

АКАДЕМИЯ НАУК ЭСТОНСКОЙ ССР
ИНСТИТУТ ФИЗИКИ И АСТРОНОМИИ

**ВОПРОСЫ
ЭФФЕКТИВНОСТИ ФОТОСИНТЕЗА**

ТАРТУ 1969

РАБОТЫ ПО
МЕЖДУНАРОДНОЙ БИОЛОГИЧЕСКОЙ
ПРОГРАММЕ

CONTRIBUTION TO THE
INTERNATIONAL BIOLOGICAL
PROGRAMME

ESTONIAN ACADEMY OF SCIENCES
INSTITUTE OF PHYSICS AND
ASTRONOMY

**PROBLEMS OF THE
EFFICIENCY OF PHOTOSYNTHESIS**

TARTU 1969

581
В748

Кл. А-2905

АКАДЕМИЯ НАУК ЭСТОНСКОЙ ССР
ИНСТИТУТ ФИЗИКИ И АСТРОНОМИИ

**ВОПРОСЫ
ЭФФЕКТИВНОСТИ ФОТОСИНТЕЗА**

ТАРТУ 1969

Редакционная коллегия

Ю.Росс (председатель), Ю.Мулламаа, Х.Тооминг, О.Авасте, Ч.Виллманн, А.Лайск

Отв. редактор В. Росс

Редактор Л. Рийвес

Ртууская Центральная
Библиотекная
им. Н. В. Гоголя
№ 220131

Печатается по постановлению Редакционно-издательского совета

Академии наук Эстонской ССР

РИСО № 720

2 Редакционная коллегия серии "Исследования по физике атмосферы" сообщает, что начиная с 7-го номера серия заменяется тематическими сборниками по отдельным вопросам актинометрии, биоактинометрии и оптики атмосферы.

Тематические сборники будут издаваться по-прежнему нерегулярно из расчета 1-2 сборника в год. Просим настоящий тематический сборник включить в каталоги библиотек как 13-ый номер бывшей серии "Исследования по физике атмосферы".

Все замечания и пожелания редакционная коллегия просит направлять по адресу: ЭССР, Тярвере, Тартуская астрофизическая обсерватория им. В.Я.Струве.

The Editorial Board of the series "Investigations on Atmospheric Physics" of the Institute of Physics and Astronomy of the Estonian Academy of Sciences is drawing your attention to the fact that beginning with the 7th issue the series is replaced by topical collections on actinometry, bioactinometry and atmospheric optics.

These collections will be published as earlier once or twice a year. We ask you to include the present collection in your catalogues as the 13th issue of the series "Investigations of Atmospheric Physics".

All remarks and recommendations concerning these collections are to be sent to the Editorial Board using the following address:

Estonian S.S.R., Tõravere, W.Struve Tartu Astrophysical Observatory.

3

Tartu Ülikooli
Raamatukogu

133046

Tartu ülikooli keskraamatukogu
linna raamatukogu
nim. N. V. GogolО ТЕОРЕТИЧЕСКИ ВОЗМОЖНОМ К.П.Д. ФОТОСИНТЕЗА
С УЧЕТОМ ДЫХАНИЯ

Х. Тооминг

Рассматривается зависимость к.п.д. от доли дыхания и радиации приспособления. По литературным данным о максимальном фотосинтезе и дыхании проведены расчеты максимальных к.п.д. некоторых видов растений. Сделаны выводы относительно теоретических возможностей повышения продуктивности посевов сельскохозяйственных культур.

Вопрос о возможностях повышения коэффициента использования энергии солнечной радиации на фотосинтез как листьями, так и целыми посевами неоднократно обсуждался в литературе [1, 2]. При этом считается важным решение вопроса о теоретически возможном к.п.д. Последующим этапом считается выяснение степени и причин несоответствия практически наблюдаемых к.п.д. с теоретически возможными. Вслед за этим можно приступить к разработке системы мероприятий, направленных на приближение практически наблюдаемых к.п.д. к теоретически возможным.

Как правило, в литературе в основном рассматривается теоретически возможный к.п.д. только для фотохимической стадии фотосинтеза. В этом случае к.п.д. рассчитывается по формуле

$$\eta_{\Phi} = \frac{\varepsilon \Phi}{\Pi}, \quad (1)$$

где ε — коэффициент перехода от единиц массы восстановленной углекислоты в мг CO_2 к энергетическим единицам в калориях,

Φ — интенсивность истинного фотосинтеза в $\text{мг CO}_2 \cdot \text{дм}^{-2} \cdot \text{час}^{-1}$,

Π — плотность потока поглощенной листом ФАР в $\text{кал} \cdot \text{дм}^{-2} \cdot \text{час}^{-1}$ (интенсивность поглощенной ФАР).

Такой подход необходим для изучения энергетической эффективности первичных фотохимических процессов фотосинтеза. При этом сущность проблемы сводится к решению вопроса о минимальном квантовом расходе. Например, считается (см. [1,3]), что восьмиквантовый расход является минимальным и соответствует максимальной эффективности фотохимической стадии фотосинтеза, характеризуемой величиной к.п.д. $\eta_{\Phi} = 0.28$ (рис. 1). С точки зрения продуктивности растений эту величину ни в коем случае нельзя считать верхним пределом к.п.д., так как она не учитывает затрат на дыхание, т.е. не характеризует верхнего предела теоретически возможного к.п.д. образования конечных продуктов фотосинтеза. Для определения теоретически возможного к.п.д. с учетом последующих затрат энергии продуктов фотосинтеза на сохранение и восстановление структур, на разнообразные превращения первичных продуктов фотосинтеза необходим учет дыхания. В последнем случае к.п.д. следует вычислять по формуле

$$\eta_{\Phi} = \frac{\varepsilon F}{\Pi}, \quad (2)$$

причем

$$F = \Phi - R,$$

где F - интенсивность газообмена в $\text{мг CO}_2 \cdot \text{дм}^{-2} \cdot \text{час}^{-1}$,
 R - интенсивность дыхания в $\text{мг CO}_2 \cdot \text{дм}^{-2} \cdot \text{час}^{-1}$.

Здесь допущено, что значения ϵ как для фотосинтеза, так и для дыхания равны, что, конечно, связано с некоторой погрешностью (см. [4]).

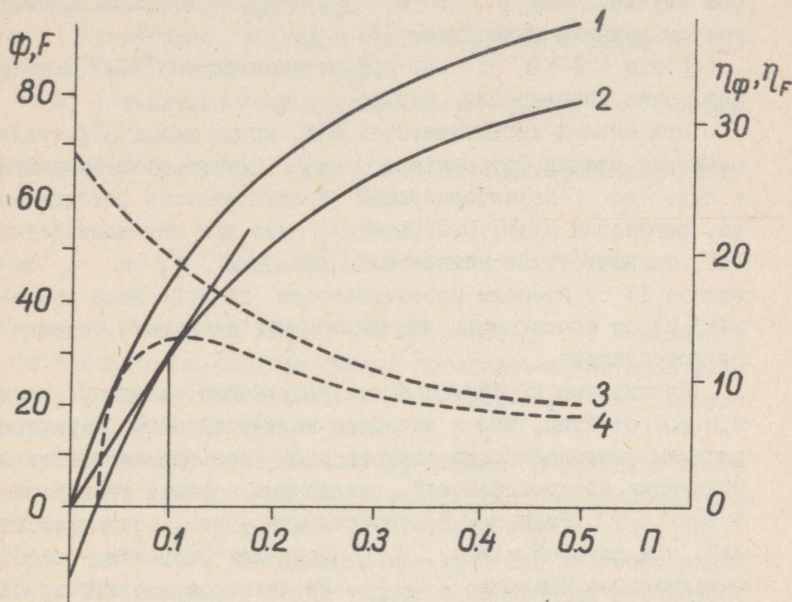


Рис. 1. Теоретические световые кривые чистого фотосинтеза (1) и газообмена (2) растений светолюбивого типа $\bar{P} = 0.1 \text{ кал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{мин}^{-1}$ и соответствующие к.п.д. (3) и (4).

Примечание: кривые рассчитаны при $C = 0.1$ и предположении 8-квантового расхода. На оси абсцисс плотность потока поглощенной радиации в $\text{кал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{мин}^{-1}$. На левой оси ординат интенсивность истинного фотосинтеза и газообмена в $\text{мг CO}_2 \cdot \text{дм}^{-2} \cdot \text{час}^{-1}$. На правой оси ординат к.п.д. в процентах.

В настоящей работе делается попытка ориентировочно выяснить верхний предел к.п.д. с учетом дыхания и охарактеризовать к.п.д. растений различной светолюбовости и экономичности.

Из сравнения к.п.д. η_{Φ} , не учитывающего дыхания, с к.п.д. η_F , учитывающим дыхание, вытекает, что в любом случае, если $R > 0$, $\eta_F < \eta_{\Phi}$, т.е. к.п.д. с учетом дыхания ниже (рис. 1).

Когда $\Phi < R$, т.е. при интенсивностях^{*)} ФАР, меньших точки компенсации, к.п.д. $\eta_F < 0$.

При низких интенсивностях ФАР, когда к.п.д. фотохимической стадии фотосинтеза η_{Φ} имеет свой максимум, к.п.д. η_F , характеризующий продуктивность фотосинтеза, равняется нулю. Оказывается, что при интенсивностях ФАР, больших точки компенсации различия η_{Φ} и η_F зависят: 1) от степени светолюбовости данного вида растения, 2) от соотношения интенсивности дыхания и истинного фотосинтеза.

Прежде чем перейти к более подробному анализу этих к.п.д., отметим, что в качестве количественной характеристики светолюбовости данного вида пользуемся понятием "радиация приспособления", выведенным в наших ранних работах [5-7]. Радиация приспособления - это интенсивность ФАР, при которой к.п.д. η_F листа или растения имеет максимальное значение - η_{Fm} . Ее легко определить из световой кривой газообмена листа [7]. Для этого нужно провести касательную от начала координат к световой кривой. Интенсивность ФАР, соответствующая точке касания касательной с кривой, является радиацией приспособления (рис. 1). Разумеется, что величина радиации приспособления характерна для вида и закладывается в результате длительной адаптации к условиям ФАР в месте обитания данного вида.

*)

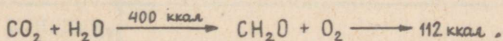
В данной работе термины "интенсивность ФАР" и "плотность потока ФАР" применяются как синонимы.

В качестве характеристики соотношения между фотосинтезом и дыханием применяем величину, называемую нами коэффициентом затрат C , показывающую, какой процент составляет интенсивность дыхания от максимальной интенсивности фотосинтеза.

Все световые кривые и кривые к.п.д. проводим при следующих исходных параметрах:

- 1) квантовый расход в среднем для всей области ФАР равен $\gamma = 8 \text{ эв} \cdot (\text{г-моль } \text{CO}_2)^{-1}$;
- 2) I эйнштейн солнечного света равен в среднем 50 ккал.

Тогда энергетический эффект фотосинтеза выражается уравнением



Из этого уравнения видно, что на усвоение I г-моля CO_2 при 8-квантовом расходе должно поглощаться 400 ккал ФАР. При этом продукт фотосинтеза содержит 112 ккал, откуда к.п.д. $\eta_{\text{э}} = 112/400 = 0.28$;

3) согласно приведенному уравнению переходный коэффициент от единиц в мг CO_2 к энергетическим единицам принят равным $\epsilon = 2.54 \text{ кал} \cdot \text{мг}^{-1}$. Переход от единиц $\text{CO}_2 \text{ мг} \cdot \text{дм}^{-2} \text{ час}^{-1}$ к единицам $\text{кал} \cdot \text{см}^{-2} \text{ мин}^{-1}$, необходимый при расчете к.п.д., осуществляется при помощи переходного коэффициента $\epsilon^* = 2.54/6 \cdot 10^3 = 4.23 \cdot 10^{-4}$.

Чтобы иметь возможность построить световые кривые фотосинтеза для других значений квантового расхода, приведем табл. I зависимости начального наклона (при $\Pi \rightarrow 0$) световой кривой фотосинтеза от квантового расхода. Анализ световых кривых газообмена растений различной светолюбивости показывает следующее.

а. Зависимость к.п.д. от интенсивности ФАР у растений, обладающих различной радиацией приспособления, разная (рис. 1 и 2). У тенелюбивых видов, характеризуемых меньшей радиацией приспособления $\bar{\Pi}$ (рис. 2) по сравне-

нию со светолюбивыми растениями (рис. 1), максимум к.п.д. находится в области более низких интенсивностей ФАР и убывает быстрее по сравнению с более светолюбивыми видами, с возрастанием интенсивности ФАР.

б. Если коэффициенты затраты на дыхание у светолюбивых и тенелюбивых видов равны, то и максимальные значения к.п.д. равны (рис. 2).

в. Нет резкой границы между растениями светлюбивого и тенелюбивого типов. Переход от светлюбивых к тенелюбивым растениям непрерывный - в принципе могут существовать растения, приспособленные ко всевозможным значениям интенсивности радиации, встречаемым в реальных условиях ФАР как в растительном сообществе, так и на открытой местности.

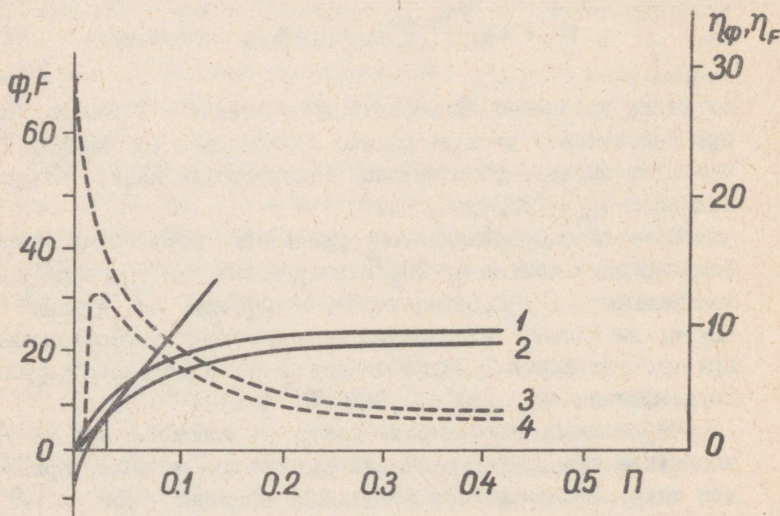


Рис. 2. Теоретические световые кривые истинного фотосинтеза (1) и газообмена (2) растений тенелюбивого типа $\bar{p} = 0.02 \text{ кал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{мин}^{-1}$ и соответствующие к.п.д. (3) и (4); (см. примечание к рис. 1).

Т а б л и ц а I

Зависимость начального наклона световой кривой фотосинтеза α и максимального к.п.д. η_{ϕ} от квантового расхода γ

	Квантовый расход $\frac{\mu}{I}$ в эн. (г-моль CO_2) ⁻¹				
	4	8	10	12	16
Начальный наклон α (в $\frac{\text{мг CO}_2 \cdot \text{дм}^{-2} \cdot \text{час}^{-1}}{\text{кал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{мин}^{-1}}$)	1320	660	527	441	330
Максимальный к.п.д. η_{ϕ} истинного фотосинтеза, соответствующий данному квантовому расходу	0.56	0.28	0.22	0.19	0.14

г. Кривая зависимости к.п.д. от интенсивности поглощенной ФАР характеризует возможную эффективность вида при попадании его в те или иные средние условия ФАР, если не происходит кратковременной адаптации к новым условиям.

д. Данный вид будет наиболее эффективным в средних условиях ФАР, близких к его радиации приспособления, где его к.п.д. максимален.

Для растений с равной величиной радиации приспособления при увеличении доли дыхания (т.е. коэффициента затрат C) можно отметить следующие характерные черты изменения световых кривых газообмена:

а. Уменьшаются величины максимальных к.п.д. $\eta_{\text{гм}}$, но не изменяются места максимумов к.п.д. (рис. 3).

б. Уменьшается плато световых кривых газообмена. Следовательно, высота плато световой кривой газообмена, используемая в некоторых работах в качестве характеристики

светолюбивости вида, не является однозначной количественной характеристикой светолюбивости, так как выражает одновременно степень светолюбия и экономность вида.

в. Различия световой кривой и к.п.д. видов равной радиации приспособления характеризуют различия эффективности видов (их конкурентную способность), обитающих в одинаковых средних условиях ФАР.

Таким образом, световые кривые газообмена и к.п.д.

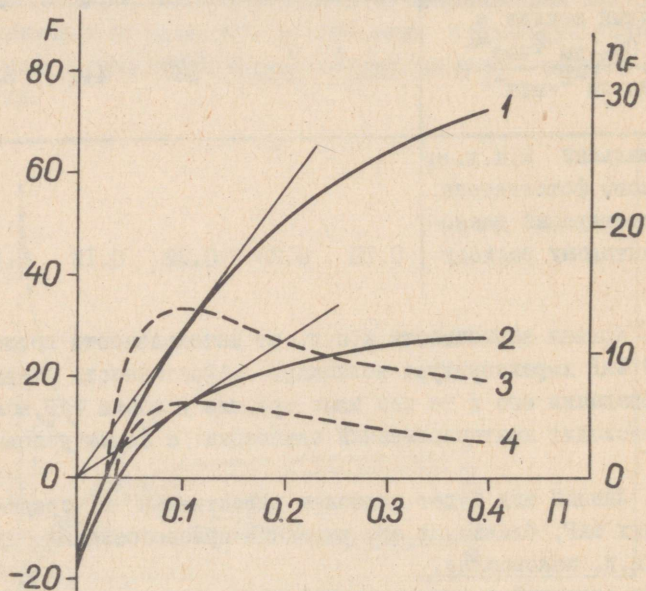


Рис. 3. Теоретические световые кривые газообмена и к.п.д. растений, отличающихся коэффициентом затрат. Радиация приспособления обоих растений равна $\bar{P} = 0.1 \text{ кал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{мин}^{-1}$. (1) кривая газообмена при коэффициенте затрат $C = 0.1$; (2) - при $C = 0.3$; (3) и (4) - соответствующие кривые к.п.д.

являются "визитными карточками" видов растений, характеризующими их оптимальные требования к режиму ФАР и возможную продуктивность и к.п.д. (конкурентную способность) в различных условиях ФАР, отличающихся от оптимальных.

Для того, чтобы в общем виде оценить зависимость верхнего предела максимального к.п.д. от доли дыхания, приведем формулу [7], связывающую максимальный к.п.д.

η_{F_m} с коэффициентом затрат

$$\eta_{F_m} = \frac{\varepsilon F_m}{\bar{P}} = \alpha \varepsilon (1 - \sqrt{C})^2 \quad (3)$$

Оказывается, что при интенсивности дыхания, равной максимальной интенсивности фотосинтеза, т.е. при $C = 1$, $\eta_{F_m} = 0$. При $C = 0$, т.е. при интенсивности дыхания, равной нулю

$$\eta_{F_m} = \alpha \varepsilon .$$

В последнем случае, который в действительности не реализуется, к.п.д. $\eta_F = \eta_{F_m}$. Таким образом, зависимость η_{F_m} от C выражается кривыми, приведенными на рис. 4.

Зависимость к.п.д. от Π , C и \bar{P} в полном виде изображена на рис. 5. Она характеризуется гребневыми поверхностями в пространстве. На рис. 5 эта зависимость приведена только для двух значений радиации приспособления. Для каждого вида, характеризуемого значениями C и \bar{P} , соответствует на одной из этих поверхностей кривая, выражающая зависимость к.п.д. вида от интенсивности поглощенной ФАР. При постоянных условиях освещения каждому виду соответствует на поверхности одно значение к.п.д. Если известны параметры C , \bar{P} отдельных видов или сортов, то рис. 5. позволяет сравнивать их по эффективности использования ФАР на фотосинтез при разных условиях освещения, определить их оптимальные режимы и конкурентную способность к свету.

Для оценки реальных максимально возможных к.п.д.

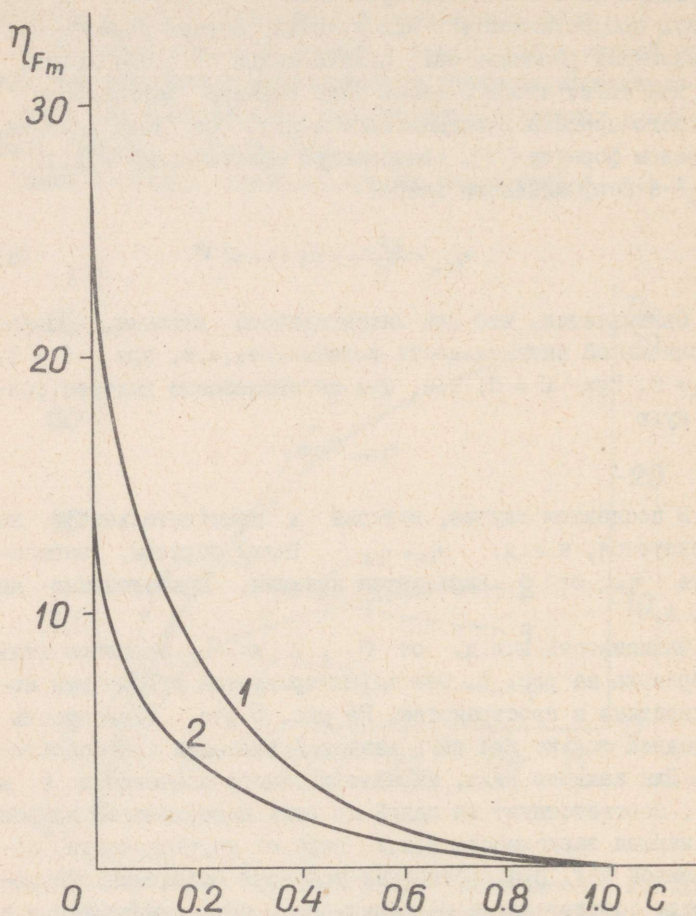


Рис. 4. Зависимость максимального значения к.п.д. с учетом дыхания η_{Fm} от коэффициента затрат C 1 - при 8-квантовом расходе, 2 - при 16-квантовом расходе.

конечных продуктов фотосинтеза необходимо располагать данными о величине коэффициента затраты - C . Приведем некоторые данные из литературы об одновременных величинах максимальной интенсивности фотосинтеза k и темнового дыхания R , рассчитанные по ним коэффициенты затрат C и рассчитанные по формуле (3) максимальные к.п.д. η_{Fm} (табл. 2).

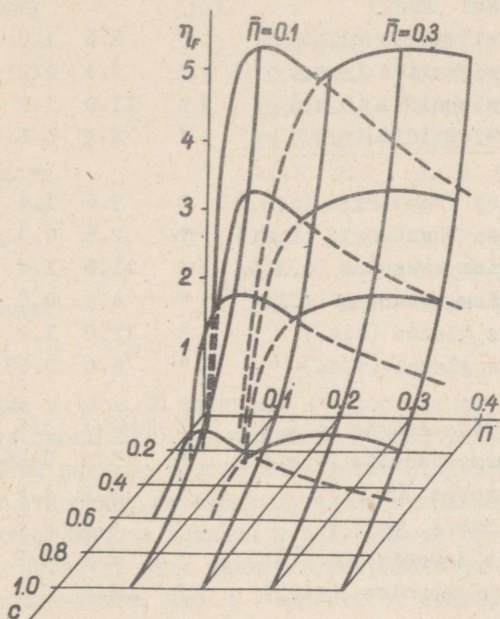


Рис. 5. Зависимость к.п.д. η_F от интенсивности поглощенной радиации π (в $\text{кал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{мин}^{-1}$) и от коэффициента затрат C для двух значений радиации приспособления: $\bar{\pi} = 0.1$ и $0.3 \text{ кал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{мин}^{-1}$. К.п.д. рассчитаны при предположении 16-квантового расхода.

Т а б л и ц а 2

Максимальные значения k , R , C и η_{Fm}
при 8-квантовом расходе

Вид растения	Автор	k	R	C	η_{Fm}
<i>Fraxinus excelsior</i> (солнечный лист)	[8]	9.8	1.2	0.12	0.115
<i>Fraxinus excelsior</i> (теновой лист)	"	4.2	0.4	0.10	0.125
<i>Fagus silvatica</i> (с.л.)	"	6.6	1.0	0.15	0.105
<i>Fagus silvatica</i> (т.л.)	"	2.4	0.2	0.08	0.138
<i>Shiia sieboldii</i> (с.л.)	[9]	11.0	1.2	0.11	0.120
<i>Shiia sieboldii</i> (т.л.)	"	4.8	0.6	0.12	0.115
<i>Machilus Thunbergii</i> (с.л.)	"	9.6	1.4	0.15	0.105
<i>Machilus Thunbergii</i> (т.л.)	"	2.6	0.7	0.27	0.065
<i>Distylium raemosum</i> (с.л.)	"	11.6	1.4	0.12	0.115
<i>Distylium raemosum</i> (т.л.)	"	4.4	0.5	0.12	0.115
<i>Quercus glauca</i> (с.л.)	"	12.0	1.2	0.10	0.125
<i>Quercus glauca</i> (т.л.)	"	6.0	0.67	0.11	0.120
<i>Lithocarpus edulis</i> (с.л.)	"	12.2	1.6	0.13	0.11
<i>Lithocarpus edulis</i> (т.л.)	"	3.2	0.66	0.21	0.08
<i>Myrica rubra</i> (с.л.)	"	9.2	1.2	0.13	0.11
<i>Myrica rubra</i> (т.л.)	"	4.6	0.6	0.13	0.11
<i>Camellia japonica</i> (с.л.)	"	8.4	1.2	0.15	0.105
<i>Camellia japonica</i> (т.л.)	"	4.2	0.5	0.12	0.115
<i>Eurya japonica</i> (с.л.)	"	11.4	1.3	0.11	0.120
<i>Eurya japonica</i> (т.л.)	"	5.2	0.45	0.09	0.13
<i>Symplocos lucida</i> (с.л.)	"	13.6	1.2	0.09	0.13
<i>Symplocos lucida</i> (т.л.)	"	3.4	0.3	0.09	0.13
<i>Rapanea neriiifolia</i> (с.л.)	"	9.4	1.0	0.11	0.12
<i>Rapanea neriiifolia</i> (т.л.)	"	4.0	0.41	0.10	0.125

Таблица 2 (продолжение)

Вид растения	Автор	k	R	C	η_{Fm}
<i>Illicium religiosum</i> (с.л.) [9]		9.2	1.5	0.16	0.10
<i>Illicium religiosum</i> (т.л.) "		5.6	0.7	0.13	0.11
<i>Cinnamomum camphora</i> (с.л.) "		12.4	1.6	0.13	0.11
<i>Cinnamomum camphora</i> (т.л.) "		7.8	0.9	0.12	0.115
<i>Celosia cristata</i> [10]					
1-ый лист		5.2	0.45	0.09	0.13
6-ой лист	"	9.8	1.2	0.12	0.115
10-ый лист	"	10.4	1.14	0.11	0.12
20-ый лист	"	16.6	1.74	0.10	0.125
37-39-ый листы	"	16.6	2.2	0.13	0.11
<i>Sorghum vulgare</i> [11]		55	1.6	0.03	0.19
<i>Zea mays</i> "		53	2.9	0.055	0.165
<i>Helianthus annuus</i> "		36	5.0	0.14	0.11

Приведенные в табл. 2 величины C соответствуют температуре листа около 20°C и нормальной концентрации CO_2 . В опубликованной недавно интересной статье Ю. Клозера [12] даны величины отношения интенсивности максимального газообмена к интенсивности дыхания в зависимости от температуры листа. Пересчет этих данных в коэффициенты затрат C (табл. 3) показывает, что C зависит от температуры. Начиная от 20°C с повышением температуры коэффициент затрат C возрастает. Это показывает, что к.п.д. этих видов уменьшается при температурах выше 20°C .

Из табл. 2 и 3 видно, что у дикорастущих растений минимальные значения $C \approx 0.08$. Значит, если считать, что 8-квантовый расход фотосинтеза минимален, то предел максимального к.п.д. в действительности не превышает величины $\eta_f = 0.140$. У высокопродуктивных культурных растений сорго и кукурузы значения максимальных к.п.д. не-

Т а б л и ц а 3

Зависимость коэффициента затрат C и
к.п.д. η_{FM} от температуры листа

Температура в $^{\circ}C$	20		25		30		35	
	C	η_{FM}	C	η_{FM}	C	η_{FM}	C	η_{FM}
<i>Bromus erectus</i>	0.08	0.14	0.11	0.12	0.14	0.11	0.20	0.09
<i>Stipa joannis</i>	0.09	0.13	0.11	0.12	0.16	0.10	0.22	0.08
<i>Stipa dasphylla</i>	0.13	0.11	0.19	0.09	0.24	0.14	0.30	0.06
<i>Stipa pulcherima</i>	0.14	0.11	0.18	0.09	0.24	0.14	0.31	0.06
<i>Stipa stenophylla</i>	0.17	0.10	0.23	0.08	0.29	0.06	0.38	0.04
<i>Stipa capillata</i>	0.25	0.07	0.37	0.04	0.45	0.03	0.56	0.02

сколько выше. Например, у сорго $C = 0.03$ и $\eta_{FM} = 0.19$. По-видимому, это предел, которого мы должны попытаться достичь в работе по повышению продуктивности растений. Чтобы добиться такого высокого верхнего предела к.п.д. уже при выборе исходного материала для селекции необходимо иметь в виду, чтобы к.п.д. дикого вида был возможно высоким.

Какие выводы, относящиеся к потенциальным возможностям повышения продуктивности посевов сельскохозяйственных культур, вытекают еще из приведенных закономерностей в характере к.п.д. растений? На наш взгляд, прежде всего можно подчеркнуть следующие.

Необходимо добиться, чтобы все листья в посевах длительное время в течение дня фотосинтезировали не только в области ФАР выше точки компенсации, но и в области ФАР, соответствующей их максимальному к.п.д. Другими словами,

необходимо принять меры для того, чтобы каждый лист был освещен ФАР интенсивностью, входящей в пределы радиации приспособления данного вида. Для реализации этого требования необходимо исследовать и установить значения радиации приспособления и пределы ее изменения у листьев разных сельскохозяйственных культур. Это сводится к составлению экологического ряда сельскохозяйственных культур по радиации приспособления со всевозможными зависимостями этого ряда от остального комплекса внешней среды, включая нормы воды и минерального питания.

Предполагаем, что в результате экспериментальных исследований мы располагаем количественным экологическим рядом радиации приспособления. Какие пути становятся тогда теоретически возможными для реализации таких посевов сельскохозяйственных культур, в которых основная доля листьев фотосинтезирует с их максимальным к.п.д.? Теоретически намечаются следующие пути:

1. Выбор норм сева и степени загущенности посева с учетом светолюбивости вида или данной культуры;

2. Выбор культур и сортов, подходящих по радиации приспособления к средним условиям ФАР в данном географическом районе;

3. Создание посевов с определенной геометрической структурой и площадью листьев, обеспечивающей равномерное поглощение ФАР всей листовой поверхностью в посевах [13, 14]. При этом следует иметь в виду, чтобы на долю каждого листа приходилась не только равная интенсивность поглощенной ФАР, но и интенсивность ФАР, равная величине радиации приспособления листа. Выражая относительную площадь листьев всего посева через L_0 и падающую на посев ФАР через Q , поглощенная ФАР на всех уровнях должна равняться $\bar{P} = Q/L$. Это условие точно может быть реализовано только при гелиотропизме листьев растений, т.е. при меняющейся в течение дня ориентации листьев. Но гелиотропическим является только небольшое число растений. Поэтому это условие необходимо интерпретировать как

среднестатистическое по отношению к меняющейся интенсивности падающей ФАР - Q .

Если вертикальное распределение ФАР в посеве равномерное, но на долю каждого листа падает количество ФАР, меньшее или большее радиации приспособления, то максимально возможного к.п.д. от посева ожидать не следует. Если ФАР распределяется в посеве равномерно, но малыми порциями, не превышающими компенсационную точку, то теоретически можно представить себе посев с нулевым газообменом, несмотря на высокую интенсивность падающей ФАР.

Для сельскохозяйственных посевов, выращиваемых монокультур, практически очень сложно добиться полной утилизации ФАР с высоким к.п.д. В естественных растительных сообществах высокий к.п.д. обеспечивается множеством видов, формирующих ярусную структуру, в результате чего продуктивность является максимальной для данного места обитания. При этом удовлетворены требования каждого вида к ФАР, так как они имеют различную светолюбивость и максимальный к.п.д. именно в ярусе их произрастания.

Естественную обстановку следует иметь и при выращивании сельскохозяйственных культур. Имеется возможность применения смешанных культур, подходящих для совместного выращивания, но имеющих различную светолюбивость. Теоретически можем ожидать положительных результатов также от совместного выращивания сортов одной и той же культуры, отличающихся по величине радиации приспособления. Такими являются и сорта, которые, попадая в тень, способны адаптироваться к новым условиям ФАР в течение короткого времени. Создание таких сортов - задача селекционной работы.

Сказанное можно иллюстрировать примером. Наши формулы [5-7] позволяют вычертить световые кривые газообмена отдельных видов или листьев, составляющих посев, обладающий максимальной продуктивностью (рис. 6). Из рис. 6 вытекает, что виды или листья, находящиеся в верхних хорошо освещенных ярусах (при $L = 0-I$), обладают высокой продуктивностью. Она их фотосинтеза лежит около радиации при-

способления, где к.п.д. максимальный. Низкие плотности потока ФАР в верхних ярусах наблюдаются редко, поэтому высокий компенсационный пункт не снижает значительно их продуктивности.

В средних ярусах плато световых кривых несколько снижается, опускается и компенсационный пункт. Листья фото-

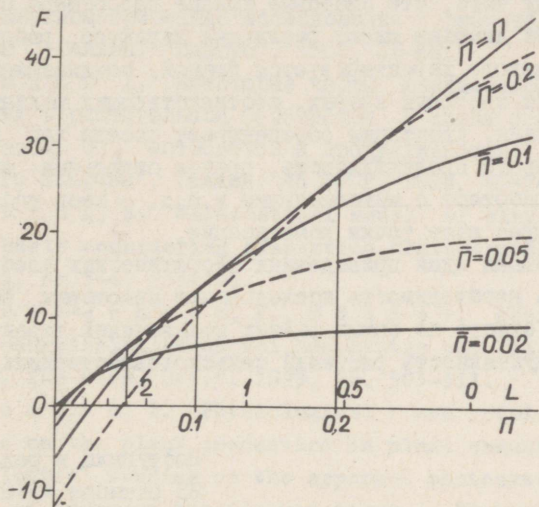


Рис. 6. Теоретические световые кривые газообмена F листьев отдельных ярусов идеального посева, обладающего максимальной продуктивностью. На оси абсцисс интенсивность поглощенной ФАР \bar{n} и нарастающая с глубиной относительная площадь листьев L (в $\text{м}^2 \cdot \text{м}^{-2}$), при которой в посеве с горизонтальными листьями в средних условиях безоблачного дня на широте 50° наблюдаются соответствующие значения поглощенной ФАР.

синтезируют при плотностях потока ФАР, лежащих вблизи радиации приспособления.

У видов нижних ярусов плато низкое, но в нижних ярусах не встречаются высокие плотности ФАР. Важно, чтобы компенсационный пункт был низким. Точка работы листьев на световой кривой газообмена лежит вблизи радиации приспособления.

Ввиду того, что световые кривые газообмена отдельных видов или листьев имеют различный характер, работа посева как целого характеризуется прямой, соединяющей точки отдельных световых кривых, соответствующих радиации приспособления. Адаптация обеспечивает посеву как целому максимальную продуктивность, причем отдельные виды или листья работают с максимальным к.п.д. - весь посев фотосинтезирует выше точки компенсации.

Основная идея приведенных теоретических соображений - показать необходимость исследования некоторых аспектов к.п.д., одного из самых важных показателей, характеризующих продуктивность растений сельскохозяйственных культур.

Поступила в редакцию
23 октября 1968 г.

Литература

1. Н и ч и п о р о в и ч А.А. О путях повышения продуктивности фотосинтеза растений в посевах. Сб. "Фотосинтез и вопросы продуктивности растений", М., АН СССР, 1963, 5-36.
2. Н и ч и п о р о в и ч А.А. Задачи работ по изучению фотосинтетической деятельности растений как фактора продуктивности. Сб. "Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности", М., "Наука", 1966.

