

УДК 551.521+58.03

А. М. Польовий, д. г. н., проф.

Одеський державний екологічний університет

МОДЕЛЮВАННЯ ДИФУЗІЙНОГО ОПОРУ НА ШЛЯХУ МОЛЕКУЛ CO₂ У ЗЕЛЕНИЙ ЛИСТОК

Розглядається послідовний опір молекулам CO₂ на шляху дифузії в зелений листок. Найважливішим регулятором процесу дифузії є устячковий апарат листка, опір якого обумовлюється факторами навколишнього середовища.

Ключові слова: газообмін, фотосинтез, дифузія, устячкова провідність, опір, листок, сонячна радіація, температура повітря, волога ґрунту.

Вступ. Газообмін між клітинами рослини і навколишнім середовищем (зовнішнім повітрям, водою) відбувається шляхом дифузії. Цей обмін має величезні масштаби: для утворення 1 г глюкози необхідно поглинути 1,47 г CO₂. При стандартних умовах ця кількість вуглекислоти займає об'єм 0,75 л. Так як в повітрі об'ємний вміст CO₂ складає тільки близько 0,03 %, зазначена кількість CO₂ повинна бути витягнута з 2500 л повітря. Найважливішим регулятором процесу дифузії є устячковий апарат, опір якого залежить від будови листка та факторів навколишнього середовища.

Основною метою дослідження є оцінка впливу факторів довкілля на дифузійний опір на шляху молекул CO₂ із атмосфери в листок.

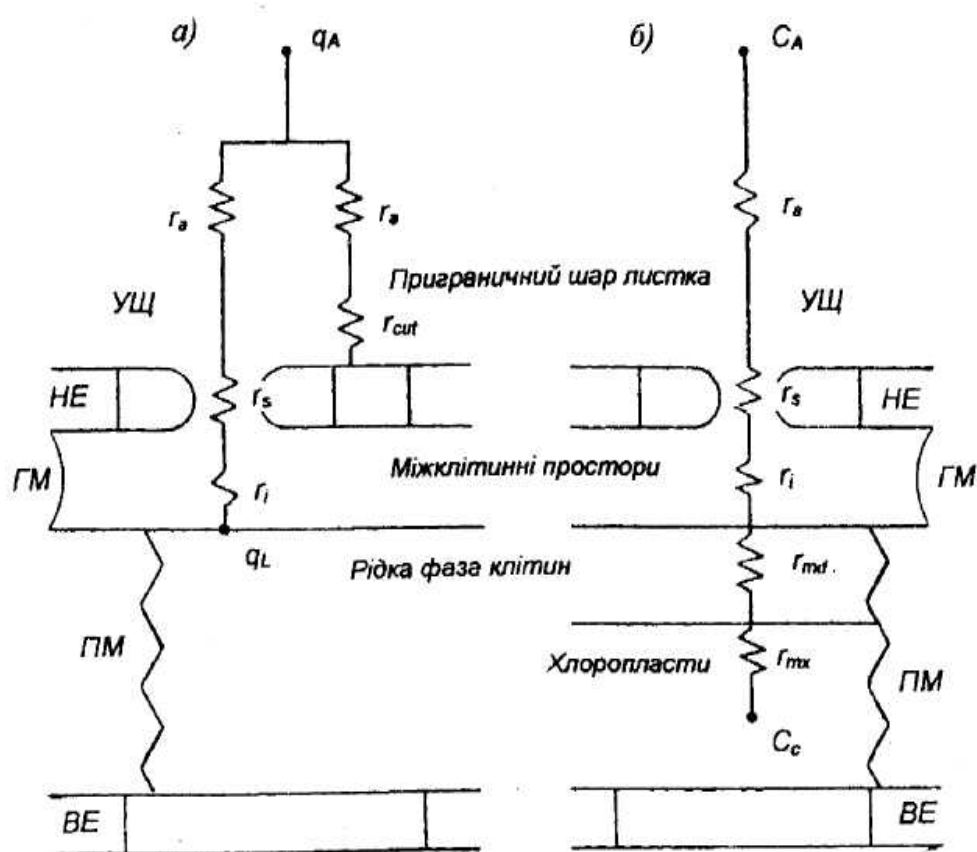
Результати дослідження та їх аналіз. На шляху від зовнішнього повітря до хлоропластів двоокис вуглецю повинен перебороти ряд дифузійних опорів. Молекули CO₂ проникають через отвори устячок у систему міжклітинників. У клітинних стінках CO₂ переходить з газоподібної фази, в якій вона могла розподілитися досить швидко, у рідку фазу. Процес розчинення значно сповільнює дифузію CO₂. У середині клітини розчинений CO₂ повільно рухається до хлоропластів.

