Животные:	—	—	—
Anodonta (пресноводный моллюск), нервный тяж	0,1	45	—
Венерина мухоловка	—	250	—
Ostorus, нерв мантии	0,01	3000	—
Нервные волокна млечнопитающих	0,0004	100000	0,001—0,01

Фитц-Хью-Нагумо, сравнение результатов моделирования с экспериментом, описанным ниже, и сопоставление их с литературными данными.

МАТЕМАТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ

Описание объекта моделирования

Электрические отклики в растениях возникают в ответ на действие различных раздражителей [3—7, 9, 10]: температуры, химических веществ, электрического тока, света и других факторов. Способностью передавать импульсы в растениях обладают компетентные клетки. Последовательные цепи этих клеток представляют собой пучки, проводя-

щие электрические сигналы, а проводящая система — группу переплетающихся и ветвящихся в узлах пучков. На рис. 1 схематически представлены поперечный срез стебля двудольного растения (огурца) и проводящие электрические сигналы (флоэмные) пучки [15].

В первом приближении разветвленную систему проводящих пучков можно представить в виде одного эквивалентного кабеля большой протяженности (рис. 2), параметры которого (r , c и др.) зависят от числа и радиуса компетентных клеток на единице длины (например, стебля). При этом мы считаем систему однородной, число переменных ограничено двумя: ϕ и u . Проводящие пути обладают свойствами активного кабеля [2, 9]. При достижении



Рис. 1. Поперечный срез стебля растения и условная схема пространственного расположения проводящих пучков.

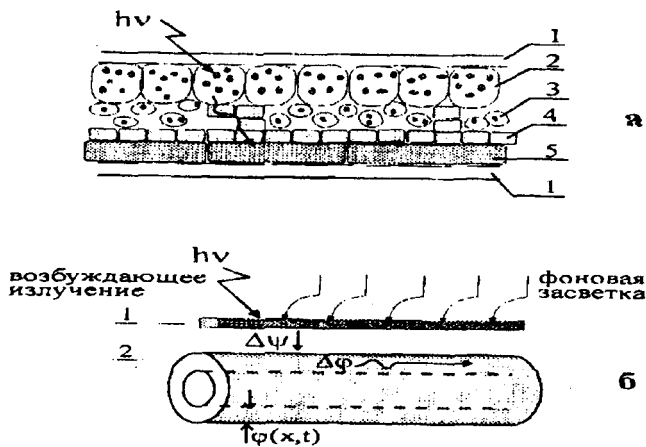


Рис. 2. Обобщенная модель передачи трансформированной световой энергии от фотосинтезирующей ткани к проводящей системе растения — эквивалентному кабелю:

a: 1 — эпидермис, 2 — фотосинтезирующие клетки палисадной паренхимы, 3 — клетки губчатой паренхимы, 4 — клетки обкладки пучков, 5 — клетки проводящего пучка. $h\nu$ — энергия поглощенного кванта света; *b:* 1 — фотосинтезирующая система, 2 — эквивалентный кабель; $\Delta\psi$ — дополнительный электрический потенциал, индуцируемый на мембране фотосинтезирующей клетки; $\varphi(x, t)$ — электрический потенциал на мембране проводящего кабеля; $\Delta\varphi$ — дополнительный электрический потенциал, распространяющийся по мембране проводящего кабеля.

критических условий по кабелю распространяется волна изменения мембранного потенциала $\Delta\varphi$. Скорость распространения $\Delta\varphi$ существенно превышает скорость диффузии, относительно постоянна и определяется электрическими характеристиками мембраны.

Как нам представляется, правдоподобным является следующий механизм возникновения $\Delta\varphi$ (см. рис. 2). В световой фазе фотосинтеза квант света $h\nu$ поглощается хлорофиллом, находящимся в хлоропластах. Часть поглощенной световой энергии трансформируется в электрическую энергию мембраны хлоропласта. В результате появляется дополнительное электрическое поле, изменяющее ионные потоки через мембрану клетки. Таким образом, на мембране фотосинтезирующей клетки индуцируется дополнительный электрический потенциал $\Delta\psi$, и соответственно общий потенциал мембраны теперь отличается от потенциала покоя (рис. 2а).