3. Рабинович Е. Фотосинтез, М., ИЛ, 1953.
4. Белл Л.Н. О соотношении между энергетическим и газовым обменом в фотосинтезирующих растениях. Сб. "Биохимия и биофизика", М., "Наука", 1965, 252-261.
5. Тооминг Х., Нильсон Т. Основы энергетической адаптации растительного покрова к свету. Сб. "Фитоактинометрические исследования растительного покрова", Таллин, "Валгус", 1967, 35-63.
6. Тооминг Х. Некоторые черты взаимоотношений растений в растительном сообществе в связи с их фотосинтезом. Сб. "Фотосинтез и продуктивность растительного покрова", Таллин, АН ЭССР, 1968, 46-74.
7. Тооминг, Н. Mathematical model of plant photosynthesis considering adaptation. "Photosynthetica", 1967, 1, No.3-4, 233-240.
8. Вуусен-Йенсен, Р., Мюллер. Über die Kohlensäureassimilation bei Marchantia und Peltigera. "Jahrb. für wiss. Bot.", 1929, 70, 503-511.
9. Куsumото, Т. Physiological and ecological studies on the plant production in plant communities. 4. Ecological studies on the apparent photosynthesis curves of evergreen broadleaved trees. "Bot. Mag." (Tokyo), 1957, 70, No. 832, 294-305.
10. Саеки, Т. Variation of photosynthetic activity with aging of leaves and total photosynthesis in a plant community. "Bot. Mag." (Tokyo), 1959, 72, 404-408.
11. Эл-Шаркаву, М.А., Лоомис, Р.С., Уильямс, В.А. Apparent reassimilation of respiratory carbon dioxide by different plant species. "Physiol. Plant.", 1957, 20, 171-186.
12. Клосер, Ж. The dependence of CO₂ exchange on density of irradiation, temperature and water saturation deficit in Stipa and Bromus. "Photosynthetica", 1967, 1, No. 3-4, 171-178.

13. Verhagen, A.M.W., Wilson J.H., Britten E.J. Plant production in relation to foliage illumination. "Ann. Bot.", 1963, 27, 627-640.
14. Нильсон Т. Об оптимальной геометрической структуре растительного покрова. Сб. "Режим солнечной радиации в растительном покрове", Тарту, АН ЭССР, 1968, II2-I46.

Maximum Efficiency of PhAR Energy Conversion
of Plant Leaves with Regard to Respiration

H. Tooming

The paper deals with the efficiency of the PhAR energy conversion of plant leaves with regard to respiration (η_F). The efficiency of PhAR energy conversion calculated from the values of the gross photosynthesis rates (η_ϕ) has its maximum at PhAR densities below the compensation point. In this region of PhAR densities PhAR energy conversion with regard to respiration equals zero. The efficiency of PhAR energy conversion with regard to respiration (η_F) has its maximum value at the irradiation density of adaptation (IDA) ($\bar{\Pi}$). Towards the higher values of PhAR densities η_F decreases. The differences in the values of the efficiency of PhAR energy conversion calculated from the gross photosynthesis rate (η_ϕ) and from the net photosynthesis rate (η_F) depend on the loss factor (c). The IDA ($\bar{\Pi}$) determines the maximum values and the shape of the η_F curves. The sun and shade plants have maximum values of η_F at different PhAR densities. The loss factors for a number of species are calculated from the data on respiration and on gross photosynthesis rates established by various authors.

The maximum values of the efficiency of PhAR energy

conversion are calculated by using the formula obtained by the author earlier. This formula is as follows

$$\eta_{Fm} = \alpha \epsilon (1 - \sqrt{C})^2$$

where α is the derivative of a light curve at a low density of absorbed PhAR, which is determined by the quantum requirement of gross photosynthesis.

When the quantum requirement (γ) equals $\gamma = 8$ en/g mol and $C = 0.08$, maximum PhAR energy conversion η_{Fm} is nearly 14%.

Some conclusions are drawn concerning the theoretical possibilities of increasing the efficiency of the PhAR energy conversion of crops. For instance, it is necessary to provide that all the leaves of a crop should function, having their maximum values of the efficiency of PhAR energy conversion. It means that all leaves of a crop must absorb not only the same quantities of PhAR but also some quantities which approximate the values of the IDA. To satisfy this requirement, further studies into the mean values of the IDA of various crops are necessary.

О ФАКТОРАХ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИХ РАДИАЦИЮ ПРИСПОСОБЛЕНИЯ РАСТЕНИЙ

Х. Тооминг

Проанализировано, каким образом должно измениться суммарное сопротивление диффузии CO_2 листьев разных ярусов адаптированного растительного сообщества, которое фотосинтезирует с максимальной продуктивностью. Выведена формула, связывающая радиацию приспособления листа растений с суммарным сопротивлением диффузии CO_2 , коэффициентом затрат, квантовым расходом и концентрацией CO_2 для адаптированного растительного сообщества.

В наших работах [1-4] предложена теоретическая модель продуктивности фотосинтеза растительного сообщества. В основе этой модели лежит вариационный принцип, выведенный эвристически из принципа Ч. Дарвина об относительной целесообразности живых существ и из общих соображений, развитых Э. Бауэром [5], Шредингером [6] и другими о существовании постоянного неравновесного состояния живых систем, характеризуемого тенденцией достигать отличающегося от минимума уровня свободной энергии. Предполагалось, что адаптация растений и растительного сообщества к условиям внешней среды направлена на обеспечение максимальной продуктивности их фотосинтеза в данных условиях.

Более обстоятельный анализ показывает, что обеспечение адаптацией максимальной в данных условиях продуктивности означает обеспечение максимального в этих условиях к.п.д. солнечной радиации для отдельных растений и растительного сообщества в целом.

Для отдельных растений, составляющих сообщество, условие максимальной в данных условиях продуктивности означает, что растения фотосинтезируют с интенсивностью, соответствующей максимальному к.п.д. в этих условиях, но это не значит, что они имеют во всех случаях максимально возможную продуктивность в абсолютном смысле.

В случае многоярусного сообщества в конце сукцессионного ряда максимальная в данных условиях продуктивность означает близкую к максимальной в абсолютном смысле продуктивность.

Выражая эти положения в виде вариационного принципа, мы получили формулы [1,4], которые дают зависимость интенсивности фотосинтеза и дыхания адаптированных растений и листьев от энергетических характеристик:

$$\Phi = \frac{\alpha \Pi}{1 + (\sqrt{c} / 1 - \sqrt{c}) \frac{\Pi}{\bar{\Pi}}}, \quad (1)$$

$$R = ck, \quad (2)$$

причем

$$k = \alpha (1 - \sqrt{c}) / \sqrt{c} \bar{\Pi}, \quad (3)$$

где Φ - интенсивность фотосинтеза в $\text{мг CO}_2 \text{ дм}^{-2} \cdot \text{час}^{-1}$,

R - интенсивность дыхания в $\text{мг CO}_2 \text{ дм}^{-2} \cdot \text{час}^{-1}$,

k - интенсивность фотосинтеза при световом насыщении (высота плато световой кривой фотосинтеза),

α - начальный наклон световой кривой фотосинтеза, связанный с квантовым расходом (см. Тооминг, наст. сборник),

c - коэффициент затрат - показатель, характеризующий экономичность вида,

Π - плотность потока поглощенной ФАР,

$\bar{\Pi}$ - радиация приспособления.

Из этих формул вытекает, что интенсивность фотосинтеза и высота плато световых кривых фотосинтеза зависят кроме плотности потока поглощенной ФАР от радиации приспособления $\bar{\Pi}$ и от коэффициента затрат c . Таким образом, высота плато световой кривой фотосинтеза определяется не только светолюбивостью данного вида, но и его экономичностью, характеризуемой коэффициентом затрат c . Экологам известно из работ Бойзен-Иенсеца, Мюллера [7] и Рабиновича [8], что световые кривые тенелюбов и светолюбивых отличаются друг от друга. Основное различие - в высоте плато кривых и в положении точки компенсации. Последние почти всегда выше у светолюбивых. Оказывается, что в качестве подходящего количественного показателя светолюбия, выражающего плотность потока ФАР, к которой приспособлен лист или растение, можно предложить величину радиации приспособления.

Радиация приспособления - величина, легко определяемая из световой кривой газообмена. Это плотность потока ФАР, при которой к.п.д. имеет максимальное значение, т.е. соответствующая точке касания касательной от начала координат к световой кривой $\bar{\Pi}$, (рис. 1).

В любой области земного шара светолюбивые виды, населяющие открытую почву, должны настраивать свой фотосинтетический аппарат на оптимальное восприятие высоких интенсивностей ФАР. Приспособление достигается, вероятно, путем настраивания фотосинтетического аппарата на такое состояние, в котором он может работать при средней ФАР места обитания с максимальным к.п.д. Значит, оптимальный режим ФАР для каждого растения определяется радиацией приспособления.

Можно предположить, что светолюбивость вида не характеризуется постоянной величиной радиации приспособления.

Принимая во внимание имеющиеся сведения, вероятнее всего, что для каждого вида существует определенный характерный диапазон плотностей ФАР, к которому он приспособлен. Есть основание ожидать, имея в виду работы С.Н. Чмора [9], что радиация приспособления у разных видов колеблется вокруг средней величины в течение дня, следуя дневному ходу ФАР. Диапазон дневного хода радиации приспособления, по-видимому, не велик. Основание для такого заключения дает дневной ход к.п.д. кукурузы (рис. 2), рассчитанного по газообмену и интенсивности ФАР в работе Д.Н. Мосса, Р.Б.

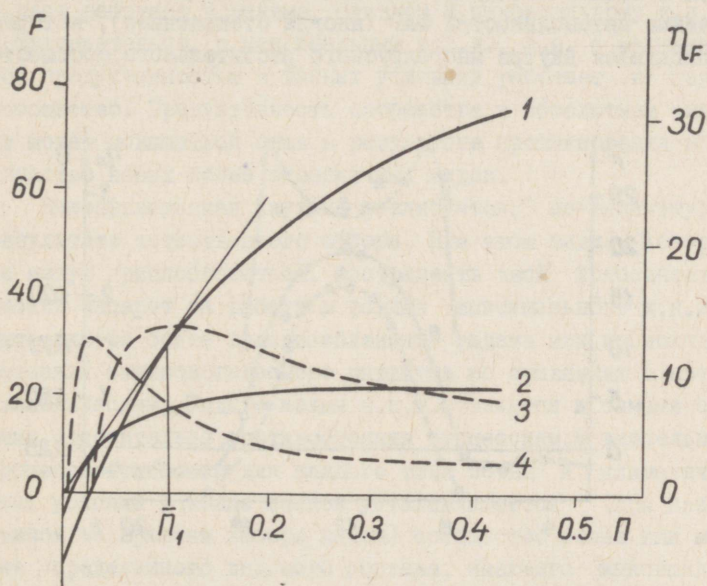


Рис. 1. Световые кривые газообмена F (в $\text{мг} \cdot \text{дм}^{-2} \cdot \text{час}^{-1}$) светлюбивого (1) - $\bar{P}_1 = 0.1 \text{ кал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{мин}^{-1}$ и тенелюбивого растения (2) - $\bar{P}_2 = 0.02$ и соответствующие к.п.д. η_F (в %) (3) и (4).

Масграва и Е.Р. Лемона [10]. Если бы радиация приспособления полностью следовала дневному ходу ФАР, то к.п.д. должен был бы быть постоянным в течение дня. Но из рис.2 вытекает, что это не так. С утра к.п.д. растет от нуля до максимального значения около 7-8 часов, затем к полудню убывает. Послеполуденный максимум к.п.д. наблюдается около 15-16 часов, затем следует новый спад к.п.д. до нуля к вечеру. Из рисунка можем заключить, что у кукурузы радиация приспособления не может изменяться в больших пределах.

Различия средних условий ФАР на протяжении земного шара в летние месяцы не велики по сравнению с теми различиями интенсивностей ФАР (иногда стократными), которые наблюдаются внутри многоярусного растительного сообщест-

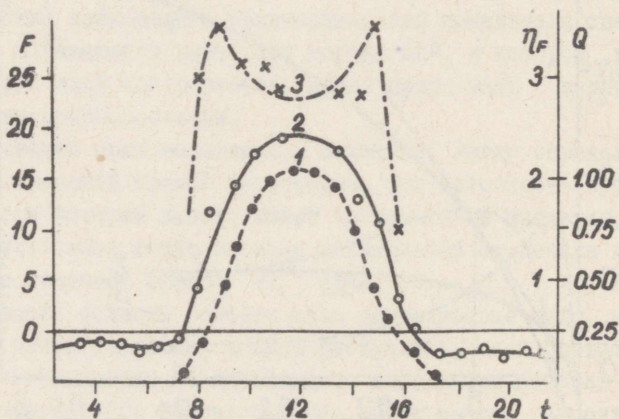


Рис. 2. Дневной ход падающей суммарной радиации Q (в $\text{кал} \cdot \text{см}^{-1} \cdot \text{мин}^{-1}$) (1), газообмена F (в $\text{мг дм}^{-2} \text{ час}^{-1}$) (2) и к.п.д. η_F (в %) кукурузы (3) при ясном небе по работе Д.М. Мосса, Р.Б. Масграва и Е.Р. Лемона [10]; t — время суток (часы).

ва. Контраст режима ФАР в верхних, средних и нижних ярусах должен сильно сказываться в различных степени светолюбивости видов, населяющих отдельные ярусы. И действительно, интенсивность радиации приспособления у светолюбов значительно превышает ту же величину для тенелюбов (рис. I).

Тенелюбивые виды растут в условиях ослабленной интенсивности ФАР и должны настраивать свой фотосинтетический аппарат на оптимальный режим в этих условиях. К.п.д. таких растений имеет максимум в условиях слабой интенсивности ФАР. В результате такого приспособления каждый вид и лист работает в режиме, близком к максимальному к.п.д., а следовательно, с максимальным к.п.д., т.е. с максимальной продуктивностью в данных условиях работает и целое сообщество. Продуктивность сообщества в абсолютном смысле может повышаться лишь в результате проникновения в сообщество новых более экономичных видов.

Вышеприведенная картина реализуется, по-видимому, в результате естественного отбора. При этом виды, которые не могут приспособляться, настраивать свой фотосинтетический аппарат на работу в режиме максимального к.п.д., вытесняются более приспособленными видами или происходит смещение синэкологического оптимума по сравнению с автоэкологическим. Виды с малым к.п.д. являются и самыми слабыми относительно противостояния сукцессиям. В длительном процессе сукцессии для каждого типа почвы и климатических условий в конце концов устанавливается (при неизменном во времени наборе видов) сообщество более или менее определенного видового состава, имеющего максимальный для этих условий к.п.д. и продуктивность.

Необходимо иметь в виду, что как радиация приспособления, так и коэффициент затрат отдельных видов могут варьировать и в зависимости от таких факторов как температура, обеспеченность влагой и минеральным питанием. Световая кривая газообмена и к.п.д. отражают в интегральном виде зависимости газообмена и продуктивности от факторов

внешней среды, но, к сожалению, большей частью в неизвестном виде. Поэтому одной из задач является изучение дифференциального влияния отдельных факторов внешней среды на коэффициент затрат и радиацию приспособления, а в конечном итоге на продуктивность.

Другая задача состоит в выяснении того, какие анатомические особенности и биофизические функции в растениях могут реализовать тенденцию к обеспечению максимальной продуктивности в данных условиях. Рассмотрению некоторых черт этого вопроса и посвящена последующая часть данной работы.

Попытаемся выяснить некоторые черты биофизических механизмов и особенностей анатомического строения листьев растений, обеспечивающих адаптацию растений относительно интенсивности света. Значит, в данном случае задача сводится к нахождению зависимости радиации приспособления от анатомических и биофизических свойств видов в разных условиях произрастания.

Применим выражение, связывающее анатомию листа (строение и количество устьиц) через сопротивления диффузии CO_2 с максимальной интенсивностью фотосинтеза (см., например, [II-13]),

$$k = \frac{C_b}{\sum r} , \quad (4)$$

причем

$$\sum r = r_a + r_s + r_m , \quad (5)$$

где C_b - концентрация CO_2 в воздухе в $\text{г} \cdot \text{см}^{-3}$,
 r_a - сопротивление диффузии для CO_2 в воздухе вблизи поверхности листа в $\text{сек} \cdot \text{см}^{-1}$,
 r_s - сопротивление диффузии для CO_2 через устьица в $\text{сек} \cdot \text{см}^{-1}$,
 r_m - сопротивление диффузии для CO_2 в мезофилле в $\text{сек} \cdot \text{см}^{-1}$.

Формула (4) показывает, что высота плато световой

кривой фотосинтеза растет пропорционально концентрации CO_2 во внешнем воздухе и понижается с возрастанием любого из приведенных сопротивлений.

Останавливаясь на этих исходных позициях, мы ставим вопрос, каким образом должно изменяться суммарное сопротивление диффузии листьев CO_2 в разных ярусах растительного сообщества, чтобы растительное сообщество фотосинтезировало с максимальной продуктивностью. Для решения этого вопроса исходим из выражения (I), которое выведено из предположения максимальной в данных условиях продуктивности растительного сообщества. Кроме того, для Φ применяем формулу, впервые предложенную в работе Тамия [14, 15]

$$\Phi = \frac{k\Pi}{k/a + \Pi} \quad (6)$$

Подставив k из формулы (4) в (6), после преобразований получим

$$\Phi = \frac{a\Pi}{1 + \frac{a\Sigma\kappa}{C_b}\Pi} \quad (7)$$

Сравнивая формулы (I) и (7), выражающие одну и ту же величину Φ , получим, что

$$\Sigma\kappa = \frac{C_b\sqrt{c}}{\bar{\Pi}(L)(1-\sqrt{c})a} \quad (8)$$

Из этого выражения можно сделать следующие выводы:

1. Существует определенное соотношение между радиацией приспособления $\bar{\Pi}$ и суммарным сопротивлением диффузии CO_2 $\Sigma\kappa$ ($\text{сек}\cdot\text{см}^{-1}$) в листьях при различных значениях коэффициента затрат c и начальном наклоне световой кривой a (рис. 3).

2. Светолюбивые виды по сравнению с тенелюбивыми, имеющими ту же экономичность, обладают более низким суммар-

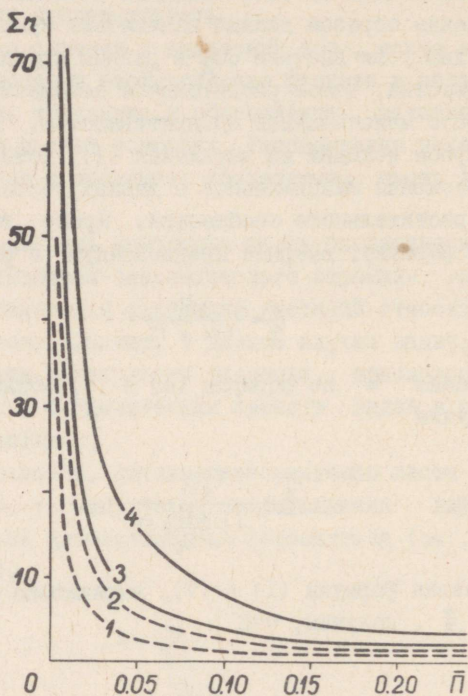


Рис. 3. Зависимость суммарного сопротивления диффузии CO_2 Σr (в $\text{сек} \cdot \text{см}^{-1}$) от радиации приспособления \bar{P} при разных значениях коэффициента затрат c и квантового расхода: 1 - $c = 0.1$, $\gamma = 8 \text{ эн} \cdot (\text{г-моль } \text{CO}_2)^{-1}$; 2 - $c = 0.1$, $\gamma = 16 \text{ эн} \cdot (\text{г-моль } \text{CO}_2)^{-1}$; 3 - $c = 0.3$, $\gamma = 8 \text{ эн} \cdot (\text{г-моль } \text{CO}_2)^{-1}$; 4 - $c = 0.3$, $\gamma = 16 \text{ эн} \cdot (\text{г-моль } \text{CO}_2)^{-1}$.

ным сопротивлением диффузии CO_2 .

3. Более экономичные виды (с меньшими значениями коэффициента затрат c) при равной величине радиации приспособления обладают по сравнению с менее экономичными видами более низкими значениями суммарного сопротивления диффузии CO_2 .

4. Так как интенсивность радиации приспособления видов убывает от верхних к нижним ярусам в растительном сообществе, то следует ожидать, что этим сопровождается увеличение суммарного сопротивления диффузии CO_2 , особенно листьев самых нижних подъярусов.

Для иллюстрации сказанного прежде всего считаем, что в каждом ярусе листья приспособлены к некоторой эффективной величине радиации, плотность потока которой близка к средним плотностям потока поглощенной ФАР в этом ярусе. Тогда можно найти связь между радиацией приспособления \bar{P} и относительной площадью листьев L в сообществе. На основании этой связи нами построена зависимость суммарного сопротивления диффузии листьев для CO_2 Σr от относительной площади листьев для условий ФАР на широте 50° (рис. 4).

5. Определенная связь между радиацией приспособления и суммарным сопротивлением диффузии CO_2 в листьях разных видов, с одной стороны, и определенная связь между сопротивлением диффузии CO_2 в листьях и строением и количеством устьиц, с другой стороны, [16] открывает возможность разработать количественный показатель светлюбивости видов, связанный с их анатомическими признаками.

6. Малым различиям в сопротивлении диффузии CO_2 видов, имеющих ее низкие значения, соответствуют большие различия в их радиации приспособления (рис. 4).

У видов, обладающих высокими значениями сопротивления диффузии CO_2 , относительно малое различие ее не сказывается заметно на радиации приспособления.

В сказанном можно убедиться, рассмотрев величину

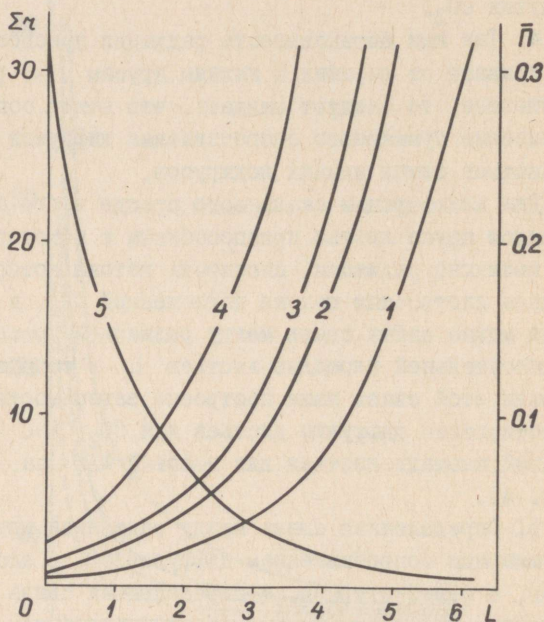


Рис. 4. Зависимость суммарного сопротивления диффузии CO_2 Σr от относительной площади листьев L в растительном сообществе с горизонтальными листьями: 1 - $s = 0.1$, $\tau = 8$; 2 - $s = 0.1$, $\tau = 16$; 3 - $s = 0.3$, $\tau = 8$; 4 - $s = 0.3$, $\tau = 16$; 5 - зависимость радиации приспособления \bar{p} от относительной площади листьев L .

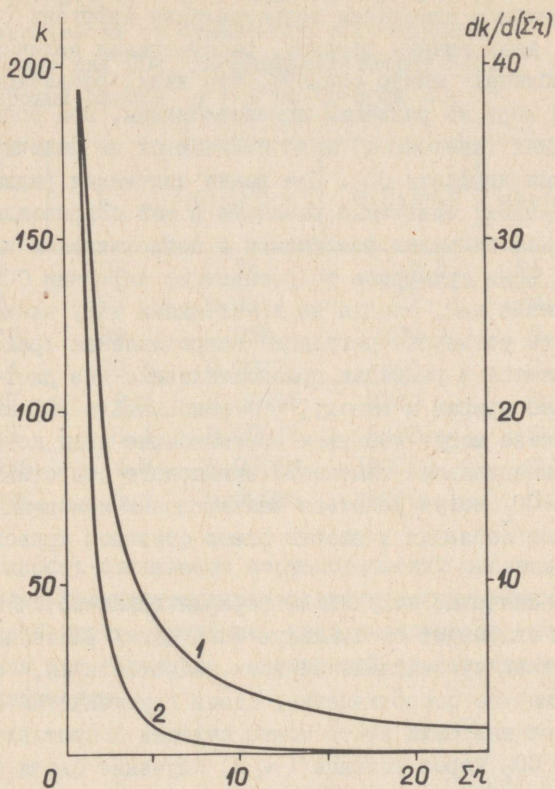


Рис. 5. Зависимость высоты плато световой кривой фотосинтеза k (в $\text{мг} \cdot \text{дм}^{-2} \cdot \text{час}^{-1}$) и производной $dk/d(\Sigma r)$ от суммарного сопротивления диффузии $\text{CO}_2 - \Sigma r$.

$$\frac{d\bar{П}}{d(\Sigma r)} = \frac{C_6 \sqrt{c}}{(\Sigma r)^2 (1 - \sqrt{c}) a},$$

характеризующую изменение радиации приспособления при единичном изменении сопротивления диффузии (таблица).

Аналогичным образом, рассматривая величину $\frac{d(\Sigma r)}{d\bar{П}}$ (таблица) можно сказать, что виды, различающиеся в равной мере по радиации приспособления, при больших ее значениях (светолюбн) мало отличаются по величине сопротивления диффузии CO_2 . При малых значениях радиации приспособления, единичные различия в ней сопровождаются значительно большими различиями в сопротивлении диффузии CO_2 .

Если суммарное сопротивление диффузии CO_2 меняется в течение дня, следуя за изменениями ФАР, скажем, если имеет место устьичная регуляция сопротивления транспирации, то меняется и радиация приспособления. Из рис. 5 и таблицы можно прийти к выводу, что наибольшего эффекта в фотосинтезе могут добиться светолюбивые виды, которые за счет незначительных изменений суммарного сопротивления диффузии CO_2 могут добиться значительных изменений радиации приспособления и высоты плато световой кривой фотосинтеза.

Значение полученной формулы заключается в том, что она связывает оптимальную энергетику растений с анатомическими признаками. Из всех сопротивлений, составляющих суммарное сопротивление, самым неустойчивым в зависимости от анатомии листа можно считать сопротивление диффузии CO_2 через устьица (r_s). Изучение связи типа устьичного аппарата, устьичной регуляции диффузии CO_2 с радиацией приспособления листа является задачей экспериментальных работ.

Отсюда, по всей вероятности, открывается возможность для создания экологического ряда светолюбивости видов, связанного с анатомическими признаками листьев и откры-

Т а б л и ц а

Радияция приспособления \bar{P} , максимальная интенсивность фотосинтеза k , производные $dP/d(\Sigma r)$, $d(\Sigma r)/d\bar{P}$ и $dk/d(\Sigma r)$ в зависимости от суммарного сопротивления диффузии для CO_2 . Коэффициент затрат c_{-01} и квантовый расход $\gamma = 8 \text{ эв} \cdot (\text{г-моль } CO_2)^{-1}$

Σr	\bar{P}	k	$d\bar{P}/d(\Sigma r)$	$d(\Sigma r)/d\bar{P}$	$dk/d(\Sigma r)$
1	0.14	195	0.14	7.2	195
2	0.07	97	0.035	28	49
5	0.027	39	0.050	200	7.8
10	0.014	19.5	0.0015	660	2.0
20	0.007	9.8	0.00035	2840	0.49
30	0.005	6.5	0.00015	6680	0.2
40	0.0035	4.9	0.00010	10000	0.12
50	0.0025	3.9	0.00005	20000	0.08

дается возможность связывания морфологических эволюционных признаков с количественными энергетическими показателями продуктивности. Проверка правдоподобности полученной формулы или тенденции, вытекающей из нее, является задачей эксперимента.

Поступила в редакцию
23 октября 1968 г.

Литература

1. Тооминг Х., Нильсон Т. Основы энергетической адаптации растительного покрова к свету. Сб. "Фитоактинометрические исследования растительного покрова", Таллин, "Валгус", 1967, 35-63.
2. Тооминг Х. Адаптация растительных сообществ к интенсивности света и ее математическое моделирование. "Ж. общ. биол.", 1968, 29, № 5, 549-563.
3. Тооминг Х. Некоторые черты взаимоотношений растений в растительном сообществе в связи с их фотосинтезом. Сб. "Фотосинтез и продуктивность растительного покрова", Тарту, АН ЭССР, 1968, 46-74.
4. Тооминг Н. Mathematical model of plant photosynthesis considering adaptation. "Photosynthetica", 1967, 1, No 3-4, 233-240.
5. Бауэр Э. Теоретическая биология, М.-Л., Изд. ВИЭМ, 1935.
6. Шредингер Э. Что такое жизнь с точки зрения физики? М., ИЛ, 1947.
7. Воузен-Йенсен Р., Мюллер Д. Über die Kohlensäure assimilation bei Marchantia und Peltigera. "Jahrb. für wiss. Bot.", 1929, 70, 503-501.
8. Рабинович Е. Фотосинтез II, М., ИЛ, 1953.
9. Чмора С.Н. Световые кривые фотосинтеза в посеве кукурузы. Сб. "Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности", М., "Наука", 1966, 142-148.
10. Моус D.N., Мусgrave R.B. and Лэмон E.R. Photosynthesis under field conditions. III. Some effects of light, carbon dioxide, temperature, and soil moisture on photosynthesis, respiration, and transpiration of corn. "Crop Science", 1961, 1, No.2, 83-87.
11. Гаастра Р. Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature and stomatal diffusion resistance. "Mededel. Landbouwho-

- gesch". Wageningen, 1959, 59, No. 13, 1-68.
12. Chartier P. Lumiere, eau et production de matiere seche du convert vegetal. "Ann. Agron.", 1967, 18, No. 3, 301-331.
 13. Holmgren P., Jarvis P.G. and Jarvis M.S. Resistances to carbon dioxide and water vapour transfer in leaves of different plant species. "Physiologia Plantarum", 1965, 18, 557-573.
 14. Tamiyama H. Some theoretical notes on the kinetics of algal growth. "Bot. Mag." (Tokyo), 1951, 6, 167-173.
 15. Monsi M., Saeki T. Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. "Jap. Journ. Bot.", 1953, 14, 22-52.
 16. Brown H.T., Escombe F. Static diffusion of gases and liquids in relation to the assimilation of carbon and translocation in plants. "Philos. Trans.", 1900, 193, 223-291.

On Factors Determining the Irradiation
Density of Adaptation by Plants

H. Tooming

This paper is an attempt to explain some specific features of the biophysical mechanisms and the anatomical structure of plant leaves securing adaptation to light intensity. The problem reduces to finding the dependence of the irradiation density of adaptation (IDA) on total diffusion resistances to CO_2 of the leaves of various species under different environmental conditions.

The expression combining diffusion resistances to CO_2 with gross photosynthesis rate at saturating PhAR densities is used (e.g. Gaastra 1959; Chartier 1965):

$$k = \frac{C_s}{\Sigma r} \quad (1)$$

in which

$$\Sigma r = r_a + r_s + r_m ,$$

where k - gross photosynthesis rate at saturating PhAR densities, C_s - CO_2 -concentration in the air, Σr - total resistance to CO_2 , r_a - boundary air layer resistance, r_s - stomatal resistance, r_m - mesophyll resistance.

The problem is how the total diffusion resistance of the leaves of various species to CO_2 depends on irradiation density in a plant community to secure the maximum productivity of the photosynthesis of the plant community as a whole.

First, according to our previous papers, the gross photosynthesis of the plant community can be expressed as follows:

$$\Phi = \frac{\alpha \Pi}{1 + (\sqrt{c}/1 - \sqrt{c}) \frac{\Pi}{\bar{\Pi}}} \quad (2)$$

where Φ - gross photosynthesis rate, α - derivative of a light curve at a low density of the absorbed PhAR, Π - density of the PhAR absorbed by the leaves or the leaf community, $\bar{\Pi}$ - the irradiation density of adaptation (IDA), c - loss factor.

On the other hand, the gross photosynthesis rate is represented by hyperbolic irradiation curves [15]

$$\Phi = \frac{\kappa \Pi}{\kappa/\alpha + \Pi} \quad (3)$$

When equation (1) is substituted for equation (3), we get the formula

$$\bar{\Phi} = \frac{\alpha \Pi}{1 + \frac{\alpha \sum n_i}{C_b} \Pi} \quad (4)$$

From the comparison formulas (2) and (4) we get the formula combining total diffusion resistance to CO₂ with IDA as follows:

$$\sum r = \frac{C_b \sqrt{C}}{\bar{\Pi}(L)(1-\sqrt{C})\alpha} \quad (5)$$

From this formula the following conclusions can be drawn:

1. The sun species or sun leaves have smaller values of diffusion resistances to CO₂ than the shade ones.

2. Since the IDA of species decreases in the lower layers of the community, one can expect an increase in the total diffusion resistance of species to CO₂ in the deeper layers of plant communities.

3. More economical species (having smaller values of the loss factor) have smaller values of total diffusion resistances than the species of lower economy.

4. The IDA can be proposed as a quantitative value suitable for the characterization of the heliophilosity of species.

5. As is known, total diffusion resistance depends on the shape, size and number of stomata. Therefore our formula combining the IDA with total diffusion resistance enables us to work out the quantitative index (based on anatomical symptoms of leaves) for the characterization of heliophilosity.

КОЭФФИЦИЕНТЫ ПОГЛОЩЕНИЯ ФАР РАСТИТЕЛЬНЫМ ПОКРОВОМ НА РАЗНЫХ ШИРОТАХ

А. Каллис

Дается методика и результаты теоретического расчета поглощенной растительным покровом фотосинтетически активной радиации (ФАР) для разных широт земного шара в разные времена года и для растительности различной структуры.

Приход фотосинтетически активной радиации (ФАР) на земную поверхность является одним из наиболее определяющих факторов в процессе создания биомассы и развития растительного покрова (РП). Распределение интегральной падающей радиации на земном шаре во времени изучено во многих работах [1-7 и др.]. Менее исследовано распределение падающей на земную поверхность ФАР. Имеющиеся карты прихода ФАР [8, 9] основываются на перерасчетах экспериментальных данных о распределении интегральной радиации.

Данные о географическом распределении падающей ФАР являются необходимой базой для изучения энергетических аспектов взаимоотношений и географического распределения растений. Однако следует иметь в виду, что интенсивность фотосинтеза и продуктивность РП меняются не только в зависимости от падающей на растения радиации (меняющейся в географическом разрезе, а также в течение

дня), но главным образом от ФАР, поглощенной РП. Последняя, также при неизменном приходе падающей ФАР, зависит от геометрической структуры РП. Располагая данными о фактическом распределении ФАР по континентам во времени, проблема определения поглощенной ФАР сводится к определению коэффициентов поглощения ФАР растениями.

Имеется два пути определения коэффициента поглощения для РП: 1) экспериментальный и 2) теоретический. Первый из них более надежный, если нас интересует ФАР, поглощенная данным конкретным видом РП и сопоставление с экспериментальными данными о продуктивности. Экспериментальный путь определения поглощенной ФАР требует определенной аппаратуры и довольно трудоемких полевых работ, методика которых описана в соответствующих работах [10-12]. Для получения ориентировочных данных о поглощенной ФАР (с точностью, не превышающей 20%) можно использовать теоретические возможности определения поглощенной ФАР. Такие случаи возникают при расчетах продуктивности или к.п.д. РП по накопленной биомассе. Чаще всего с теоретическим определением поглощенной ФАР приходится встречаться при математическом моделировании продуктивности фотосинтеза и к.п.д. РП. В последнем случае теоретический метод позволяет делать обобщенные выводы, он дает сравнительную оценку влияния радиационного фактора на потенциальную продуктивность РП на разных теоретически задаваемых режимах поглощенной ФАР.

Поскольку данная работа является подготовительным этапом модельного исследования продуктивности РП в географическом разрезе, то в последующем изложении приведем методику теоретического определения поглощенной ФАР. Но не исключена также возможность использования результатов нашего расчета при экспериментальном исследовании продуктивности и к.п.д., если довольствоваться точностью, не превышающей 20%.

Исследовалось изменение радиационного режима РП в течение года. Найдены суммы падающей ФАР, распределение и

дневной ход поглощенной РП ФАР для середины (15-го числа) каждого месяца. Расчеты выполнены для условий безоблачного неба, что, конечно, позволяет оценить только максимальную продуктивность фотосинтеза на разных географических широтах и сделать соответствующие сравнительные оценки. Учет влияния облачности, как более сложная задача, требует разработки подходящей методики.

Метод расчета сумм ФАР

Для расчета плотности потока падающей на РП интегральной радиации в условиях ясного неба нами использована формула Берлянда [4]

$$Q = S_0 \sin h_0 / (1 + f \operatorname{cosech}_0), \quad (1)$$

где S_0 - солнечная постоянная, равная $1.91 \text{ кал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{мин}^{-1}$,
 h_0 - высота Солнца, f - коэффициент, зависящий от свойств подстилающей поверхности и атмосферы.

При этом $\sin h_0$ определяется по астрономической формуле

$$\sin h_0 = \sin \varphi \sin \delta + \cos \varphi \cos \delta \cos \tau, \quad (2)$$

где φ - географическая широта, δ - склонение Солнца, τ - часовой угол Солнца, представляющий собой истинное солнечное время. Расчеты сумм ФАР произведены для следующих географических широт: 0, 23.4, 50 и 66°6.

