

М. РАХИ

ОБ АНАТОМИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРАХ ЛИСТА В СВЯЗИ С ДИФФУЗИОННЫМИ СОПРОТИВЛЕНИЯМИ

Несмотря на большое количество работ по анатомии листа, на ее количественную связь с фотосинтезом уделено мало внимания. Корреляция фотосинтеза с такими анатомическими признаками листа, как поверхностная плотность, средний диаметр клеток мезофилла, наблюдалась только для ограниченной группы видов (McClendon, 1962; El-Sharkawy, Hesketh, 1965) или в пределах одного вида (Wilson, Cooreg, 1967).

Измеренные в природе интенсивности фотосинтеза на единицу площади листа при атмосферной концентрации CO_2 (0,03%) и световом насыщении колеблются в зависимости от вида растения от нескольких до 60—70 мг $\text{CO}_2 \cdot \text{дм}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$. Такие колебания можно объяснить:

1) различиями в концентрации акцептора световой энергии — хлорофилла; 2) различиями в пропускной способности биохимических реакций; 3) недостатком CO_2 в хлоропластах, т. е. различиями в физическом диффузионном сопротивлении для CO_2 .

С общепринятой точки зрения концентрация хлорофилла в листе избыточна и связь между нею и фотосинтезом возможна только при слабой интенсивности освещения (Kranz, 1966; Šestak, 1966), но имеющимися экспериментальными данными эта связь не всегда подтверждается.

Как показано в работе З. Шестака (Šestak, 1967), противоречия в экспериментальных данных объясняются различиями в методике измерения фотосинтеза (разные концентрации CO_2 , освещение), а также изменениями концентрации и активности хлорофилла в листе в течение вегетации.

Главным фактором, ограничивающим фотосинтез (особенно при атмосферной концентрации CO_2), считается физическое диффузионное сопротивление для CO_2 и в некоторой степени пропускная способность биохимических реакций (Schroeder, 1924; Gaastra, 1959, 1962; Hesketh, 1963; Hesketh, Moss, 1963). Экспериментальные данные, подтверждающие вышесказанное, можно резюмировать следующим образом:

1) имеется линейная зависимость фотосинтеза от концентрации CO_2 до 0,08—0,1%;

2) относительно незначительные межвидовые различия в фотосинтезе при малой интенсивности света и большие при световом насыщении.

Если рассматривать фотосинтез и транспирацию как процессы диффузии CO_2 и H_2O , то суммарное сопротивление диффузии для CO_2 — R' и для H_2O — R можно расчленить на отдельные звенья, каждое из которых связано с определенным анатомическим элементом листа.

Суммарное сопротивление диффузии для H_2O (R) состоит из последовательных сопротивлений: прилистового (r_a) и эпидермального (r_e). Последнее (r_e) можно рассматривать как параллельное включение устьичного (r_s) и кутикулярного (r_c) сопротивлений, т. е. $1/r_e = 1/r_s + 1/r_c$. При таком упрощении в r_e включается также сопротивление интерцеллюляров (r_i), так как испарение происходит с поверхности клеток мезофилла.

Суммарное сопротивление диффузии для CO_2 (R') делят на три части: r'_a , r'_s и сопротивление мезофилла — r'_m . Из них r'_a и r'_s общие для H_2O и CO_2 , что позволяет их определить через транспирацию. Какие же факторы влияют на отдельные диффузионные сопротивления?

Прилистовое сопротивление (r_a) определяется скоростью ветра, структурой поверхности, размерами листа и обычно не подчиняется регулировке со стороны растения. Исключением являются некоторые злаки, у которых скручивание листьев можно рассматривать как регулировку транспирации через r_a . Значения прилистового сопротивления, измеренные в природе, колеблются в пределах $1,5—0,05 \text{ сек}\cdot\text{см}^{-1}$ (Slatyer, 1966; Hunt и др., 1968) и составляют обычно незначительную долю из R и R' .

Для кутикулярного сопротивления (r_c) экспериментально показана его зависимость от температуры и освещения (Holmgren и др., 1965), по некоторым же данным (Slatyer, Bierhuizen, 1964) r_c постоянная величина. Роль r_c в эффективности транспирации обсуждается позднее.

Устьичное сопротивление (r_s) определяется числом и размерами устьиц и является регулируемым звеном в цепи R .

Для r_i , величина которого зависит от размеров межклетников, экспериментальных данных мало. По работе Ф. Л. Милторпа (Milthorpe, Spencer, 1957), r_i пшеницы составляет $<2\%$ от r_e . На хлопчатнике (*Gossypium hirsutum*) теоретически и экспериментально получено $r'_i = 3,7 \text{ сек}\cdot\text{см}^{-1}$ (Jarvis и др., 1967), но необходимо учесть, что это значение получено с помощью диффузии через лист.