Как известно, каждая живая фотосинтезирующая клетка является составной частью мезофилла — фотосинтезирующей ткани, имеющей тесную пространственную взаимосвязь через промежуточные клетки (обкладки пучков) с проводящей системой листа. При этом обкладка пучка (проводящей системы) принимает активное участие в проведении веществ и существенно увеличивает область контакта между фотосинтезирующей тканью и проводящими клетками. Таким образом, возбуждение от фотосинтезирующей клетки или группы фотосинтезирующих клеток передается окон-

чаниям мельчайших жилок проводящих пучков. Эти пучки проходят по самой толще мезофилла, образуя между крупными жилками густо разветвленную сеть. Если представить проводящую систему растения в виде эквивалентного кабеля (рис 2б), то между участком кабеля, где изменился потенциал от фотосинтезирующей клетки, и соседним с прежним потенциалом возникает локальные токи. При достижении критических условий по кабелю распространяется волна $\Delta\varphi$. Заметим, что величина $\Delta\psi$ на мембране фотосинтезирующей клетки может достигать значений порядка 20 mV [1], тогда как значение $\Delta\varphi$ на «кабеле» нам точно не известно.

Особое место среди внешних световых воздействий занимает дополнительное к общему естественному фону накачке (облучению) всего растения или какой-то его малой части. В экспериментах мы уделим особое внимание откликам растения на низкоинтенсивные локальные световые воздействия (лазерное излучение или прошедшее через светофильтры излучение, передающееся световодами от источников света к растению).

Математическое моделирование

В адаптированном варианте для высшего растения систему (3) представим в следующем виде [14]:

$$\begin{cases} \frac{\partial^2 \varphi}{\partial x^2} - r c \cdot \frac{\partial \varphi}{\partial t} = \\ = 2\pi a r 10^{-4} (j(\varphi) + y + f), \\ \frac{\partial y}{\partial t} = \varepsilon(\alpha\varphi - y) \end{cases} \quad (4)$$

где f — функция, моделирующая действие внешнего тока, который выводит проводящую систему из состояния покоя; a — характерный диаметр проводящего кабеля.

В первом приближении функция $j(\varphi)$ была аппроксимирована вольт-амперной характеристикой гигантской клетки водоросли *Nitella* [16], так как она по своим проводящим свойствам наиболее близка к высшим растениям (табл. 1). Далее в функцию $j(\varphi)$ были введены свободные параметры (кривая 2 на рис. 3а). Путем изменения введенных свободных параметров приближали временные характеристики решения системы (4) к экспериментальным. Окончательные значения введенных параметров использовали для описания бегущих электрических импульсов в проводящей системе растения.

Для качественного анализа системы (4) были получены траектории движения изображающей точки на фазовой плоскости переменных φ и u (рис. 3а) при условии $d^2\varphi/dx^2=0$. Соответствующая форма импульса во времени показана на рис. 3б.

Нуль-изоклина переменной u представляет собой прямую. Нуль-изоклина переменной φ на фазовой плоскости является N-образной кривой. Точка их пересечения — точка устойчивого равновесия. В этой системе возможны 2 типа траекторий: 1 — изображающая точка, выведенная из состояния равновесия, движется по траектории 3 (рис. 3) в полной системе (4) при $d^2\varphi/dx^2 \neq 0$. Такая траектория связана с формированием бегущего импульса (рис. 3б), который соответствует надпороговому вариационному потенциалу; 2 — если $\varphi_0 < \varphi^*$, изображающая точка быстро возвращается в исходное состояние. В этом случае говорят о генерации подпорогового импульса.

Результаты моделирования

С помощью численного моделирования были получены также 2 типа решений системы (4): распространяющееся с затуханием и распространяющееся без затухания. При подпороговом воздействии возникающий импульс постепенно затухает (рис. 4). При надпороговом воздействии импульс распространяется вдоль эквивалентного кабеля. На рис. 4—6 представлены результаты решения системы (4) для случая локального воздействия внешней силы f .

На рис. 5 (а, б, в) приведены результаты численного решения системы (4) в виде зависимостей $\varphi(x \pm Vt)$ через равные промежутки времени, где V — скорость распространения импульса. На рис. 5 а и б наблюдается процесс формирования бегущих импульсов при внешнем воздействии в точке с координатой $x=15$, а затем полное их разделение и распространение (рис. 5 в) в разные стороны от точки $x=15$. Скорость распространения импульса определяется по формуле $V = \Delta S / \Delta t$, где ΔS — пройденное расстояние по оси x ; Δt — соответствующее время.