Величины f взяты из работы [3], где представлены средние многолетние значения параметра f от географической широты 42° (Тбилиси) до 60° (Воейково). Так как отсутствуют данные о величине f на малых широтах, то для этих широт пришлось использовать величины f , полученные для $\varphi = 42^\circ$. Для широт $\varphi = 50$ и 66°6 использовались значения f для Киева и Воейково. Возможность

возникновения ошибок за счет экстраполяции параметра ψ , по-видимому, не представляет особенной опасности при проведении сравнительных оценок продуктивности.

Переход от интегральной радиации к ФАР можно осуществить по формуле [13]

$$Q_{\phi} = c_s S' + c_D D, \quad (3)$$

где Q_{ϕ} — интенсивность суммарной ФАР, S' , D — соответственно интенсивность прямой и рассеянной радиации, c_s , c_D — средние коэффициенты перехода от интегральной радиации к ФАР. При помощи отношения прямой радиации к рассеянной ($\kappa = S'/D$) можно разделить суммарную радиацию на компоненты по формулам

$$D = Q/(\kappa + 1) \quad (4)$$

и

$$S' = \kappa Q/(\kappa + 1). \quad (5)$$

В работе [3] представлены дневные ходы средних интенсивностей прямой и рассеянной радиации при безоблачном небе для широт $38-66^{\circ}$, при помощи которых вычислялись их отношения. В качестве примера приведены (рис. 1) кривые зависимости отношения S'/D от высоты Солнца для июня. Как видно, соотношения между прямой и рассеянной радиацией одинаковы на широтах 38 и 50° . Эта же кривая использована для расчетов радиации на широтах $\varphi = 0-50^{\circ}$. Кривая 2 использована для расчетов, относящихся к широте $\varphi = 66^{\circ}6$. При помощи этих кривых найдены величины κ для каждого часа, а по формулам (4) и (5) рассчитана интенсивность прямой и рассеянной радиации. По формуле (3) найдены соответствующие интенсивности ФАР, используя коэффициенты c_s и c_D . Последние мало зависят от географической широты [13]. Для прямой ФАР величины c_s заимствованы из работы [13] с учетом их зависимости от высоты Солнца. Коэффициент перехода для рассеянной радиа-

ции c_D можно считать равным 0.6 [13, 14]. Таким образом, суммы ФАР определялись по формуле

$$\Sigma Q_{\phi} = c_s \Sigma S' + c_D \Sigma D. \quad (6)$$

На рис. 2,б представлены полученные этим методом суммы ФАР в течение года. Некоторая асимметричность сумм суммарной ФАР относительно летнего максимума обусловлена годовым изменением атмосферных условий, отражающихся в изменении параметра f в формуле (1) (рис. 2,а).

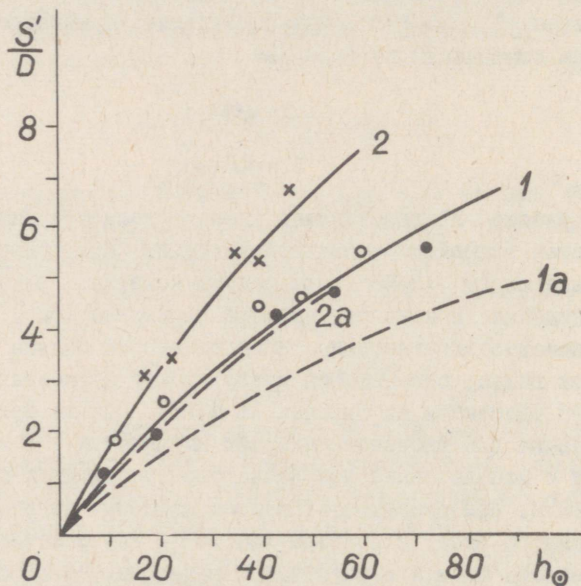


Рис. 1. Соотношение между S'/D и h_0 в июне. Кривые 1 и 2 при интегральной радиации, 1,а и 2,а для ФАР (• — $\varphi = 38^\circ$, ○ — $\varphi = 50^\circ$, × — $\varphi = 66^\circ$).

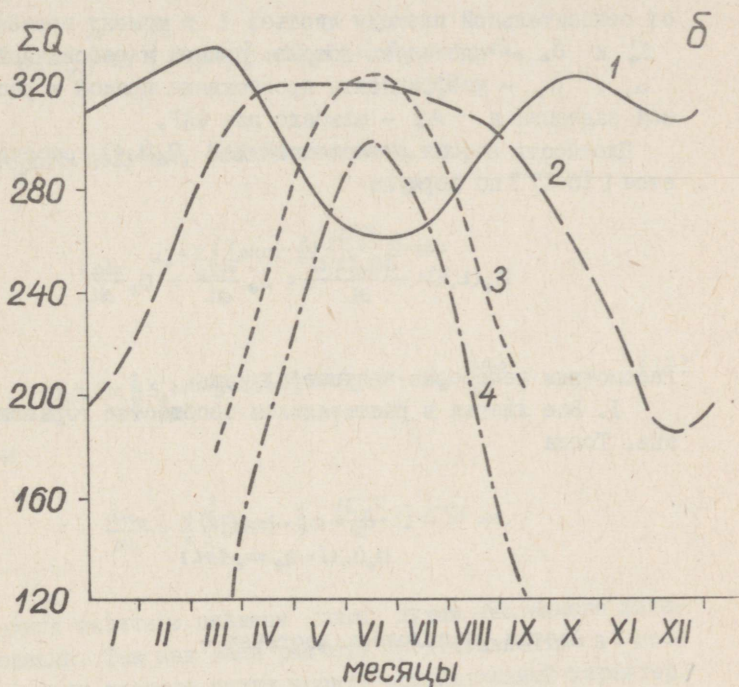
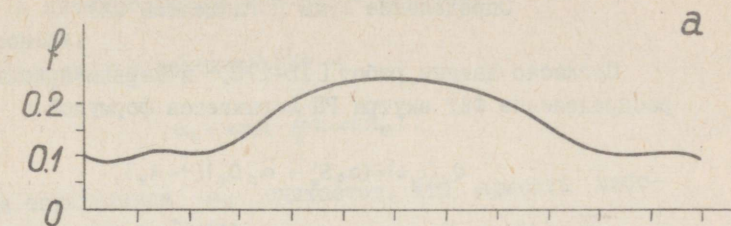


Рис. 2, а. Годовой ход параметра ϕ (для $\varphi = 42^\circ$);

б. Годовой ход дневных сумм ФАР ΣQ .

Кривые: 1 — $\varphi = 0^\circ$, 2 — $\varphi = 23^\circ 4'$, 3 — $\varphi = 50^\circ$, 4 — $\varphi = 66^\circ 6'$.

Определение сумм поглощенной ФАР

Согласно данным работ [15-17], в первом приближении распределение ФАР внутри РП выражается формулой

$$Q_{\phi}(L,t) = (\alpha_s S_{\phi}' + \alpha_D D_{\phi})(1 - A_{\phi}), \quad (7)$$

где $Q_{\phi}(L,t)$ - плотность потока ФАР в РП в зависимости от относительной площади листьев L в момент времени t , S_{ϕ}' и D_{ϕ} - плотность потока прямой и рассеянной ФАР, α_s , α_D - коэффициенты пропускания прямой и рассеянной радиации и A_{ϕ} - альbedo для ФАР.

Плотность потока поглощенной ФАР $\Pi_{\phi}(L,t)$ рассчитывается [15-17] по формуле

$$\Pi_{\phi}(L,t) = \frac{\partial Q_{\phi}(L,t)}{\partial L} = S_{\phi}' \frac{d\alpha_s}{dL} + D_{\phi} \frac{d\alpha_D}{dL}. \quad (8)$$

Рассмотрим некоторые частные случаи.

1. Все листья в растительном сообществе горизонтальные. Тогда

$$\begin{aligned} \alpha_s &= \alpha_D = \exp(-L) \\ \Pi_{\phi}(L,t) &= Q_{\phi} \exp(-L). \end{aligned} \quad (9)$$

2. Листья расположены хаотично -

и
$$\alpha_s = \exp(-0.5L/\sinh \theta_0), \quad \alpha_D = 2E_3(0.5L)$$

$$\Pi_{\phi}(L,t) = 0.5/\sinh \theta_0 S_{\phi}' \exp(-0.5L/\sinh \theta_0) + D_{\phi} E_2(0.5L), \quad (10)$$

где
$$E_i(x) = \int_0^{\infty} \exp[-xs] s^i ds, \quad i = 2, 3,$$

а E_1 - интегро-экспоненциальные функции, которые про-табулированы.

3. Все листья вертикальные -

$$a_s = \exp\left(-\frac{2}{\pi} L \cot h_0\right).$$

При определении a_D считается, что яркость небо-свода равномерная. Тогда

$$a_D = \frac{1}{\pi} \int_0^{2\pi} d\varphi \int_0^{\pi/2} \exp\left(-\frac{2}{\pi} \cot h_0 L\right) \sinh_0 \cosh_0 dh_0,$$

из которого получим, обозначая $\sinh_0 = x$,

$$a_D = 2 \int_0^1 \left[\exp\left(-\frac{2}{\pi} L \frac{\sqrt{1-x^2}}{x}\right) \right] x dx$$

и

$$\Pi_\phi(L, t) = \frac{2}{\pi} \int_0^1 \cot h_0 \exp\left(-\frac{2}{\pi} \cot h_0 L\right) + D_\phi \frac{da_D}{dL}, \quad (\text{II})$$

причем

$$\frac{da_D}{dL} = \frac{4}{\pi} \int_0^1 \left[\exp\left(-\frac{2}{\pi} L \frac{\sqrt{1-x^2}}{x}\right) \right] \sqrt{1-x^2} dx.$$

Последняя величина найдена нами путем численного инте-грирования. Так как наши расчеты продуктивности в гео-графическом разрезе будут носить сравнительный характер, нами сделан ряд упрощений, существенно не сказывающихся на результатах. Прежде всего, отдельно не учтен режим ФАР в светлых и темных пятнах, как это учитывается в некото-рых детальнх работах [18, 19]. Также не учитывается рас-сеяние ФАР на элементах биомассы, так как согласно рабо-там [20-22] в области 0.38-0.71 мк оно несущественно. При

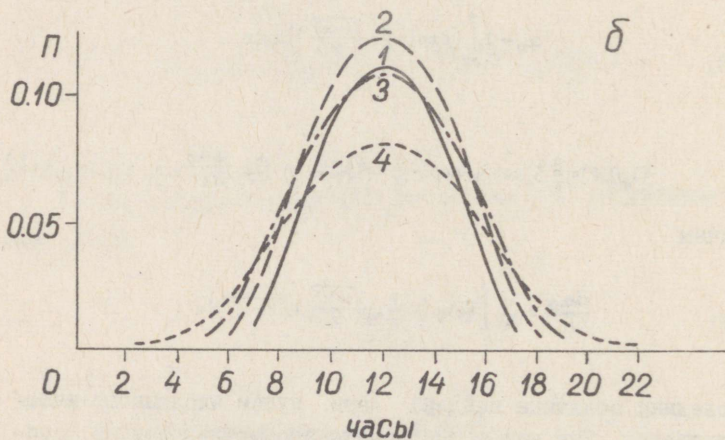
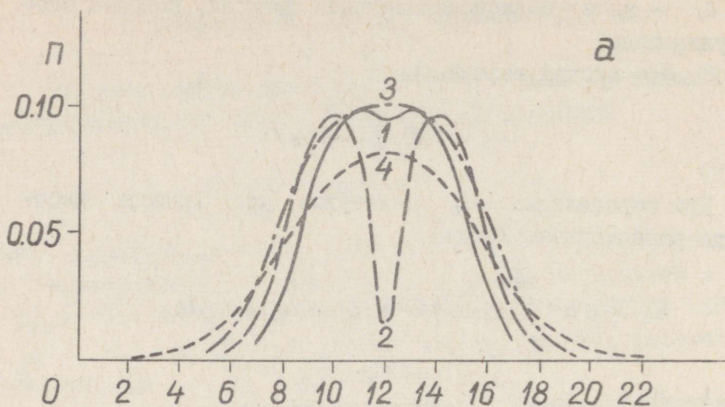


Рис. 3. Дневной ход интенсивности поглощенной ФАР П 15 июня в РП с вертикальной (а) и хаотичной (б) ориентациями листьев на глубине РП, над которой $L = 2$. Кривые: 1 — $\varphi = 0^\circ$, 2 — $\varphi = 23^\circ 4$, 3 — $\varphi = 50^\circ$, 4 — $\varphi = 66^\circ 6$.

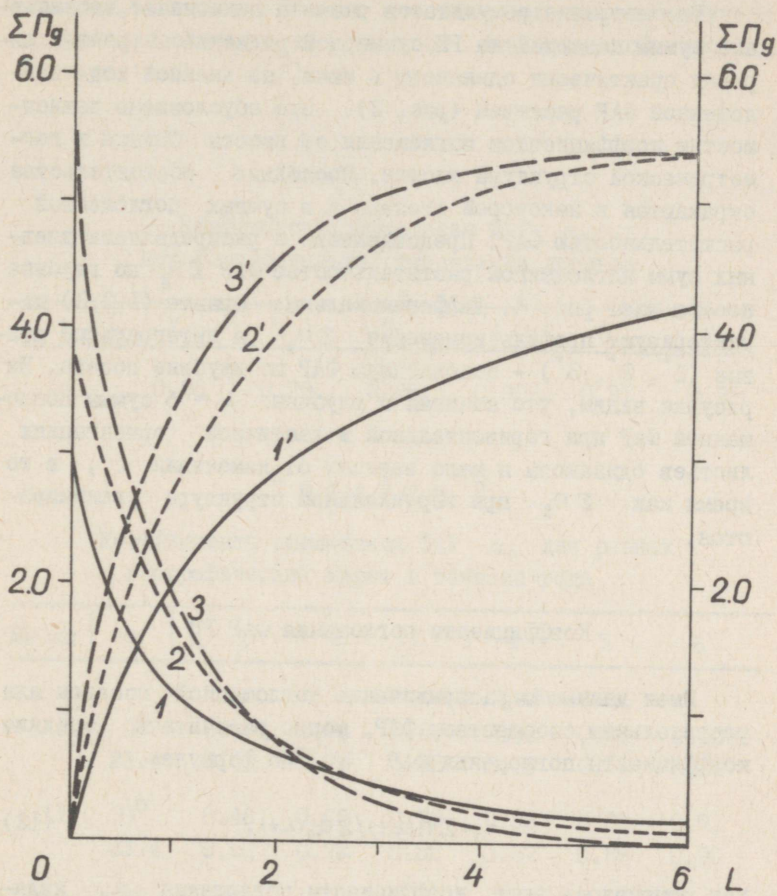


Рис. 4. Распределение дневных сумм поглощенной ФАР $\Sigma\Pi_g$ в июне по глубине РП. Кривые: 1, 2, 3 - дифференциальные; 1', 2', 3' - интегральные при вертикальной, хаотичной и горизонтальной ориентациях листьев соответственно.

расчетах поглощенной ФАР в формуле (7) принимались значения альбедо для ФАР $A_{\phi} = 0.06$ [22].

Рассмотрение результатов расчета показывает, что дневные суммы падающей на РП суммарной радиации на разных широтах практически одинаковы в июне, но дневной ход поглощенной ФАР различен (рис. 3). Это обусловлено зависимостью коэффициентов поглощения от высоты Солнца и геометрической структуры листвы. Последние обстоятельства отражаются в некоторой степени и в суммах поглощенной растительностью ФАР. Представление о распределении дневных сумм поглощенной растительностью ФАР $\Sigma \Pi_{\phi}$ по глубине посева дает рис. 4. Дифференциальные кривые (1,2,3) характеризуют профиль изменения $\Sigma \Pi_{\phi}$, а интегральные кривые (1', 2', 3') — накопленную ФАР по глубине посева. Из рисунка видим, что начиная с глубины $L \approx 5$ суммы поглощенной ФАР при горизонтальной и хаотичной ориентации листьев одинаковы и мало зависят от изменения L , в то время как $\Sigma \Pi_{\phi}$ при вертикальной структуре увеличиваются.

Коэффициенты поглощения ФАР РП

Имея данные о распределении поглощенной посевом или растительным сообществом ФАР, можно рассчитать средние коэффициенты поглощения ФАР α_n по формуле

$$\alpha_n = \Sigma \Pi(L,t) / \Sigma Q_{\phi}(L,t). \quad (12)$$

Как отмечалось выше, коэффициенты поглощения α_n являются исходными величинами в теоретических расчетах фотосинтетической продуктивности и к.п.д. посевов. Для расчетов дневных к.п.д. суммарная ФАР находится при помощи карт прихода ФАР или рассчитывается по формулам.

В настоящей работе приводятся среднечасовые значения α_n для РП с горизонтально, вертикально и хаотично рас-

положенными листьями, рассчитанные по формулам (9) и (12). Так как при РП с горизонтальными листьями α_n не зависит от высоты Солнца, то для всех широт получена идентичная зависимость α_n от относительной площади листьев (табл. I и 2).

Т а б л и ц а I

Коэффициент поглощения ФАР α_n
при горизонтальной ориентации листьев

L	I	2	3	4	5	6
α_n	0.58	0.79	0.87	0.90	0.91	0.91

Т а б л и ц а 2

Коэффициенты поглощения ФАР α_n для разных
географических широт в течение года

Месяц	φ	L	I	2	3	4	5	6
Хаотическая ориентация								
I	0°	0.47	0.69	0.80	0.86	0.88	0.90	
	23.4	0.51	0.73	0.82	0.86	0.88	0.89	
II	0°	0.46	0.68	0.79	0.86	0.89	0.91	
	23.4	0.50	0.72	0.82	0.87	0.89	0.90	
III	0°	0.46	0.68	0.80	0.85	0.89	0.91	
	23.4	0.48	0.70	0.81	0.87	0.90	0.91	
IV	0°	0.46	0.67	0.79	0.85	0.88	0.90	
	23.4	0.47	0.68	0.80	0.86	0.89	0.90	
	50	0.53	0.74	0.84	0.88	0.90	0.91	
	66.6	0.58	0.79	0.87	0.90	0.92	0.93	

Продолжение табл. 2

Месяц	φ	L I	2	3	4	5	6
У	0°	0.47	0.70	0.81	0.87	0.90	0.92
	23.4	0.46	0.68	0.79	0.86	0.89	0.91
	50	0.48	0.70	0.81	0.87	0.89	0.91
	66.6	0.59	0.75	0.84	0.88	0.90	0.91
УІ	0°	0.48	0.70	0.81	0.88	0.91	0.92
	23.4	0.46	0.68	0.79	0.86	0.89	0.91
	50	0.48	0.70	0.80	0.86	0.88	0.90
	66.6	0.54	0.75	0.84	0.89	0.91	0.92
УІІ	0°	0.47	0.70	0.81	0.87	0.90	0.92
	23.4	0.47	0.70	0.81	0.87	0.90	0.92
	50	0.49	0.71	0.81	0.86	0.89	0.91
	66.6	0.55	0.77	0.86	0.90	0.92	0.93
УІІІ	0°	0.47	0.70	0.81	0.87	0.90	0.91
	23.4	0.47	0.69	0.80	0.85	0.89	0.91
	50	0.50	0.72	0.82	0.87	0.90	0.91
	66.6	0.58	0.78	0.87	0.90	0.92	0.93
ІХ	0°	0.46	0.69	0.81	0.88	0.91	0.93
	23.4	0.48	0.69	0.81	0.88	0.90	0.91
	50	0.55	0.76	0.86	0.90	0.92	0.93
	66.6	0.63	0.82	0.88	0.90	0.91	0.92
Х	0°	0.46	0.67	0.79	0.86	0.89	0.91
	23.4	0.48	0.70	0.81	0.87	0.89	0.91
ХІ	0°	0.47	0.69	0.80	0.86	0.90	0.92
	23.4	0.50	0.72	0.82	0.87	0.89	0.90
ХІІ	0°	0.47	0.68	0.79	0.85	0.88	0.89
	23.4	0.51	0.73	0.82	0.87	0.89	0.90

Месяц	φ	L	I	2	3	4	5	6
Вертикальная ориентация								
I	0°	0.37	0.56	0.67	0.74	0.78	0.81	0.81
	23.4	0.47	0.68	0.77	0.81	0.84	0.85	0.85
II	0°	0.36	0.54	0.65	0.72	0.77	0.81	0.81
	23.4	0.46	0.67	0.77	0.83	0.86	0.87	0.87
III	0°	0.32	0.48	0.57	0.63	0.67	0.70	0.70
	23.4	0.40	0.59	0.70	0.76	0.81	0.83	0.83
IV	0°	0.35	0.52	0.62	0.68	0.73	0.77	0.77
	23.4	0.37	0.54	0.65	0.72	0.77	0.81	0.81
	50	0.48	0.68	0.77	0.82	0.85	0.86	0.86
	66.6	0.58	0.75	0.81	0.84	0.85	0.86	0.86
V	0°	0.38	0.57	0.68	0.74	0.79	0.82	0.82
	23.4	0.34	0.50	0.60	0.66	0.71	0.75	0.75
	50	0.45	0.65	0.75	0.81	0.85	0.87	0.87
	66.6	0.54	0.74	0.83	0.87	0.89	0.90	0.90
VI	0°	0.40	0.60	0.71	0.78	0.82	0.85	0.85
	23.4	0.33	0.49	0.59	0.65	0.69	0.72	0.72
	50	0.42	0.62	0.73	0.79	0.84	0.86	0.86
	66.6	0.50	0.70	0.79	0.84	0.86	0.87	0.87
VII	0°	0.38	0.57	0.68	0.74	0.79	0.82	0.82
	23.4	0.34	0.49	0.59	0.65	0.69	0.72	0.72
	50	0.45	0.65	0.75	0.81	0.85	0.87	0.87
	66.6	0.53	0.72	0.81	0.86	0.88	0.89	0.89
VIII	0°	0.36	0.54	0.64	0.72	0.77	0.80	0.80
	23.4	0.36	0.53	0.63	0.70	0.75	0.78	0.78
	50	0.48	0.69	0.80	0.85	0.88	0.90	0.90
	66.6	0.59	0.78	0.86	0.89	0.90	0.91	0.91

Месяц	φ	L	I	2	3	4	5	6
IX	0°		0.33	0.49	0.58	0.65	0.70	0.73
	23.4		0.38	0.57	0.68	0.75	0.79	0.82
	50		0.53	0.72	0.82	0.86	0.88	0.90
	66.6		0.66	0.82	0.87	0.89	0.90	0.91
X	0°		0.34	0.51	0.61	0.68	0.72	0.76
	23.4		0.42	0.63	0.74	0.79	0.83	0.85
XI	0°		0.37	0.55	0.67	0.74	0.79	0.82
	23.4		0.47	0.68	0.77	0.82	0.84	0.85
XII	0°		0.39	0.59	0.70	0.76	0.81	0.83
	23.4		0.49	0.70	0.78	0.82	0.84	0.85

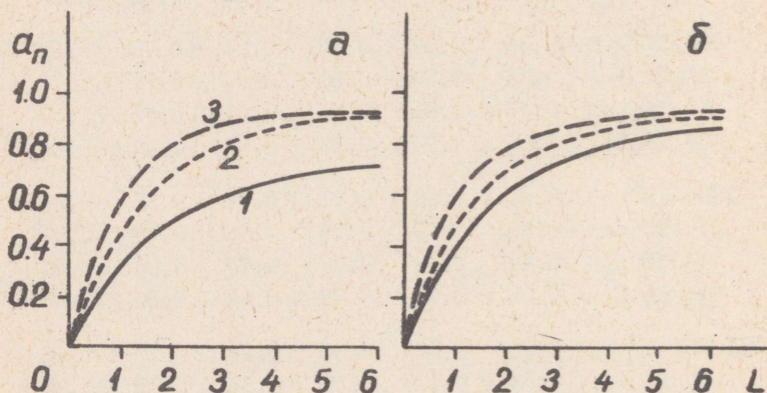


Рис. 5. Зависимость a_n от относительной площади листьев L в июне (а - $\varphi = 23.4^\circ$, б - $\varphi = 50^\circ$). Кривые 1, 2, 3 - вертикальная, хаотичная, горизонтальная ориентации листьев.

Используя данные табл. I и 2, можно определить сред-
недневные значения к.п.д. посева, если известны днев-
ные суммы ФАР, прирост сухой биомассы и ее калорийность.

Не вдаваясь в подробности, можно указать некоторые
характерные черты и закономерности в изучении коэффици-
ента α_n в географическом разрезе. Рис. 5 иллюстрирует
зависимость α_n от относительной площади листьев и ори-
ентации при различных высотах Солнца. В растительном со-
обществе с горизонтально и хаотически расположенными лис-
тьями уже при относительной площади листьев $L = 5 \div 6$
поглощается почти вся падающая на РП ФАР ($\alpha_n = 0.91-$
 0.93). Коэффициент поглощения ФАР приближается к мак-
симально возможному значению, которое может быть рас-
считано по формуле

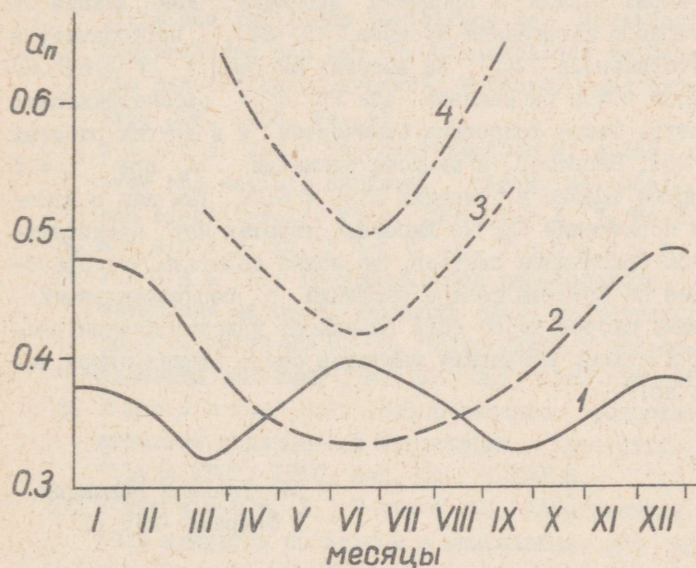


Рис. 6. Годовой ход коэффициента α_n при негустом РП ($L = 1$). Кривые: 1 - $\varphi = 0^\circ$, 2 - $\varphi = 23^\circ 4'$, 3 - $\varphi = 50^\circ$, 4 - $\varphi = 66^\circ 6'$.

$$a_n = 1 - A = 0.94 .$$

$$L \rightarrow \infty$$

(13)

При вертикальной ориентации листьев на глубине, над которой находится относительная площадь листьев $L = 6$, a_n изменяется от 0.70 до 0.91 в зависимости от месяца и астрономических факторов, связанных с широтой места. Рассмотрение рис. 6 показывает, что в негустом РП с вертикальными листьями минимумы a_n на экваторе приходится на дни весеннего и осеннего равноденствий, а на других широтах на июнь.

Рассчитанные a_n еще раз указывают на некоторые экологические тенденции. Например, на низких широтах, при больших высотах Солнца, среднедневные a_n малы (особенно при вертикальной ориентации листьев). Такая структура выработалась в процессе эволюции, как защита от чрезмерного нагревания листьев [23, 24]. Поглощение, а следовательно, и a_n на высоких широтах ($\varphi = 66^\circ.6$) является почти одинаковым для РП всех рассматриваемых структур. Такая тенденция отмечается и в других работах [23, 25]. Например, в августе значения a_n при $L = 2$ варьируют только в пределах $0.78 \div 0.79$. Так как в отношении поглощения ФАР на высоких широтах нет предпочтительной ориентации листьев, то можно полагать, что преобладание на крайнем севере растений с горизонтальными листьями скорее всего есть результат приспособления растений к целому комплексу факторов среды (температура, ветер и др.).

Поступила в редакцию
1 февраля 1969 г.

Литература

1. Атлас теплового баланса, под ред. М.И. Будыко, 1955.
2. Атлас теплового баланса земного шара, под ред. М.И. Будыко, 1963.
3. Барашкова Е.П., Гаевский В.Л., Дьяченко Л.Н., Лугина К.М., Пивоварова З.И. Радиационный режим территории СССР, Л., Гидрометеиздат, 1961.
4. Берлянд Т.Г. Распределение солнечной радиации на континентах, Л., Гидрометеиздат, 1961.
5. Будыко М.И. Тепловой баланс земной поверхности, Л., Гидрометеиздат, 1956.
6. Bernhardt F., Philipp H. Die räumliche und zeitliche Verteilung der Einstrahlung, der Ausstrahlung und der Strahlungsbilanz im Meeresniveau. Die Einstrahlung. Abhandl. Meteorol. und Hydrol. Dienstes DDR, 1958, No. 45.
7. Black J.N. The distribution of solar radiation over the earth's surface. "Arch. Meteorol., Geophys. und Bioklimatol", Wien, 1956, Ser. B, 7, No. 2, 165-189.
8. Молдау Х., Росс Ю., Тооминг Х., Ундла И. Географическое распределение фотосинтетически активной радиации (ФАР) на территории Европейской части СССР. Сб. "Фотосинтез и вопросы продуктивности растений", М., АН СССР, 1963, 149-158.
9. Ефимова Н.А. Распределение фотосинтетически активной радиации на территории Советского Союза, "Труды ГГО", 1965, вып. 179, 118-130.
10. Тооминг Х., Росс Ю. Радиационный режим посева кукурузы по ярусам и описывающие его приближенные формулы. Сб. "Исследования по физике атмосферы", 1964, Тарту, АН ЭССР, 6, 63-80.
11. Тооминг Х., Росс Ю. Ослабление интегральной радиации различными посевами кукурузы. Сб. "Вопросы радиационного режима растительного покрова", Тар-

ту, АН ЭССР, 1965, 65-72.

12. Тооминг Х., Гуляев Б.И. Методика измерения фотосинтетически активной радиации, М., "Наука", 1967.
13. Тооминг Х., Нийлиск Х., Коэффициенты перехода от интегральной радиации к ФАР в естественных условиях. Сб. "Фитоактинометрические исследования растительного покрова", Таллин, "Валгус", 1967, 140-149.
14. Гуляев Б.И. К методике измерений ФАР. Сб. "Фотосинтез и продуктивность растений", Киев, 1965, 176-194.
15. Мопяи М., Сееки Т. Über den Lichtfaktor in der Pflanzengesellschaft und seine Bedeutung für die Stoffproduction. "Jap. Journ. Bot.", 1953, 14, 22-52.
16. Росс Ю., Нильсон Т. Пропускание прямой радиации Солнца сельскохозяйственными посевами. Сб. "Вопросы радиационного режима растительного покрова", Тарту, АН ЭССР, 1965, 25-64.
17. Росс Ю., Нильсон Т. К теории радиационного режима растительного покрова. Сб. "Исследования по физике атмосферы", Тарту, АН ЭССР, 1963, 4, 42-64.
18. Росс Ю., Бихеле З. Расчет фотосинтеза растительного покрова I. Сб. "Фотосинтез и продуктивность растительного покрова", Тарту, АН ЭССР, 1968, 75-110.
19. De Wit C.T. Photosynthesis of leaf canopies. "Agric. Res. Rep.", 1965, 663, 1-57.
20. Росс Ю., Нильсон Т. Расчет фотосинтетически активной радиации в растительном покрове. Сб. "Режим солнечной радиации в растительном покрове", Тарту, АН ЭССР, 1968, 5-54.
21. Нильсон Т. Расчет спектральных потоков коротковолновой радиации в растительном покрове. Сб. "Режим солнечной радиации в растительном покрове", Тарту,

АН ЭССР, 1968, 55-80.

22. Т о о м и н г Х. Приближенный метод определения ослабления и отражения ФАР и ближней инфракрасной радиации в посеве кукурузы по измерениям интегральной радиации. Сб. "Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности", М., "Наука", 1966, 126-141.
23. Т о о м и н г Х. Связь фотосинтеза, роста растений и геометрической структуры листвы растительного покрова с режимом солнечной радиации на разных широтах. "Бот. журнал", 1967, 52, № 5, 601-616.
24. W i e s n e r J. Untersuchungen über den Lichtgenuss der Pflanzen mit Rücksicht auf die Vegetation von Wien, Cairo und Buitenzorg (Java). Sitzungsber. Kaiser. Akad. Wissensch. Mat.-Naturwiss. Classe, 1895, 104.
25. Р о с с Ю. К математической теории фотосинтеза растительного покрова, ДАН СССР, 1964, 157, 1239-1242.

Absorption Coefficients of PhAR of Plant Communities at Different Latitudes

A. Kallis

The paper presents calculations of the intensity of photosynthetically active absorbed radiation (Π).

Calculations were performed with 3 distributions of leaves (horizontal, vertical and random distributions) for various geographic latitudes ($\varphi = 0^\circ, 23.4^\circ, 50^\circ$ and 66.6°) on cloudless days. The absorption coefficients (α_n) of plant communities having a different leaf area index are given. These coefficients may be used in theoretical calculations of the efficiency of plant communities.

ФОТОСИНТЕЗ ЛИСТА С УЧЕТОМ АДАПТАЦИИ УСТЬИЦ ПО CO_2

А. Лайск

Приведен математический анализ функции фотосинтеза листа с учетом реакции устьиц на концентрацию CO_2 в межклетниках. Полученные выводы относятся к стационарным световым и углекислотным кривым и к установившимся значениям сопротивления устьиц.

Введение

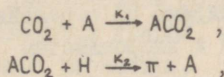
Большинство авторов [1-7], исследующих продуктивность растительного покрова, для описания световой зависимости фотосинтеза используют эмпирическую формулу

$$F = \frac{\alpha I}{1 + \beta I} \quad (1)$$

Эта формула является формальной, не вытекает непосредственно из процессов, протекающих в листе в связи с фотосинтезом.

Другие авторы [8-13] пытались найти математические выражения для описания световой и углекислотной зависимости фотосинтеза листа, исходя из более или менее детального учета химических и диффузионных процессов, происходящих в листе. Наиболее подробный анализ выполнен

Шарты [12]. Основой этих работ является представление о реакции карбоксилирования в таком виде, в каком оно приведено Рабиновичем [9]:



где А — акцептор (рибулозодифосфат), ACO_2 — карбоксилированный акцептор (фосфоглицериновая кислота), Н — восстановитель (никотинамид адениндинуклеотид фосфат — $\text{NADP} - \text{H}_2$).

Интенсивность фотосинтеза F можно выразить следующей упрощенной схемой:

$$F = \kappa_1 c_c [A], \quad (2)$$

$$F = \kappa_2 [\text{ACO}_2][\text{H}], \quad (3)$$

где квадратными скобками обозначены концентрации соответствующих веществ. Предполагается, что в течение фотосинтетического цикла общее количество акцептора не меняется

$$[A] + [\text{ACO}_2] = A_0 \quad (4)$$

и что концентрация восстановителя пропорциональна поглощенной энергии света

$$[\text{H}] = \kappa_3 I. \quad (5)$$

Из уравнений (2)–(5) можно получить выражение для интенсивности фотосинтеза

$$F = \frac{\alpha I}{1 + \frac{\alpha \kappa_c}{c_c} I}, \quad (6)$$

где $\alpha = A_0 \kappa_2 \kappa_3$ — энергетический выход фотосинтеза

и $\kappa_0 = 1/A_0 \kappa_1$ - химическое сопротивление карбоксилирования.

Формула (5) включает концентрацию CO_2 в хлоропластах c_c , которая в общем случае неизвестна. Последняя может быть, однако, найдена из выражения для диффузии CO_2 из внешнего воздуха к хлоропластам

$$F = \frac{c_0 - c_c}{\kappa_a + \kappa_s + \kappa_m}, \quad (7)$$

где c_0 - концентрация CO_2 во внешнем воздухе, κ_a , κ_s и κ_m - диффузионные сопротивления прилистового слоя, устьиц и мезофилла.

Выражая c_c из (7) и подставляя в (6), находим квадратное уравнение для F

$$(\kappa_a + \kappa_s + \kappa_m) F^2 - (\kappa_a + \kappa_s + \kappa_m + \kappa_c) \alpha I F - c_0 F + c_0 \alpha I = 0. \quad (8)$$

Анализ этого уравнения позволяет сделать ряд выводов относительно свойств углекислотных и световых кривых фотосинтеза [12], наиболее важными из которых являются следующие:

а) как световые, так и углекислотные кривые являются гиперболами; они проходят через начало координат и приближаются к определенному значению плато при $I \rightarrow \infty$ или $c_0 \rightarrow \infty$.

б) тангенс угла наклона световой кривой в точке $I = 0$ равняется α , а плато ее имеет значение

$$c_0 / (\kappa_a + \kappa_s + \kappa_m + \kappa_c).$$

в) тангенс угла наклона углекислотной кривой в точке $c_0 = 0$ равняется $\alpha / (\kappa_a + \kappa_s + \kappa_m + \kappa_c)$, а высота плато равняется αI .