Уявлення про шляхи дифузії CO₂ і зустрічних опорах біля листка та усередині нього показано на рис.1. При фотосинтезі найбільший парціальний тиск CO₂(C_A) має місце зовні від прилягаючого до листка повітряного шару, товщина якого залежить від величини і розташування листя, від їхнього опушення й насамперед від інтенсивності руху повітря. При повній тиші він може мати товщину кілька міліметрів, а сильний вітер повністю зносить його. Чим товстіше цей прикордонний шар, тим більше створюваний ним опір r_a . У такому випадку CO₂ швидше переходить у листок, ніж притікає ззовні, і повітряна оболонка біля листка стає біднішою двоокисом вуглецю. У листок CO₂ проникає тільки через устячка. Хоча показано, що при незвичайно високих зовнішніх концентраціях CO₂ здатен проходити через кутикулу і клітини епідермісу. У природних умовах кутикулярне поглинання CO₂ наземними рослинами можна не брати до уваги. Тому вирішальною перешкодою для вільного надходження CO₂ у листок часто буває устячковий опір дифузії r_s , при закритих устячках він зростає до нескінченності.

Концентрація CO₂ у дихальній порожнині й у повітрі міжклітинників (C_i) уже значно нижча, ніж у зовнішньому повітрі, але ще не дорівнює нулю. Адже CO₂ не тільки поглинається з повітря міжклітинників, але і виділяється в нього завдяки диханню зелених і незелених клітин. Точку компенсації в рівновазі можна визначити як

стан, при якому $C_i = C_A$. В такому випадку навіть при широко відкритих устячках газообмін припиняється. Опір дифузії в системі міжклітинників r_i залежить від будови листка. Як правило, газопровідність у тінювих листках краще ніж у освітлених, а в м'яких листках краще, ніж у твердих асиміляційних органах. Величинами приблизно того ж порядку, як і опір дифузії в міжклітинниках, є примежовий опір r_ω при переході в рідку фазу в клітинних стінках і дифузійний опір у протоплазмі r_p і хлоропластах.

Найчастіше розглядається сума опорів дифузії $r_i + r_\omega + r_p$, яка названа «опором мезофілу» r_{md} .



ВЕ – верхній епідерміс; НЕ – нижній епідерміс; ГМ – губчастий мезофіл; ПМ – палисадний мезофіл; УЩ – устячкова щілина; r_a – опір примежового шару; r_{cut} – опір кутикули; r_i – опір міжклітинників; r_{md} – опір мезофілу; r_{mx} – опір в центрах карбоксилування; r_s – опір устячок; q_A – питома вологість повітря між листками; q_L – питома вологість повітря в міжклітинному просторі; C_A – концентрація CO_2 в атмосфері; C_c – концентрація CO_2 в центрах карбоксилування.

Рис. 1 – Опір на шляху потоку водяної пари (а) та вуглекислого газу (б) в системі листок – атмосфера.