Так как скорость диффузии CO_2 в воде примерно в 10^4 раз меньше, чем в воздухе, то r'_m уменьшают структурные особенности, которые укорачивают путь диффузии в жидкой фазе. К ним относятся:

1) увеличение внутренней поверхности (площадь (см^2) поверхности клеток, граничащая с межклетником в листе, в расчете на 1 см^2 поверхности листа) и расчлененности межклетников;

2) уменьшение размеров клетки, т. е. увеличение отношения между поверхностью и объемом;

3) уменьшение расстояния между хлоропластами и клеточной стенкой, и накопление хлоропластов в клетке у той части стенки, которая граничит с межклетником.

Имеющиеся в литературе экспериментальные данные диффузионных сопротивлений листа приведены в табл. 1. К сожалению, данных о структуре R и R' мало, хотя они и представляют большой интерес с точки зрения экологии.

В последующей части работы сделана попытка применить анатомические характеристики листа для расчета диффузионных сопротивлений, а также оценить влияние отдельных сопротивлений на эффективность транспирации.

Материал и методика

Экспериментальный материал по анатомии листьев накоплен летом 1968 г. в заповеднике полуострова Пухту (западное побережье Эстонской ССР). В большинстве случаев анатомические исследования сопряжены с экспериментальными определениями

Таблица 1

Диффузионные сопротивления для H_2O (r_a, r_s, r_c) и CO_2 (r'_s, r'_m) в сек. см⁻¹

Вид	r_a	r_s	r_c	r'_s	r'_m	R/R'	Источник
<i>Populus tremula</i>	0,51—0,70	2,29—2,33	—	3,89—3,96	5,3—9,0	0,20—0,29	Holmgren и др., 1965*
<i>Betula verrucosa</i>	0,67—0,89	0,92—1,42	56—83	1,56—2,41	9,8—6,3	0,20—0,23	"
<i>Quercus robur</i>	0,69—0,96	6,7—17,8	150—460	11,3—30,3	9,6—10,6	0,33—0,34	"
<i>Acer platanoides</i>	0,68—0,69	4,7—13,9	79—140	8,0—23,7	7,3—9,7	0,24—0,33	"
<i>Lamium galeobdolon</i>	0,93	7,6	29,4	12,9	14,3	0,30	"
<i>Helianthus annuus</i>	0,52—0,55	0,34—0,54	—	0,58—0,92	2,3—2,4	0,22—0,27	"
То же	0,6	1,0	—	1,7	1,5(0,8)	0,38	El-Sharkawy, Hesketh, 1965
" <i>Atriplex halimus</i>		2,0(1,3)	11	3,4(2,2)	5—7	0,19—0,24	Whiteman, Koller, 1967**
<i>Pinus halepensis</i>		5,6—6,0(2,8)	37—40	9,5—10,2(4,8)	10—15	0,23—0,30	"
<i>Kochia indica</i>		4,2	36	7,1	17—20	0,15—0,17	"
<i>Haloxylon articulatum</i>		2,09(0,9)	11	3,4(1,5)	2—4	0,27—0,37	"
<i>Reaumuria hirtella</i>		5,5(3,5)	98	9,3(5,9)	0,75	0,54	"
<i>Zygophyllum dumosum</i>		3,5(2,7)	12	5,9(4,6)	1,5	0,47	"
<i>Zea mays</i>		2,8(1,7)	24	4,8(2,9)	2,5	0,39	"
<i>Gossypium hirsutum</i>	0,6	0,9	—	1,5	1,0	0,43	El-Sharkawy, Hesketh, 1965*
То же	0,6	1,2	—	2,0	2,9	0,31	"
" <i>Nicotiana tabacum</i>	1,6—3,5	2,4—4,7	—	4—8	2,5—14,5		Bierhuizen, Slatyer, 1964***
<i>Phaseolus vulgaris</i>	0,6	1,1—1,9	32,3	1,9—3,2	6,3—7,6	0,31	Slatyer, Bierhuizen, 1964
<i>Stylosanthes humilis</i>	2,5	2,3	—	3,9	5,5		El-Sharkawy, Hesketh, 1965
	0,16	(1,0)	35	3,84(1,7)	1—25	0,43	Gale и др., 1966
					1,05		Begg, Jarvis, 1968

* Измерения при концентрации CO_2 0,0257—0,0309%; различия в r_a обусловлены листовыми камерами.** Измерения при концентрации CO_2 0,032%; минимальные значения r_s (в скобках) зарегистрированы при отсутствии CO_2 ;*** Измерения при концентрации CO_2 0,02—0,2%; r_s включает r_a .

диффузионных сопротивлений листа того же вида. Описание аппаратуры и методы измерений диффузионных сопротивлений приведены в работе В. Оя (Оя, 1969). Материал для анатомических препаратов был по возможности собран с того же растения, на котором проводились экспериментальные определения R , или по крайней мере с растения того же места обитания.