Как видно, используемая схема фотосинтеза не учитывает насыщения химического аппарата фотосинтеза и рассматривает в качестве лимитирующих факторов только свет и углекислый газ. Расчеты, выполненные Шартье по экс-

периментальным данным Гаастра [14], показывают, что для некоторых растений это выполняется в довольно широком интервале освещенности и концентрации CO_2 .

В описанной модели диффузионные сопротивления, определяющие высоту плато световой кривой, введены как взаимонезависимые, независимые параметры. Известно, что сопротивление прилистового слоя r_a зависит от скорости ветра и размеров листа [15]. Диффузионное сопротивление мезофилла определяется анатомической структурой листа [16], но, возможно, и проводимостью клеточной мембраны для CO_2 . Зависимость химического сопротивления r_c от внешних и внутренних факторов мало изучена. Известно, что r_c меняется в широких пределах и зависит от интенсивности освещения [8, 17], водного режима [8, 18], а вероятно, и других факторов.

Больше всего изучено регуляторное действие устьиц. Для объяснения реакций устьиц предложено несколько теорий, но ни одна из них в отдельности не может объяснить всех известных движений устьиц. Поэтому кажется вероятным, что не существует одного единого механизма, объясняющего все факты, а движение устьиц является сложным результатом многих, часто противоположных влияний, в которых принимают участие не только замыкающие клетки, но и клетки эпидермиса и мезофилла [19]. Несмотря на это иногда можно выделить некоторые, господствующие в данных условиях механизмы. Одним из них является механизм, действующий через концентрацию CO_2 в замыкающих клетках [20-23].

Этот механизм движений устьиц неодинаково хорошо развит у различных видов растений. Известно, что устьица некоторых двудольных растений не реагируют на изменение концентрации CO_2 в воздухе, особенно при концентрациях ниже 300 μm [17, 24]. С другой стороны, наблюдается острая реакция устьиц кукурузы на изменение концентрации CO_2 , начиная уже от нулевой концентрации [25, 26]. Последнее обстоятельство позволяет выдвинуть гипотезу,

что устьица этого растения работают как автоматические регуляторы, настроенные на поддержание постоянной концентрации CO_2 в межклеточном пространстве [27]. Возможно, что фотосинтетический аппарат кукурузы способен управлять транспирацией через концентрацию CO_2 в межклеточном пространстве и соответствующие движения устьиц [28]. На этой основе кажется, что механизм движений устьиц, основанный на изменениях концентрации CO_2 в межклеточном пространстве внутри листа, у некоторых растений имеет довольно самостоятельное значение. Поэтому представляет интерес связывать автоматическую реакцию устьиц с математической моделью функции фотосинтеза, приведенной выше.

В существующих работах по математическому (или аналоговому) моделированию работы аппарата устьиц ставится акцент на изучение динамики переходных процессов [29-34]. При этом меньшее внимание уделено связи движений устьиц с функцией фотосинтеза листа.

Теория и выводы

На основе вышесказанного предполагаем, что сопротивление устьиц κ_s является функцией от концентрации CO_2 в межклеточном пространстве c_i . Конкретный вид этой зависимости может меняться у различных растений и для одного и того же вида растений в различных условиях. Экспериментальные данные [35, 36] показывают, что в первом приближении может быть использована линейная зависимость

$$\kappa_s = \kappa_{s0} + \alpha c_i, \quad (9)$$

где κ_{s0} — некоторое остаточное сопротивление при $c_i = 0$, c_i — концентрация CO_2 внутри листа в межклеточном пространстве, α — постоянная.

Формула (6) не учитывает дыхания. В самом простом виде оно может быть учтено с помощью постоянного слагае-

мого. Тогда

$$P = \frac{\alpha I}{1 + \frac{\alpha \kappa_c}{c_c} I} - R, \quad (I0)$$

где P - интенсивность газообмена, R - интенсивность дыхания. Теперь, учитывая (9), выражения

$$c_i = c_o - P(\kappa_a + \kappa_s), \quad (II)$$

$$c_c = c_i - P\kappa_m \quad (I2)$$

и подставляя (II) и (I2) в (I0), находим кубическое уравнение для P :

$$\begin{aligned} & P^3 \alpha \kappa_m + P^2 [\kappa_o + \kappa_m - \alpha I (\kappa_c + \kappa_m) + \alpha \kappa_m R] - \\ & - P [c_o + \alpha I (\kappa_c + \kappa_o + \kappa_m) - R (\kappa_o + \kappa_m - \alpha I \kappa_c)] + \\ & + \alpha I c_o - R (c_o + \alpha \kappa_c I) = 0, \end{aligned} \quad (I3)$$

где $\kappa_a + \kappa_s = \kappa_o$. Уравнение (I3) можно решить графическим или численным методом. Некоторые выводы, относящиеся к предельным условиям, можно сделать не решая самого уравнения.

Газообмен $P = 0$, если

$$\alpha I c_o - R (c_o + \alpha \kappa_c I) = 0. \quad (I4)$$

Отсюда

$$I = I_k = \frac{R c_o}{\alpha (c_o - R \kappa_c)}. \quad (I4a)$$

Положение световой компенсационной точки I_k зависит не только от интенсивности дыхания и энергетического выхода

фотосинтеза α , но и от концентрации углекислого газа в воздухе c_0 и от величины химического сопротивления κ_c . Только при нулевом химическом сопротивлении ($\kappa_c = 0$) или при очень высоких концентрациях CO_2 ($c_0 \rightarrow \infty$)

$$I_k = R/\alpha,$$

т.е. не зависит от c_0 и κ_c .

Из формулы (I4)

$$c_0 = \Gamma = \frac{R\alpha I \kappa_c}{\alpha I - R}. \quad (\text{I4б})$$

Положение углекислотной компенсационной точки Γ зависит от интенсивности дыхания, освещенности и энергетического выхода фотосинтеза, а также от химического сопротивления. При отсутствии дыхания, а также при нулевом химическом сопротивлении компенсационная концентрация CO_2 падает до нуля. Если $I \rightarrow \infty$, то $\Gamma = \kappa_c R$. При уменьшении освещенности, начиная от значения $I = R/\alpha$ величина компенсационной концентрации неограниченно возрастает.

Положение как световой, так и углекислотной компенсационной точки не зависит от открытости устьиц (формулы (I4а) и (I4б) не содержат a).

Далее рассмотрим случай, когда химическое сопротивление $\kappa_c = 0$. Лабораторные исследования [37, 38] показали, что реакция карбоксилирования является необратимой. Это обстоятельство позволило Гаастра [I4], а вслед за ним и другим исследователям [I7, I8, 35, 39, 41] допустить, что при недостаточном снабжении CO_2 и световом насыщении, концентрация CO_2 в хлоропласте равняется нулю. Поэтому этот частный случай заслуживает внимания и выводы, относящиеся к нему, могут иметь общее значение.

При $\kappa_c = 0$ уравнение (I3) распадается на два множителя

$$[R - (\alpha I - R)][R^2 \alpha \kappa_m + R(\kappa_m + \kappa_0) - c_0] = 0. \quad (\text{I5})$$

Они соответствуют двум прямым линиям в координатах P, I . Первая из них изображает восходящую ветвь световой кривой, имеет тангенс угла наклона α , пересекает ось ординат в точке $P = -R$, а ось абсцисс в точке $I = R/\alpha$.

Вторая линия проходит параллельно оси абсцисс на высоте

$$P = \frac{-(\kappa_m + \kappa_0) + \sqrt{(\kappa_m + \kappa_0)^2 - 4a\kappa_m c_0}}{2a\kappa_m}, \quad (I6)$$

представляя собой плато световой кривой фотосинтеза. Местоположение восходящей ветви световой кривой зависит от интенсивности дыхания R , но высота плато от него не зависит. На распад световых кривых на два прямолинейных отрезка при $\kappa_c = 0$ обращалось внимание уже раньше [8, 9, 12]. Новым в настоящей модели является введение автоматической регуляции высоты плато в зависимости от интенсивности фотосинтеза. Из этого следует, что углекислотные кривые, соответствующие световому насыщению, уже не являются прямыми линиями с тангенсом угла наклона $1/(\kappa_a + \kappa_h + \kappa_m)$, они будут линиями второго порядка. Анализ показывает, что уравнение

$$c_0 = P^2 a \kappa_m + P(\kappa_m + \kappa_0)$$

изображает параболу с каноническим уравнением

$$-\frac{a\kappa_m}{2} (P - \bar{P})^2 = c_0 - \bar{c}_0. \quad (I7)$$

Координаты вершины параболы следующие:

$$\text{и } \left. \begin{aligned} \bar{c}_0 &= -\frac{\kappa_m + \kappa_0}{2a\kappa_m} \\ \bar{P} &= -\frac{(\kappa_m + \kappa_0)^2}{4a\kappa_m} \end{aligned} \right\} \quad (I8)$$

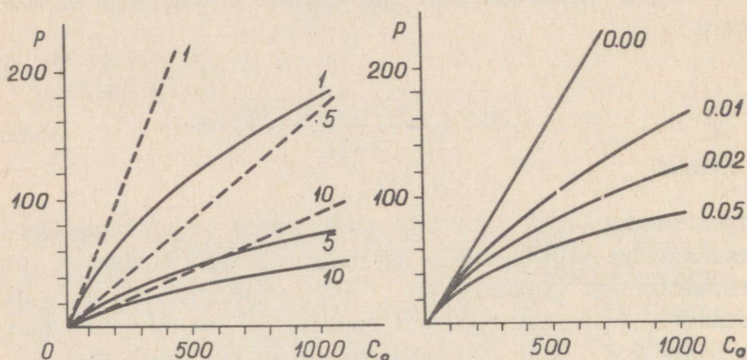


Рис. 1. Зависимость газообмена P (в 10^{-9} г·см⁻² сек⁻¹) от концентрации CO_2 в воздухе c_0 (в 10^{-9} г·см⁻³). - - - без учета устьичной регуляции, — с учетом устьичной регуляции. Цифры у кривых — значения мезофильного сопротивления κ_m в сек·см⁻¹. Остальные параметры: постоянная устьичной регуляции $\alpha = 0.02 \cdot 10^9$ сек·см²·г⁻¹, сопротивление прилисткового слоя $\kappa_a = 0.5$ сек·см⁻¹, начальное сопротивление устьиц $\kappa_{s0} = 0.5$ сек·см⁻¹, химическое сопротивление $\kappa_c = 0$.

Рис. 2. То же при различных значениях постоянной устьичной регуляции α . Цифры у кривых — α в 10^9 (сек·см²·г⁻¹), $\kappa_m = 2$ сек·см⁻¹, остальные параметры те же, что и на рис. 1.

Формула (17) указывает на важное значение мезофильного сопротивления как фактора, определяющего форму углекислотной кривой.

На рис. 1 представлена зависимость углекислотных кривых от параметра κ_m для некоторых конкретных случаев. Видно, что тангенс угла наклона углекислотных кривых в точке $c_0 = 0$, соответствующей полной открытости устьиц, равняется $1/(\kappa_a + \kappa_{s0} + \kappa_m)$. Прерывистые прямые изображают соответствующие углекислотные зависимости при отсутствии устьичной регуляции. Кривые, учитывающие устьичную регуляцию, проходят ниже, следовательно, включение устьичной регуляции по концентрации CO_2 уменьшает общий газообмен.

На рис. 2 изображено влияние постоянной a на форму углекислотных кривых. К сожалению, пока мало экспериментальных данных, позволяющих определить эту постоянную. Определяя по зависимости между κ_s и c_i , представленной в работе [35], постоянную a , получим, что $a \approx 0.004 \cdot 10^9 \text{ сек} \cdot \text{см}^3 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{см}^{-1}$. Так как естественная концентрация CO_2 равна приблизительно $540 \cdot 10^{-9} \text{ г} \cdot \text{см}^{-3}$, то амплитуде изменения концентрации CO_2 от нуля до естественной соответствует амплитуда изменения сопротивления устьиц: при $a = 0.01 \cdot 10^9 \text{ сек} \cdot \text{см}^3 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{см}^{-1} - 5.4 \text{ сек} \cdot \text{см}^{-1}$, при $a = 0.02 \cdot 10^9 - 10.8$ и при $a = 0.05 - 27$.

Из рис. 2 видно, что чем больше a , тем больше устьичная регуляция влияет на форму углекислотной кривой.

Допуская в (13) $I \rightarrow \infty$ при $\kappa_c \neq 0$, получим уравнение для плато световой кривой

$$P^2 a (\kappa_c + \kappa_m) + P [\kappa_c + \kappa_m + \kappa_0 + a \kappa_c R] - c_0 + R \kappa_c = 0. \quad (19)$$

В этом случае высота плато световой кривой зависит от интенсивности дыхания R . При $R = 0$ имеем

$$P^2 a (\kappa_m + \kappa_c) + P [(\kappa_c + \kappa_m) + \kappa_0] - c_0 = 0. \quad (20)$$

Уравнение (20) напоминает второй множитель уравнения (15), если заменить $\kappa_c + \kappa_m$ на κ_m . Это значит, что при незначительной интенсивности дыхания абсолютные изменения как мезофильного, так и химического сопротивления имеют одинаковое влияние на высоту плато световой кривой фотосинтеза. На рис. 3 представлена кривая 1, показывающая зависимость высоты плато световой кривой от суммы сопротивлений $\kappa_m + \kappa_c = \kappa_{mc}$. Для сравнения на том же рисунке изображена зависимость плато световой кривой от κ_{mc} при постоянном значении $\kappa_0 = \kappa_{s0}$, т.е. при отсутствии устьичной регуляции (кривая 2). Кривая 3 вместе с осью ординат справа изображает отношение кривых 1 и 2 (q), т.е. относительное влияние устьичной регуляции на высоту плато световой кривой.

Как показывает анализ с помощью производных, кривая 3 имеет минимум в точке $\kappa_{mc} = \kappa_0$, а минимальное значение отношения q равняется

$$q_{\text{мин}} = \frac{2\sqrt{\kappa_0(\kappa_0 + a c_0)} - \kappa_0}{a c_0}.$$

Важную роль при определении максимальной эффективности устьичной регуляции играет $\kappa_0 = \kappa_a + \kappa_{s0}$, т.е. сопротивление прилистового слоя и начальное сопротивление устьиц.

Интересным является изменение самого сопротивления устьиц при адаптации на CO_2 . Легче всего написать уравнение для κ_s на основе исходных зависимостей. Подставляя (II) в (9), получим

$$\kappa_s = \frac{\kappa_{s0} + a(c_0 - P \kappa_a)}{1 + aP}. \quad (21)$$

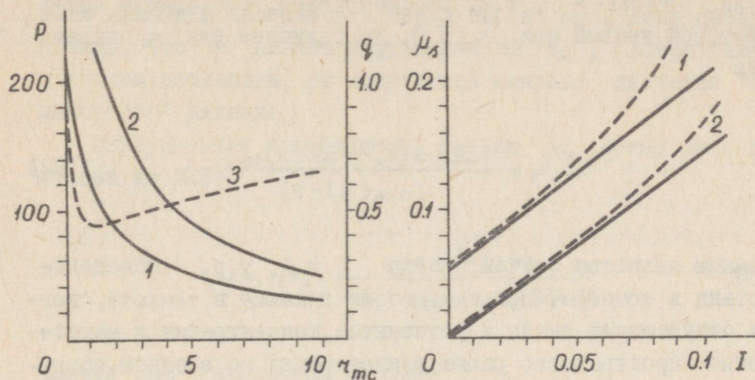


Рис. 3. Зависимость высоты плато световой кривой P в $10^{-9}(\text{г}\cdot\text{см}^{-2}\text{сек}^{-1})$ от суммы химического и мезофильного сопротивлений $\kappa_{мс}$ (в $\text{сек}\cdot\text{см}^{-1}$) с учетом (1) и без учета (2) устьичной регуляции; $\kappa_a = 0.5 \text{ сек}\cdot\text{см}^{-1}$, $\kappa_{s0} = 0.5 \text{ сек}\cdot\text{см}^{-1}$, $\alpha = 0.02 \cdot 10^9 \text{ сек}\cdot\text{см}^2\text{г}^{-1}$, концентрация CO_2 в воздухе $c_0 = 540 \cdot 10^{-9} \text{ г}\cdot\text{см}^{-3}$.
Кривая (3) - отношение кривой (1) к кривой (2) q .

Рис. 4. Зависимость проводимости устьиц μ_s в $\text{см}\cdot\text{сек}^{-1}$ от падающей радиации I в $\text{кал}\cdot\text{см}^{-2}\cdot\text{мин}^{-1}$ ФАР: I - интенсивность дыхания $R = 20 \cdot 10^{-9}$, 2 - $R = 50 \cdot 10^{-9} \text{ г}\cdot\text{см}^{-2}\cdot\text{сек}^{-1}$: — $\kappa_a = 0.5$; - - - $\kappa_a = 3 \text{ сек}\cdot\text{см}^{-1}$. При параметрах $\alpha = 0.02 \cdot 10^9 \text{ сек}\cdot\text{см}^2\text{г}^{-1}$, $c_0 = 540 \cdot 10^{-9} \text{ г}\cdot\text{см}^{-3}$, $\kappa_{s0} = 0.5 \text{ сек}\cdot\text{см}^{-1}$, энергетический выход фотосинтеза $\alpha = 800 \cdot 10^{-9} \text{ г}\cdot\text{мин}\cdot\text{кал}^{-1}\cdot\text{сек}^{-1}$.

Для простоты проанализируем только предельные случаи. Если $P = \alpha I - R$, т.е. рассматриваем восходящую ветвь световой кривой при $\kappa_c = 0$, то получаем для κ_s выражение

$$\kappa_s = \frac{\kappa_{s0} + \alpha [c_0 - (\alpha I - R)\kappa_a]}{1 + \alpha(\alpha I - R)}. \quad (22)$$

Важным является случай, когда $I = 0$, т.е. поведение устьиц в темноте. При отсутствии дыхания в темноте, когда отсутствует также и фотосинтез, концентрация в межклеточном пространстве равна концентрации во внешнем воздухе ($c_i = c_o$). Устьичное сопротивление в этом случае принимает значение

$$\kappa_s = \kappa_{s0} + \alpha c_o.$$

Так как α имеет конечную величину, вероятно не больше, чем $0.05 \cdot 10^9$ сек \cdot см³ \cdot см⁻¹ \cdot г⁻¹, при отсутствии дыхания полное закрывание устьиц все же невозможно. Только в присутствии дыхания возможен самоускоряющийся процесс, в ходе которого концентрация CO₂ в листе поднимается довольно высоко (теоретически бесконечно) и устьица полностью закрываются. Условия для полного закрытия устьиц находим из (22): $\kappa_s \rightarrow \infty$, если $1 + \alpha(\alpha I - R) \rightarrow 0$. Когда $\alpha I = 0$, получим условие $\alpha R = 1$. Например, при $\alpha = 0.02 \cdot 10^9$ необходимо, чтобы $R > 50 \cdot 10^9$ г \cdot см⁻² \cdot сек⁻¹ (18 мг \cdot дм⁻² \cdot час⁻¹). При значениях R выше указанной величины устьица закрываются до наступления полной темноты. Полученное требование относительно R нереально. Обычно устьица закрываются и при значениях темнового дыхания в 5-10 раз меньших. Это значит, во-первых, что кроме механизма движений устьиц, действующего через концентрацию CO₂, может существовать и, вероятно, существует другой механизм, использующий прямое действие света на

замыкающие клетки [36, 42, 43]. Во-вторых, мы предполагаем линейную зависимость между κ_a и c_i . Если предположить, что a является функцией от c_i , возрастающей с ростом последней, то получаются меньшие значения "замыкающего" дыхания.

Диффузионная проводимость устьиц μ_s может быть получена из (22)

$$\mu_s = 1/\kappa_s = \frac{1 + a(\alpha I - R)}{\kappa_{s0} + a[c_0 - (\alpha I - R)\kappa_a]} \quad (22a)$$

Кривая μ_s начинается в точке

$$\mu_s \Big|_{I=0} = \frac{1 - aR}{\kappa_{s0} + a(c_0 + R\kappa_a)} \quad (23)$$

и при $I = 0$ имеет тангенс угла наклона

$$\tan \beta = \frac{a\alpha}{\kappa_{s0} + a(c_0 + R\kappa_a)} \quad (24)$$

Когда $\kappa_a = 0$,

$$\mu_s = \frac{1 + a(\alpha I - R)}{\kappa_{s0} + ac_0}, \quad (25)$$

т.е. μ_s линейно зависит от I .

На рис. 4 приведена пара кривых μ_s , вычисленных при $\kappa_a = 0.5$ и $3 \text{ сек} \cdot \text{см}^{-1}$ и двух значениях R . Видно, что при $\kappa_a = 0.5 \text{ сек} \cdot \text{см}^{-1}$ в пределах I , где еще можно предполагать линейную зависимость между фотосинтезом и интенсивностью света, зависимость μ_s от I получается также

достаточно линейной. При больших значениях κ_a отклонение от прямой заметнее.

Интересно, что

$$\frac{1}{\kappa_a + \kappa_s} = \mu_{as} = \frac{1 + a(\alpha I - R)}{\kappa_{s0} + a c_0 + \kappa_a} \quad (26)$$

— результирующая проводимость устьиц и прилистового слоя линейно зависит от интенсивности света. Из этого может быть сделан важный вывод, что в действительности изменением сопротивления устьиц растение регулирует сумму со-

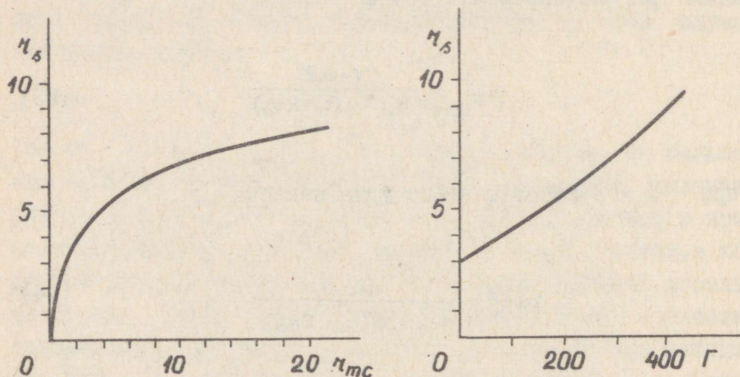


Рис. 5. Устьичное сопротивление κ_s в сек·см⁻¹ как функция суммы химического и мезофильного сопротивлений κ_{ms} в сек·см⁻¹. $\kappa_a = 0,5$ сек·см⁻¹, $\kappa_{s0} = 0,5$ сек·см⁻¹, $a = 0,02 \cdot 10^9$ сек·см²·г⁻¹; $c_0 = 540 \cdot 10^{-9}$ г·см⁻³, $\Gamma = 0$.

Рис. 6. Устьичное сопротивление κ_s как функция положения углекислотной компенсационной точки Γ . $\kappa_{ms} = 1$ сек·см⁻¹, остальные параметры те же, что и на рис. 5.

противлений прилистового слоя и устьиц. Если по каким-нибудь внешним причинам (изменение скорости ветра) изменяется κ_a , то устьица автоматически настраиваются так, что сумма $\kappa_a + \kappa_s$ остается постоянной.

Газообмен на плато световой кривой выражается

$$P = \frac{c_0 - \Gamma}{\kappa_a + \kappa_s + \kappa_m + \kappa_c}, \quad (27)$$

где Γ - углекислотная компенсационная точка. С помощью последней удобно учитывать влияние дыхания. Подставляя (27) в (21), для κ_s получим квадратное уравнение

$$\kappa_s^2 + \kappa_s[(\kappa_a + \kappa_m + \kappa_c) - (\kappa_{os} + a\Gamma)] - (\kappa_{os} + a c_0)(\kappa_a + \kappa_m + \kappa_c) + a\kappa_a(c_0 - \Gamma) = 0. \quad (28)$$

На рис. 5 изображена зависимость κ_s от κ_{mc} при $\Gamma = 0$. На рис. 6 представлена зависимость κ_s от Γ при постоянном значении κ_{mc} . Сопротивление устьиц, как видно, растет с увеличением химического и мезофильного сопротивлений, а также с увеличением дыхания.

Дискуссия

Математическая модель, предлагаемая в настоящей работе, далеко не претендует на совершенство. Кинетика реакции карбоксилирования учтена в довольно стилизованном виде без учета возможных альтернативных путей восстановления углекислого газа и даже насыщения самой реакции при высоких концентрациях CO_2 . Механизмы действия устьиц учтены довольно односторонне, совершенно исключено прямое влияние воды и света на их движения. Несмотря на это, полученные результаты хорошо вписываются в общую

систему знаний и позволяют объяснить некоторые факты.

Широко принято, что энергетический выход фотосинтеза определяется его фотохимической стадией. Входящие в формулу (6) параметры α (энергетический выход) и κ_c (химическое сопротивление), однако, зависят от одной и той же величины A_0 — общего количества акцептора в цикле. Последний может меняться в зависимости от времени и условий внешней среды. Если принятая нами модель будет отражать действительную картину, то должна наблюдаться положительная связь между углом наклона и высотой плато световых кривых при условии, что остальные диффузионные сопротивления при этом не меняются. Некоторой поддержкой этому выводу служат экспериментальные результаты Кока [44], в которых, к сожалению, использовалась высокая концентрация CO_2 (2%). Высота плато световых кривых в этом случае уже не определялась диффузионными сопротивлениями, а характеризовалась пропускной способностью химических реакций. Под влиянием водного дефицита наблюдается одновременное уменьшение как высоты плато, так и угла наклона световых кривых фотосинтеза [22], что также указывает на взаимную связь между этими параметрами.

Выводы относительно световых и углекислотных компенсационных точек согласуются с результатами других авторов. Зависимость положения световой компенсационной точки от химического сопротивления объясняется быстрым искривлением **восходящей** ветви световой кривой [12] при больших κ_c , так что точка пересечения ее с осью абсцисс перемещается вправо с увеличением κ_c . Зависимость положения углекислотной компенсационной точки от κ_c вытекает также из электрического аналога Лейка [41], если учесть присутствие химического сопротивления, опущенного Лейком.

Обстоятельство, что движения устьиц не влияют на положения компенсационных точек делает их удобными характеристиками, показывающими состояние мезофильных клеток. Таким свойством не обладает, например, дыхание на свету, определяемое по выходу CO_2 в безуглекислотную атмосферу,

что иногда упускается из виду [45].

Настоящий анализ проведен для некоторого "идеального", практически невозможного случая, где все слои листа освещены с одинаковой интенсивностью. Только в этом случае возможен распад световой кривой фотосинтеза на две прямых. В реальных условиях всегда имеет место переходная область, в которой более близкие к источнику света слои листа находятся на плато, а более далекие затененные слои еще на линейном участке их световой кривой [14].

Вывод, что углекислотные кривые, измеренные с достаточной выдержкой для установления стационарного состояния устьиц, должны быть параболическими, не всегда подтверждается экспериментально. Многие углекислотные кривые, приведенные в литературе, имеют явно выраженный линейный участок, простирающийся от нуля до 250 ppm CO_2 , и горизонтальное плато при высоких концентрациях CO_2 [14, 17]. Между ними находится переходная область кривой. Существование линейного участка объясняется тем, что некоторые растения не обладают четко выраженной реакцией устьиц на CO_2 при низких концентрациях CO_2 [24, 36], а переход кривой на плато вызван насыщением реакции карбоксилирования, которое не учитывается настоящей моделью. Для этих растений устьичная регуляция может иметь место на переходном участке и на плато углекислотной кривой, но там эффект ее на фотосинтез не выявляется из-за присутствия других ограничивающих факторов.

Устьицы кукурузы реагируют на изменения концентрации CO_2 уже при очень низких концентрациях [25, 27]. Данные Хескеса [46] показывают, что углекислотная кривая фотосинтеза кукурузы действительно имеет более длинный и плавный переход на плато, чем, например, кривая подсолнечника. Подсолнечник исследован в работе [35]. Наблюдалась слабая, но довольно линейная зависимость v_p от c_i в пределах 100–300 ppm. Ясно выраженная параболическая форма углекислотных кривых получена и для сосны [47].

Ярким доказательством о важной роли устьичной регуляции является работа Холмгрена и др. [39]. Измеряя диффузионные сопротивления листьев различных видов методом скачка концентрации CO_2 , они наблюдали, что после повышения концентрации фотосинтез сразу увеличивался, но через несколько минут устьица закрывались и фотосинтез снова падал. При этом новое стационарное значение интенсивности фотосинтеза устанавливалось несколько выше, а в оди-ночных случаях даже ниже первоначального (некоторые листья *Circaea lutetiana* и *Lamium galeobdolon*).

Обработывая данные, приведенные в табл.3 работы [39] с целью определения зависимости сопротивления устьиц α_s от c_i , мы получили интересные результаты (табл. I).

Т а б л и ц а I

Зависимость сопротивления устьиц от концентрации в межклетниках

Вид	Внешняя концентрация CO_2 в 10^{-9} г·см ³	Сопротивление устьиц α_s в сек·см ⁻¹	Сопротивление прили-стового слоя α_a в сек·см ⁻¹	Газообмен P в 10^{-9} г·см ⁻² ·сек ⁻¹	Концентрация CO_2 c_i в межклетниках в 10^{-9} г·см ⁻³	Постоянная реакции ус-тьиц a в сек·см ² ·г ⁻¹
Quercus robur 1	427	9.7	1.17	19.4	215	-1.6
	463	11.3	1.17	19.9	214	
Quercus robur 2	557	12.8	1.50	21.0	257	0.5
	616	15.2	1.50	21.2	262	
Lamium galeobdolon	474	16.2	1.24	13.2	244	1.8
	506	18.0	1.24	13.6	245	

Кажется, что у растений, указанных в таблице, устьица работают как стабилизаторы концентрации CO_2 в межклеточном пространстве. Коэффициент α у них имеет очень большие значения, но линейная зависимость между ν_s и c_i имеет место только начиная от некоторого "порогового" значения c_i^* :

$$\nu_s = \nu_{s0} + \alpha (c_i - c_i^*), \quad \text{если } c_i > c_i^*,$$

$$\nu_s = \nu_{s0}, \quad \text{если } c_i < c_i^*,$$

где c_i^* — пороговое значение концентрации CO_2 в межклеточном пространстве, определяющее начало действия устьиц.

Такое сильное действие устьиц вызывает, однако, некоторое сомнение, так как в результате этого у названных растений плато углекислотной кривой должно появляться при очень низких концентрациях CO_2 ($< 300 \text{ ppm}$) и при этом раньше, чем насыщается химический аппарат фотосинтеза — обстоятельство, не замеченное другими авторами.

Вероятно, между отдельными видами растений существуют большие различия в чувствительности устьиц к концентрации CO_2 . Поэтому и предсказанная нами параболическая углекислотная кривая в чистом виде может наблюдаться только в редких случаях.

Обстоятельство, что мезофильное и химическое сопротивления оказывают влияние на степень открытости устьиц, имеет большое значение, позволяя растениям экономить воду в условиях, когда по некоторым причинам, например при недостатке воды или удобрений, их фотосинтетическая активность подавлена. Одним из механизмов действия различных химических веществ, например фенилртутного ацетата (РМА), на открытость устьиц может быть именно ингибирующее действие этих веществ на фотосинтез или увеличение дыхания после опрыскивания ими листьев растений [48, 49].

Туррел [50-52] обнаружил корреляцию между интенсивностью транспирации и величиной внутренней поверхности мезофилла листа. В настоящее время многие авторы придерживаются точки зрения, что внутреннюю поверхность листа можно считать влажной [53, 54]. В этом случае величина внутренней поверхности не должна влиять на интенсивность транспирации. Это противоречие легко объясняется, если иметь в виду, что листья с расчлененным внутренним строением, имеющие большую экспонированную поверхность мезофилла, обычно имеют и малые значения мезофильного и химического сопротивлений и, согласно вышеизложенному, малое сопротивление устьиц. Линейная зависимость проводимости устьиц при малых интенсивностях света от облученности неоднократно установлена экспериментально [14, 28, 56].

Реакция устьиц на концентрацию CO_2 противодействует повышению концентрации CO_2 в межклеточном пространстве и в результате приводит к уменьшению газообмена. Кажется странным, что в то время, когда в естественных условиях листья голодают углекислым газом, у них разрабатывалась реакция, еще увеличивающая недостаток CO_2 . В действительности устьица предназначены для предохранения листьев от чрезмерного высыхания. То, что вместе с транспирацией подается и фотосинтез, является следствием одновременного обмена как CO_2 , так и водяного пара через устьица. Наиболее выгодно растению открывать устьица не больше, чем необходимо для пропускания CO_2 в количествах, которые могут быть использованы фотосинтетическим аппаратом листа. Этим объясняется пропорциональная зависимость между проводимостью устьиц и интенсивностью фотосинтеза на линейном участке световой кривой.

Если лист работает в условиях достаточной освещенности, но по каким-либо причинам, например ввиду недостатка влаги или минеральных элементов, затрудняется работа фотосинтетического аппарата, то это выражается в увеличении суммарного химического и мезофильного сопротивле-

ний. Согласно вышеизложенному в этом случае ширина щелей устьиц уменьшается, что помогает восстанавливать необходимый для нормальной работы фотосинтетического аппарата водный потенциал листа. Концентрация CO_2 в межклеточном пространстве является индикатором, передающим информацию о работе фотосинтетического аппарата от мезофильных клеток к устьичным клеткам.

Такой тип реакции является полезным, когда фотосинтез подавлен недостатком влаги. При недостатке минеральных элементов на фоне избыточного увлажнения, закрывание устьиц не восстанавливает нормального режима работы листа, следовательно, в этом случае реакция устьиц на концентрацию CO_2 нецелесообразна с точки зрения получения максимальной продукции.

Поступила в редакцию
13 февраля 1969 г.

Литература

1. M o n s i M., S a e k i T. Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. "Jap. J. of Bot.", 1954, 14, 22-52.
2. Б у д а г о в с к и й А.И., Н и ч и п о р о в и ч А.А., Р о с с Ю.К. Количественная теория фотосинтеза и ее использование для решения научных и практических задач физической географии. "Изв. АН СССР" сер. геогр., 1964, № 6, 13-26.
3. Б у д ы к о М.И., Г а н д и н Л.С. К теории фотосинтеза в слое растительного покрова. "ДАН СССР"; 1965, 164, № 2, 454-457.
4. Б у д а г о в с к и й А.И., Р о с с Ю.К. Основы количественной теории фотосинтетической деятельности посе-
вов. Сб. "Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности"; М., "Наука", 1966, 51-58.

5. W i t de C.T. Photosynthesis of leaf canopies. "Agricultural Research Reports". No. 663, Wageningen, 1965.
6. Т о о м и н г Х. Связь фотосинтеза, роста растений и геометрической структуры листвы растительного покрова с режимом солнечной радиации на разных широтах. "Ботан. ж.", 1967, 52, № 5, 601-616.
7. Т о о м и н г Х., Н и л ь с о н Т. Основы энергетической адаптации растительного покрова к свету. Сб. "Фитоактинометрические исследования растительного покрова", Таллин, "Валгус", 1967, 35-63.
8. M a s k e l l E.J. Experimental researches on vegetable assimilation and respiration XVIII. The relation between stomatal opening and assimilation. A critical study of assimilation rates and porometer rates in cherry laurel. "Proc. Roy. Soc. B.", 1928, 102, 488-533.
9. Р а б и н о в и ч Е. Фотосинтез т. II. М., ИЛ, 1953.
10. G o r s k i F. The equation of the light curve of photosynthesis. "Acta Biol. Cracov, Ser. Bot.", 1961, 4, 75-96.
11. M o n t e i t h J.L. Gas exchange in plant communities. "Environmental Control of Plant Growth", N.Y., Acad. Press, Inc. 1963, 95-112.
12. C h a r t i e r P. Etude theorique de l'assimilation brute de la feuille. "Ann. Physiol. veg.", 1966, 8, No. 3, 167-196.
13. Л а й с к А. Перспективы математического моделирования функции фотосинтеза листа. Сб. "Фотосинтез и продуктивность растительного покрова", Тарту, АН СССР, 1968, 5-45.
14. G a a s t r a P. Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature and stomatal diffusion resistance. "Mededelingen van de Landbouwhogeschool te Wageningen", 1959, 59, No. 13, 1-68.