Шлях дифузії закінчується в хлоропластах, де CO₂ приєднується до акцептора. Крутість градієнтів CO₂, а тим самим і надходження CO₂ визначаються в кінці кінців швидкістю переробки цієї речовини. Карбоксилювання може відставати від світлових реакцій фотосинтезу і ставати «вузьким місцем», яке лімітує швидкість процесу в цілому. В літературі це іноді називають «опором карбоксилювання» r_c , але це, власне кажучи, уже не дифузійний опір.

Опір дифузії залежать від багатьох факторів. У сільськогосподарських культур мінімальні значення сумарного опору менше, ніж у дикоростучих рослин. Найбільші опори спостерігаються у тіньових рослин під покривом лісу. Опір повітря поблизу поверхні листка залежить від розмірів і форми листка, характеру його поверхні та від швидкості вітру. Звичайно в польових умовах $r_a \approx 0,2 \dots 1,0$ с/см.

Опір устячок залежить від кількості та розмірів устячок, інтенсивності ФАР, концентрації CO₂, водного дефіциту листя, температури листка, швидкості вітру, вологості повітря, водного режиму ґрунту, вмісту мінеральних речовин у ґрунті. Тому опір устячок змінюється в широких межах. При відкритих устячках у світлолюбних рослин $r_s = 1$ с/см, при закритих $r_s \approx 20$ с/см.

Дифузійний опір мезофілу визначається анатомічною будовою листка: його товщиною, розмірами клітин, розчленованістю паренхіми, розподілом хлоропластів у клітинах. Останнім часом встановлено, що r_{md} не залежить від дефіциту води до настання вологості в'янення, $r_m \approx 10$ с/см.

Хімічний опір r_c вище опору мезофілу r_{md} і є також видовою характеристикою, але в той же час залежить від інтенсивності ФАР Q_Φ .

Для опису дифузії молекул CO₂ у зелений листок застосовується закон Фіка [1]

$$\Phi_L = \frac{c_A - c_c}{r_{ac} + r_{sc} + r_{md}}, \quad (1)$$

де Φ_L – інтенсивність фотосинтезу, мг CO₂·см⁻²·с⁻¹.

c_A і c_c – концентрація CO₂ відповідно в повітрі і в центрах карбоксилювання, мгCO₂·см⁻³; r_{ac} , r_{sc} , r_{md} – дифузійні опори для молекул CO₂ відповідно в примежевому шарі листка, устячках і клітинах мезофілу.

Опір примежевого шару визначається за виразом [6]

$$r_a = \frac{\ln[(z - d_0)/z_0]^2}{\chi^2 u}, \quad (2)$$

де r_a – опір примежевого шару;

d_0 – висота шару витіснення;

z_0 – висота шару шорсткості;

χ – постійна Кармана;

u – швидкість вітру на висоті z .

Ступінь відкриття устячкових щілин і зв'язаний з ним устячковий опір дифузії залежать від змін навколишнього середовища і внутрішнього стану рослини. Із зовнішніх факторів на ширину устячкових щілин більше всього впливають світло, температура і вологість повітря й умови водопостачання.

Устячкова провідність листка розглядається як функція фотосинтетично-активної радіації $Q_{\text{ФАР}}$, температури повітря T , дефіциту насичення повітря водяним паром D , водного потенціалу ґрунту ψ_s [3]

$$R_s = R_s^{pot} \cdot [f(T) \cdot f(D) \cdot f(\psi_s)], \quad (3)$$

де R_s – устячкова провідність листка (величина, що зворотна устячковому опору);

R_s^{pot} – потенційна устячкова провідність листка в залежності від фотосинтетичної радіації при оптимальних умовах тепло- та вологозабезпеченості;

$f(T)$, $f(D)$, $f(\psi_s)$ – функції впливу температури повітря, дефіциту насичення повітря водяним паром, водного потенціалу ґрунту на устячкову провідність листка, які змінюються від 0 до 1.

На світлі устячка відкриваються при достатньому водопостачанні тим ширше, чим більше інтенсивність сонячної радіації.