Пробы для фиксации были взяты из средней части листа. На том же листе определялось число устьиц (n) и размеры устьичной щели, а также объем межклетников (V_{in}) путем водной инфильтрации. Материал фиксировался вакуумным способом фиксатором Навашина, обезжизнялся третичным бутиловым спиртом и заливался парафином. Срезы (10 μ к) в двух плоскостях — поперечной и парадермальной — окрашивались железным гематоксилином Гейденгайна. По анатомическим препаратам определялись следующие параметры: толщина листовой пластинки (τ_l) и мезофилла (τ_m), длина устьичной трубки (l), внутренняя поверхность (M) и относительный объем межклетников (V_{if}) (табл. 2).

Таблица 2

Данные анатомических измерений

Вид	τ_l/τ_m	V_{in}	V_{if}	M	M/V_{in}
<i>Caltha palustris</i>	220/186	8,4 28	34	9,8(4)	1,17
<i>Ranunculus cassubicus</i>	220/175	9,5 33	31	4,4(3)	0,46
<i>Hepatica nobilis</i>	171/113	4,0 23	24	5,2(2)	1,30
<i>Mercurialis perennis</i>	74/42	2,5 17	—	—	—
<i>Acer platanoides</i>	107/84	— —	24	9,9(6)	3,9*
<i>Aegopodium podagraria</i>	108/72	— —	—	—	—
<i>Succisa pratensis</i>	162/129	— —	20	5,7(1)	1,5*
<i>Betula verrucosa</i>	151/124	— —	26	8,1(4)	2,1*
<i>Quercus robur</i>	180/143	— —	17	11,7(2)	3,8*
<i>Syringa vulgaris</i>	100/58	— —	—	—	—
<i>Viola mirabilis</i>	100/58	3,6 24	23	5,7(2)	1,58
<i>Campanula trachelium</i>	130/95	4,7 24	27	10,9(2)	2,32
<i>Helianthus annuus</i>	173/144	4,9 35	28	14,2(2)	2,90
<i>Primula veris</i>	140/110	10,1 31	21	8,9(3)	0,88
<i>Allium ursinum</i>	135/96	6,7 24	24	7,0(3)	1,04
<i>Lilium martagon</i>	144/115	12,1 33	27	7,0(3)	0,58
<i>Polygonatum officinale</i>	147/91	3,4 21	20	5,6(2)	1,65
<i>Convallaria maialis</i>	118/91	3,6 20	22	9,0(3)	2,5
<i>Listera ovata</i>	196/118	22,2 42	—	—	—
<i>Phragmites communis</i>	192/170	— —	29	32,6(1)	6,0*

Примечание. τ_l — толщина листа (μ к); τ_m — толщина мезофилла (μ к); V_{in} — объем межклетников, определенный по инфильтрации (в $10^{-3} \cdot \text{см}^3 \cdot \text{см}^{-2}$ и %); V_{if} — то же, определенное планиметрированием (%); M — внутренняя поверхность $\text{см}^2 \cdot \text{см}^{-2}$, в скобках указано число измерений; M/V_{in} в $10^3 \cdot \text{см}^2 \cdot \text{см}^{-3}$.

* Расчет основывается на V_{if} и τ_l .

Объем межклетников (V_{in}) определялся по приросту веса листовых высечек после инфильтрации водой вакуумным способом. При определении относительного объема межклетников (%) плотностью листовой ткани считалось $1 \text{ г} \cdot \text{см}^{-3}$. Ошибки при определении V_{in} вызваны неполным наполнением водой межклетников, особенно у толстых ксероморфных листьев. Кроме того, другим источником ошибок, особенно при сильном водном дефиците, является сам объем инфильтрированной воды, который оказывается больше объема межклетников. Для некоторых видов определение объема межклетников путем инфильтрации оказалось невозможным (закрытые устья) и относительный объем определялся планиметрированием V_{if} снимков поперечного среза листа. Совпадение V_{in} и V_{if} можно считать хорошим (табл. 2).

Точная, но очень трудоемкая методика определения внутренней поверхности (M) приведена в работе Ф. М. Туррелла (Turrell, 1936), где M определялась по крупномасштабным рисункам препаратов, измеряя курвиметром суммарную длину (S) контуров, разграничивающих межклетники. Внутренняя поверхность листа (M) вычислялась по формуле

$$M = k \cdot S/S', \quad (1)$$

где S' — длина измеренной части среза, k — коэффициент, учитывающий наклон поверхности клеток к плоскости среза. Численное значение k зависит от формы клеток и колеблется в пределах от $4/\pi$ (шарообразные клетки) до $\pi/2$ (цилиндрические клетки в продольном разрезе). Нами использован для всех видов $k = 1,3$. При сравнении наших данных по M с данными литературы (Turrell, 1936, 1965; El-Sharkawy, Hesketh, 1965), нужно учитывать, что в этих работах M отнесена к площади обеих сторон листа и поэтому значения M , полученные нами, для сравнения нужно умножить на 2.