15. Ренман Н.Л., Schofield R.K. Some physical aspects of assimilation and transpiration. "Symposia of the Society for Experimental Biology", 1951, 5, 115-129.
16. Лайск А., Оя В., Рахи М. Диффузионные сопротивления листьев в связи с анатомией. "Физиология растений" (в печати).
17. Bierhuizen J.F., Slatyer R.O. Photosynthesis of cotton leaves under a range of environmental conditions in relation to internal and external diffusive resistance. "Austr. J. of Biol. Sci.", 1964, 17, No. 2, 348-359.
18. Gale J., Kohl H.C., Hagan R.M. Mesophyll and stomatal resistances affecting photosynthesis under varying conditions of soil water and evaporation demand. "Israel J. Bot.", 1966, 15, No.2, 64-71.
19. Pallas J.E. Jr. Mechanisms of guard cell action. "Quart. Rev. Biol.", 1966, 41, No. 4, 365-383.
20. Sayre J.D. Physiology of stomata of Rumex patientia. "Ohio J. Sci.", 1926, 26, 233-266.
21. Scarth G.W., Shaw M. Stomatal movements and photosynthesis in Pelargonium. I. Effects of light and carbon dioxide. "Plant. Physiol.", 1951, 26, 207-225.
22. Scarth G.W., Shaw M. Stomatal movements and photosynthesis in Pelargonium. II. Effects of water deficit and of chlorophorm, photosynthesis in guard cells. "Plant Physiol.", 1951, 26, 581-597.
23. Lewitt J. The mechanism of stomatal action. "Planta", 1967, 74, No. 2, 101-118.
24. Pallas J.E. Transpiration and stomatal opening with changes in carbon dioxide content of the air. "Science", 1965, 147, 171-173.
25. Meidner H. The minimum intercellular space CO₂ concentration (Γ) of maize leaves and its in-

- fluence on stomatal movement. "J. Exptl Bot.", 1962, 13, No. 38, 284-293.
26. M a n s f i e l d T.A. Responses of stomata to short duration increases in carbon dioxide concentration. "Physiol. Plant.", 1965, 18, 79-84.
27. R a s c h k e K. Die Stomata als Glieder eines schwingungsfähigen CO₂ - Regelsystems Experimenteller Nachweis an Zea mays L. "Z. Naturforsch.", 1965, 206, No. 12, 1261-1270.
28. R a s c h k e K. Zur Steuerung der Transpiration durch die Photosynthese. "Ber. Dtsch. Bot. Ges.", 1967, 80, No. 2, 138-144.
29. К а р м а н о в В.Г., М е л е щ е н к о С.Н., С а в и н В.Н. Изучение динамики водного обмена растения и построение электрического аналога системы водного обмена. "Биофизика", 1966, II, № I, 147-155.
30. М е л е щ е н к о С.И., К а р м а н о в В.Г. Математическая модель водного обмена растения с учетом механизма положительной обратной связи. "Биофизика", 1966, II, № 4, 731-733.
31. К а р м а н о в В.Г., В и к т о р о в В.К. Оценка постоянных времени процессов, участвующих в открывании устьиц листьев растений на свету. "Биофизика", 1966, II, № 6, 1093-1094.
32. М е л е щ е н к о С.Н., К а р м а н о в В.Г. Анализ математической модели системы водного обмена растения. "Биофизика", 1967, 12, № 5, 930-935.
33. W o o K.V., S t o n e L.N., В о е р с м а L. A conceptual model of stomatal control mechanisms. "Water Resources Res.", 1966, 2, No. 1, 71-84.
34. W o o K.V., В о е р с м а L., S t o n e L.N. Dynamic simulation model of the transpiration process. "Water Resources Res.", 1966, 2, No. 1, 85-97.
35. W h i t e m a n P.C., K o l l e r D. Interactions of carbon dioxide concentration, light intensity and temperature on plant resistances to water vapour and

- carbon dioxide diffusion. "New Phytol.", 1967, 66, 463-473.
36. H e a t h O.V., R u s s e l l J. Studies in stomatal behaviour. VI. An investigation of the light responses of wheat stomata with the attempted elimination of control by the mesophyll. Part. 2. Interactions with external carbon dioxide and general discussion. "J. Exptl Bot.", 1953, 5, 269-292.
 37. J a k o b y W.B., D r u m m o n d D.O., O c h o a S. Formation of 3-phosphoglyceric acid by carbon dioxide fixation with spinach leaf enzymes. "J. Biol. Chem.", 1956, 218, 811-822.
 38. W e i s s b a c h A., H o r e c k e r B.L., H u r w i t z J. The enzymic formation of phosphoglyceric acid from ribulose diphosphate and carbon dioxide. "J. Biol. Chem.", 1956, 218, 795-810.
 39. H o l m g r e n P., J a r v i s P.G., J a r v i s M.S. Resistances to carbon dioxide and water vapour transfer in leaves of different plant species. "Physiol. Plant.", 1965, 18, No. 3, 557-573.
 40. E l - S h a r k a w y M., H e s k e t h J. Photosynthesis among species in relation to characteristics of leaf anatomy and CO₂ diffusion resistance. "Crop. Sci.", 1965, 5, No. 6, 517-521.
 41. L a k e J.V. Respiration of leaves during photosynthesis. I. Estimates from an electrical analogue. "Austral. J. Biol. Sci.", 1967, 20, No. 3, 487-493.
 42. M e i d n e r H., M a n s f i e l d T.A. Stomatal responses to illumination. "Biol. Res. Cambridge Philos. Soc.", 1965, 40, No. 4, 483-509.
 43. R a s c h k e K. Der Einfluss von Rot- und Blaulicht auf die Öffnungs- und Schliessgeschwindigkeit der Stomata von Zea mays. "Naturwissenschaften", 1967, 54, No. 3, 72-73.
 44. K o k B. On the inhibition of photosynthesis by

- intense light. "Biochem. et Biophys. Acta", 1956, 21, 234-244.
45. T r e g u n n a E.B., K r o t k o v G., N e l s e n C.D., Effect of oxygen on the rate of photorespiration in detached tobacco leaves. "Physiol. plantarum", 1966, 19, No. 3, 723-733.
 46. H e s k e t h J.D. Limitations to photosynthesis responsible for differences among species. "Crop Sci.", 1963, 3, No. 6, 493-496.
 47. Ź e l a v s k i W. A contribution to the question of the $^{18}O_2$ - evolution during photosynthesis in dependence on light intensity. "Bull. Acad. polon. sci. Sér. sci. biol.", 1967, 15, No. 9, 565-570.
 48. M e i d n e r H., M a n s f i e l d T.A. Rates of photosynthesis and respiration in relation to stomatal movements in leaves treated with α hydroxysulphonate and glycollate. "J. Exptl Bot.", 1966, 17, No. 52, 502-509.
 49. A l l a w a y W.G., M a n s f i e l d T.A. Stomatal responses to changes in carbon dioxide concentration in leaves treated with 3 (4-chlorophenyl) - 1,1-dimethylurea. "New Phytologist", 1967, 66, No.1, 57-63.
 50. T u r r e l l F.M. The area of the internal exposed surface of dicotyledon leaves. "Amer. J. Bot.", 1936, 23, 255-264.
 51. T u r r e l l F.M. Correlation between internal surface and transpiration rate in mesomorphic and xeromorphic leaves grown under artificial light. "Bot. Gaz.", 1944, 105, 413-425.
 52. T u r r e l l F.M. Internal surface - intercellular space relationship and the dynamics of humidity maintenance in leaves. "Humidity and Moisture ...", Reinhold Publ. Corp., 1965, 2, 39-53.
 53. H o n e r t T.H. v a n d e n, Water transport in

- plants as a catenary process. "Disc. Faraday Soc.", 1948, 3, 146-153.
54. S l a t y e r R.O. Some physical aspects of internal control of leaf transpiration. "Agric.Meteorol.", 1966, 3, No. 5-6, 281-292.
55. S c h r o e d e r H. Die Kohlendioxydeversorgung der Chloroplasten. "Flora", 1924, 117, 270-292.
56. K u i p e r P.J.C. The effects of enviromental factors on the transpiration of leaves with special reference to stomatal light response. "Mededel. Landbouwhogesch. Wageningen", 1961, 61, No. 7, 1-49.

Leaf Photosynthesis Considering Stomatal
Adaptation to CO_2

A. Laisk

Starting from the simplified kinetic equations of the carboxylation process (Eq.2-5), using Eq.(6) for chloroplast photosynthesis and considering (7) for the chloroplast CO_2 supply, we obtain the quadratic equation (8) for leaf photosynthesis [12] .

In this paper the stomatal reaction to the CO_2 -concentration c_i in the intercellular space has been taken into account assuming the existence of a linear relationship between the stomatal resistance r_s and c_i (9). Respiration has been added as a constant R (10). By using (11) and (12) a cubic equation (13) has been derived.

If the chemical resistance $r_c = 0$, Eq.(13) factors into (15), which represents two intersecting straight lines in the PI axes.

At a saturating light intensity photosynthesis depends on the ambient CO_2 concentration c_o according to Eq.(16), which represents a parabola in the Pc_o axes. The

CO₂-curves corresponding to various values of r_m and are represented in Figs. 1 and 2. Fig.3 demonstrates the dependence of photosynthesis on the total liquid phase resistance $r_{mc} = r_m + r_c$ with the consideration of stomatal adaptation (curve 1) and without it (curve 2).

On the basis of Eqs. (11) and (9) Eq.(21) for stomatal resistance has been derived. If $P = \alpha I - R$, then Eq.(22) for r_s and Eq.(22a) for stomatal conductance $\mu_s = 1/r_s$ have been obtained (Fig.4).

At a saturating light intensity Eq.(23) holds good for P . In this case the stomatal resistance r_s is subject to a quadratic equation (24). Figs. 5 and 6 represents r_s as a function of the liquid phase resistance r_{mc} and the CO₂ compensation point Γ . The circumstance that stomatal resistance is influenced by liquid phase resistances and the respiration rate demonstrates that the photosynthesis and transpiration processes are closely related.

СВЕТОВЫЕ КРИВЫЕ ФОТОСИНТЕЗА ДЛЯ ОПТИЧЕСКИ ТОЛСТЫХ ЛИСТЬЕВ

А. Лайск

Проведен математический анализ функции фотосинтеза листа, с учетом интенсивности поглощенной радиации по глубине внутри листовой пластинки. Дана оценка точности метода определения химического сопротивления по кривизне световой кривой фотосинтеза.

Из теории лимитирующих факторов Блэкмана [1] следует, что световая кривая фотосинтеза листа должна иметь вид ломаной линии. Большинство экспериментально зарегистрированных световых кривых, однако, имеет довольно плавный переход от области пропорциональности к плато [2, 3]. Уже Маскелл [4] показал, что резкий переход на плато может иметь место только в том случае, если углекислота реагирует с акцепторным веществом достаточно быстро. В противном случае световые кривые принимают вид гипербол, имеющих тем более плавный переход на плато, чем медленнее протекает реакция между CO_2 и акцептором. Подробный анализ этого явления проведен Рабиновичем [2] и Шартье [5]. Шартье ввел понятие химического сопротивления и описал как оно может быть определено по кривизне световой кривой фотосинтеза.

Лабораторные эксперименты [6, 7] показали, что реакция карбоксилирования акцептора (рибулозодифосфата) не-

обратима. Это позволило ряду авторов сделать заключение, что химическое сопротивление для CO_2 незначительно, и следовательно, концентрация CO_2 в хлоропласте при световом насыщении фотосинтеза близка к нулю [3, 8-12], хотя это далеко не бесспорно [13]. Обстоятельство, что световые кривые фотосинтеза в этом случае не идеально блекмановского типа, может быть объяснено сравнительно большой оптической толщиной листа и при увеличении интенсивности света неодновременным переходом отдельных слоев листа к плато - раньше переходят те, которые находятся ближе к источнику света [2, 3, 14-17].

Представляет интерес оценить, какое влияние имеет оптическая толщина листа на форму световых кривых и какова будет погрешность при определении величины химического сопротивления по методу, предложенному Шартье [5].

Теория и выводы

Исходя из кинетических уравнений реакции карбоксилирования [2], Шартье [5] предложил формулу для интенсивности фотосинтеза хлоропласта в виде

$$F = \frac{\alpha I}{1 + \frac{\alpha c_0}{c_e} I}; \quad (I)$$

(вывод этой формулы дан в работе [18], настоящий сборник стр. 65). По существу это выражение является функцией фотосинтеза элементарного слоя листа, в пределах которого изменение плотности поглощенной радиации незначительно. Если соответственно выразить и химическое сопротивление, то для интенсивности фотосинтеза элементарного слоя листа толщиной αz на глубине z можем написать

$$dF = \frac{\alpha dI}{1 + \frac{\alpha}{dM_c c_c}}, \quad (2)$$

где dF - интенсивность фотосинтеза элементарного слоя dz , dI - поток радиации, поглощенной в слое dz , dM_c - химическая проводимость элементарного слоя dz , а c_c - концентрация CO_2 в хлоропластах в слое dz на глубине z и α - энергетический выход фотосинтеза. Условимся, что $z = 0$ на верхней границе листа и $z = z_0$ на нижней.

Концентрация в хлоропластах связывается с концентрацией в межклеточном пространстве c_i формулой

$$c_c = c_i - \frac{dF}{dM_m}, \quad (3)$$

где dM_m - мезофильная диффузионная проводимость слоя dz .

Предполагаем, что концентрация CO_2 в межклеточном пространстве листа во всех точках одинакова. Диффузионное сопротивление межклеточного пространства небольшое по сравнению с мезофильным сопротивлением [19], поэтому в межклеточниках не может возникнуть значительных градиентов концентрации CO_2 . В этом случае можем написать

$$c_i = c_0 - F(\kappa_a + \kappa_s), \quad (4)$$

где c_0 - концентрация CO_2 во внешнем воздухе, F - интенсивность фотосинтеза целого листа, κ_a - сопротивление прилистового слоя, κ_s - диффузионное сопротивление устьиц.

По примеру предыдущей работы [18] введем зависимость сопротивления устьиц κ_s от концентрации CO_2 в межклеточном пространстве c_i

$$\kappa_s = \kappa_{s0} + \alpha c_i. \quad (5)$$

Используя уравнения (2)–(5) и введя функции распределения по определениям

$$\begin{aligned} dI &= i dz, \\ dM_m &= m_m dz, \\ dM_c &= m_c dz, \\ dF &= f dz, \end{aligned} \tag{6}$$

где i – распределение потока поглощенной радиации, m_m – распределение мезофильной проводимости, m_c – распределение химической проводимости, f – распределение фотосинтеза в листе, приходим в конечном счете к интегральному уравнению для определения f

$$\int_0^{z_0} f dz \left\{ f^2 m_c a + f [m_c m_m r_0 - a a i (m_m + m_c)] - a i m_c m_m r_0 \right\} + \left\{ f^2 m_c - f [m_c m_m c_0 + a i (m_m + m_c)] + a i m_c m_m c_0 \right\} = 0. \tag{7}$$

Умножив (7) на z_0^3 , можем перейти от плотностей к соответствующим интегралам F , M_c , M_m и I , относящимся к целому листу. Учитывая, что $M_c = 1/\kappa_c$ и $M_m = 1/\kappa_m$, получаем

$$F^3 \alpha \kappa_m + F^2 [\kappa_0 + \kappa_m - a a I (\kappa_m + \kappa_c)] - F [c_0 + \alpha I (\kappa_0 + \kappa_m + \kappa_c)] + \alpha I_0 = 0. \tag{8}$$

Уравнение (8) совпадает с уравнением (I3) работы [18], если в последнем принять дыхание $R = 0$. Во избежание громоздкости изложения дыхание здесь опущено.

Из всех частных случаев наиболее интересным является случай, когда химическое сопротивление равно нулю. Проанализировав этот случай, видим, какая доля искривления световых кривых возникает за счет оптической толщины лис-

та. Разделим уравнение (7) на m_c и допустим, что $m_c \rightarrow \infty$.
Получим уравнение

$$\int_0^{z_0} f dz [f^2 \alpha + f(m_m \kappa_0 - \alpha \alpha i) - \alpha i m_m \kappa_0] + \\ + [f^2 - f(m_m c_0 + \alpha i) + \alpha i m_m c_0] = 0,$$

которое разлагается на множители

$$(f - \alpha i) \left[\int_0^{z_0} f dz \cdot (\alpha f + m_m \kappa_0) + f - m_m c_0 \right] = 0. \quad (9)$$

Для простоты предположим, что m_m постоянно по сечению листа. От глубины z зависят f и i . Уравнение (9) получено для элементарного слоя dz на глубине z в листе, но содержит при этом интегральный член — интенсивность фотосинтеза целого листа, который по существу и является искомой величиной.

При малых интенсивностях света, когда все слои листа работают на линейном участке световой кривой, первый множитель равняется нулю при всех z . Отсюда $f = \alpha i$, а интенсивность фотосинтеза целого листа

$$F = \int_0^{z_0} f dz = \alpha \int_0^{z_0} i dz = \alpha I, \quad (10)$$

где I — радиация, поглощенная листом.

При высокой интенсивности света, когда все слои листа уже работают на плато световой кривой, f не зависит от z . Умножая второй множитель в (9) на z_0 получаем

$$F^2 \alpha + F(M_m \kappa_0 + 1) - M_m c_0 = 0$$

или, выражая через κ_m , имеем

$$F^2 \alpha \kappa_m + F(\kappa_0 + \kappa_m) - c_0 = 0. \quad (11)$$

Как угол наклона, так и высота плато световой кривой

такие же, как в ранее рассмотренном случае однородного поглощения радиации внутри листа [18].

Переходную область между линейным участком и плато световой кривой рассмотрим для простоты и наглядности без учета адаптации устьиц. Принимая в (9) $\alpha = 0$, получаем

$$(\varphi - \alpha i)(m_m \kappa_0 \int_0^{z_0} \varphi dz + \varphi - m_m c_0) = 0. \quad (12)$$

Когда часть листа работает на плато, часть на линейном участке световой кривой элементарного слоя, профили распределения фотосинтеза φ и потока поглощенной радиации i , имеют вид, приведенный на рис. 1: от $z = 0$ до $z = z'$ $\varphi = \text{const.}$, от $z = z'$ до $z = z_0$ $\varphi = \alpha i$. Поглощенная радиация i монотонно уменьшается с глубиной.

Для решения уравнения (12) уточним световой профиль листа. Вопрос о точном описании радиационного поля внутри листа является самостоятельной довольно трудной проблемой, которая пока далека от решения. Несмотря на то, что оптические свойства листьев подвергались широкому и многостороннему исследованию (обзоры [2, 20-22]), главное внимание сосредотачивалось на интегральных показателях — коэффициентах отражения, пропускания и поглощения и их спектральной или пространственной детализации. Радиационное поле внутри листа изучено меньше [15, 23-26]. Точный учет многократного рассеяния и внутреннего отражения от поверхностей листа приводит к сложным формулам. Так как целью настоящей работы является только приближенная оценка влияния радиационного профиля на форму световой кривой фотосинтеза, то не будем загромождать математический аппарат и используем простую экспоненциальную зависимость для описания радиационного профиля внутри листа [23]. Получающаяся при этом погрешность вряд ли существенно изменит качественные выводы.

В таком случае

$$I(z) = I_0 e^{-\kappa z}, \quad (13)$$

где $I(z)$ — плотность потока радиации на глубине z , I_0 — плотность падающего потока. Распределение потока поглощенной радиации

$$i(z) = \left| \frac{dI}{dz} \right| = I_0 \kappa e^{-\kappa z}. \quad (14)$$

На глубине z' оба множителя уравнения (12) равны нулю

$$f(z') - \alpha i(z') = 0, \quad (15)$$

$$m_m \kappa_0 \int_0^{z_0} f dz + f(z') - m_m c_0 = 0. \quad (15a)$$

С учетом (14) можем написать

$$f(z') - \alpha I_0 \kappa e^{-\kappa z'}. \quad (16)$$

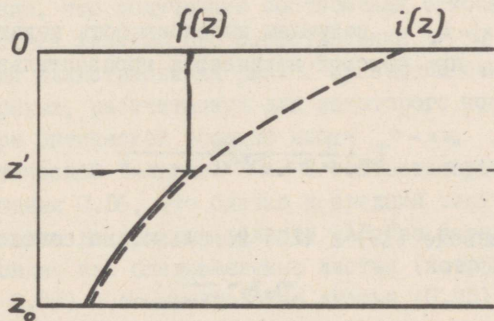


Рис. 1. Схема профилей: ——— плотности фотосинтеза $f(z)$ и - - - плотности поглощения радиации $i(z)$ в разрезе листа: z_0 — толщина листа, z' — раздел области насыщенного и пропорционального фотосинтеза.

Интеграл уравнения (I5a) состоит из двух частей

$$\int_0^{z_0} f dz = \int_0^{z'} f(z') dz' + \int_{z'}^{z_0} f(z) dz = \alpha I_0 \kappa z' e^{-\kappa z'} + \alpha I_0 (e^{-\kappa z'} - e^{-\kappa z_0}). \quad (I7)$$

Подставляя (I6) и (I7) в (I5a), получаем

$$\alpha I_0 e^{-\kappa z'} [m_m \nu_0 (1 + \kappa z') + \kappa] - m_m \nu_0 \alpha I_0 e^{-\kappa z_0} - m_m c_0 = 0. \quad (I8)$$

Из (I8) вытекают условия для конца линейного участка и для начала плато световой кривой. Подставляя в (I8) $z' = 0$, получаем интенсивность падающей радиации I_{01} , при которой кончается линейный участок кривой

$$I_{01} = \frac{1}{\alpha} \frac{c_0}{\nu_0 (1 - e^{-\kappa z_0}) + \kappa z_0 \nu_m}, \quad (I9)$$

а при $z' = z_0$ получаем интенсивность падающей радиации I_{02} , при которой начинается горизонтальное плато

$$I_{02} = \frac{1}{\alpha} \frac{c_0}{\kappa z_0 e^{-\kappa z_0} (\nu_0 + \nu_m)}. \quad (20)$$

При выводе (I9) и (20) использовано соотношение

$$m_m z_0 = \frac{1}{\nu_m}.$$

Для получения промежуточных значений ($0 < z' < z_0$) преобразовываем уравнение (I8) к виду

$$\kappa z' + 1 + \frac{\nu_m}{\nu_0} \kappa z_0 = \left(e^{-\kappa z_0} + \frac{c_0}{\alpha I_0 \nu_0} \right) e^{-\kappa z'}, \quad (2I)$$

откуда графическим методом находим z' . Соответствующую интенсивность фотосинтеза целого листа определяем из

уравнения (17)

$$F = \alpha I_0 [(1 + \kappa z') e^{-\kappa z'} - e^{-\kappa z_0}] . \quad (22)$$

Теперь мы располагаем всей необходимой информацией для построения световой кривой листа.

В пределах падающей радиации $0 < I_0 < I_{o1}$, где I_{o1} определяется по формуле (19), интенсивность фотосинтеза будет

$$F = \alpha I_0 (1 - e^{-\kappa z_0}) . \quad (23)$$

В пределах $I_{o1} < I_0 < I_{o2}$, где I_{o2} определяется по формуле (20), интенсивность фотосинтеза выразится формулой (22), где z' вычисляется по формуле (21).

Если $I_0 > I_{o2}$, то световая кривая выходит на плато высотой

$$F = \frac{c_0}{\tau_0 + \tau_m} . \quad (24)$$

Напомним, что полученные соотношения относятся к случаю отсутствия химического сопротивления ($\tau_c = 0$).

Для иллюстрации на рис. 2 приведено семейство световых кривых, рассчитанных для некоторого конкретного случая при оптической толщине листа $\tau = \kappa z_0$, равной 1, 2 и 3. Оптической толщине $\tau = 2$ соответствует коэффициент поглощения 0.86, что близко к средним типичным экспериментальным данным для области ФАР. Два остальных случая — это тонкие или бледно-зеленые листья (коэффициент поглощения 0.63) и темные толстые листья (0.95).

Термины оптическая плотность κ и толщина τ употреблены здесь не в точном смысле, а как формальные показатели, характеризующие скорость и степень поглощения радиации в листе.

Рис. 2. дает представление о влиянии оптической толщины листа на форму световой кривой фотосинтеза при отсутствии химического сопротивления. По оси абсцисс рис. 2 отложены значения падающей радиации, по оси ординат —

интенсивность фотосинтеза. Поперечными черточками на кривых обозначены точки отхода от линейного участка (I_{o_1}) и перехода на плато (I_{o_2}). Все кривые имеют плато равной высоты, но углы наклона линейных отрезков различаются между собой. Причиной этого является различное поглощение радиации в листе.

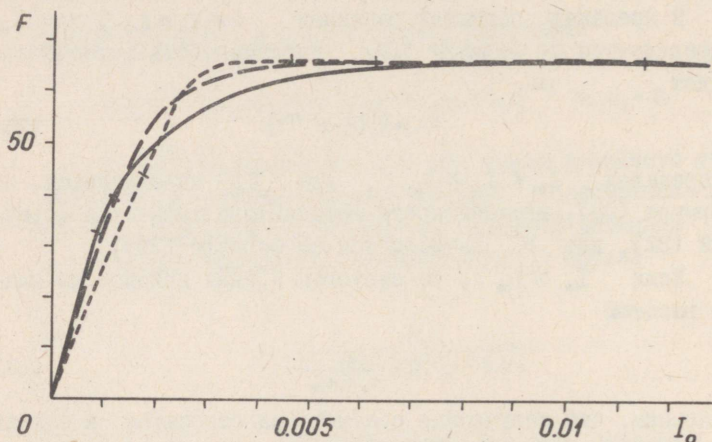


Рис. 2. Световые кривые трех листьев: ---- оптическая толщина $\tau = 1$; - - - $\tau = 2$; — — — $\tau = 3$; F — интенсивность фотосинтеза в $10^{-9} \text{ г} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{сек}^{-1}$; I_0 — плотность потока падающей радиации в $\text{кал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{сек}^{-1}$.

Суммарное сопротивление устьиц и прилистового слоя $\tau_o = 4 \text{ сек} \cdot \text{см}^{-1}$, мезофильное сопротивление $\tau_m = 4 \text{ сек} \cdot \text{см}^{-1}$, концентрация CO_2 $c_o = 540 \cdot 10^{-9} \text{ г} \cdot \text{см}^{-3}$, энергетический выход фотосинтеза $\alpha = 39,2 \cdot 10^{-6} \text{ г} \cdot \text{кал}^{-1}$ ($\sim 10\%$). Поперечными черточками на кривых обозначены границы переходного участка.

На рис. 3 представлены те же кривые, отнесенные к поглощенной в листе радиации. В этом случае углы наклона у всех кривых равны энергетическому выходу фотосинтеза. Интересно, что при прочих равных условиях световые кривые оптически толстых листьев раньше отклоняются от прямой, чем кривые оптически тонких листьев. Причина заключается в том, что толстый лист поглощает больше радиации, чему соответствует больший фотосинтез и более интенсивное убывание концентрации CO_2 внутри листа. При меньших внутрилистных концентрациях CO_2 фотосинтетический аппарат первого слоя листа раньше насыщается светом.

Уравнение (7) имеет также решение, когда химическое сопротивление не равняется нулю, но отсутствует мезофильное сопротивление. Разделим (7) на m_m и допустим, что $m_m \rightarrow \infty$. Получаем уравнение

$$\int_0^{z_0} dz [f(m_c c_0 - \alpha a i) - \alpha i m_c c_0] - f(m_c c_0 + \alpha i) + \alpha i m_c c_0 = 0.$$

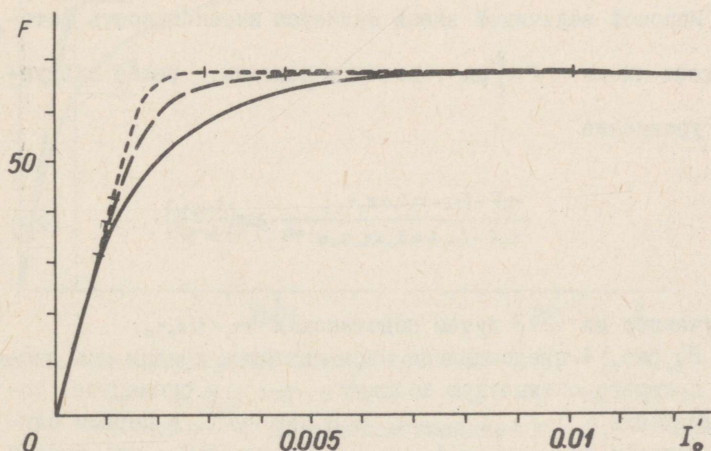


Рис. 3. Те же световые кривые, что на рис. 2, отнесенные к поглощенной радиации.

Опуская адаптацию устьиц $\alpha = 0$, преобразуем уравнение (25) к виду

$$(c_0 - \kappa_0 \int_0^{z_0} f dz) (\alpha i - f) m_c - f \alpha i = 0. \quad (26)$$

Из последнего находим

$$f = \frac{\alpha i m_c (c_0 - \kappa_0 \int_0^{z_0} f dz)}{\alpha i + (c_0 - \kappa_0 \int_0^{z_0} f dz) m_c}. \quad (27)$$

Учитывая (14) и интегрируя (27) по z от 0 до z_0 , получаем

$$\int_0^{z_0} f dz = \frac{m_c (c_0 - \kappa_0 \int_0^{z_0} f dz)}{\kappa} \ln \frac{m_c (c_0 - \int_0^{z_0} f dz) + \alpha I_0 \kappa}{m_c (c_0 - \int_0^{z_0} f dz) + \alpha I_0 \kappa e^{-\kappa z_0}}. \quad (28)$$

Искомой величиной здесь является интенсивность фотосинтеза листа $F = \int_0^{z_0} f dz$, которую находим, решая следующее уравнение

$$\frac{\kappa_0 F - (c_0 + \alpha I_0 \kappa z_0 \kappa_c)}{\kappa_0 F - (c_0 + \alpha I_0 \kappa z_0 \kappa_c e^{-\kappa z_0})} = \exp\left(\frac{F \kappa z_0 \kappa_c}{c_0 - \kappa_0 F}\right), \quad (29)$$

полученное из (27) путем подстановки $m_c = 1/z_0 \kappa_c$.

На рис. 4 представлена пара световых кривых для листа, имеющего оптическую толщину $\tau = 2$ и суммарное сопротивление $\kappa_0 + \kappa_m + \kappa_c = 8 \text{ сек} \cdot \text{см}^{-1}$. В первом случае (кривая 1) $\kappa_0 = 4$, $\kappa_m = 4$, $\kappa_c = 0$, во втором случае (кривая 2) $\kappa_0 = 4$, $\kappa_m = 0$, $\kappa_c = 4$. Из рис. 4 видно, что при значительном химическом сопротивлении све-

товая кривая листа приближается к плато крайне медленно. Полное насыщение не наступает даже при интенсивности падающей радиации $0.02 \text{ кал}\cdot\text{см}^{-2}\cdot\text{сек}^{-1}$ ($1.2 \text{ кал}\cdot\text{см}^{-2}\cdot\text{мин}^{-1}$) ФАР, что соответствует двукратному полному дневному освещению.

Шартье [5] приводит для определения химического сопротивления формулу

$$\kappa_c = \frac{c_0}{F_{\max}} \left(1 - \frac{1}{y}\right)^2, \quad (30)$$

где $y = F^*/F_{\max}$ (см. рис. 4).

Подсчитывая по этой формуле κ_c для двух кривых, представленных на рис. 4, получим $\kappa_{c1} = 0.24 \text{ сек}\cdot\text{см}^{-1}$ и $\kappa_{c2} = 4.16 \text{ сек}\cdot\text{см}^{-1}$. При данных конкретных параметрах погреш-

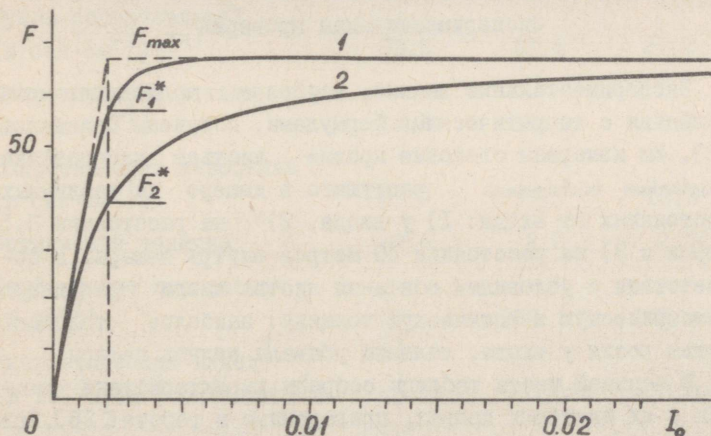


Рис. 4. Световые кривые фотосинтеза: 1 - $\kappa_0 = 4$, $\kappa_m = 4$, $\kappa_c = 0 \text{ сек}\cdot\text{см}^{-1}$, 2 - $\kappa_0 = 4$, $\kappa_m = 0$, $\kappa_c = 4 \text{ сек}\cdot\text{см}^{-1}$, оптическая толщина $\tau = 2$, $c_0 = 540 \cdot 10^{-9} \text{ г}\cdot\text{см}^{-3}$, $\alpha = 39.2 \cdot 10^{-6} \text{ г}\cdot\text{кал}^{-1}$, F_{\max} , F_1^* , F_2^* - параметры, необходимые для определения κ_c .

ность κ_c , обусловленная оптической толщиной листа, незначительна.

Полученный вывод действителен и в тех случаях, когда параметры κ_0 , κ_m , κ_c и τ имеют значения, близкие к вышеиспользованным. Для более точной оценки возможной погрешности при определении κ_c по методу световой кривой для каждого конкретного случая придется найти соответствующие предельные кривые. По обычной методике [3, 8, 9, 27] определяется сумма сопротивлений устьиц и прилистового слоя $\kappa_0 = \kappa_a + \kappa_b$ и сумма химического и мезофильного сопротивлений $\kappa_{mc} = \kappa_m + \kappa_c$, а также и коэффициент поглощения (оптическими методами). Для одной кривой принимают $\kappa_c = 0$ и $\kappa_m = \kappa_{mc}$, а для другой $\kappa_m = 0$ и $\kappa_c = \kappa_{mc}$.

Экспериментальная проверка

Экспериментальные данные, наиболее подходящие для сравнения с теоретическими формулами, получены Стажецким [28]. Им измерены световые кривые листьев папоротника

Asplenium trichomanes растущего в пещере на различных расстояниях от входа: 1) у входа, 2) на расстоянии 3.5 метров и 3) на расстоянии 20 метров внутрь пещеры. В соответствии с условиями обитания листья имели различную геометрическую и оптическую толщину: наиболее толстые листья росли у входа, толщина убывала вглубь пещеры.

В верхней части таблицы собраны характеристики листьев и их световых кривых, приведенные в работе [28]. Присутствие у световых кривых явно выраженного линейного участка и горизонтального плато позволяет предполагать, что у этих листьев $\kappa_c \approx 0$. Это дает возможность применять вышеприведенные формулы для вычисления теоретических световых кривых с целью сравнения их с экспериментальными результатами. Некоторые отсутствующие в работе [28] параметры, необходимые для вычислений, могут быть найдены косвенным путем.

Т а б л и ц а

Параметры листьев и их световых кривых фотосинтеза по данным [28] и выведенные из них характеристики

Характеристика	Л и с т		
	Тонкий	Средний	Толстый
Толщина листа (в см)	0.0071	0.0132	0.0267
Высота плато по CO_2 (в $10^{-9} \text{ г} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{сек}^{-1}$) ж)	6.32	10.1	19.8
Точка насыщения (люксы)	150	515	3000
Тангенс угла наклона (в $10^{-9} \text{ г} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{сек}^{-1} \cdot \text{люкс}^{-1}$)	0.0565	0.0710	0.0332
Сумма сопротивлений (в $\text{сек} \cdot \text{см}^{-1}$) жж)	85.5	53.4	27.2
Сопротивление устьиц (в $\text{сек} \cdot \text{см}^{-1}$)	15.8	15.8	8.7
Сопротивление мезофилла (в $\text{сек} \cdot \text{см}^{-1}$)	69.7	37.6	18.5
Оптическая толщина	0.6	2.2	2.76
Коэффициент поглощения (в см^{-1})	86	166	103
Энергетический выход (в $10^{-9} \text{ г} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{сек}^{-1} \cdot \text{люкс}^{-1}$)	0.125	0.080	0.0354

ж) При фотосинтетическом коэффициенте $\Phi K = 1$.

жж) При концентрации CO_2 $540 \cdot 10^{-9} \text{ г} \cdot \text{см}^{-3}$.