В рамках модели (4) получены решения, когда встречные импульсы при столкновении аннигилируют (рис. 6, а — е). На самом деле (в эксперименте) в растении импульсы, бегущие навстречу друг другу, могут распространяться по параллельным проводящим пучкам (кабелям). В этом случае в каждой точке растения мы будем наблюдать сумму откликов на внешние воздействия. При этом решении (рис. 6), полученные в модели, могут и не повториться.

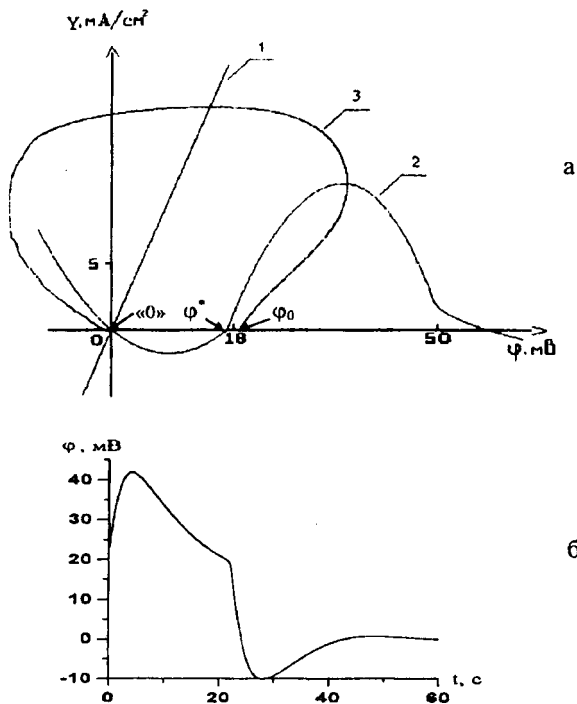


Рис. 3. *a* — траектория движения изображающей точки на фазовой плоскости;

1 — нуль-изоклина переменной y ; 2 — нуль-изоклина переменной φ ; 3 — траектория движения изображающей точки в случае, если начальное значение $\varphi_0 > \varphi^*$ (критическое); «0» — точка устойчивого равновесия.

b — БЭИ во времени.

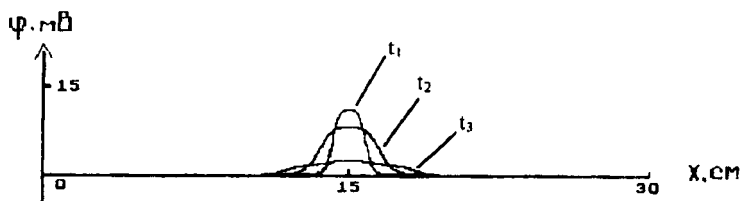


Рис. 4. Расплывание подпорогового импульса ($t_3 > t_2 > t_1$) во времени и пространстве.

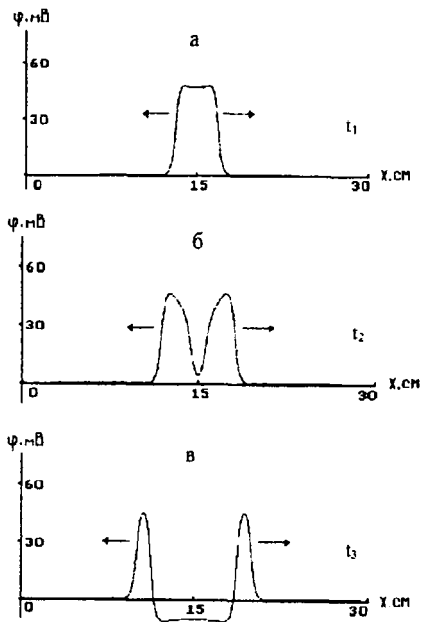


Рис. 5. Распространение БЭИ при надпороговом воздействии ($t_3 > t_2 > t_1$).

На рис. 7 представлены результаты моделирования для случая, когда действие внешней силы f распределено на ограниченную область $d-e$ (рис. 7 а) эквивалентного кабеля (именно такой случай воздействия описан ниже в экспериментальной части статьи). При этом временные параметры, амплитуда (рис. 7 б) и скорость распространения расходящихся импульсов остаются такими же, как и для случая, когда действие силы f локализовано в одной точке (рис. 4—6).