Експериментально встановлено, що в більшості видів рослин вночі устячка закриті або напівзакриті, а при збільшенні інтенсивності ФАР $Q_{ФАР}$ швидко відкриваються. Ця залежність описується гіперболічною формулою [5]

$$R_s^{pot} = \frac{a_1 Q_{ФАР}}{a_2 + Q_{ФАР}}, \quad (4)$$

де a_1 , a_2 – емпіричні постійні.

Температура впливає, насамперед, на швидкість відкривання устячок, яка залежить від вироблення енергії, необхідної для процесу руху. При більш високій температурі (15–30 °С) клітини мають у своєму розпорядженні велику кількість енергії, і тому не дивно, що механізм відкривання діє швидше. При температурі нижче, приблизно, 5 °С устячка відкриваються дуже повільно і не повністю, а при більш низькій температурі (від 0 до –5 °С) залишаються закритими. При температурі повітря вище оптимальної устячка також відкриваються не повністю, однак при великій жарі (40–45 °С) у деяких видів рослин ширина устячок знову досягає максимуму.

Устячка відкриваються при температурі T_{min} , при збільшенні T устячкова провідність зростає, потім при T_{max} вона зменшується до мінімального значення і далі слідує закривання устячок. Емпірично ця залежність описується формулою [2]

$$f(T) = \frac{(T - T_{min})(T_{max} - T)^b}{(a_3 - T_{min})(T_{max} - a_3)^b}, \quad (5)$$

де a_3 , b – емпіричні параметри.

Важливим зовнішнім фактором, що регулює стан устячок, є волога. Ширина устячкових щілин збільшується з підвищенням тургору замикаючих клітин. Як тільки тургор падає, щілина закривається. Рух повітря створює значні градієнти тиску водяної пари біля поверхні листка, тому прямий вплив вологості повітря на ступінь відкриття устячок проявляється особливо чітко при вітрі. З підвищенням дефіциту насичення повітря водяним паром устячкова провідність зменшується [4, 7]

$$f(D) = \frac{1}{1 + a_4 D}, \quad (6)$$

де a_4 – параметр.