Сумма сопротивлений $\Sigma \kappa = \kappa_0 + \kappa_m$ вычислена по формуле (24). Предполагая, что распределение проводимости мезофилла m_m постоянно по глубине листа и одинаково для двух различных листьев, а также, что проводимость устьиц (трихом) у обоих листьев одинакова, можем написать

$$\frac{1}{m_m z_{o1}} + \kappa_0 = \Sigma \kappa_1, \quad (31)$$

$$\frac{1}{m_m z_{o2}} + \kappa_0 = \Sigma \kappa_2.$$

Отсюда получим значения κ_0 и m_m , а из последней также и κ_m . Насколько точно выполняются сделанные предположения, можем оценить путем вычисления тех же параметров из другой пары уравнений. Полученные значения для

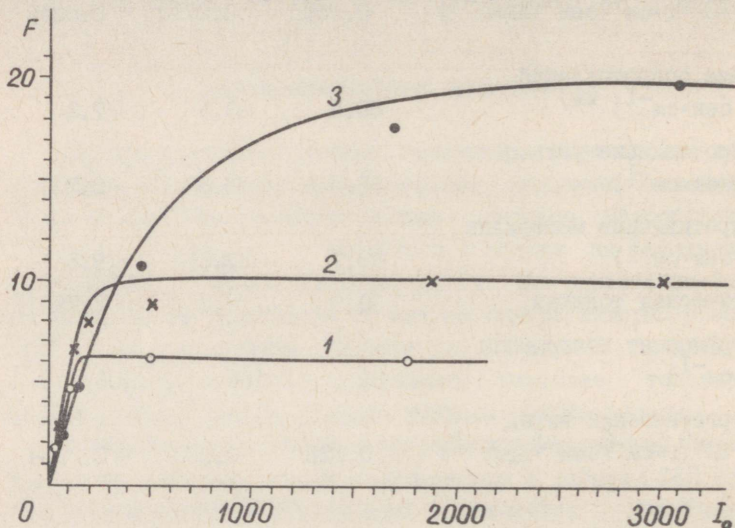


Рис. 5. Световые кривые, вычисленные по экспериментальным данным [28]: 1 - тонкий лист, 2 - средний, 3 - толстый. Параметры кривых представлены в табл. I, F - в 10^{-9} г·см⁻²·сек⁻¹, I_0 - в люксах.

κ_0 колеблется от 1.5 до 15.8 сек·см⁻¹.

Оптическая толщина и энергетический выход фотосинтеза могут быть найдены из пары уравнений, написанных по данным световой кривой одного листа

$$A = \alpha (1 - e^{-\kappa z_0}),$$
$$\alpha I_{O_2} = \frac{C_0}{\kappa z_0 e^{-\kappa z_0} (\kappa_0 + \kappa_m)}, \quad (32)$$

где A — тангенс угла наклона измеренной световой кривой, I_{O_2} — точка насыщения. Результаты, полученные из (31) и (32), представлены в нижней части таблицы.

Теоретические световые кривые, вычисленные по параметрам таблицы и соответствующие им экспериментальные точки представлены на рис. 5. Качество предложенной модели следует оценить по совпадению теоретической кривой с экспериментальными данными на переходном участке световой кривой. Как видим, качественное совпадение формы теоретических световых кривых с экспериментальными данными имеется. Совпадение было бы лучшим, если бы значения сопротивлений устьиц и мезофилла были определены независимым путем.

Обсуждение

В данной работе получены уравнения световых кривых фотосинтеза листа при некоторых упрощенных предположениях. Во-первых, здесь принималось, что интенсивность фотосинтеза элементарного слоя зависит от концентрации CO_2 в хлоропласте и поглощенной радиации по уравнению (2). Последнее не учитывает насыщения ферментативных реакций карбоксилирования, поэтому и все полученные в настоящей работе выводы относятся только к тем случаям, когда интенсивность фотосинтеза всех слоев листа ограничена либо

светом, либо углекислым газом.

Не учитывалось также падение концентрации CO_2 в межклеточных каналах. Это оправдано лишь тогда, когда диффузионное сопротивление в межклетниках много меньше сопротивления устьиц и мезофилла. Сопротивление межклеточного пространства зависит от толщины листа в относительной площади межклетников в парадермальном срезе листа [29]. В губчатой паренхиме относительная площадь сечения межклетников довольно большая, достигает до 0.5 и больше. Поэтому для таких тканей диффузионное сопротивление межклетников должно быть незначительным. В толстых световых листьях большое значение имеет столбчатая паренхима, в которой относительное поперечное сечение межклетников много меньше. Например, у хлопчатника оно составляет только 0.039, чему соответствует диффузионное сопротивление межклетников в $2.9 \text{ сек} \cdot \text{см}^{-1}$ [29]. Несмотря на это, большинство авторов [3, 8, 9, II, 30]) обычно пренебрегает сопротивлением межклетников.

Существованием дифференцированных фотосинтезирующих тканей — палисадной и столбчатой паренхимы — пренебрегалось также при учете мезофильной и химической проводимостей, которые считались независимыми от расположения слоя в листе. Имеются данные, что палисадная и столбчатая паренхима имеют различную фотосинтетическую активность [31, 32], следовательно, они могут иметь и различное распределение мезофильной и химической проводимости.

Дифференцированное внутреннее строение листа должно оказывать влияние и на профиль поглощения радиации внутри листа. Выше уже обсуждалось предположение об экспоненциальном распределении плотности потока поглощенной радиации. Дополнительные погрешности возникают из-за различной геометрии и колебаний содержания хлорофилла в отдельных слоях листа [15].

Поэтому нельзя вполне надеяться, что описанная математическая модель позволяет получить количественно точ-

ные световые кривые (хотя в принципе уравнение (7) является точным). Настоящие результаты могут быть плодотворно использованы при решениях так называемых обратных задач: при нахождении на основе экспериментальных световых кривых параметров и показателей, входящих в уравнения световой кривой. Таким примером может служить обработка экспериментальных данных Стажецкого [28], сделанная нами. Полученные характеристики, конечно, являются средними для всего листа.

Существующие методики не позволяют отделить друг от друга мезофильное и химическое сопротивления. Предложение Шартье [5] использовать для этого кривизну световой кривой фотосинтеза пока не нашло общего применения, так как не известно, насколько неоднородный профиль света внутри листа искажает результаты. Кажется, что такая сдержанность не оправдывает себя. Для типичных листьев (оптическая толщина в области ФАР $\tau = 2$, сопротивления устьиц и мезофилла $\kappa_0 = \kappa_m + \kappa_c = 4 \text{ сек} \cdot \text{сек}^{-1}$) погрешность κ_c получается приблизительно $+0.2 \text{ сек} \text{ см}^{-1}$. Если при расчетах учитывать эту поправку (или вычисленную аналогичным образом для листа с другими параметрами), то точность определения химического сопротивления по методу световой кривой будет достаточной. Нужно отметить, что метод определения κ_c по световой кривой фотосинтеза дает правдоподобные результаты только в том случае, если во время снятия световой кривой все диффузионные сопротивления листа, в том числе и химическое сопротивление карбоксилирования, не изменяли своей величины. Кажется, что выполнить это требование не так уж легко, так как устьица изменяют свою открытость уже спустя 1-2 минуты после изменения освещенности листа. Известно также [4, 8, II], что сумма мезофильного и химического сопротивлений сильно зависит от изменений в водном режиме, концентрации углекислого газа в воздухе и освещенности листа. При этом сопротивление изменяется довольно быстро после изменения режима работы листа (наши данные не опубликованы). Быст-

рому измерению световых кривых мешает усиленный выход CO_2 , обычно наблюдающийся в течение нескольких минут после уменьшения освещенности листа [33].

При определении химического сопротивления по методу световой кривой названные обстоятельства могут быть причиной больших погрешностей, чем неоднородное поглощение радиации в толще листа.

Поступила в редакцию
24 февраля 1969 г.

Литература

1. Б л а с к м а н н F.F. Optima and limiting factors. "Ann. Bot.", 1905, 19, 281-295.
2. Р а б и н о в и ч Е. Фотосинтез II, М., III, 1953.
3. G a a s t r a P. Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature and stomatal diffusion resistance. "Mededelingen van de Landbouwhogeschool te Wageningen", 1959, 59, No. 13, 1-68.
4. M a s k e l l E.J. Experimental researches on vegetable assimilation and respiration. XVIII. The relation between stomatal opening and assimilation - a critical study of assimilation rates and potometer rates in cherry laurel. "Proc. Roy. Soc. B.", 1928, 102, 488-533.
5. C h a r t i e r P. Etude theorique de l'assimilation brute de la feuille. "Ann. Physiol. veg.", 1966, 8, No. 3, 167-196.
6. W e i s s b a c h A., H o r e c k e r B.L., H u r w i t z J. The enzymic formation of phosphoglyceric acid from ribulose diphosphate and carbon dioxide.

- "J. Biol. Chem.", 1956, 218, 795-810.
7. J a k o b y W.B., D r u m m o n d D.O., O c h o a S. Formation of 3-phosphoglyceric acid by carbon dioxide fixation with spinach leaf enzymes. "J. Biol. Chem.", 1956, 218, 811-822.
 8. B i e r h u i z e n J.F., S l a t y e r R.O. Photosynthesis of cotton leaves under a range of environmental conditions in relation to internal and external diffusive resistance. "Austr. J. Biol. Sci.", 1964, 17, No. 2, 348-359.
 9. H o l m g r e n P., J a r v i s P.G., J a r v i s M.S. Resistances to carbon dioxide and water vapour transfer in leaves of different plant species. "Physiol. plantarum", 1965, 18, No. 3, 557-573.
 10. E l - S h a r k a w y M., H e s k e t h J. Photosynthesis among species in relation to characteristics of leaf anatomy and CO₂ diffusion resistance. "Crop. Sci.", 1965, 5, No. 6, 517-521.
 11. G a l e J., K o h l H.C., H a g a n R.M. Mesophyll and stomatal resistances affecting photosynthesis under varying conditions of soil water and evaporation demand. "Israel J. Bot.", 1966, 15, No.2, 64-71.
 12. L a k e J.V. Respiration of leaves during photosynthesis. I. Estimates from an electrical analogue. "Austral. J. Biol. Sci.", 1967, 20, No. 3, 487-493.
 13. B a s s h a m J. Recent kinetic studies on the carbon reduction cycle. In: Photosynthetic Mechanisms of Green Plants. Natl. Acad. Sci. - Natl. Res. Council. Washington, D.C., 1963, 635-647.
 14. H o n e r t T.H. v a n d e n, Carbon dioxide assimilation and limiting factors. "Rec. Trav. Bot. Neerland", 1930, 27, 149-286.
 15. S c h a n d e r l H., K ä m p f e r t W. "Planta", 1933, 18, 700.

16. K a t z E., W a s s i n k E.C., D o r r e s t e i n R. "Enzymologia", 1942, 10, 269.
17. G o r s k i B. Contribution to the theory of limiting factors. "Acta Soc. Bot. Pol.", 1953, 22, 1-31.
18. Л а й с к А. Фотосинтез листа с учетом устьичной адаптации по CO_2 (см. наст. сборник).
19. R o m e l l L.G. "Flora", 1927, 121, 125.
20. К р и н о в Е.Л. Спектральная отражательная способность природных образований. М., АН СССР, 1947.
21. S a u b e r g e r F., H ä r t e l O. Pflanze und Strahlung. Leipzig, Akad. Verlagsges., 1959.
22. Б р а н д т А.Б., Т а г е е в а С.В. Оптические параметры растительных организмов. М., "Наука", 1967.
23. S e y b o l d A. Über die optischen Eigenschaften der Laubblätter II. "Planta", 1932, 18, 479-508.
24. М о л д а у Х.А. Рассеивающие свойства листьев растений. Кандидатская диссертация на соискание ученой степени кандидата физ.-мат. наук. Тарту, 1966.
25. Г у м и н е ц к и й С.Г. Исследование рассеяния и поглощения оптического излучения листьями растений. Кандидатская диссертация на соискание ученой степени кандидата физ.-мат. наук. Черновицы, 1966.
26. Г у м и н е ц к и й С.Г., Р в а ч е в В.П. Определение спектров отдельных клеток листьев растений. "М. прикл. спектроскопии", 1966, 5, № 5, 674-680.
27. Л а й с к А., О я В., Р а х и М. Диффузионные сопротивления листьев в связи с анатомией. "Физиол. раст." (в печати).
28. S t a r z e s k i W. Dependence of photosynthesis on light intensity and thickness of the leaf of *Asplenium trichomanes*. "Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica", 1959, II, 36-42.
29. J a r v i s P.G., R o s e C.W., B e g g J.E. An experimental and theoretical comparison of viscous and diffusive resistances to gas flow through amphistomatous leaves. "Agric. Meteorol.", 1967, 4, No.2,

30. White man P.C., K o l l e r D. Interactions of carbon dioxide concentration, light intensity and temperature on plant resistances to water vapour and carbon dioxide diffusion. "New Phytol.", 1967, 66, 463-473.
31. H a b e r l a n d t G. Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig, 1918 (5 auflage).
32. S t a r z e c k i W. The roles of the palisade and spongy parenchymas of leaves in photosynthesis. "Acta Soc. Bot. Poloniae", 1962, 31, No. 3, 419-436.
33. T r e g u n n a E.B., K r o t k o v G., N e l - s o n C.D. Evolution of carbon dioxide by tobacco leaves during the dark period following illumination with light of different intensities. "Can. J. Bot.", 1961, 39, 1045-1056.

Light Curves of Photosynthesis Considering Light Profile in the Leaf

A. Laisk

The starting point for this analysis is the light curve of photosynthesis for a chloroplast Eq.(1) [5], which may be generalized for an elementary leaf layer (2). The symbol M is used for conductance (M_m - mesophyll conductance, M_c - chemical conductance). By using the distribution functions (6) for absorbed light i , mesophyll and chemical conductances m_m and m_c and photosynthesis \dot{f} , we obtain an integral equation (7).

This may be solved by numerical methods. A simpler analytical expression is possible in two cases: when 1) the chemical resistance or 2) the mesophyll diffusional resistance is absent.

In the first case the light curve consists of three

parts. The linear response of photosynthesis to light (Eq.23) extends from $I_0 = 0$ to I_{01} (Eq.19). Between I_{01} and I_{02} (Eq.20) there is a region of transition from the linear response to the plateau. In this region the upper part of the leaf from $z = 0$ to $z = z'$ (Fig.1) is light-saturated while the lower part (from $z = z'$ to $z = z_0$) operates in the linear region. It is important to note that if $r_c = 0$, the light curve of a single elementary layer of the leaf is an ideal Blackmann-type curve. The depth z' may be found from Eq.(21) and the corresponding rate of photosynthesis - from Eq.(22). If the incident light intensity exceeds the value I_{02} , the whole leaf is light-saturated. In this case Eq.(24) holds good for F .

In Figs.2 and 3 the light curves for three leaves, with an optical thickness $\tau = 1, 2$ and 3 are plotted against incident light (Fig.2) and absorbed light (Fig.3).

For the leaves with no mesophyll resistance Eq.(7) may be rearranged to the form (26). The latter may be converted into a transcendent equation (29) for leaf photosynthesis F . In Fig. 4 the curves are represented for the leaf with $\tau = 2$ and total resistance $r_0 + r_m + r_c = 8 \text{ sec cm}^{-1}$. In the first case (curve 1) $r_m = 4$, $r_c = 0$, in the second case (curve 2) $r_m = 0$, $r_c = 4$. Using the method proposed by Chartier [5], r_c may be found for both the curves (Eq.30): $r_{c1} = 0.24 \text{ sec cm}^{-1}$, $r_{c2} = 4.16 \text{ sec cm}^{-1}$.

For the leaves with particular values of the parameters used the influence of the leaf optical thickness on the obtained r_c values is not very great. In general, this analysis must be repeated for any particular case. The method proposed by Chartier seems to be precise enough for the common use provided all the leaf resistances (enclosed stomatal and chemical resistances) remain constant during the measurement of the light curves.

О СОПРОТИВЛЕНИЯХ ТРАНСПИРАЦИИ В ГАЗОВОЙ ФАЗЕ

Х. Молдау

Оцениваются численные значения и относительная роль сопротивлений на пути от испаряющей поверхности клеток мезофилла в свободную атмосферу для листьев растений, произрастающих в полевых условиях. Сопротивление в зоне турбулентного перемешивания вычисляется по коэффициентам турбулентной диффузии. Оценка сопротивлений прилистового ламинарного слоя воздуха производится по теоретическим и экспериментальным данным. Сравнение максимальных значений турбулентного и ламинарного сопротивлений с минимальными значениями устьичных сопротивлений показало, что в большинстве случаев сопротивление устьиц больше суммы турбулентного и ламинарного сопротивлений. Сделан вывод, что в природных условиях интенсивность переноса воды в растениях контролируется устьичным сопротивлением.

Вода, перемещаясь из почвы через растение в атмосферу, встречает ряд последовательных сопротивлений: в почве (r_p), корнях (r_k), проводящих сосудах (r_x), листьях (r_l), устьицах (r_s), пограничном ламинарном слое воздуха (r_a) и турбулентном слое в пределах растительности и в некотором слое над ней (r_r). Интенсив-

ность переноса воды в этой цепи по существу определяется на участке наибольшего сопротивления. На участке сопротивлений κ_s , κ_a , κ_t перенос воды происходит в газовой фазе.

Ван ден Хонерт [1] пришел к выводу, что наибольшее сопротивление ток воды встречает обычно в газовой фазе. Он вывел это положение логически из обстоятельства, что большое сопротивление в жидкой фазе может вызвать быстрое обезвоживание растений. Ван ден Хонерт не уточнил, на каком участке в газовой фазе именно располагается зона наибольшего сопротивления.

Милторп [2] отметил, что диффузионное сопротивление на пути от поверхности листьев в свободную атмосферу ($\kappa_a + \kappa_t$) примерно в 3-4 раза больше, чем на пути от испаряющей поверхности клеток через устьица к поверхности листьев (κ_s). В то время данных о фактических значениях κ_s в полевых условиях не имелось и указанное заключение было сделано преимущественно на основе теоретических расчетов. В течение последующих лет в литературе появилось значительное количество новых данных, позволяющих уточнить высказанное Милторпом положение.

В настоящей работе рассмотрим сопротивления различных участков газовой фазы и оценим их относительную роль. Исследование относительной роли сопротивлений в газовой фазе представляет интерес также с точки зрения фотосинтеза, так как перенос CO_2 осуществляется частично через те же сопротивления, только κ_s и κ_a для CO_2 в 1.7 раза превышают соответствующие значения для водяного пара из-за разницы молекулярных коэффициентов диффузии. Сопротивление κ_t считается практически одинаковым для водяного пара и CO_2 , так как в этой области перенос осуществляется преимущественно турбулентным перемешиванием.

В дальнейшем все приводимые данные будут представлять сопротивления водяному пару, выраженные в $\text{сек} \cdot \text{см}^{-1}$ и отнесенные к поверхности листа в 1 см^2 .

1. Сопротивление турбулентной диффузии κ_T

В литературе почти не встречается данных о κ_T . Однако, это сопротивление можно рассчитать, по формуле

$$\kappa_T = \int_z^{\infty} \frac{dz}{K(z)}, \quad (1)$$

где $K(z)$ — коэффициент турбулентной диффузии в $\text{см}^2 \cdot \text{сек}^{-1}$, z — высота листа над поверхностью земли в см. Так как коэффициент турбулентной диффузии $K(z)$ представляет ключевую величину при исследованиях переноса любой субстанции в растительности, его зависимость от определяющих факторов к настоящему времени обстоятельно исследована. Установлено, что над растительностью $K(z)$ увеличивается линейно с высотой z , в верхней части растительности $K(z)$ убывает с глубиной по экспоненциальному закону

$$K(z) = K_H \exp\left[-\alpha\left(1 - \frac{z}{H}\right)\right], \quad (2)$$

где K_H — значение $K(z)$ на уровне верхней границы растительности H . Значение $K(z)$ обычно порядка $10^2 - 10^4 \text{ см}^2 \cdot \text{сек}^{-1}$ в зависимости от скорости ветра. Только в безветренные ночи $K(z)$ приобретает значение порядка $10^1 \text{ см}^2 \cdot \text{сек}^{-1}$ [3]. Показатель α находится в пределах 2.5 — 4.3, в зависимости от типа растительности и распределения плотности листьев по высоте [3, 4].

В нижней части растительности ход $K(z)$ с глубиной хорошо аппроксимируется линейным законом [4].

2. Сопротивление пограничного слоя воздуха κ_a

Имеется три основных источника данных о сопротивлениях пограничного ламинарного слоя воздуха: 1) прямые определения κ_a самих листьев, 2) определения κ_a на аналогах листьев из мокрой бумаги и 3) теория и экспери-

ментальные данные теплофизики.

Данные первого источника исключительно скудны и поэтому в большинстве случаев применяются данные двух последних источников. В то же время данные этих источников в принципе не могут быть прямо использованы для листьев по двум причинам. Во-первых, испарение с мокрой бумаги происходит со всей поверхности, а с листьев практически только из устьиц, располагающихся друг от друга на расстоянии, обычно на порядок величины превышающий размеры устьиц. В результате над устьицами в некоторой зоне толщиной Δz_1 , линии тока расходятся (рис. I). В этой зоне сопротивление определяется параметрами устьиц и поэтому логически должно быть подключено к сопротивлению самих устьиц r_s („end-correction“ [5]). Поэтому всегда толщина зоны с параллельными линиями тока Δz над листом меньше таковой (Δz^*) над мокрой поверхностью. Определяем примерную толщину слоя Δz .

Если на одном см^2 листа имеется n устьиц и они расположены на обеих сторонах листа с одинаковой плотностью, то среднее расстояние между соседними устьицами равняется $\sqrt{2/n}$. Предполагая, что поверхности изоконцентрации водяного пара над листом сферические с центрами на поверхности листа, то $\Delta z = 0.5\sqrt{2/n}$ и

$$\Delta z = \Delta z^* - 0.5\sqrt{2/n}.$$

Учитывая, что $\Delta z = 2D r_a$, $\Delta z^* = 2D r_a^*$, где D - коэффициент диффузии водяного пара, r_a и r_a^* - сопротивление пограничного слоя листа и мокрой поверхности соответственно (для двух сторон I см^2 сечения), получим

$$r_a = r_a^* - \frac{0.25}{D} \sqrt{2/n}. \quad (3)$$

Формула (3) выражает сопротивление пограничного слоя листа через сопротивление над мокрой поверхностью и количество устьиц.

Для оценки поправочного члена в формуле (3) должна быть конкретизирована величина κ_a^* . Многочисленные данные, полученные в листовых камерах, не могут быть перенесены в полевые условия из-за возможного влияния самой камеры на κ_a^* . Более надежные данные о κ_a^* можно взять из обильного материала теплотехники, где обычно определяется коэффициент теплообмена h сухих поверхностей. Формула перехода от h к κ_a^* следующая

$$\kappa_a^* = \alpha \frac{\rho c_p}{2h}, \quad (4)$$

где ρ и c_p — плотность и теплоемкость воздуха, α — коэффициент перехода, равный 0.9 по работе [6].

Теоретический расчет, выполненный Польшгаузенем [7] для режима ламинарного обтекания пластины дает

$$Nu = 0.666 \sqrt[3]{Pr} \sqrt{Re}, \quad (5)$$

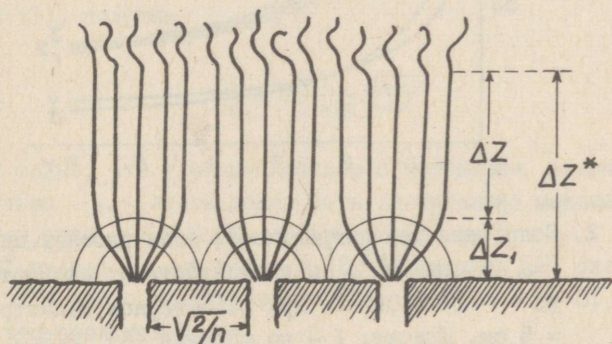


Рис. I. Структура поля влажности в пограничном слое над листом. Объяснение в тексте.

где $Nu = hd/\lambda$, $Pr = \nu/a_T$, $Re = vd/\nu$;
 a d - характерный размер пластины, λ , ν , a_T -
 соответственно теплопроводность, кинематическая вязкость
 и температуропроводность воздуха, v - скорость движе-
 ния воздуха. Формула (5) подтверждена также многочислен-
 ными экспериментальными данными теплотехники.

Учитывая (5) и подставляя значения физических пара-
 метров ρ , c_p , λ , ν , a_T , получим из (4)

$$\kappa_a^* = 1.42\sqrt{d/\nu}, \quad (6)$$

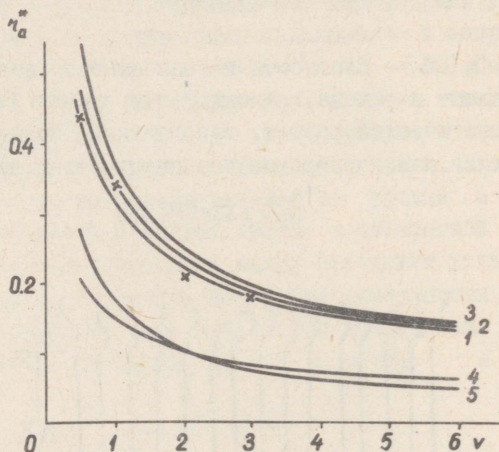


Рис. 2. Сопротивление пограничного слоя плоской пластины κ_a^* (в сек·см⁻¹) в зависимости от скорости ветра v (в м·сек⁻¹) при характерном диаметре $d = 5$ см. Кривые: 1 - по формуле (6), 2-5 - по экспериментальным данным: 2 - [8], 3 - [9], 4 - [10], 5 - [11], ж - [12].

где d выражена в см, v — в см·сек⁻¹.

На рис. 2 представлена рассчитанная по формуле (6) зависимость κ_a^* от скорости ветра v при характерном размере $d = 5$ см. Там же даны кривые, рассчитанные по эмпирическим формулам нескольких авторов. С точностью $\pm 20\%$ совпадают с теоретической кривой также данные из работы [13], где измерены коэффициенты теплообмена листьев различного размера в диапазоне скоростей $v = 30-420$ см·сек⁻¹ в аэродинамическом канале (на рисунке не показаны). Однако экспериментальные данные работ [10, 11] дают для κ_a^* более чем в два раза меньшие значения (кривые 4 и 5 на рис. 2). На основе рис. 2 зависимость κ_a^* от v и d может быть аппроксимирована формулой

$$\kappa_a^* = C\sqrt{d/v}, \quad (6')$$

где $C = 0.66-1.5$. Разброс C вероятно обусловлен в некоторой степени формой, ориентацией и микрорельефом листа. На основе формул (3) и (6') можно оценить при каких условиях κ_a значительно отличается от κ_a^* . Подставляя (6') в (3), получим

$$\frac{\kappa_a}{\kappa_a^*} = 1 - \frac{1}{4DC} \sqrt{\frac{2v}{nd}}, \quad (7)$$

откуда видно, что у малых листьев с небольшим количеством устьиц κ_a листа может быть значительно меньше κ_a^* . Например, при $C = 0.66$, $nd = 2 \cdot 10^3$ см⁻¹ и $v = 2 \cdot 10^2$ см·сек⁻¹, $\kappa_a/\kappa_a^* = 0.35$. Из формулы (7) следует также, что при определенной скорости ветра $\kappa_a = 0$. Очевидно это происходит при

$$v_{кр} = 4D^2C^2nd. \quad (8)$$

Физически $v_{кр}$ означает скорость, при которой ветер "пробивает" пограничный слой листа Δz (рис. 1). По

формуле (8) для $C = 0.66$, $d = 0.5$ см при $n = 3 \cdot 10^4$ см⁻² $v_{кр} = 17.4$ м·сек⁻¹, а при $n = 5 \cdot 10^3$ см⁻² $v_{кр} = 2.9$ м·сек⁻¹, т.е. "пробой" пограничного слоя воздуха практически возможен у листьев малого размера с небольшим количеством устьиц.

Из вышесказанного видно, что в полевых условиях сопротивление пограничного слоя над поверхностью листьев практически не превышает $0.5-0.7$ сек·см⁻¹. Это подтверждается также полевыми измерениями κ_a в посевах [14] и в естественном сообществе [15]. Только в исключительных случаях κ_a в полевых условиях [3] может превышать 1 сек·см⁻¹.

Сопротивление устьиц

Сопротивление устьиц зависит от числа, размеров и открытости устьиц. К настоящему времени в литературе имеются данные о κ_s примерно для 50 видов растений. В таблице приведены минимальные значения κ_s , измеренных в природных условиях. Сводка значений κ_s , полученных в листовых камерах, а также рассчитанных теоретически, дана в работах [16, 17].

На рис. 3 представлены максимальные значения κ_t и κ_a , которые встречаются в полевых условиях наряду с минимальными значениями κ_s . В основу расчета κ_t и κ_a взяты данные из работы [4], где определены профили коэффициента турбулентной диффузии $K(z)$ и скорости ветра $v(z)$ в посевах кукурузы. Величина κ_t рассчитана по формуле (1), κ_a — по (6') при $C = 1.42$, $d = 5$ см. Ординатой на рис. 3 является относительная глубина посева. Верхней границе посева соответствует $z/H = 1$, скорость ветра на уровне верхней границы — v_H . Интеграл взят в пределах $3.2 \geq z/H \geq 0.036$. Экспериментально определенные профили κ_s для посевов кукурузы заимствованы из работ [3, 20].

По рис. 3 при $z/H = 1$ $\kappa_T + \kappa_a < 0.5 \kappa_s$. Соотношение $\kappa_a + \kappa_T < \kappa_s$ соблюдается также в более глубоких слоях растительности.

Из сравнения данных таблицы со значениями $\kappa_T + \kappa_a$ на верхней границе посева ($z/H = 1$, рис. 3) видим, что в большинстве случаев и в естественных сообществах должно иметь место соотношение $\kappa_T + \kappa_a < \kappa_s$. Последнее подтверждается также нашими экспериментальными данными [15]. Только в исключительных случаях (широколиственные виды в безветренную погоду, растения в теплицах) возможно возникновение положения, когда $\kappa_T + \kappa_a > \kappa_s$. Напомним, что данные κ_s , приведенные выше, представ-

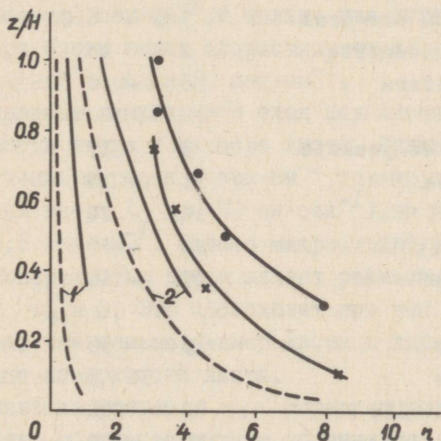


Рис. 3. Профили сопротивлений транспирации κ (в $\text{сек} \cdot \text{см}^{-1}$) газовой фазы в посевах кукурузы. Кривые: --- κ_T , — $\kappa_T + \kappa_a$, ж - κ_s по [3], • - κ_s по [20], 1 - $v_H = 152 \text{ см} \cdot \text{сек}^{-1}$, 2 - $v_H = 36 \text{ см} \cdot \text{сек}^{-1}$.

По оси ординат-относительная глубина в посевах.

Т а б л и ц а

Минимальные значения $\kappa_{s, \text{мин}}$ в природных условиях
по литературным данным

Вид растения	$\kappa_{s, \text{мин}}$ (в сек·см ⁻¹)	По работам
<i>Phaseolus vulgaris</i>	0.6 - 1.8	[14, 18]
<i>Zea mays</i>	0.77- 1.4	[19]
<i>Zea mays</i>	0.8	[3]
<i>Zea mays</i>	1.5	[20]
<i>Helianthus annuus</i>	3.2 - 4.9	[21]
<i>Populus tremula</i>	2.6 - 3.0	[5]
<i>Ammophila breveliquolata</i>	3.0 - 5.0	"
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	5.0 - 6.0	"
<i>Populus grandidentata</i>	4 - 10	"
<i>Betula papyrifera</i>	6 - 8	"
<i>Chamaedaphne calyculata</i>	9 - 17	"
<i>Vitis vinifera</i>	14 - 18	"
<i>Acer rubrum</i>	14 - 20	"
<i>Quercus rubra</i>	24 - 30	"
<i>Pinus resinosa</i>	20 - 60	"
<i>Pinus strobus</i>	35 - 55	"
<i>Picea mariana</i>	50	"
<i>Thuja occidentalis</i>	90 - 200	"
<i>Pteridium aquilinum</i>	170 - 400	"

ляют случаи при достаточном водоснабжении и при полном свете на месте произрастания. Известно, что возникновение водного дефицита приводит к увеличению κ_s и тем самым к дальнейшему увеличению $\kappa_s / \kappa_T + \kappa_a$.

Заключение

Накопившийся в последние годы экспериментальный материал по сопротивлениям току воды в газовой фазе позволяет уточнить, на каком участке этой фазы обычно располагается зона наибольшего сопротивления. Сопротивление в зоне турбулентного перемешивания в пределах растительности и в некоторой зоне над ней выражается через коэффициент турбулентной диффузии и зависит от скорости ветра над растительностью, а также от густоты растительности и распределения плотности биоэлементов по высоте. Для листьев в верхней части растительного покрова κ_T обычно не превышает $1 \text{ сек} \cdot \text{см}^{-1}$, и только для листьев в глубоких слоях при очень малых скоростях ветра κ_T может достигать значений порядка $10 \text{ сек} \cdot \text{см}^{-1}$.

Сопротивление ламинарного слоя над листом κ_a зависит от скорости ветра и размера листа. Величина κ_a достигает значения порядка $1 \text{ сек} \cdot \text{см}^{-1}$ только при очень малых скоростях ветра ($v \approx 10 \text{ см} \cdot \text{сек}^{-1}$), но обычно она не превышает $0.5 \text{ сек} \cdot \text{см}^{-1}$. Особая микроструктура поля влажности над поверхностью листа делает реальным и такой случай, когда $\kappa_a = 0$. Это происходит при тем меньших скоростях ветра, чем меньше размер листа и количество устьиц на единице поверхности листа.

Сопротивление устьиц κ_s определяется в основном интенсивностью облучения, водным потенциалом листа и концентрацией CO_2 . Минимальные значения κ_s листьев большинства видов находятся в пределах $1-10 \text{ сек} \cdot \text{см}^{-1}$. Только у листьев некоторых сельскохозяйственных растений κ_s может достигать значений, меньших $1 \text{ сек} \cdot \text{см}^{-1}$. Вопреки мнению, высказанному Миллторпом [2] в 1960 г., в большинстве случаев интенсивность переноса воды в газовой фазе

контролируется сопротивлением устьиц и только в очень редких случаях зоной пограничного ламинарного или турбулентного сопротивления.

Поступила в редакцию
14 ноября 1968 г.

Литература

1. H o n e r t T.H. v a n d e n. Water transport in plants as a catenary process. "Disc. Faraday Soc.", 1948, 3, 146-153.
2. M i l l t h o r p e F.L. The income and loss of water in arid and semi-arid zones. "Plant-water relationships in arid and semi-arid conditions. Reviews of Research". "Arid Zone Research", 1960, 15, 9-36.
3. B r o w n K.W., C o v e y W. The energy budget evaluation of the micrometeorological transfer processes within a cornfield. "Agric. Meteorol.", 1966, 3, No. 1-2, 73-96.
4. U c h i j i m a Z., W r i g h t J.L. An experimental study of air flow in a corn plant-air layer. "Bull. Nat. Inst. Agric. Sci." (Japan), 1964, Ser. A, No. 11, 19-65.
5. G a t e s D.M. Transpiration and energy exchange. 1966, 41, No. 4, 353-364.
6. K u s u d a T. Calculation of the temperature of a flat-plate wet surface under adiabatic conditions with respect to the Lewis relation. "Humidity and Moisture", vol. 1, N.Y., Reinhold Publishing Corporation, 1963, 16-32.
7. Ш о р и н С.Н. Теплопередача. М., "Высшая школа", 1964.

8. M a r t i n E. "Publ. Carneg. Instn.", 1943, 550, 1.
9. P o w e l l R.W. "Trans. Instn. Chem. Engis.", (Lond.), 1940, 18, 36.
10. R a s c h k e K. Mikrometeorologisch gemessene Energieumsätze eines Alocasiablattes. "Arch. für Met., Geophys. und Bioklim.", Ser.B, 1956, 7, No.2, 240-268.
11. V r i e s D.A. V e n e m a H.J. "Veg. Acta Geobot.", 1954, 5, 225.
12. P e a r m a n G.J. Preliminary studies of the loss of heat from leaves under conditions of free and forced convection. "Austr. J. of Bot.", 1965, 13, 153-160.
13. K n o e r r K.R., G a y L.W. Tree leaf energy balance. "Ecology", 1965, 46, No. 1-2, 17-24.
14. I m p e n s I.I. Leaf wetness, diffusion resistances and transpiration rates of bean leaves (*Phaseolus vulgaris* L.) through comparison of "wet" and "dry" leaf temperatures. "Oecologia Plantarum", 1966, 1, No. 4, 327-334.
15. М о л д а у Х.А. Сопротивления устьиц в естественных условиях (см. наст. сборник).
16. M o n t e i t h I.L. Evaporation and environment. The state and movement of water in living organisms, Cambridge University Press, 1964, 205-234.
17. H o l m g r e n P., J a r v i s P.G., J a r v i s M.S. Resistances to carbon dioxide and water vapour transfer in leaves of different plant species. "Physiol. Plant.", 1965, 18, No. 3, 557-573.
18. I m p e n s I.I. Diurnal changes in the internal and external diffusion resistances of upper and lower leaves in a crop of beans (*Phaseolus vulgaris* L.). "Oecol. Planta.", 1966, 1, No. 2, 327-334.
19. U c h i j i m a Z. Micrometeorological evaluation of integral exchange coefficient at foliage surfaces

- and source strengths within a corn canopy. "Bull. Nat. Inst. Agric. Sc." (Japan), 1966, Ser. A, No. 13, 81-92.
20. Impens I.I., Stewart D.W., Allen L.H., Lemon E.R. Diffusive resistances at and transpiration rates from leaves in situ within the vegetative canopy of a corn crop. "Plant Physiol.", 1967, 42, No. 1, 99-104.
21. Hunt L.A., Impens I.I., Lemon E.R. Estimates of the diffusion resistance of some large sunflower leaves in the field. "Plant Physiol.", 1968, 43, No. 4, 522-526.