Используя в качестве критерия соответствие формы, длительности импульса, скорости распространения импульса в модели с ли-

тературными данными [4, 8, 11], методом подбора были найдены подходящие значения введенных параметров: $c=3,14$ мкФ/см, $\epsilon=0,01$, $a=0,005$ см, $r=10^7$ Ом/см. Все представленные результаты (рис. 4—7) решения системы (4) были показаны для этих значений параметров. При этом скорость распространения импульса в однородном кабеле для приведенных случаев составила 9,5 мм/с. Для сравнения с результатами моделирования ниже приводим данные экспериментов.

Главным результатом моделирования является то, как мы увидим ниже, что экспериментальные данные во многом соответствуют данным модели.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Методика

В работе использовали 3-недельные проростки огурца (*Cucumis sativus* L.) сорта ТСХА-575, которые выращивали в 2-литровых стерилизованных сосудах в лабораторных условиях в песчаной культуре на питательной смеси Арнона-Хогланда. Проростки имели 3—4 хорошо развитых листа. В качестве источника фонового света использовали люминесцентные лампы, интенсивность освещенности на уровне верхних листьев ~ 1 мВт/см², световой период составлял 16 ч, влажность питательного субстрата — 70% наименьшей влагоемкости, относительная влажность воздуха — 60%. Температура воздуха в дневное время составляла 24° С, в ночное — 22° С.

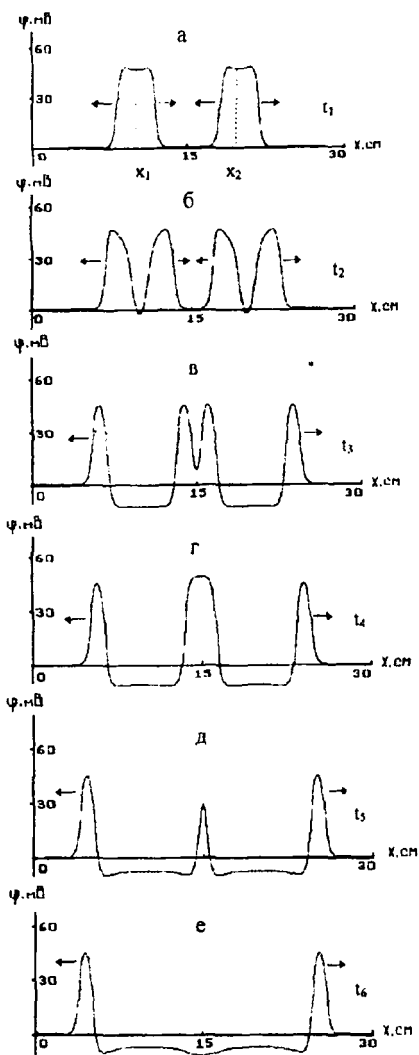


Рис. 6. Распространение и взаимодействие встречных импульсов: а, б — формирование встречных импульсов из двух, возникающих в двух точках, $x_1=10$, $x_2=20$; в — е — разные фазы аннигиляции встречных импульсов. Стрелками показаны направления движения фронтов и импульсов.

Для регистрации бегущих электрических импульсов ΔU использовали стандартную методику отведения поверхностных потенциалов с применением хлорсеребряных электродов [7, 9, 19]. Электроды были заполнены насыщенным раствором КСl. Для обеспечения мягкого контакта с поверхностью растения, смачивания зоны контакта и предотвращения неблагоприятного воздействия электролита на клетки растения использовали хлопчатобумажные фитили через переходные насадки с водопроводной водой. Площадь контакта фитиля с растением составила 2 мм².

Схема установки, предназначенной для регистрации ΔU , представлена на рис. 8. Через 1 ч после подсоединения хлорсеребряных электродов к растению между каждым из измерительных электродов 11 и 12 и электродом сравнения 10 устанавливали стационарную разность биоэлектрических потенциалов. Световой поток от источника излучения (He-Ne лазер, светодиоды) 6 проходит через поляризационный фильтр 5, диафрагму 4, систему зеркал 2, 3 и направляется на листовую межжилковую поверхность (например, верхнего) листа растения. После начала локального облучения через некоторое время наблюдается импульсное отклонение (отклик) ΔU от стационарной разности потенциалов между электродами 12 и 10. Через время Δt отклик ΔU наблюдается между электродами 11 и 10. Зная расстояние ΔS между измерительными электродами 11 и 12 и время Δt прохождения отклика ΔU между ними, можно определить среднюю

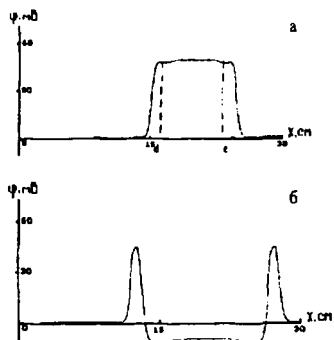


Рис. 7. Формирование бегущих импульсов при воздействии распределенной (на ограниченной области кабеля) внешней силы.