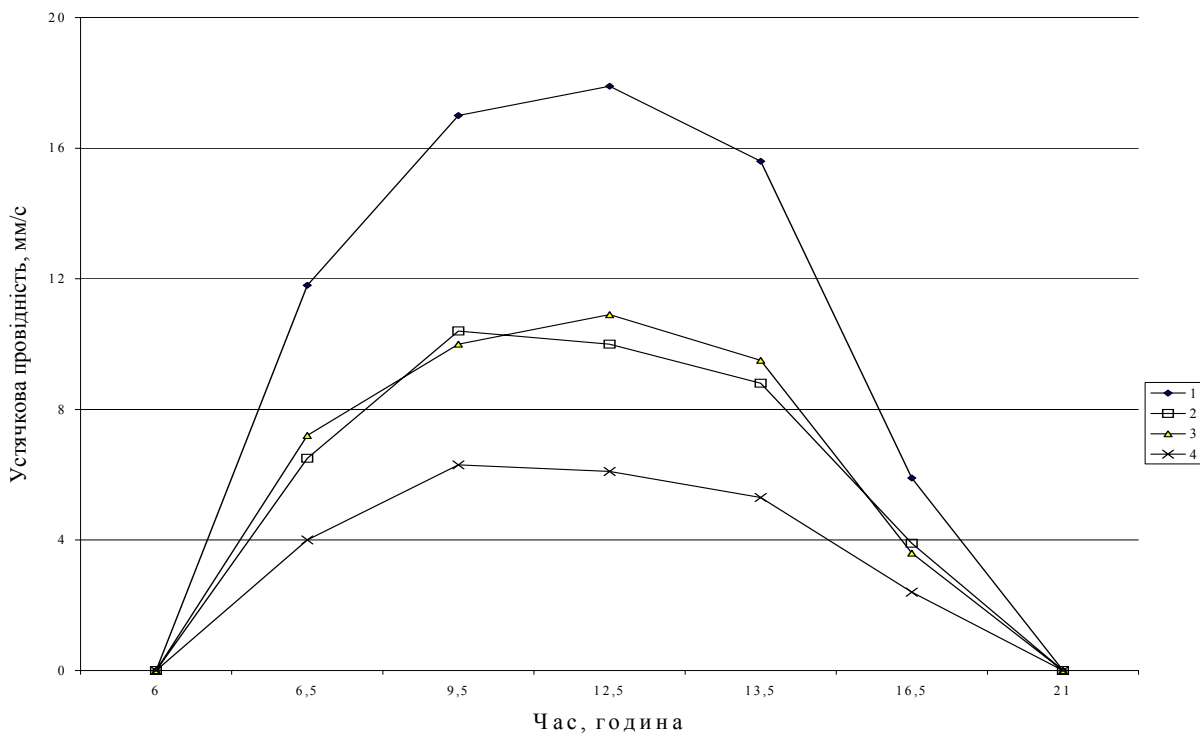
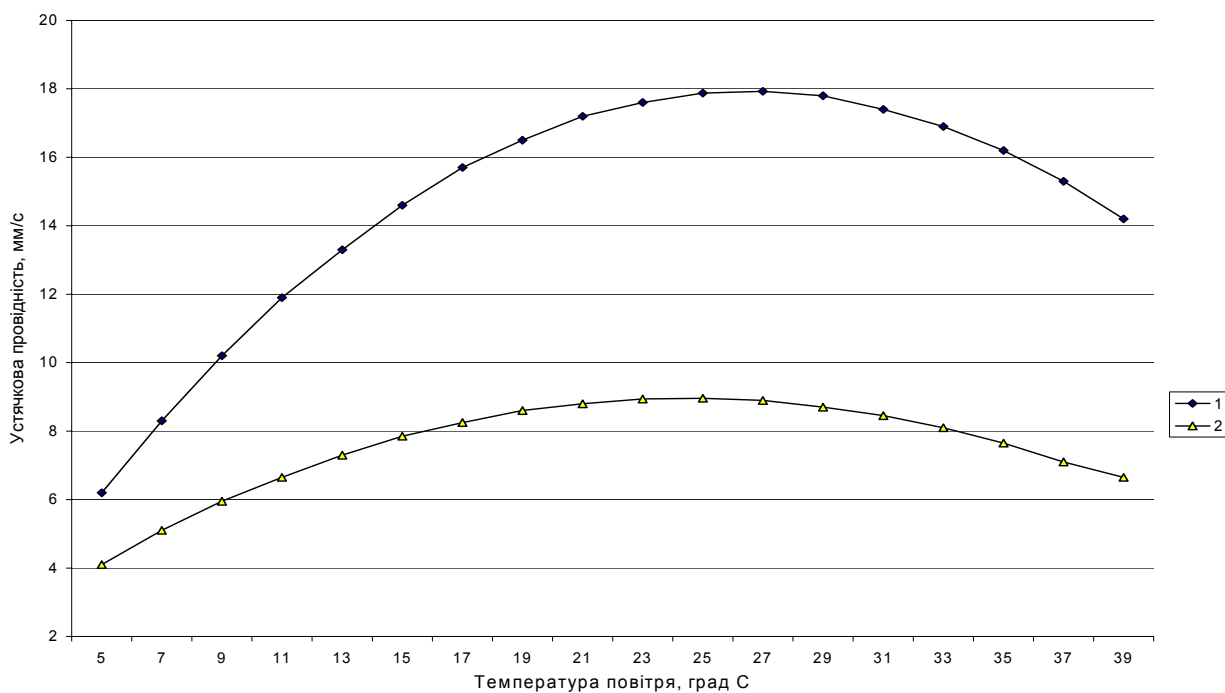