On Transpiration Resistances in the Vapour Phase

H. Moldau

On the basis of the data published in the last few years the magnitude and the relative importance of resistances to the water flow in the vapour phase are re-estimated.

The resistance of the turbulent air layer r_t in the plant cover and above it is calculated from formula (1) by using the data on turbulent exchange coefficients $K(z)$. The magnitude of the laminar layer resistance above the leaves r_a is evaluated by using three sources - 1) direct measurements of r_a on leaves, 2) wet blotting-paper analogues, 3) heat transfer data. Because of a special microstructure of the water vapour field close to the leaf surface the r_a for the leaf is less than the same for the wet paper analogue r_a^* (Formula 3). Small leaves with a small number of stomata at high wind-velocities may have $r_a = 0$ (Formula 7).

The profiles of the maximum turbulent resistance r_t , the laminar resistance r_a and the minimum stomatal re-

sistances r_s in a corn crop are presented in Fig.3, some other observed minimum values of r_s are reproduced in a table. It is concluded that in most cases in a natural environment $r_s > r_a + r_T$, so that the water loss is controlled chiefly by the stomata and only in rare cases by external resistances.

СОПРОТИВЛЕНИЯ УСТЬИЦ В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ

Х. Молдау

Приводится методика и результаты определения сопротивления устьиц листьев растений различных видов, произрастающих в составе естественного лесного сообщества. Сопротивления устьиц вычислялись по скачку температуры листа при затенении его от прямой солнечной радиации.

Виды, имеющие более мощные корневые системы при равных других условиях, имеют более низкие сопротивления устьиц. Сопротивления устьиц увеличиваются по мере возрастания водного дефицита в почве. Сделано заключение, что при недостатке воды сопротивление устьиц характеризует скорее напряженность водного режима данного вида в сообществе, чем условия его освещения.

Одним из наиболее специфических свойств листьев растений является их способность регулировать газо- и влагообмен растения при помощи изменения ширины устьиц. В общепринятой диффузионной теории влаго- и газообмена листьев эта способность характеризуется так называемым сопротивлением устьиц. Фактический материал относительно сопротивлений устьиц стал накапливаться лишь в последние годы. Большинство материала получено при помощи листовых камер, в которых лист находится в той или иной мере в ис-

кусственных условиях. Поэтому еще мало известно о фактических значениях сопротивлений устьиц в природных условиях. В работах [1-3] определены сопротивления устьиц некоторых сельскохозяйственных культур в посевах. Только в [4-5] можно найти значения диффузионных сопротивлений для некоторых видов дикорастущих растений.

Ниже приводятся методика и результаты определения сопротивления устьиц листьев различных видов травянистых и древесных растений, произрастающих в составе естественного лесного сообщества.

Методика измерений

В стационарных условиях уравнение теплового баланса листа можно записать в виде

$$S + Q_k + Q_g - 2\varepsilon\sigma T_1^4 - \frac{2g c_p}{\alpha_a} (T_1 - T_b) - L(e_1 - e_b) \left(\frac{1}{\alpha_a + \alpha_{s1}} + \frac{1}{\alpha_a + \alpha_{s2}} \right) = 0. \quad (1)$$

Здесь S - поглощенная в листе прямая радиация Солнца, Q_k - рассеянная и отраженная радиация, Q_g - поглощенная длинноволновая радиация, ε - коэффициент излучения листа, равный в среднем 0.98 (по работе [6]), σ - постоянная Стефана-Больцмана, T_1 - температура листа, T_b - температура воздуха, g и c_p - плотность и удельная теплоемкость воздуха, α_a - сопротивление прилистового ламинарного слоя воздуха (для одной стороны листа), e_1 - насыщающая плотность водяного пара при температуре листа, e_b - плотность водяного пара в окружающем воздухе, α_{s1} и α_{s2} - сопротивления устьиц двух сторон листа.

Затененный от прямой радиации Солнца лист при постоянстве всех других условий приобретает новую равновесную

температуру T_2 . Температура устанавливается обычно за 30–40 сек. В течение этого времени устьица практически не реагируют на уменьшение падающей радиации. Уравнение баланса имеет вид

$$Q_k + Q_g - 2\varepsilon\sigma T_2^4 - \frac{2\rho c_p}{\kappa_a} (T_2 - T_b) - L(e_2 - e_b) \left(\frac{1}{\kappa_a + \kappa_{s1}} + \frac{1}{\kappa_a + \kappa_{s2}} \right) = 0. \quad (2)$$

Вычитая (2) из (1) и учитывая, что суммарное сопротивление устьиц листа $\kappa_s = \kappa_{s1} \cdot \kappa_{s2} / (\kappa_{s1} + \kappa_{s2})$, получаем формулу

$$\kappa_s = \frac{L(e_1 - e_2)}{S - 2\varepsilon\sigma(T_1^4 - T_2^4) - 2 \frac{\rho c_p}{\kappa_a} (T_1 - T_2)} - \beta \kappa_a, \quad (3)$$

где

$$\beta = \frac{\kappa_a(\kappa_{s1} + \kappa_{s2}) + \kappa_{s1}^2 + \kappa_{s2}^2}{2\kappa_a(\kappa_{s1} + \kappa_{s2}) + (\kappa_{s1} + \kappa_{s2})^2}.$$

При $\kappa_{s1} = \kappa_{s2}$ коэффициент $\beta = 0.5$, при κ_{s1} или $\kappa_{s2} = \infty$ коэффициент $\beta = 1$. В общем случае κ_{s1} и κ_{s2} надо определить отдельно. Это возможно, покрывая одну сторону листа слоем прозрачного водоудерживающего материала ($\kappa_{s1} = \infty$) или водой ($\kappa_{s1} = 0$). Однако расчет показывает, что практически $\beta = 1$ можно применять, когда

да $\frac{\kappa_{s1}}{\kappa_{s2}} \ll 0.1$, а $\beta \approx 0.5$, когда $\frac{\kappa_{s1}}{\kappa_{s2}} \geq 0.5$, причем

ошибка тем незначительнее, чем меньше κ_a по сравнению с κ_s .

Аналогично можно определить κ_s для листьев, растущих в тени; в этом случае равновесная температура в тени

определяется до экспозиции листа прямой радиации.

Основным преимуществом метода является то, что отпадает необходимость измерять потоки радиации Q_3 и Q_k , а также характеристики окружающего воздуха T_6 и e_6 . При известных S и κ_a сопротивление устьиц κ_s определяется только по температурному скачку $T_1 - T_2$.

Основная неточность возникает из-за необходимости определения количества поглощенной листом прямой радиации Солнца S . Падающая на лист прямая радиация может быть определена серийными приборами типа актинометров с точностью $\pm 1\%$. Использование средних литературных данных для коэффициента поглощения листа, как это обычно делается [7], может внести ошибку до $\pm 15\%$ при расчете поглощенной радиации.

Не имея возможности в полевых условиях прямо измерять коэффициенты поглощения листьев, мы определили их коэффициенты пропускания наложением листа на покрытую плоским окном приемную поверхность пиранометра. Имея также измеренные в лабораторных условиях значения коэффициентов поглощения для двух видов (береза 0.51 и клен 0.47) и считая коэффициенты отражения листьев не зависящими от вида растения, мы нашли, что коэффициенты поглощения находятся в пределах 0.46-0.57 в зависимости от вида. Эти значения можно считать определенными с ошибкой, не превышающей $\pm 5-8\%$.

Сопротивление прилистового слоя воздуха определялось по той же методике, как и κ_s ; при помощи мокрой черной бумаги с известным коэффициентом поглощения. Действительно, принимая κ_{s1} и κ_{s2} равным нулю и решая уравнения (1) и (2) относительно κ_a , получим

$$\kappa_a = \frac{2[\rho c_p(T_1 - T_2) + L(e_1 - e_2)]}{S - 2\epsilon\sigma(T_1^4 - T_2^4)} \quad (4)$$

Температура листьев определялась при помощи инфракрасного радиометра, схема конструкции которой приведена на рис. 1. Приемником радиации служит вакуумный термоэлемент 2 с компенсационной приемной поверхностью и окном из КРС-5 4. Радиация длиной волны $\lambda > 1.85 \text{ мк}$ отсекается фильтром из кристаллического германия 6. Фильтр из кварца 5 устанавливается только перед компенсационной поверхностью и служит для компенсации коротковолновой радиации в области $\lambda > 1.85 \text{ мк}$. В результате получен приемник, чувствительный практически только к тепловой радиации (кривая 3, рис. 2). С его помощью можно измерять температуру листьев при полной дневной освещенности.

Напряжение от термоэлемента измеряется гальванометром. Калибровка производится по лабораторному черному телу, для проверки места нуля в полевых условиях применяется переносное черное тело сравнения (рис. 1) с вмонтированным термометром 9. Угол зрения приемника - $22^{\circ}5'$ $22^{\circ}5'$, поле зрения - $20 \times 20 \text{ мм}^2$. Объект измерения 7 прижимается между двумя держателями с отверстиями $25 \times 25 \text{ мм}$, фиксирующими объект на расстоянии 10 мм от приемника.

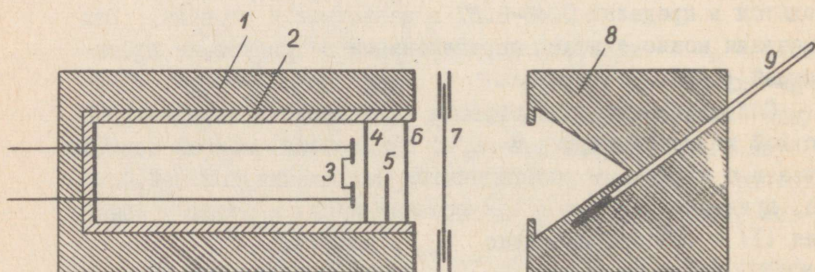


Рис. 1. Схематический разрез радиометра: 1 - корпус, 2 - корпус термоэлемента, 3 - приемные поверхности, 4 - окно из КРС-5, 5 - кварц, 6 - Ge-фильтр, 7 - объект, 8 - тело сравнения, 9 - термометр.

Чувствительность системы 6 дел.град.^{-1} обеспечивает измерение температурного скачка с точностью $0,2^\circ\text{C}$.

Из анализа формулы (3) вытекает, что при больших значениях κ_s температурный скачок $T_1 - T_2$ становится мало чувствительным к изменениям κ_s . Вследствие этого точность определения κ_s в области больших значений κ_s быстро уменьшается. Точность определения исходных параметров в наших опытах позволила получить κ_s в области примерно до $10 \text{ сек}\cdot\text{см}^{-1}$, поэтому в последующих результатах значения $\kappa_s > 10 \text{ сек}\cdot\text{см}^{-1}$ не конкретизируются.

Измерения проводились летом 1968 г. на территории ботанико-зоологического заповедника полуострова Пухту (ЭССР). Растительность полуострова трехярусная: в верхнем ярусе преобладают *Quercus*, *Acer*, *Ulnus*, *Fraxinus*, *Betula*, в среднем - *Corylus*, в нижнем - *Aegopodium*, *Convallaria*, *Polygonatum*, *Primula*.

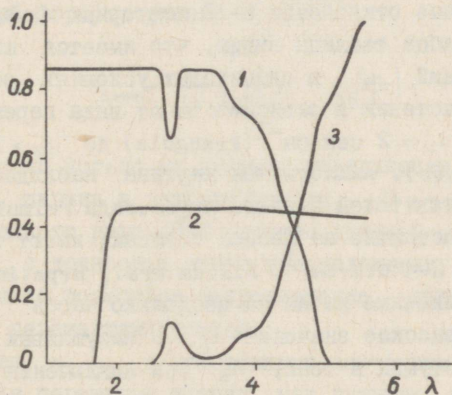


Рис. 2. Спектральные характеристики радиометра: 1 - коэффициент пропускания кварца толщиной 1 мм, 2 - то же германия толщиной 1,2 мм, 3 - относительная спектральная чувствительность радиометра. По оси абсцисс дана длина волны λ в мкм.

Объекты выбирались в околополуденные часы из двух крайних режимов освещенности: получающие максимальную дозу радиации и находящиеся в течение всего дня в тени. Было проведено две серии измерений: в засушливый период с 14 по 16 июня и через 2-3 дня после выпадения осадков (28 и 29 июля). В оба периода плотность потока прямой радиации на перпендикулярную к лучам поверхность составляла 1.10-1.22 кал·см⁻²·мин⁻¹, относительная влажность - 40-65% при температуре воздуха 20-25°C. Сопротивление прилистового слоя κ_a в зависимости от места наблюдения составляло 0.92-1.28 сек·см⁻¹ (для одной стороны листа).

Результаты и обсуждение

В таблице приведены осредненные данные для сопротивлений устьиц некоторых типичных представителей лесного сообщества в засушливый период и в период после дождей для световых и теневых листьев. В таблице также даны среднеквадратичные отклонения 6-12 повторных измерений. Из первого столбца таблицы видим, что имеется широкий диапазон значений κ_s в одинаковых условиях облучения. Древесные растения в зависимости от вида перекрывают диапазон от $\kappa_s = 2$ сек·см⁻¹ (*Frangula*) до $\kappa_s > 10$ сек·см⁻¹ (*Quercus*, *Acer*). Аналогичная картина наблюдается также среди представителей нижнего яруса. Виды *Primula*, *Verbascum*, произрастающие на лесных полянах, имеют сопротивления порядка 2-4 сек·см⁻¹. *Allium urs.*, *Heraticae*, попадающие в солнечные пятна на несколько часов в течение дня, имеют высокие значения κ_s . В засушливый период у листьев, растущих в тени, κ_s без исключения превышало 10 сек·см⁻¹.

Ко второму периоду у части видов цикл вегетации был завершен. Однако из таблицы явно видно, что κ_s влажного периода меньше κ_s засушливого периода. Так как метеорологические условия обоих периодов были одинаковыми, и по

мере старения листьев сопротивления их имеют тенденцию к увеличению [7], существенным фактором, вызывающим уменьшение κ_s во влажный период, может быть увеличение доступного для растений количества воды в почве. Следовательно, в засушливый период транспирация листьев была сильно подавлена закрыванием устьиц вследствие недостатка воды в почве. Устойчивость κ_s у *Phragmites comm.* также подтверждает этот вывод, так как этот вид, населяя насыщенную водой почву, в оба периода не подвергался почвенной засухе.

Данные таблицы позволяют уточнить еще одну деталь в формировании типичного значения κ_s . Понятно, что при одинаковых условиях облучения и при одном и том же водосодержании почвы межвидовые различия в κ_s могут быть обусловлены либо анатомическими возможностями устьиц, либо способностью данного вида извлекать воду из почвы. Для оценки анатомических возможностей видов в последнем столбце таблицы приведены значения $\kappa_{s, \text{мин}}$, рассчитанные по теоретической формуле работы [9],

$$\kappa_{s, \text{мин}} = \frac{1}{Dn} \left(\frac{l}{\pi ab} + \frac{1}{2Vab} \right), \quad (5)$$

где n - число устьиц на единицу поверхности, a , b и l - длина, ширина и глубина устьиц, D - коэффициент диффузии водяного пара. При расчете принято $\delta = 0.5$ а, т.е. $\kappa_{s, \text{мин}}$ с точностью этого предположения характеризует минимально возможное сопротивление, диктуемое анатомическими параметрами устьиц.

Сравнивая $\kappa_{s, \text{мин}}$ с измеренными значениями, видим, что анатомические параметры устьиц, как правило, не являются лимитирующими. При этом интересно, что, например, $\kappa_{s, \text{мин}}$ для *Primala* и *Herpicea* практически равны. Оба растения имеют примерно одинаковые размеры надземной части, их корневые системы расположены в том же горизонте и охватывают одинаковый объем почвы. Однако густота корней в

в этом объеме у *Primula* значительно больше, чем у *Hepatica*. Аналогичное наблюдается при сравнении *Polygonatum* с *Allium*; здесь $r_{s, \text{мин}}$ для последнего даже меньше. Следовательно, меньшие значения r_s у *Primula* и *Polygonatum* в данном случае возможны из-за более густой корневой системы, обеспечивающей более совершенное использование почвенной влаги.

Вполне вероятно, что широкий диапазон значений r_s для древесных пород также является отражением различной способности извлекать воду из почвы.

Заключение

Приведенное выше свидетельствует о том, что в природных условиях минимальные значения устьичных сопротивлений, предсказанные анатомией и количеством устьиц, практически не достигаются, т.е. морфологические параметры устьиц не являются лимитирующими при транспирации. По мере углубления водного дефицита в почве сопротивления устьиц все больше диктуются условиями водоснабжения, и при значительном недостатке воды r_s характеризует скорее напряженность водного режима данного вида, чем его условия освещения. При этом важную роль играет мощность корневой системы.

Поступила в редакцию
14 ноября 1968 г.

Литература

1. I m p e n s I.I. Diurnal changes in the internal and external diffusion resistances of upper and lower leaves in a crop of beans (*Phaseolus vulgaris* L.). "Oecol. Planta.", 1966, 1, No. 2, 245-252.
2. I m p e n s I.I. Leaf wetness, diffusion resistances and transpiration rates of bean leaves (*Phaseolus vulgaris* L.) through comparison of "wet" and "dry" leaf temperatures. "Oecol. Planta", 1966, 1, No. 4, 324-334.
3. I m p e n s I.I., S t e w a r t D.W., A l l e n L.H., L e m o n E.R. Diffusive resistances at and transpiration rates from leaves in situ within the vegetative canopy of a corn crop. "Plant Physiol.", 1967, 42, No. 1, 99-104.
4. G a t e s D.M. Transpiration and energy exchange. "Quart. Rev. Biol.", 1966, 41, No. 4, 353-364.
5. M i l l e r P.C., G a t e s D.M. Transpiration resistance of plants. "Amer. Midland Naturalist", 1967, 77, No. 1, 77-85.
6. G a t e s D.M., T a n t r a p o r n W. The reflectivity of deciduous trees and herbaceous plants in the infrared to 25 microns. "Science", 1952, 115, No. 2997, 613-616.
7. K n o e r r K.R., G a y L.W. Tree leaf energy balance. "Ecology", 1965, 46, No. 1-2, 17-24.
8. T i n g I.P., D e e n M.L., D u g g e r W.M., Jr. Leaf resistance in succulent plants. "Nature"(Engl.), 1967, 213, No. 5075, 526-527.
9. P e n m a n H.L., S c h o f i e l d R.K. Some physical aspects of assimilation and transpiration. "Symposia of the Society for Experimental Biology", 1951, 5, 115-129.

Stomatal Resistances in Situ

H. Moldau

The paper presents a simple method for the determination of stomatal resistances in situ. The method makes use of the energy balance equations of the leaf in two particular cases: when a leaf is exposed to full sunlight (Eq.1) and shaded from direct solar radiation (Eq.2). From these two equations stomatal resistance r_s can be calculated (Eq.3). As one can see from Eq.3, to calculate r_s only the temperature of leaf T_1 and T_2 in these two cases need be measured, assuming the absorbed direct solar radiation S and the resistance of the laminar layer r_a to be known. The latter can be determined by the same method with wet blotting paper (Eq.4). An infrared radiation thermometer for the measurement of leaf temperatures is also described (Fig.1). By combining the KRS-5, Ge- and quartz filters the sensitivity to only thermal radiation is obtained (Curve 3, Fig.2). The results of the determination of the stomatal resistances in full sunlight and in the shade are summarized in a table. The decrease of r_s in passing from a dry (I) to a wet period (II) is seen from this table. The wide range of r_s -values among species can also be seen. It is concluded that in drought conditions r_s in a greater measure reflects the potency of the root system for water uptake than the light conditions.

АППАРАТУРА ДЛЯ ИССЛЕДОВАНИЯ ДИФФУЗИОННЫХ СОПРОТИВЛЕНИЙ АМФИСТОМАТИЧЕСКИХ ЛИСТЬЕВ

В. Оя

Описывается аппаратура для определения диффузионных сопротивлений амфистоматических листьев, приводится оценка погрешности измерения и опыт применения установки в полевых условиях.

Изучение диффузионных процессов имеет большое значение для лучшего понимания некоторых сторон фотосинтеза листа. Первые работы по этому вопросу относятся к началу настоящего столетия [1,2]. Но ввиду технической сложности выполнения этих работ, число исследований остается незначительным. Только после появления новых средств исследования, особенно инфракрасных газоанализаторов, позволяющих непрерывно регистрировать концентрацию углекислого газа, работы по диффузионным сопротивлениям получили широкий размах.

Суммарное сопротивление углекислому газу Σr_{CO_2} определяется по углу наклона линейного участка углекислотной кривой газообмена листа при световом насыщении [3]

$$\Sigma r_{CO_2} = \frac{\Delta C}{\Delta P} ,$$

где ΔC - прирост концентрации CO_2 , ΔP - соответствующий прирост интенсивности газообмена.

Суммарное сопротивление делится на три главные составляющие - сопротивления мезофилла (κ_m), устьиц (κ_s) и прилистового слоя воздуха (κ_a). Часто ограничиваются только делением на две части (κ_m и $\kappa_a + \kappa_s$), поскольку при устьичных регуляциях определяющим [4] является не значение κ_s , а $\kappa_s + \kappa_a$. Суммарное сопротивление устьиц и прилистового слоя воздуха определяется по интенсивности транспирации листа, причем концентрация водяных паров в листе считается насыщающей при температуре листовой пластинки [5].

$$(\kappa_s + \kappa_a)_{H_2O} = \frac{A_i - A_o}{T},$$

где A_i и A_o - концентрация водяных паров в листе и в окружающем воздухе в $г \cdot см^{-3}$, T - интенсивность транспирации листа в $г \cdot см^{-2} \cdot сек^{-1}$.

Сопротивление прилистового слоя (κ_a) определяется по испарению модели листа из мокрой фильтровальной бумаги. В этом случае $\kappa_s = 0$ и $(\kappa_a)_{H_2O} = \frac{A_i - A_o}{T}$.

Для перехода от сопротивления водяному пару к сопротивлению углекислому газу применяют отношение коэффициентов диффузии [5,6]

$$(\kappa_a + \kappa_s)_{CO_2} = \frac{D_{H_2O}}{D_{CO_2}} (\kappa_a + \kappa_s)_{H_2O}.$$

Значение D_{H_2O} / D_{CO_2} принимается [5] равным 1.7. Таким же образом поступают [5] при определении κ_a

$$(\kappa_a)_{CO_2} = 1.7 (\kappa_a)_{H_2O}.$$

Из вышеизложенного следует, что для определения диффузионного сопротивления листа необходимо измерить следующие значения:

1) интенсивность фотосинтеза при двух значениях кон-

центрации CO_2 (линейный участок по CO_2 , световое насыщение);

2) интенсивность транспирации листа;

3) температуру листа.

Кроме того, должна быть известна влажность и концентрация CO_2 в подводимом к листу воздухе.

Поскольку описания комплексных установок для определения диффузионных сопротивлений встречаются относительно редко, то в обзор включена также аппаратура по определению одной или нескольких вышеуказанных величин.

При измерениях фотосинтеза и транспирации листа, обычно воздушные потоки с двух сторон листа перемешиваются и анализируется суммарный поток воздуха, выходящий из листовой камеры. При таком положении могут возникнуть существенные ошибки в определении "эффективной" концентрации CO_2 . Подробный анализ этого явления сделан в работе Гаастра [5]. Чтобы избежать ошибок, возникающих при использовании только суммарного потока, при конструировании данной аппаратуры считалось целесообразным вести измерение диффузионных сопротивлений отдельно с обеих сторон листа. Это позволяет также получить более подробные данные о поведении листа и поставить ряд специальных экспериментов. Установки, описанные в литературе, во многом сходны с предлагаемой нами (как в общем, так и в деталях).

Измерение CO_2 -обмена происходит без исключения инфракрасными газоанализаторами. Современные газоанализаторы имеют достаточную чувствительность для непрерывного определения углекислотного обмена листа. Недостаточная стабильность нуля этих приборов иногда вызывает необходимость в дополнительных узлах для периодической проверки нуля [5, 7, 8].

Измерение транспирации выполняется приборами, действующими на основе разных принципов. Применяются влагочувствительные элементы [5] на базе LiF психрометры специальной конструкции [9-II], гигрометры,

основанные на принципе коронного разряда [12], инфракрасные газоанализаторы [13]. Влагодчувствительные элементы приборов должны находиться в непосредственной близости листовой камеры, чтобы быстро реагировать на изменение транспирации листа [9, 12].

Температура листа измеряется термодарами [5, 14-16] или термисторами [3, 7]. Спаи термодарн или чувствительный элемент термистора прижимают к листу при помощи сетки [17, 18].

Листовые камеры очень многообразны в зависимости от измеряемого объекта. Применяют камеры, где помещается целый лист [5, 10, 15, 16, 19] или камеры - прищепки, охватывающие только часть листа [8, 14, 20]. Большое внимание уделяется выравниванию скорости потока воздуха во всех точках камеры в связи с условиями снабжения листа углекислым газом [5, 19, 21]. В этом смысле более совершенными являются камеры с вентиляцией [7, 14, 22] и рециркуляцией воздуха [23, 24]. Часто температура камеры поддеживается постоянной при помощи "водяной рубашки" [5, 7, 15].

Влажность воздуха задается разными способами. Применяют термостатированные газопромывалки с водой [5, 25] и длинные горизонтальные трубки, наполовину наполненные раствором серной кислоты [7] или водой [12].

Оригинальный способ получения воздуха любой влажности применен в работе Этхерингтона [10] перемешиванием двух потоков воздуха с 0 и 100% влажностью. Влажность смеси зависит от отношения скоростей потоков компонент.

Концентрацию CO_2 , необходимую при измерениях, обычно получают перемешиванием двух потоков, одним из которых является воздух, очищенный от CO_2 , и другим чистый углекислый газ [5, 7, 17]. При небольшом расходе воздуха применяется подача воздуха из баллонов [26]. Часто используют внешний воздух [15, 18].

Освещение листа происходит при помощи искусственных источников света. Применяют лампы накалива-

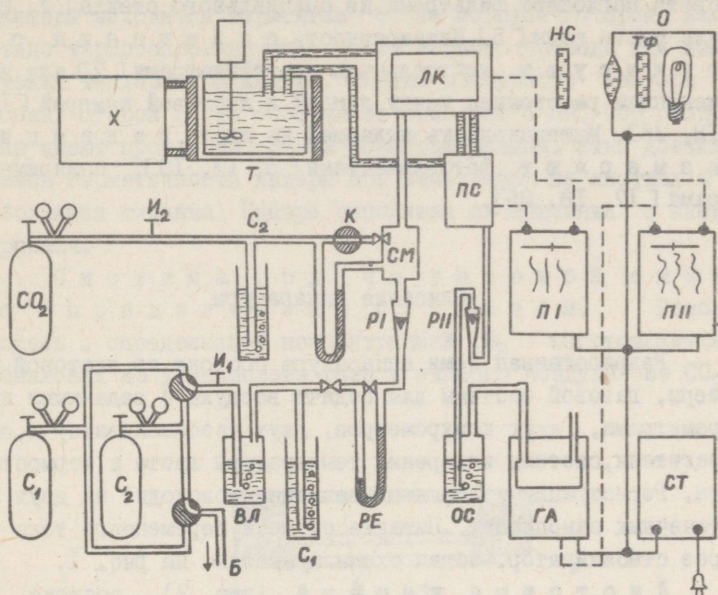


Рис. I. Общая схема установки: C_1 , C_2 - баллоны со сжатым воздухом, I_1 , I_2 - игольчатые краны, Б - отвод воздуха к системе другой половины листовой камеры, ВЛ - увлажнитель, c_1 , c_2 - стабилизаторы давления, РЕ - реометр, ОС - осушитель, ГА - газоанализатор, СТ - стабилизатор напряжения, CO_2 - баллон углекислого газа, К - кран, СМ - смеситель токов воздуха и CO_2 , РI, РII - ротаметры, ПI, ПII - 3-х каналные самописцы, ПС - психрометр, Х - холодильник, Т - термостат, ЛК - листовая камера, НС - нейтральные светофильтры, О - осветитель, ТФ - тепловой фильтр.

ния [5, 16], ртутные лампы высокого давления [5, 18, 25], ксеноновые лампы [7, 20]. Тепловое излучение источников света поглощают фильтрами из специального стекла [7, 20] или слоем воды [5]. Интенсивность освещения регулируют нейтральными светофильтрами [7] или изменением расстояния между лампой и листовой камерой [17, 18, 25]. Интенсивность падающей на лист радиации измеряют фотоэлементами [5, 17, 18], соляриметрами [17, 18, 25].

Описание аппаратуры

Разработанная нами аппаратура состоит из листовой камеры, газовой системы для подачи воздуха с заданными параметрами, двух психрометров, двух газоанализаторов, осветителя, системы измерения температуры листа и термостата. Регистрация измеряемых величин происходит на двух 3-х точечных самописцах. Питание от сети переменного тока через стабилизатор. Общая схема приведена на рис. 1.

Листовая камера (рис. 2) состоит из двух половинок, соединенных между собой суставом. Половинки прижимаются пружиной, вмонтированной в ручку камеры (на рисунке не показана). Камера прикрепляется к штативу или к передней панели осветителя.

Лист разделяет поток воздуха камеры на две части, позволяя отдельно вести анализ фотосинтеза и транспирации с обеих сторон листа. Верхняя половина камеры 5 имеет двойное окно 3 из стекла фотопластинки. Между стеклами течет вода из термостата, обеспечивая постоянную температуру верхней части камеры. Размер освещенной поверхности листа $17 \times 35 \text{ мм}^2 = 6 \text{ см}^2$. Воздух подводится к листу через отверстия в распределительной трубке 1 и выходит из камеры через такую же трубку в противоположном конце камеры, поступая в психрометр.

Нижняя половина имеет каналы 7 для термостатирова-

ния. Подвод воздуха и отвод его к психрометру такой же как у верхней половины камеры. В центре нижней половины камеры находится термоигла 8, на корпусе которой намотано термосопротивление 9 из медного провода для измерения температуры камеры. Ширина воздушного зазора с обеих сторон листа составляет примерно 3 мм. Обе половины имеют прокладки 2 из пористой резины. Этим достигается герметичность камеры при измерениях на листьях с небольшими жилками. Камера выполнена из алюминия и анодирована.

Система подачи газовой смеси с определенным составом. Газовая смесь с определенной концентрацией CO_2 изготавливается в баллонах из углекислого газа и сжатого воздуха без CO_2 .

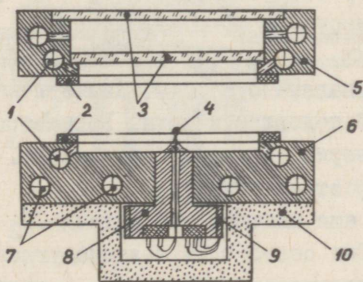


Рис. 2. Схематический разрез листовой камеры: 1 - воздухораспределительные трубки, 2 - прокладки, 3 - окна, 4 - спай термопары для измерения температуры листа, 5 - верхняя половина камеры, 6 - нижняя половина камеры, 7 - каналы для термостатирования, 8 - корпус термоиглы, 9 - обмотка термометра сопротивления для изменения температуры камеры, 10 - теплоизоляция.

Баллон предварительно откачивается вакуумным насосом. Нужный объем углекислого газа определяется при помощи медицинского шприца, затем добавляется сжатый воздух до требуемого давления. Точная концентрация CO_2 определяется по газоанализатору каждый раз перед измерениями. Возможно изготовление смесей из CO_2 , N_2 , O_2 и других газов в соответствии с требованиями эксперимента.

Газовая система состоит из следующих частей (рис. I). Газ из баллонов C_1 и C_2 поступает через редукторы к тройному крану. При помощи этого крана к системе подключается либо C_1 , либо C_2 . Игольчатый кран I_1 служит для установления необходимой скорости потока воздуха. Воздух проходит термостатированную газопромывалку с серной кислотой, где происходит его увлажнение до определенной концентрации. Давление влажного воздуха стабилизируется с помощью c_1 . Затем воздух проходит через калиброванное отверстие, реометр PE , ротаметр PI , листовую камеру $ЛК$, психрометр $ПС$, ротаметр PI , осушитель OC с H_2SO_4 и поступает в измерительную кювету газоанализатора $ГА$. Аналогичная система имеется и для другой половины камеры. Ротаметры PI и PI служат для проверки герметичности камеры. Разница их показаний указывает на утечку.

Имеется еще система для подачи CO_2 с определенной скоростью. Она состоит из баллона углекислоты CO_2 с редуктором, игольчатого крана I_2 , стабилизатора давления c_2 , реометра и узла перемешивания $СМ$. Эта система служит для калибровки чувствительности газоанализатора и может быть подключена к одному из двух измерительных каналов.

Газоанализаторы. Для измерения обмена CO_2 были применены инфракрасные газоанализаторы типа "Infralyt III" со шкалой $0.01\% CO_2$. Порог чувствительности - $0.5 ppm$. Длина измерительной кюветы газоанализатора - 200 мм, объем - 100 мл.

Конструкция психрометра. Для измерения влажности воздуха применялись микropsихрометры. В принципе прибор (рис. 3) состоит из двух термометров-термопар 3 и 4, один из которых покрыт влажной хлопчатобумажной ниткой 9, конец которой находится в небольшом сосуде II с водой. Оба термометра заключены в трубку I, через которую проходит исследуемый воздух. Измеряется разность показаний сухого и влажного термометров. Воздух предварительно термостатируется и поэтому нет необходимости брать отсчет температуры по сухому термометру. Электрический сигнал подводится либо к гальванометру, либо к самописцу соответствующей чувствительности. При температуре сухого термометра 25° максимальная раз-

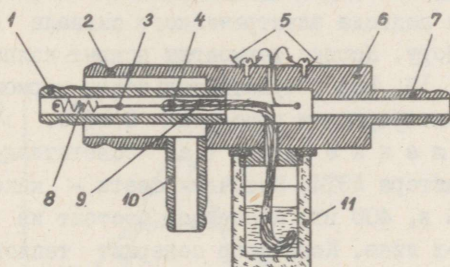


Рис. 3. Схематический разрез психрометра: I - вход воздуха, 2 - вход термостатированной воды, 3 - сухой спай термопары, 4 - влажный спай термопары, 5 - вывод электрического сигнала, 6 - корпус психрометра, 7 - выход воздуха, 8 - пружина, 9 - хлопчатобумажная нить, 10 - выход воды, II - сосуд с дистиллированной водой.

ница в показаниях сухого и влажного термометров (достигается при сухом воздухе) составляет 16°C . Применяя термопару манганин-константан, получаем сигнал ≈ 0.6 мв. Можно получить и более высокое напряжение, применив термобатарею из нескольких последовательно соединенных термопар.

Измерение температуры листа производится относительно корпуса камеры при помощи термометра-термопары (рис. 2) из манганинового ($\phi 0.06$ мм) и константанового ($\phi 0.05$ мм) проводов. Концы проводов, спаянные припоем ПОС-64, оканчиваются шариком 4 диаметром ≈ 0.3 мм. Термопара покрыта клеем БФ-2 и приклеена в канале держателя 8 эпоксидной смолой ЭД-6, так что опорный спай термопары находится внутри металлического корпуса. Манганиновые выводы соединяются с медным проводом для подвода электрического сигнала к регистрирующему прибору. Корпус термоиглы покрыт колпачком с теплоизоляцией 10. Порог чувствительности термоиглы с применяемым регистрирующим прибором — 0.05°C .

Освещение листа. Осветитель собран на базе диапроектора ЛЭТИ. Источник света — кинопроекционная лампа 36 в, 400 вт. Конденсор состоит из вогнутого зеркала и 3-х линз. Конденсор содержит тепловой фильтр для устранения инфракрасной части спектра. Спектральная кривая радиации осветителя приведена на рис. 4. Там же приведена кривая распределения энергии в прямой радиации Солнца (по [27]), нормированная так, что интенсивности фотосинтетически активной радиации для обеих кривых совпадают. Применяемый источник света отличается сравнительно высоким коэффициентом ФАР (0.85), но небольшим содержанием синего света. Максимальная интенсивность радиации в камере составляет $1,5 \text{ кал}\cdot\text{см}^{-2}\cdot\text{мин}^{-1}$.