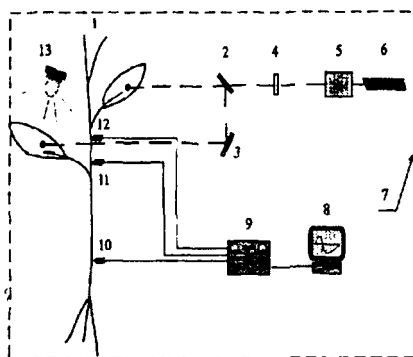


Рис. 8. Схема экспериментальной установки: 1 — растение. 2 — полупрозрачная пластинка, 3 — зеркало, 4 — диафрагма, 5 — поляризационный фильтр, 6 — источник локального излучения (He-Ne лазер или светодиод). 7 — клетка Фарадея. 8 — записывающее устройство, 9 — многоканальный усилитель. 10 — референтный электрод; 11, 12 — измерительные электроды. 13 — источник нелокального излучения (люминесцентная лампа Radium).

скорость распространения бегущего электрического импульса сверху вниз $I \downarrow$ при воздействии на верхний лист растения. Для измерения скорости распространения бегущего импульса снизу вверх $I \uparrow$ воздействие осуществляли на нижний лист растения 1. Для каждого случая проводили 10—15 измерений $I \downarrow$ или $I \uparrow$. В качестве источника локального излучения использовали He-Ne лазер ($I=10$ мВт/см² у поверхности листа, $\lambda=632,8$ нм), или светодиоды: красный ($I=10$ мВт/см², $\lambda=680-700$ нм); желтый ($I=10$ мВт/см², $\lambda=550-560$ нм и $\lambda=670-700$ нм); зеленый ($I=10$ мВт/см², $\lambda=550-560$ нм), выравненных по интенсивности. В качестве дополнительного источника нелокального освещения листа использовали люминесцентные лампы Radium (Германия) 13, интенсивность освещения у поверхности листа составила $I=10$ мВт/см². Мощность излучения регистрировали измерителем мощности марки Fieldmaster FM (фирма «Coherent», Германия), или измерителем мощности ИМО-2Н (СССР).

Все биоэлектрические измерения проводились в клетке Фарадея 7 на защищенном от вибраций стабилизированном столе. Стеклоянные хлорсеребряные электроды AgCl 10, 11 и 12 были соединены через коаксиальный кабель с 3-канальным электрометрическим усилителем 9 с входным сопротивлением не менее 10^{12} на каждом канале. Сигнал после усиления подавался на аналогово-цифровой преобразователь персонального компьютера для цифровой обработки и документальной записи экспериментальных

данных. Время преобразования аналогового сигнала в цифровой 40 мкс. Объем записываемой за сеанс информации был ограничен только размерами жесткого диска. Частота сканирования 5 Гц. Нами использовалась программа, предназначенная для ввода отображения и записи сигналов, регистрируемых платой аналогово-цифровым преобразователем по нескольким каналам.

Результаты экспериментов

В первом эксперименте были измерены средние скорости $V \downarrow$ БЭИ от локальных источников излучения: He-Ne лазера и светодиода. Значение $V \downarrow$ от лазерного источника излучения (10 мВт/см^2) составило $8,9 \pm 0,8 \text{ мм/с}$, от красного светодиода — $V \downarrow = 8,7 \pm 1,3 \text{ мм/с}$, желтого — $V \downarrow = 8,5 \pm 1,2 \text{ мм/с}$. От зеленого светодиода распространение бегущего импульса не было обнаружено, что, по-видимому, связано с тем, что зеленый свет не возбуждает фотосинтетическую систему. На рис. 9 представлены примеры экспериментальных зависимостей, с помощью которых рассчитывалось одно из значений средней скорости $V \downarrow$ при распространении бегущего электрического импульса при лазерном воздействии.