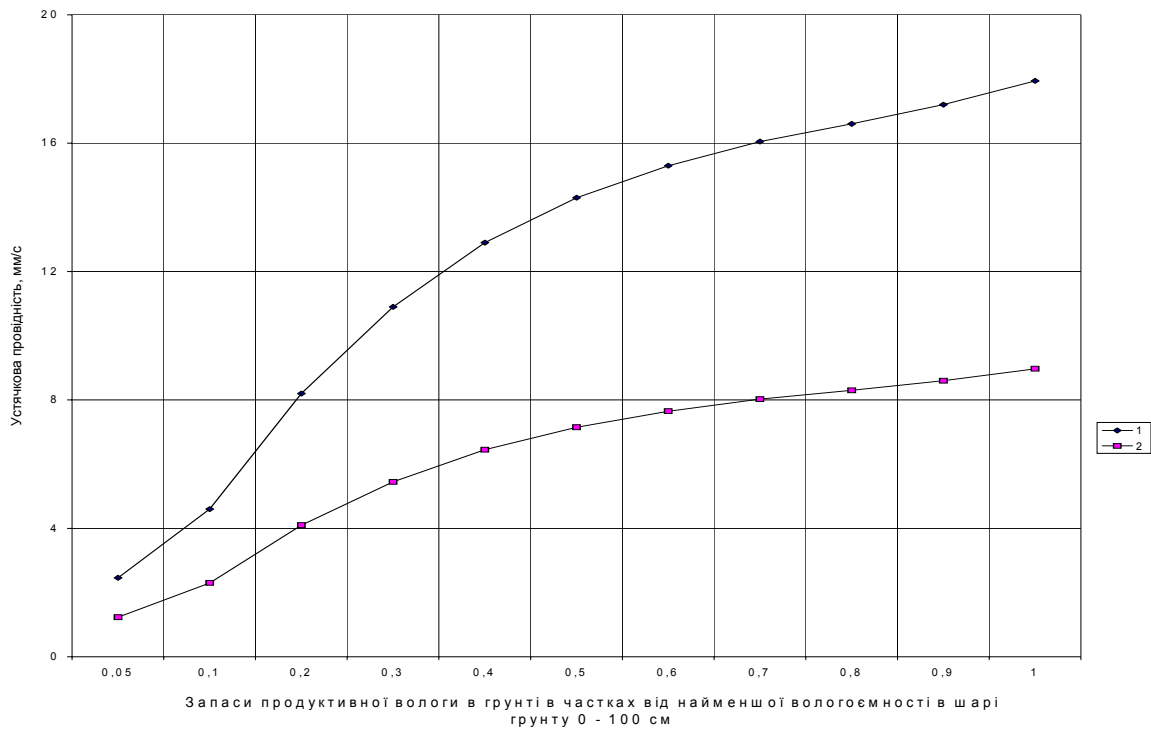