Предусмотрена возможность изменения интенсивности радиации путем помещения нейтральных светофильтров между источником света и листовой камерой. Использовались нейтральные фильтры из стекла типа НС и тонкие сетки из ок-

сидированной латуни.

Измерение интенсивности падающей на лист радиации производилось пиранометром Янишевского, приемная поверхность которого была ограничена диафрагмой до размера окна камеры. Полусферический купол пиранометра заменялся плоским стеклом. Точное положение пиранометра при измерениях фиксировалось двумя штифтами.

Калибровка

Калибровка реометров велась при полностью собранной измерительной системе. Измерялась объемная скорость путем собирания выходящего из измерительной системы воздуха в мензурке над водой. Учитывалась по-

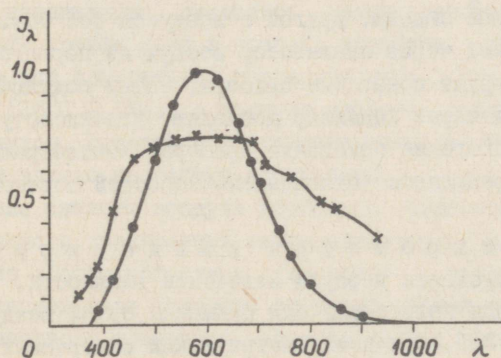


Рис. 4. Кривые спектрального распределения энергии при одинаковой интенсивности фотосинтетически активной радиации: J_λ - спектральная интенсивность радиации в относительных единицах, λ - длина волны (в нм), —•— - источник света, —*— - прямая солнечная радиация.

правка на содержание водяного пара. При этом давление водяных паров принималось насыщенным при температуре воды в мензурке.

Производилась калибровка капилляра подачи углекислого газа сборанием ее в пипетке над насыщенным раствором угольной кислоты. Вводилась поправка на содержание водяного пара.

Чувствительность газоанализатора зависит от концентрации угольной кислоты в измеряемом воздухе. Калибровка велась только при одной концентрации; чувствительность при других концентрациях CO_2 бралась по кривой, показывающей зависимость чувствительности газоанализатора от концентрации CO_2 .

К газовой системе калибруемого прибора присоединяется капилляр подачи CO_2 и величина прироста концентрации определяется соотношением скоростей потоков CO_2 и воздуха. Для определения концентрации CO_2 к системе подключают 2 баллона — один с анализируемой смесью, другой с воздухом без CO_2 . Сначала пропускают через анализатор воздух из первого баллона и регистрируют показание прибора. Затем подключают второй баллон и через капилляр добавляют угольную кислоту до получения такого же показания прибора. Концентрация угольной кислоты определяется отношением скоростей потоков CO_2 и воздуха.

Психрометры калибруются путем пропускания воздуха известной влажности. В данной работе для калибровки был применен сухой воздух. Как известно [28], при психрометрических измерениях влажность воздуха определяется по следующей формуле

$$e = E(t_s) - B(t - t_s),$$

где e — давление водяных паров в воздухе, $E(t_s)$ — насыщенное давление водяных паров при температуре влажного термометра, B — постоянная психрометра, t , t_s —

температура сухого и влажного термометров. Для сухого воздуха $e = 0$ и постоянная психрометра

$$B = \frac{E(t_b^*)}{t - t_b^*},$$

где t_b^* — температура влажного термометра при калибровочном измерении.

П и р а н о м е т р для измерения радиации в листовой камере калибруется по эталонному актинометру методом солнце — тень [29].

Опыт применения описанной установки

Данная установка работала в полевых условиях заповедника Пухту на западном побережье ЭССР летом 1968 г. В течение двух месяцев аппаратура работала удовлетворительно. Самыми ненадежными оказались газоанализаторы. Для предотвращения дрейфа нуля, в прицепе автобуса, где была смонтирована вся аппаратура, поддерживалась постоянная температура ($25^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$), а корпуса приборов продувались внешним воздухом. Колебание напряжения сети в пределах 170–250 в не влияло на работу аппаратуры.

Применение сжатого воздуха позволило отказаться от дифференциального подключения газоанализаторов и вести анализ CO_2 по абсолютной схеме. Тем самым существенно уменьшился расход газа (сжатого воздуха). Время установления стационарного показания газоанализатора после переключения баллона было < 2 мин (при скорости потока воздуха $20 \text{ л} \cdot \text{час}^{-1}$). За это время изменений в положении устьиц не наблюдалось [30].

Чувствительность метода определения суммарного диффузионного сопротивления листа измерением газообмена при двух концентрациях CO_2 составляла $0.01 \text{ см} \cdot \text{сек}^{-1}$ для $(\Sigma k)^{-1}$. При этом разница в концентрациях CO_2 была 100 ppm и ско-

рость потока воздуха $20 \text{ л} \cdot \text{час}^{-1}$ с обеих сторон листа. Метод применим для $\Sigma r < 25 \text{ сек} \cdot \text{см}^{-1}$, что соответствует значению плато световой кривой фотосинтеза $P > 8 \text{ мг} \cdot \text{дм}^{-2} \cdot \text{час}^{-1}$ при естественной концентрации CO_2 . Для низких интенсивностей фотосинтеза более точные результаты дает вычисление диффузионного сопротивления по газообмену и внешней концентрации CO_2 , приняв концентрацию в хлоропласте равной нулю.

Чувствительность определения устьичного сопротивления составляла $0.002 \text{ см} \cdot \text{сек}^{-1}$ для r_s^{-1} (скорость потока сухого воздуха $20 \text{ л} \cdot \text{час}^{-1}$). Наибольшая величина измеряемого сопротивления — $500 \text{ сек} \cdot \text{см}^{-1}$. Определение диффузионных сопротивлений, значение которых меньше $1.5\text{--}2 \text{ сек} \cdot \text{см}^{-1}$ при данной скорости потока воздуха связано с большим относительным изменением влажности в листовой камере. Вместе с тем изменяется интенсивность транспирации и температура листа вдоль потока воздуха, что может исказить заданный режим листа [31].

Таким образом, при заданной скорости воздуха $2 \times 20 \text{ л} \cdot \text{час}^{-1}$ диапазон измеряемых диффузионных сопротивлений для r_s — от 2 до $500 \text{ сек} \cdot \text{см}^{-1}$ и для Σr_{CO_2} от 3 до $100 \text{ сек} \cdot \text{см}^{-1}$. Соответствующий диапазон интенсивностей фотосинтеза при естественной концентрации CO_2 от 2 до $60 \text{ мг} \cdot \text{дм}^{-2} \cdot \text{час}^{-1}$.

Сопротивление прилистового слоя воздуха в камере при скорости воздуха $2 \times 20 \text{ л} \cdot \text{час}^{-1}$ определялось по транспирации с мокрой фильтровальной бумаги и оказалось приблизительно равным $0.6 \text{ сек} \cdot \text{см}^{-1}$. Коэффициент теплообмена листа в камере был $0.07 \text{ кал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{мин}^{-1} \cdot (\text{°C})^{-1}$ и немного зависел от скорости потока воздуха. Если вычислить (по [32] и [33]) коэффициент теплообмена по r_a получим значение $0.03 \text{ кал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{мин}^{-1} \cdot (\text{°C})^{-1}$, что указывает на большой удельный вес теплообмена листа со стенками камеры через тонкий воздушный слой. Это и является причиной малого влияния скорости потока воздуха на коэффициент теплообмена.

Измерение температуры листа термопарами сопровождается довольно большой погрешностью из-за ненадежного контакта термопары с листом и отвода тепла соединительным проводом. Погрешность измерения в естественных условиях может достигать нескольких градусов [34, 35]. Иначе обстоит дело в листовых камерах, где скорость и распределение воздушного потока держатся постоянными. Разными авторами величина погрешности изменения температуры в камере оценена от $\pm 0.1^{\circ}\text{C}$ [3] до $\pm 1^{\circ}\text{C}$ [15]. Анализ результатов измерений позволил оценить для данной аппаратуры погрешность определения температуры листа $\pm 0.2^{\circ}\text{C}$. Такая же оценка получена в работе [17], где измерялась температура во многих точках листовой пластинки и получены средние расхождения в пределах $\pm 0.2^{\circ}\text{C}$. Опасность представляет случай, когда термоигла попадает на жилку, но при некотором опыте это легко устанавливается по показаниям регистрации температуры и устраняется изменением положения листа в камере.

По простоте конструкции и надежности в эксплуатации, психрометр является одним из лучших приборов для определения транспирации листьев. Этому мнению придерживаются и другие исследователи, применявшие психрометр [9, 10]. Дрейф нуля психрометров, использованных в данной работе, не превышал дрейфа регистрирующего прибора ($< 0.05^{\circ}\text{C}$ за час).

Постоянная психрометра изменяется меньше чем на 1% за 5 часов работы. Время установления стационарного показания при скачкообразном изменении влажности в листовой камере при расходе воздуха $20 \text{ л}\cdot\text{час}^{-1}$ было 40 сек. Минимальный расход воздуха $15 \text{ л}\cdot\text{час}^{-1}$. При более низких скоростях потока меняется постоянная психрометра.

Если исследуемый воздух содержит растворимые в воде примеси (пыль, капельки растворов), то, оседая на смоченной нити психрометра, они понижают давление насыщенных водяных паров, что приводит к изменению постоянной псих-

рометра. Поэтому, если обнаруживается изменение постоянной психометра, следует очистить воздух, пропустив его через фильтр и промыть полость психометра дистиллированной водой.

Поступила в редакцию
12 февраля 1969 г.

Литература

1. B r o w n H.T., E s c o m b e E.L. Static diffusion of gases and liquids in relation to the assimilation of carbon and translocation in plants. "Phil. Trans.", 1900, 193, 223-291.
2. M a s k e l l E.J. Experimental researches on vegetable assimilation and respiration. XVIII. The relation between stomatal opening and assimilation - a critical study of assimilation rates and porometer rates in cherry laurel. "Proc. Roy. Soc. B.", 1928, 102, 488-533.
3. H o l m g r e n P., J a r v i s P.G., J a r v i s M.S. Resistances to carbon dioxide and water vapour transfer in leaves of different plant species. "Physiol. Plantarum", 1965, 18, No. 3, 557-573.
4. Л а й с к А. Фотосинтез листа с учетом адаптации устьиц по CO_2 (см. наст. сборник).
5. G a a s t r a P. Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature and stomatal diffusion resistance. "Mededelingen van de Landbouwhogeschool te Wageningen", Nederland, 1959, 59, No. 13, 1-68.
6. M o s s D., R a w l i n s S. Concentration of carbon dioxide inside leaves. "Nature", 1963, 197, 1320-1321.

7. B j ö r k m a n O., H o l m g r e n P. Adeptability of the photosynthetic apparatus to light intensity in ecotypes from exposed and shaded habitats. "Physiol. Plantarum", 1963, 16, 889-914.
8. Р о с с Ю., Р а х и М., В о й ц е х о в и ч З.
Опыт применения инфрагазоанализаторов для определения газообмена CO₂ листьев в полевых условиях. Сб. "Фитоактинометрические исследования растительного покрова", Таллин, "Валгус", 1967, 163-178.
9. S l a t y e r R.O., B i e r h u i z e n J.F. A differential psychrometer for continuous measurements of transpiration. "Plant. Physiol.", 1964, 39, 1051-1056.
10. E t h e r i n g t o n J.R. Measurement of photosynthesis and transpiration in controlled environments with particular reference to microclimate control in leaf cuvettes. "Ann. Bot.", 1967, 31, No. 124, 653-660.
11. G l o v e r J. A method for the continuous measurement of transpiration of single leaves under natural conditions. "Ann. Bot.", 1941, 5, 25-34.
12. A n d e r s s o n N.O., H e r t z C.H., R u f e l t H. A new fast recording hygrometer for plant transpiration measurements. "Physiol. Plantarum", 1954, 7, 753-767.
13. B o s i a n G. Zum Gaswechselproblem: Beweisführung zur nicht gravierenden Bedeutung der Stomatobewegungen für die Assimilation, Atmung und Transpiration. "Ber. Dtsch. Bot. Ges.", 1965, No. 10, 499-509.
14. S l a t y e r R.O., J a r v i s P.G. Gaseous diffusion porometer for continuous measurement of diffusive resistances of leaves. "Science", 1966, 151, 574-576.
15. B o s i a n G. Über die Vollautomatisierung der CO₂-Assimilationsbestimmung und zur Methodik des Küvettenklimas. "Planta", 1955, 45, 470-492.

16. Lister G.R., Krotkov G., Nelson C.D. A closed-circuit apparatus with an infrared CO₂ analyser and a Geiger tube for continuous measurement of CO₂ exchange in photosynthesis and respiration. "Can. J. Bot.", 1961, 39, 581-591.
17. Slatyer R.O., Bierhuizen J.F. Transpiration of cotton leaves under a range of environmental conditions in relation to internal and external diffusive resistances. "Austral. J. Biol. Sci.", 1964, 17, 115-130.
18. Bierhuizen J.F., Slatyer R.O. Photosynthesis of cotton leaves under a range of environmental conditions in relation to internal and external diffusive resistances. "Austral. J. Biol. Sci.", 1964, 17, 348-359.
18. Avery D.J. The supply of air to leaves in assimilation chambers. "J. Exptl Bot.", 1966, 17, No. 53, 655-677.
20. Raschke K. Zur Steuerung der Transpiration durch die Photosynthese. "Ber. Dtsch. Bot. Ges.", 1967, 80, No. 2, 138-144.
21. Ничипорович А.А. О методах учета и изучения фотосинтеза как фактора урожайности. "Тр. Инст. физиол. раст. АН СССР", 1955, 10, 210-249.
22. Bosian G. Zum Problem des Küvettenklimas: Temperatur- u. Fescheregulierung. "Ber. Dtsch. Bot. Ges.", 1959, 72, 391-397.
23. van den Honert T.H. Carbon dioxide assimilation and limiting factors. "Rec. Trav. Bot. Neerland", 1930, 27, 149-286.
24. Decker J.P. The effect of air supply on apparent photosynthesis. "Plant Physiol.", 1947, 22, 561-571.
25. Jewiss O.R., Woldge J. The effect of age on the apparent photosynthesis in leaves of tall

- Fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.). "Ann. Bot.", 1967, 31, No. 124, 661-671.
26. В ö h n i n g R.H., B u r n s i d e C.A. The effect of light intensity on rate of apparent photosynthesis in leaves of sun and shade plants. "Amer. J. Bot.", 1956, 43, No. 8, 557-561.
27. А в а с т е О., М о л д а у Х. Ш и ф р и н К.С. Спектральное распределение прямой и рассеянной радиации. Сб. "Исследования по физике атмосферы", Тарту, АН ЭССР, 1962, № 3, 23-71.
28. Т в е р с к о й П.Н. Курс метеорологии, Л., Гидрометеоиздат., 1951, 424-427.
29. К о н д р а т ь е в К.Я. Актинометрия, Л., Гидрометеоиздат., 1965, 60-63.
30. Л а й с к А., О я В., Р а х и М. Диффузионные сопротивления листьев в связи с анатомией. "Физиол. раст." (в печати).
31. О я В. Микроклиматические условия в листовых камерах (см. наст. сборник).
32. Ш о р и н С.Н. Теплопередача, М., "Высшая школа", 1964, 283-292.
33. R a s c h k e K. Über die physikalischen Beziehungen zwischen Wärmeübergangszahl, Strahlungsaustausch, Temperatur und Transpiration eines Blattes. "Planta", 1956, 48, 200-238.
34. С и р в и д а с А.П. Об измерении температуры листьев растений. "Научные тр. Лит. с/х акад.", 1959, 6, № 3, 48-63.
35. M e i l l o r R.S., S a l i s b u r y F.B., R a s c h k e K. Leaf temperatures in controlled environments. "Planta", 1964, 61, 56-72.

Apparatus for Determining Diffusive Resistance of Amphistomatous Leaves

V. Oja

Leaf resistance to CO_2 is estimated from the slope of the CO_2 -curve of photosynthesis measured at saturating light intensities.

Stomatal resistance is calculated from the transpiration rate and the leaf temperature measurements, assuming water vapour pressure inside the leaf to be saturated at the leaf temperature. Mesophyll resistance is calculated by subtracting stomatal resistance to CO_2 from the leaf resistance.

The apparatus constructed by the author (Fig.1) consists of a leaf chamber, a gas system for supplying the leaf with air of the necessary composition, two infrared gas analysers, two thermocouple psychrometers (Fig.3), a light source, a thermocouple for leaf temperature measurements and a thermostat. Two 3-channel potentiometric recorders are used to register the measured values of the CO_2 and H_2O exchange and the leaf temperature.

The leaf chamber (Fig.2) with an exposed area of 6 cm^2 is provided with a water jacket to stabilise its temperature. The distance from the leaf surface to the chamber walls is 3 mm.

Air of a given CO_2 concentration was previously mixed in a balloon, using pure CO_2 and CO_2 -free compressed air. Humidity in the incoming air was maintained constant by means of thermostated H_2SO_4 solution.

A 400 W tungsten filament lamp, provided with a condenser and a glass filter absorbing the infrared part of radiation, was used as a light source. The spectral distribution of its energy is given in Fig.4. Radiation intensity was measured with a pyranometer held in the position of the leaf in the leaf chamber.

Accuracy of the diffusion resistance measurement is estimated to be $\pm 0.01 \text{ cm}\cdot\text{sec}^{-1}$ for $(\Sigma r_{\text{CO}_2})^{-1}$ and $\pm 0.002 \text{ cm}\cdot\text{sec}^{-1}$ for r_s^{-1} . The scale of measured diffusive resistance values covers $3\text{-}100 \text{ sec}\cdot\text{cm}^{-1}$ for CO_2 and $2\text{-}500 \text{ sec}\cdot\text{cm}^{-1}$ for H_2O .

МИКРОКЛИМАТИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ В ЛИСТОВЫХ КАМЕРАХ

В. Оя

Получены формулы, описывающие влажность воздуха, интенсивность транспирации и температуру листа в камере. На основании анализа этих формул выяснены условия, необходимые при использовании листовых камер с прямолинейным протоком воздуха. Обсуждается применимость упрощенных формул для расчета диффузионных сопротивлений.

Вопросы, связанные с измерением одновременно транспирации и фотосинтеза листа при определении диффузионных сопротивлений не нашли до сих пор подробного анализа.

Обычно критерием режима выбирается снабжение листа углекислым газом [1-4] при убывании концентрации CO_2 в камере не более, чем на 25-30%. Ввиду того, что сопротивление устьиц водяному пару в 1.7 раза меньше чем углекислому газу (на пути углекислого газа существует еще сопротивление мезофилла), относительное изменение влажности превышает изменение в концентрации CO_2 по крайней мере в 2.5-3 раза. Это значит, что при относительном изменении концентрации CO_2 на 30% влажность воздуха изменяется на 60% и более. Следовательно, при одновременных измерениях транспирации и фотосинтеза критерием микроклиматического режима листа в камере будет не снабжение листа углекислым газом, а транспирационный режим листа.

В данной работе сделана попытка количественного анализа явлений, связанных с изменением влажности воздуха за счет транспирации листа.

Вывод формул

Возьмем камеру с прямолинейным потоком воздуха. Ось направим вдоль потока воздуха, принимая $x = 0$ на передней границе листа. Введем следующие обозначения: l — длина камеры в см, d — ширина камеры по листовой пластинке в см, v — объемная скорость потока воздуха в $\text{см}^3 \cdot \text{сек}^{-1}$, κ_s — сопротивление устьиц в $\text{сек} \cdot \text{см}^{-1}$, κ_a — сопротивление прилистового слоя в камере в $\text{сек} \cdot \text{см}^{-1}$, αQ — поглощенная листом радиация в $\text{кал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{сек}^{-1}$, L — теплота испарения воды в $\text{кал} \cdot \text{г}^{-1}$, T — интенсивность транспирации в $\text{г} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{сек}^{-1}$, η — коэффициент теплообмена листа в камере в $\text{кал} \cdot \text{°C}^{-1} \cdot \text{сек}^{-1}$, t — разница температур листа и камеры в °C , A_i — влажность внутри листа в $\text{г} \cdot \text{см}^{-3}$, A — влажность воздуха в камере в $\text{г} \cdot \text{см}^{-3}$, A_0 — насыщающая влажность при температуре камеры в $\text{г} \cdot \text{см}^{-3}$, A' — производная по температуре от насыщающей влажности при температуре камеры в $\text{г} \cdot \text{см}^{-3} \cdot (\text{°C})^{-1}$.

Запишем уравнение баланса энергий для листа, пренебрегая энергией фотосинтеза,

$$\alpha Q = LT(x) + \eta t(x). \quad (1)$$

Считаем освещение листа равномерным, а коэффициенты поглощения α и теплообмена η постоянными.

Интенсивность транспирации прямо пропорциональна разности влажности внутри листа и в воздухе, и обратно пропорциональна сопротивлению устьиц и прилистового слоя.

$$T = \frac{A_i(x) - A(x)}{\kappa_a + \kappa_s}. \quad (2)$$

Сопротивления устьиц и прилистового слоя считаем постоянными. Влажность внутри листа зависит от температуры листа. Если интервал изменений температуры листа не превышает $5-7^{\circ}\text{C}$, то можно применить линейное приближение

$$A_L(x) = A_0 + A^1 t(x). \quad (3)$$

Изменение влажности воздуха связано с интенсивностью транспирации

$$\frac{\partial A}{\partial x} = \frac{d}{\delta} T(x). \quad (4)$$

Решая полученную систему уравнений (I)-(4), получаем значения влажности воздуха, интенсивности транспирации и температуры листа для любой точки листа в камере

$$\bar{A} = \bar{A}_0 (1 - e^{-\xi/\delta}), \quad (5)$$

$$T = T_0 e^{-\xi/\delta}, \quad (6)$$

$$\theta = \theta_0 e^{-\xi/\delta}. \quad (7)$$

Вместо x здесь введена безразмерная величина $\xi = x/l$.

$$\varphi = \frac{\delta}{ld} \left(\kappa_a + \kappa_s + \frac{A^1 L}{\eta} \right), \quad (8)$$

$$\bar{A} = A - A_s, \quad (9)$$

$$\bar{A}_0 = \left(A_0 + A^1 \frac{\alpha Q}{\eta} \right) - A_s, \quad (10)$$

$$T_0 = \bar{A}_0 \left(\kappa_a + \kappa_s + \frac{A^1 L}{\eta} \right)^{-1}, \quad (11)$$

$$\theta = t - \frac{\alpha Q}{\eta}, \quad (12)$$

$$\theta_0 = - \frac{L T_0}{\eta} = - \frac{L}{\eta} \frac{\bar{A}_0}{\kappa_a + \kappa_s + \frac{A^1 L}{\eta}}. \quad (13)$$

Как видно из (5)-(7), влажность воздуха и температура листа повышаются вдоль камеры, а интенсивность транспирации падает. Все эти изменения имеют характер показательной функции. При записи общего решения (5)-(7) введены следующие обозначения: \bar{A} - прирост влажности воздуха в камере, \bar{A}_0 - разность влажности листа и входящего воздуха при температуре листа $\alpha a / \eta$, т.е. когда вся поглощенная радиация расходуется на теплообмен, T_0 - интенсивность транспирации при $\xi = 0$.

Обычно [2, 5-7] диффузионные сопротивления находятся по формуле

$$\kappa_a + \kappa_b = \frac{\bar{A}_i - \frac{\bar{A}}{2}}{\bar{A}}, \quad (14)$$

где \bar{A}_i - определяется по температуре средней точки листа.

Формула (14) выполняется точно, если интенсивность транспирации и температура листа постоянны во всех точках листа или изменяются по линейному закону вдоль потока воздуха. Разлагая (6) и (7) в ряд, получаем

$$T = T_0 \left(1 - \frac{\xi}{\varrho} + \frac{1}{2} \frac{\xi^2}{\varrho^2} + \dots \right)$$

и

$$\theta = \theta_0 \left(1 - \frac{\xi}{\varrho} + \frac{1}{2} \frac{\xi^2}{\varrho^2} + \dots \right).$$

Когда $\xi/\varrho \ll 1$, зависимость T и θ от ξ получается линейной. Ошибка не превышает 5%, когда $1/2 \cdot (\xi^2/\varrho^2) < 0.05$, откуда при $\xi = 1$ получаем условие $\varrho > 3$. Разница между линейным приближением и естественным режимом листа в камере растет быстро, когда $\varrho < 3$. При этом формула (14) дает завышенные значения диффузионных сопротивлений. Это хорошо видно из данных работы [5], где полученные значения κ_b при малых скоростях потока воздуха больше измененных при больших скоростях потока.

Из формулы (8) видно, что единственным реальным способом получить необходимую линейность режима в камере яв-

ляется применение больших скоростей потока воздуха.

Типичные значения ν_a и η в листовых камерах $\nu_a \sim 1 \text{ сек} \cdot \text{см}^{-1}$ и $\eta \sim 10^{-3} \text{ кал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{сек}^{-1} \cdot (\text{°C})^{-1}$. Минимальное значение ν_a для одной стороны листа принимаем $\approx 1 \text{ сек} \cdot \text{см}^{-1}$. По этим данным $q = 3s/ld$. Условие $q > 3$ принимает вид $s/ld > 1$. Это значит, что в камере должна быть скорость потока воздуха по крайней мере $1 \text{ см}^3 \cdot \text{сек}^{-1}$ на 1 см^2 поверхности листа.

Применение формул (5)–(7) для расчета $\nu_a + \nu_s$ нецелесообразно, поскольку необходимо знать величину поглощенной в листе радиации.

При измерениях транспирации нельзя допускать насыщения воздуха водяными парами в камере. В таком случае часть воды конденсируется на стенках камеры и не доходит до психрометра. Используя формулу (5), можем вычислить наибольшую допустимую влажность во входящем воздухе (A_s):

$$A_s < A_0 - (e^{1/8} - 1) A'$$

Дополнительным условием при измерениях диффузионных сопротивлений является применимость формулы (14). При температуре камеры 25°C $A_0 = 23 \cdot 10^{-6} \text{ г} \cdot \text{см}^{-3}$ и $A' = 1.4 \cdot 10^{-6} \text{ г} \cdot \text{см}^{-3} \cdot (\text{°C})^{-1}$. Возьмем $\alpha Q = 9 \cdot 10^{-3} \text{ кал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{сек}^{-1}$ и $\eta = 1.17 \cdot 10^{-3} \text{ кал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{сек}^{-1} \cdot (\text{°C})^{-1}$, тогда $A_s < 18.8 \cdot 10^{-6} \text{ г} \cdot \text{см}^{-3}$, что соответствует $\approx 80\%$ относительной влажности входящего воздуха.

Интенсивность фотосинтеза находится в зависимости от транспирации листа. По работе [8] высокая интенсивность транспирации повышает сопротивление мезофилла, следовательно, уменьшается интенсивность фотосинтеза. Если отдельные участки листа в камере сильно отличаются по интенсивности транспирации, то каждый участок может иметь свою интенсивность фотосинтеза и суммарный эффект соответствует не только условиям CO_2 , света, температуры и т.д., а находится еще под влиянием неравномерного режима. Поэтому целесообразно уменьшить расхождение интенсивности транспирации в листовой камере.

По (6), (10) и (11) получаем для максимальной разности интенсивностей транспирации следующее выражение:

$$\Delta T = T_0 (1 - e^{-\frac{1}{\epsilon}}).$$

Здесь имеется две возможности уменьшения ΔT — во-первых, понижая уровень транспирации T_0 за счет повышения влажности, входящего воздуха и увеличения коэффициента теплообмена, во-вторых, увеличивая значение ϵ повышением скорости тока воздуха. При заданном уровне транспирации равномерный режим листа в камере получается только за счет повышения скорости потока воздуха.

Оценим теперь температурный режим листа. По (7) и (12) получаем для максимальной разницы температур отдельных точек листа в камере

$$\Delta t = \theta_0 (1 - e^{-\frac{1}{\eta}}),$$

и для средней температуры листа по (1)

$$t = \frac{\alpha Q - LT}{\eta}.$$

На стабилизацию температуры листа лучше всего влияет повышение значения коэффициента теплообмена.

При большом значении η температура листа становится приблизительно равной температуре камеры. Также подавляются расхождения в температурах отдельных участков листа. Самая большая ценность такого приема заключается в возможности измерения экспериментальных данных при строго фиксированной температуре листовой пластинки, например, при снятии световых и углекислотных кривых фотосинтеза.

Рассмотрим влияние отдельных факторов на режим листа.

К о э ф ф и ц и е н т т е п л о о б м е н а. При повышении значения η температурный режим листа стабилизируется, транспирация листа становится менее зависимой от поглощенной радиации. Несколько уменьшается значение ϵ , т.е. режим листа становится нелинейным, но это изменение относительно небольшое и существенного значения не

имеет.

Скорость потока воздуха на 1 см^2 поверхности листа. Большие скорости потока воздуха подавляют расхождения в интенсивностях транспирации и температуры отдельных участков листа в камере. Уменьшается γ_a и увеличивается γ . Режим листа становится линейным. Одновременно изменение влажности и концентрация CO_2 в прошедшем в камеру воздухе уменьшаются, и их определения связаны с большими погрешностями. Следовательно, здесь придется ограничиваться какой-то оптимальной скоростью тока воздуха, чтобы показатели режима листа в камере находились в определенных пределах и в то же время погрешность измерения CO_2 - обмена и транспирации не получилась слишком большой.

Влажность входящего воздуха влияет только на уровень транспирации листа, но не влияет на линейность режима камеры.

В итоге можно сказать, что камеры с линейным потоком воздуха должны иметь большой коэффициент теплообмена (узкий зазор между листом и камерой, порядка $\frac{1}{3}$ мм); скорость потока воздуха должна быть выбрана $\gg 1 \text{ см} \cdot \text{сек}^{-1}$ на 1 см^2 листовой поверхности. Целесообразно применять предварительно увлажненный воздух (до 60-80%).

Поступила в редакцию
1 февраля 1969 г.

Литература

1. Н и ч и п о р о в и ч А.А. О методах учета и изучения фотосинтеза как фактора урожайности. Труды Инст. Физиол. раст. АН СССР, 1955, № 10, 210-249.
2. G a a s t r e P. Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature and stomatal diffusion resistance. "Mededelingen van de

- Landbouwhogeschool te Wageningen", Nederland, 1959, 59, No. 13, 1-68.
3. A v e r y D.J. The supply of air to leaves in assimilation chambers. "J. Exptl. Bot.", 1966, 17, No.53, 655-677.
 4. D e c k e r J.P. The effect of air supply on apparent photosynthesis. "Plant Physiol.", 1947, 22, 561-571.
 5. S l a t y e r R.O, B i e r h u i z e n J.F. Transpiration of cotton laves under a range of environmental conditions in relation to internal and external diffusive resistances. "Aust. J. Biol. Sci.", 1964, 17, 115-130.
 6. H o l m g r e n P., J a r v i s P.G. and J a r v i s M.S. Resistances to carbon dioxide and water vapour transfer in leaves of different plant species. "Physiol. Planterum", 1965, 18, No. 3, 557-573.
 7. Л а й с к А., О я В., Р а х и М. Диффузионные сопротивления листьев в связи с анатомией. "Физиология растений (в печати).
 8. G a l e J., K o h l H.C., H a g a n R.M. Mesophyll and stomatal resistances affecting photosynthesis under varying conditions of soil water and evaporation demand. "Israel J. Bot.", 1966, 15, No. 2, 64-71.

Microclimatic Conditions in Leaf Chambers

V. Oja

When the CO_2 exchange and the transpiration of a leaf are measured simultaneously, the difference between the relative changes of the CO_2 and H_2O concentrations occurs in the leaf chamber. Stomatal resistance to CO_2 is 1.7 times greater than that to water vapour, besides there exists mesophyll resistance to CO_2 only. When the

CO₂ concentration changes to 30% of its initial value in the leaf chamber, the humidity difference between the leaf and the ambient air changes more than 60%. In the present paper an attempt is made to describe effects caused by changes in air humidity due to transpiration in the leaf chamber.

The solution of a system of equations (1)-(4) gives us the values of air humidity (5), transpiration (6) and leaf temperature (7).

The following symbols are used:

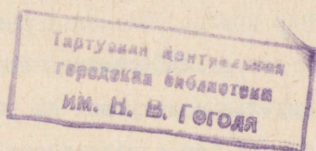
x - distance from the front edge of the leaf in the chamber, l , d - length and width of the chamber in cm, v - air velocity in $\text{cm}^3 \cdot \text{sec}^{-1}$, r_s , r_a - diffusive resistances of stomata and a boundary layer in $\text{sec} \cdot \text{cm}^{-1}$, αQ - absorbed radiation in $\text{cal} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$, L - evaporation heat of water in $\text{cal} \cdot \text{g}^{-1}$, T - transpiration rate in $\text{g} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$, η - heat exchange coefficient of the leaf in leaf chamber in $\text{cal} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1} \cdot ^\circ\text{C}^{-1}$, t - difference between leaf and chamber temperatures in $^\circ\text{C}$, A_i , A - water vapour concentration inside the leaf and in the air in $\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$, A_o - saturating water vapour concentration at the chamber temperature in $\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$, A' - derivative by temperature from saturating water vapour concentration in $\text{g} \cdot \text{cm}^{-3} \cdot ^\circ\text{C}^{-1}$, A_s - water vapour concentration in the incoming air in $\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$.

The parameter ρ (8) characterizes the linearity of the regime in the leaf chamber. For large values of ρ ($\rho \gg 1$) we get a simple formula (14) for determining $r_s + r_a$, which is widely used [2, 5-7]. For the typical values of r_s and η in the leaf chambers formula (14) is valid with an accuracy above 5% when air velocity exceeds $1 \text{ cm}^3 \cdot \text{sec}^{-1}$ per 1 cm^2 of the leaf surface area.

To carry out a methodically irreproachable experiment it is desirable that the values of the transpiration rate and the leaf temperature should be maintained constant in all parts of the leaf enclosed in the leaf

chamber. Analysis of formulas (5)-(13) shows that minimal differences in the transpiration rate and the leaf temperature are obtained when large values of air velocity are used and when the leaf chamber has a great heat exchange coefficient (i.e. the distance between the leaf surface and the chamber walls should be under 1 mm).

The relative humidity of the incoming air must be less than 80% to avoid condensation in the leaf chamber due to leaf transpiration.



Содержание

Х. Т о о м и н г. О теоретически возможном к.п.д. фотосинтеза с учетом дыхания	5
Х. Т о о м и н г. О факторах, определяющих радиацию приспособления у растений	26
А. К а л л и с. Коэффициенты поглощения ФАР растительным покровом на разных широтах . .	44
А. Л а й с к. Фотосинтез листа с учетом адаптации устьиц по CO_2	64
А. Л а й с к. Световые кривые фотосинтеза для оптически толстых листьев	93
Х. М о л д а у. О сопротивлениях транспирации в газовой фазе	117
Х. М о л д а у. Сопротивления устьиц в естественных условиях	132
В. О я. Аппаратура для исследования диффузионных сопротивлений амфистоматических листьев	145
В. О я. микроклиматические условия в листовых камерах	164

Contents

H. T o o m i n g.	Maximum Efficiency of PhAR Energy Conversion of Plant Leaves with Regard to Respiration	5
H. T o o m i n g.	On Factors Determining the Ir- radiation Density of Adaptation by Plants	26
A. K a l l i s.	Absorption Coefficients of PhAR of Plant Communities at Different Latitu- des	44
A. L a i s k.	Leaf Photosynthesis Considering Stomatal Adaptation to CO ₂	64
A. L a i s k.	Light Curves of Photosynthesis Considering Light Profile in the Leaf . .	93
H. M o l d a u.	On Transpiration Resistances in the Vapour Phase	117
H. M o l d a u.	Stomatal Resistances in Situ . . .	132
V. O j a.	Apparatus for Determining Diffusive Resistance of Amphistomatous Leaves . . .	143
V. O j a.	Microclimatic Conditions in Leaf Chambers	164

ВОПРОСЫ ЭФФЕКТИВНОСТИ ФОТОСИНТЕЗА

На русском и английском языках
Редакционно-издательский совет Академии наук
Эстонской ССР, Таллин, ул.Сакала, 3.

Ответственный редактор О.Авасте
Редактор А.Рийвес

Подписано к печати 9/IV 1969 г. Печ. листов II,0.
(условных IO,2). Учет.-издат. листов 7,63.
Тираж 950 экз. Бумага 30x42. 1/4. МВ- 01771.

Заказ 437.

Ротапринт ТГУ. ЭССР, г.Тарту, ул. Пялсоони, 14.

Цена 76 коп. 3.

Цена 76 коп. ^{S.}

Рис. А - 2905

13

133 046

TÜ RAAMATUKOGU



1 0300 01240120 6