Во втором эксперименте были измерены средние скорости $V \uparrow$ бегущих импульсов от локальных источников излучения: He-Ne лазера и светодиода. Значение $V \uparrow$ от лазерного источника излучения (10 мВт/см^2) составило $4,2 \pm 0,6 \text{ мм/с}$, от красного светодиода — $V \uparrow = 4,3 \pm 1,2 \text{ мм/с}$, желтого — $V \uparrow = 4,0 \pm 1,2 \text{ мм/с}$. От зеленого светодиода распространение БЭИ вновь не было обнаружено.

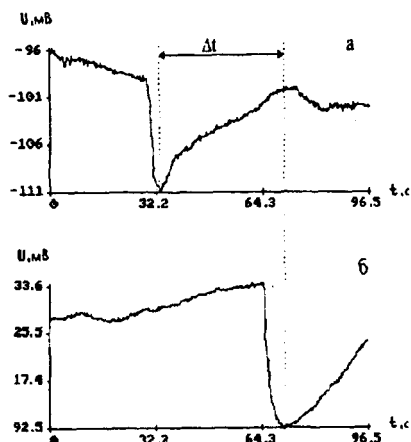


Рис. 9. Экспериментальные зависимости $U(t)$ — разности поверхностных потенциалов, возникающих при локальном лазерном возбуждении: *a* — $U(t)$, фиксируемая на электродах 12 и 10; *б* — $U(t)$, фиксируемая на электродах 11 и 10.

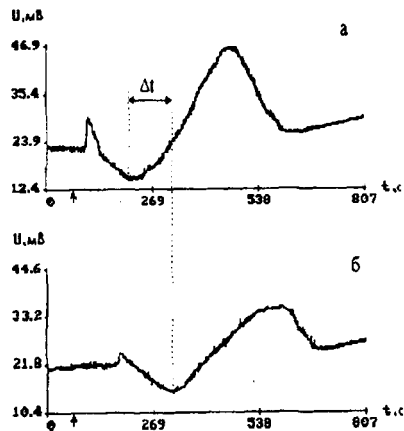


Рис. 10. Экспериментальные зависимости $U(t)$, полученные при распространении БЭИ при нелокальном световом возбуждении: *a* — $U(t)$, фиксируемая на электродах 12 и 10; *б* — $U(t)$, фиксируемая на электродах 11 и 10.

В третьем эксперименте были измерены средние скорости $V\downarrow$ бегущих вниз импульсов от нелокального источника света (рис. 10). В этом случае световому воздействию подвергался целый верхний лист. При этом $V\downarrow = 1,2 \pm 0,4$ мм/с. Для определения $V\uparrow$ световому облучению подвергался целый нижний лист растения. Искомая скорость составила $V\uparrow = 0,6 \pm 0,2$ мм/с при распространении импульса снизу вверх вдоль проводящей системы растения.

Тепловому повреждающему воздействию (ожог) подвергались по очереди верхний и нижний листья. Измеряли скорости распространения возбуждения соответственно по направлениям вниз и вверх. Получено, что их величины лежат в пределах: $V\downarrow = 1,3 \pm 0,3$ мм/сек, $V\uparrow = 0,7 \pm 0,2$ мм/сек. Экспериментальные зависимости приведены на рис. 11.

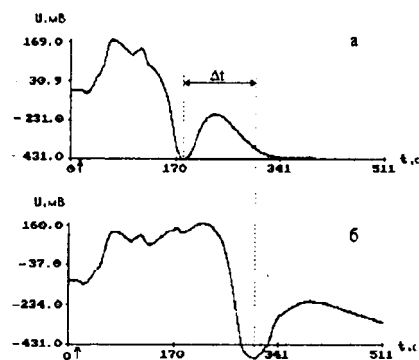


Рис. 11. Экспериментальные зависимости $U(t)$, полученные при распространении бегущих импульсов при локальном тепловом повреждающем воздействии (ожоге): а — $U(t)$, фиксируемая на электродах 12 и 10; б — $U(t)$, фиксируемая на электродах 11 и 10.

Возможно, нелокальное воздействие (тепловое, световое) сопровождается глобальной перестройкой жизненно важных функций растения. При этом существенно изменяются параметры распространяющихся импульсов (рис. 9—11).

Экспериментальные значения скоростей ($V\downarrow$, $V\uparrow$) бегущих электрических импульсов при воздействии на растение локальными и нелокальными факторами обобщены в табл. 2.