Рис. 2 - Добовий хід устячкової провідності зеленого листка при ясній та похмурній погоді на фоні різної вологозабезпеченості: оптимальної – 1 (ясно), 2 (похмуро); недостатньої – 3 (ясно), 4 (похмуро).



1 – важкосуглинковий ґрунт; 2 – супіщаний ґрунт
Рис. 3 – Залежність устячкової провідності зеленого листка від температури повітря при інтенсивності ФАР 443 Вт/м² та оптимальній вологозабезпеченості.



1 – рослина з добре розвинутою кореневою системою; 2 – рослина з недорозвинутою кореневою системою

Рис. 4 – Залежність устячкової провідності зеленого листка від вологозабезпеченості при інтенсивності ФАР 443 Вт/м² та оптимальній температурі повітря.

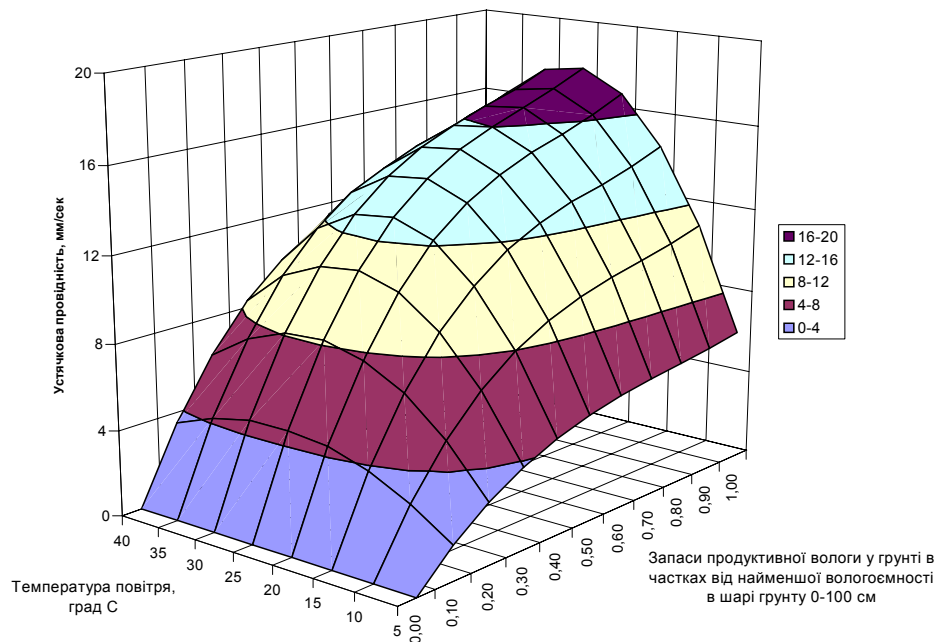


Рис. 5 – Залежність устячкової провідності зеленого листка від температури повітря та вологозабезпеченості при інтенсивності ФАР 443 Вт/м².

В добовому ході устячкова провідність листка слідує за ходом сонячної радіації (рис.2). Зі сходом Сонця вона починає зростати з ранку до полуденних годин і при ясній погоді та оптимальній вологозабезпеченості досягає 16–18 мм/с. У надвечірні години вона поступово зменшується. В таких же умовах вологозабезпеченості, але при хмарній погоді добовий хід устячкової провідності листка більш згладжений. Максимальні значення устячкової провідності листка досягають 8–10 мм/с, причому, з 9 год. 30хв. до 13 год. 30 хв. вона суттєво не змінюється.

Слід зазначити, що при ясній погоді, але недостатній вологозабезпеченості добовий хід устячкової провідності листка близький до ходу цієї величини при похмурній погоді та оптимальній вологозабезпеченості (рис.2). При поєднанні умов, які характеризуються похмурою погодою та недостатньою вологозабезпеченістю, устячкова провідність листка зменшується до 4 – 6 мм/с в полуденні години.

З підвищенням температури повітря (на фоні оптимальної вологозабезпеченості) устячкова провідність листка зростає від 6 мм/с при температурі 5 °С і до 16–17 мм/с при температурі біля 20 °С (рис. 3). Максимальна устячкова провідність листка спостерігається при температурі повітря 23–31 °С, вона досягає величин 18 мм/с. Подальше підвищення температури призводить до зменшення устячкової провідності листка. Слід звернути увагу і на досить суттєву відмінність устячкової провідності листка в залежності від механічного складу ґрунту. Вона майже вдвічі вище в умовах важкосуглинкового ґрунту в порівнянні з супіщаним.

Вологість ґрунту визначає водний потенціал листка, тому вона є одним із найбільш значних факторів, що обумовлюють рівень устячкової провідності листка (рис. 4). Рослина з добре розвинутою кореневою системою в достатній мірі забезпечує листки вологою, що призводить до високого рівня устячкової провідності листка при оптимальній вологості ґрунту. Так, при запасах продуктивної вологи у ґрунті в межах 0,7–1,0 найменшої вологоємності у шарі ґрунту 0–100 см забезпечується устячкова провідність листка на рівні 16–18 мм/с. У рослини, яка відрізняється слабо розвинутою кореневою системою, за цих же умов устячкова провідність листка буде значно нижча.

Поєднання комбінацій температури повітря та вологозабезпеченості (рис. 5) показує, що при недостатніх умовах зволоження ґрунту устячкова провідність листка мало змінюється в залежності від температури повітря. Так, при запасах продуктивної вологи в ґрунті на рівні 0,2 найменшої вологоємності в шарі ґрунту 0–100 см значних змін величини устячкової провідності листка при зміні температури повітря від 5 до 40°С не спостерігається. Покращення умов вологозабезпеченості призводить до зростання устячкової провідності листка та більш вираженої залежності її від температури повітря. Максимальна устячкова провідність листка забезпечується при поєднанні запасів продуктивної вологи у ґрунті на рівні 0,7–1,0 найменшої вологоємності в шарі ґрунту 0–100 см і температурі повітря 20–30 °С.

Висновки. Рівняння (1) – (6) описують вплив факторів навколишнього середовища на устячкову провідність зеленого листка. Встановлені особливості добового ходу устячкової провідності листка. Отримана кількісна оцінка впливу сонячної радіації, температури повітря та вологозабезпеченості на устячкову провідність листка. Встановлені оптимальні умови тепло- та вологозабезпеченості, за яких устячкова провідність зеленого листка досягає максимальних значень.

Список літератури

1. *Gaastra P.* Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature and stomatal diffusion resistance //Mededel. Landbouwhogeschool. – Wageningen, 1959. – Vol. 59. – N 13. – P. 1–68.
2. *Jarvis P.G.* The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field //Phil. Trans. Roy. Soc. – London, 1976. – N 273. – P. 593 – 610.
3. *Kim J. and Verma S.B.* Modeling canopy stomatal conductance in a temperature grassland ecosystem //Agricultural and Forest Meteorology. – 1991. – Vol. 55. – P. 149 – 166.
4. *Lohammar T., Larsson S. Lindner S., Falk S.* FAST – simulation models of gaseous exchange in Scots pine //Ecol. Bull. – 1980. – N 32. – P. 505–523.
5. *Monteith J.L.* Light distribution and photosynthesis in field crops //Annual Botani. – 1965. – N 113. – P. 17–37.
6. *Penman H.L.* The physical basis of irrigation control //In: P. M. Syngé (Editor), Rep. Thirteenth Int. Horticultural Congress 1952. Vol. 2. The Royal Horticultural Society, London, 1953. – P. 913–924.
7. *Turner N.C., Schulze E.D., Gollan T.* The responses of stomatal and leaf gas exchange to vapor pressure deficits and soil water content //Oecologia. 1984. – N 65. – P. 348–355.

Моделирование диффузионного сопротивления на пути молекул CO₂ в зеленый лист.

Полевой А.Н.

Рассматривается последовательное сопротивление молекулам CO₂ на пути диффузии в зеленый лист. Как важнейший регулятор процесса диффузии рассматривается устьичный аппарат листа, сопротивление которого обуславливается факторами окружающей среды.

Ключевые слова: газообмен, фотосинтез, диффузия, устьичная проводимость, сопротивление, лист, солнечная радиация, температура воздуха, почвенная влага.

Modelling diffusion of resistance on the way of molecules CO₂ to the green leaf.

Polevoy A.

Consecutive resistance to molecules CO₂ on a way of diffusion to a green leaf is considered. As the major regulator of process of diffusion the stomatal device of a leaf is considered which resistance is caused by factors of an environment.

Key words: gas exchange, photosynthesis, diffusion, stomatal conductance, resistance, sheet, solar radiation, temperature of air, soil water.