Таблица 2

Значения скоростей бегущих электрических импульсов при различных видах воздействия на растение

Источник возбуждения	$V\downarrow$, мм/с	$V\uparrow$, мм/с
He-Ne лазер	$8,9 \pm 0,8$	$4,2 \pm 0,6$
Красный светодиод	$8,7 \pm 1,3$	$4,3 \pm 1,2$
Желтый светодиод	$8,5 \pm 1,2$	$4,0 \pm 1,2$
Зеленый светодиод	—	—
Лампа люминесцентная	$1,2 \pm 0,4$	$0,6 \pm 0,2$
Тепловое повреждение	$1,3 \pm 0,3$	$0,7 \pm 0,2$

Общие выводы

1. Проводящие свойства растений в разных направлениях (вверх и вниз) отличаются друг от друга. В эксперименте скорость распространения БЭИ сверху вниз $V\downarrow$ приблизительно в 2 раза больше, чем скорость распространения снизу вверх $V\uparrow$. Такая закономерность наблюдается при всех видах внешних факторов, использованных нами в эксперименте. В модели скорости

распространения БЭИ в противоположных направлениях ($V \downarrow$ и $V \uparrow$) одинаковы, так как изначально предполагалось отсутствие параллельных взаимодействующих кабелей и однородность по всей длине проводящего эквивалентного кабеля. Для того чтобы исправить это несоответствие, необходимо в модели ввести асимметричность проводящих свойств кабеля при распространении БЭИ в противоположных направлениях. В модели была получена скорость $V \downarrow = V \uparrow = 9,5$ мм/с, что соответствует (в пределах ошибки) экспериментально полученным скоростям $V \downarrow$ распространения импульса вниз при локальных световых воздействиях на растение (табл. 2).

2. В эксперименте скорости распространения БЭИ ($V \downarrow$, $V \uparrow$) от воздействия на растение локальных факторов на порядок превышают значение скоростей ($V \downarrow$, $V \uparrow$) от воздействия нелокальных факторов. В модели значения скоростей, полученных от локальных и нелокальных воздействий, равны. Это противоречие объясняется тем, что проводящая система в расчетной модели представлена в виде одного (единственного) проводящего кабеля. На самом деле при нелокальных воздействиях (относительно локальных) количество задействованных проводящих пучков существенно больше. Чтобы устранить противоречие в данном случае, в модели необходимо рассматривать не один, а несколько и более взаимодействующих проводящих кабелей, состоящих из последовательностей возбудимых клеток. Однако это увеличивает число уравне-

ний и свободных параметров в системе (4), что усложняет расчеты и делает систему (4), состоящую из множества связанных между собой уравнений, практически недоступной для качественного анализа. В этом случае более адекватным методом моделирования является метод клеточных автоматов [18].

3. В эксперименте амплитуда импульсного отклонения ΔU при локальных воздействиях на порядок и более ниже аналогичной величины при нелокальных воздействиях внешних факторов. В расчетах величина отклика ΔU не зависит от размера области действия распределенной внешней силы. В действительности величина ΔU на поверхности растения является интегральной характеристикой, порождаемой многими импульсами, распространяющимися по параллельным взаимодействующим кабелям или системе клеточных автоматов.

Заключение

Таким образом, построенная нами модель адаптирована для описания бегущих биоэлектрических импульсов вдоль проводящей системы растения. Она позволяет проводить качественный анализ поведения живой системы при различных внешних воздействиях и приблизительно описывает формирование и распространение одиночных импульсов, что хорошо согласуется с экспериментом. В рамках модели (в компьютерном эксперименте) наблюдали формирование, распространение и взаимодействие встречных импульсов в эквивалентном кабеле.

Для построения более полной модели проводящей системы растения необходимо изучить взаимодействия бегущих импульсов в реальном эксперименте. Когда проведение реальных экспериментов затруднено, в частности, из-за сложности методики, математическое моделирование позволяет теоретически прогнозировать возможное поведение живой системы при различных внешних воздействиях. В дальнейшем мы представим проводящую систему растения в виде неоднородной ткани, состоящей из отдельных взаимодействующих клеток. При этом каждая из клеток может «генерировать» импульс, если суммарное воздействие на нее превышает некоторый порог, в свою очередь, с определенной вероятностью она может возбудить соседние с ней клетки. Это и есть схема метода клеточных автоматов. Возможно, метод клеточных автоматов позволит решить задачу о вычислении поверхностной разности биоэлектрических потенциалов ΔU при пространственно-временном изменении состояния проводящей системы растения.

При анализе результатов моделирования и эксперимента также возникает вопрос о функциональном значении биоэлектрических сигналов, возникающих при локальных световых воздействиях на растение. Возможно, они играют управляющую роль в ориентации роста молодых листьев и побегов в условиях сложной листовой кроны. Например, ориентация роста побегов может зависеть от поступающего локального све-

тового сигнала (явление листовой мозаики в лесу).

В заключение авторы выражают благодарность доц. А. А. Приезжву за плодотворное обсуждение и ценные замечания.

ЛИТЕРАТУРА

1. Булычев А. А., Андрианов В. К., Курелла Г. А., Литвинов Ф. Ф. Трансмембранный потенциал клетки и хлоропласта высшего наземного растения. — Физиол. раст., 1971, т. 18, вып. 2, с. 248—256. — 2. Васильев В. А., Романовский Ю. М., Яхно В. Г. Автоволновые процессы. М.: Наука, 1987. — 3. Гэлстон А., Девис Г., Сэттер Р. Жизнь зеленого растения. М.: Мир, 1983. — 4. Зацепина Г. Н., Безматерных П. М., Коломиец А. А. и др. Электрическая система регуляции процессов жизнедеятельности. М.: Изд. МГУ, 1992. — 5. Каменская К. П., Третьяков Н. Н., Шогенов Ю. Х. О роли биоэлектрической полярности в жизнедеятельности растений кукурузы в условиях гипогравитации. — Изв. ТСХА, 1986, вып. № 6, с. 118—121. — 6. Каменская К. П., Шогенов Ю. Х., Третьяков Н. Н. Электростимуляция роста и развития кукурузы в условиях недостаточного увлажнения. — Механизация и электрификация сельск. хоз-ва, 1987, № 6, с. 54. — 7. Каменская К. П., Шогенов Ю. Х., Третьяков Н. Н. Функциональная роль градиентов потенциалов в растениях. Сб.: Электрофизиологические методы в изучении функционального состояния растений./Ред. А. И. Пупонин. М.: МСХ, 1988, с. 1—14. —

8. Люттге У., Хигинботам Н. Передвижение веществ в растениях. М.: Колос, 1984. — 9. Опри- тов В. А., Пятыгин С. С., Рети- вин В. Г. Биоэлектрогенез у выс- ших растений. М.: Наука, 1991. — 10. Паничкин Л. А., Черниц- кий М. Ю. Биоэлектрические ре- акции растений при бесконтакт- ном тепловом раздражении. Сб.: Электрофизиологические методы в изучении функционального со- стояния растений./Ред. А. И. Пу- понин. М.: МСХА, 1988, с. 82— 90. — 11. Полевой В. В. Физиоло- гия растений. М.: Высшая школа, 1989. — 12. Скотт Э. Волны в активных нелинейных средах в приложении в электронике. М.: Советское радио, 1977. 13. Таса- ки И. Нервное возбуждение. М.: Мир, 1971. — 14. Шогенов Ю. Х., Миронова Е. А., Романовский Ю. М. Математическая модель электро- проводящей системы растений. Сб.: Современные проблемы во- дного хозяйства и природообу- стройства. М.: МГУП, 1997, с. 58—59. — 15. Эсау К. Анатомия растений. М.: Мир, 1969. — 16. Kishimoto U. The Japanese Journal of Physiology, 1964, vol. 14, p. 515— 527. — 17. Shogenov Yu. H., Roma- novsky Yu. M. SPIE, 1992, vol. 1922, Laser Study of Macroscopic Biosys- tems, p. 450—459. — 18. Wolfram S. Physica D., 1985, vol. 10, N 1— 2, p. 1—35.
- Статья поступила 2 декабря
1998 г.

SUMMARY

Mathematical model of the process of electric pulse propagation along the conductive system of a plant under local and distributed external influences was designed. Qualitative analysis of the conditions of pulse rise and propagation on the phase plane was made. In the distributed model we obtained two types of solutions: spreading and unspreading along the equivalent cable responses. Numerical solutions of the propagation of single-pulses and of interactions of counter pulses were presented. Experimental investigations of spreading traveleng pulses in 20 days old cucumber spro- uts (*Cucumis sativus L.*) under the influence of different lical and distributed factors were made. We performed comparative analysis of the results of computer modeleng and experimental data as well.