Из-за трудоемкости определения M велись поиски легко определяемых признаков листа, которые находились бы в тесной корреляции с внутренней поверхностью. В качестве таковых предложены длина палисадной клетки (Pickett, Birkeland, 1942), толщина листа (Turrell, 1965) и объем межклетников (Turrell, 1936).

В принципе можно ожидать наиболее тесную корреляцию между M и средней длиной палисадной клетки, так как на долю палисадной ткани приходится основная часть внутренней поверхности. Среди изученных нами видов достоверной корреляции между M и другими анатомическими параметрами (τ_e , τ_m , V_{in}) найти не удалось (табл. 2).

Как показано в тщательной методической работе Е. Ниуса (Nius, 1931), линейные размеры устьичной щели заметно изменяются при фиксации, причем в разном направлении. Поскольку мы не имели возможности определить размеры устьичной щели на интактных листьях, для вычисления минимального r_s применялись средние размеры щели, определенные на срезанном или оторванном эпидермисе в дистиллированной воде. При этом устьичные щели приобретают максимально возможные размеры.

Среднее число и размеры устьиц приведены в табл. 3. Теоретические значения минимального r_s вычислялись по формуле Пенмана и Скофильда (Penman, Schofield, 1951):

$$r_s = \frac{1}{nD} \left(\frac{l}{\pi ab} + \frac{1}{2\sqrt{ab}} \right), \quad (2)$$

где n — число устьиц на $см^2$, D — диффузионный коэффициент для водяного пара ($0,26 \text{ см}^2 \cdot \text{сек}^{-1}$), l — длина устьичной трубки, a , b — полуоси устьичной щели ($см$). Для амфистоматических листьев суммарный r_s вычислялся как параллельное включение сопротивлений нижней и верхней стороны.

В расчетах r'_m необходимо сделать ряд упрощений. Рассмотрим хлоропласты как поглощающие CO_2 поверхности, которые покрывают часть κ внутренней поверхности хлоренхимы и находятся на расстоянии λ от разграничивающей поверхности. Так как M включает также внутреннюю поверхность нефотосинтезирующих клеток (эпидермис), составляющую $\sim 0,6$, то

$$r'_m = \lambda/D_l \beta \kappa (M - 0,6), \quad (3)$$

где D_l — постоянная диффузия CO_2 в растительной ткани ($8 \cdot 10^{-6} \text{ см}^2 \cdot \text{сек}^{-1}$), β — коэффициент растворимости CO_2 в воде (0,68); λ — в $см$. Как видно, формула (3) содержит 3 параметра (λ , M и κ), учитывающих анатомию листа. Из них наиболее достоверные значения можно получить для M , сложнее обстоит дело с κ и особенно с λ .

В работе И. Влодека (Wlodek, 1923) приведены данные, по которым можно вычислить покрытость всей внутренней поверхности палисадных клеток хлоропластами ($\sim 0,1$), но отсутствуют данные о величине M . По парадермальным срезам палисадной ткани нами получено $\kappa = 0,7 \dots 1,0$, для губчатой ткани $\kappa = 0,1 \dots 0,2$.

Таблица 3

Число устьиц и размеры устьичной щели

Вид	n_1	n_2	$2a_1$	$2b_1$	l_1	$2a_2$	$2b_2$	l_2
<i>Gailtha palustris</i>	42,1 ± 8,5 (48)	21,8 ± 4,4 (20)	36,4 ± 4 (25)	9,9 ± 2,6 (25)	13,2 (10)	31,8 ± 4,6 (25)	8,4 ± 1,8 (25)	13,7 (10)
<i>Hepatica nobilis</i>	38,0 ± 5,6 (78)	4,3 ± 2,6 (43)	38,0 ± 2,5 (30)	12,7 ± 2,0 (30)	17,2 (10)	—	—	—
<i>Mercurialis perennis</i>	40,3 ± 6,0 (35)	0	17,4 ± 3,1 (41)	4,6 ± 2,1 (41)	10,7 (10)	0	0	0
<i>Aegopodium podagraria</i>	66,1 ± 7,4 (13)	0	18,1 ± 2 (55)	3,9 ± 1,3 (55)	10,6 (10)	0	0	0
<i>Succisa pratensis</i>	105,8 ± 13,3 (20)	69,0 ± 10,6 (18)	19,4 ± 2,2 (28)	9,5 ± 1,7 (28)	12,3 (10)	24,7 ± 1,5 (20)	7,7 ± 1,1 (20)	12,5 (10)
<i>Betula verrucosa</i>	38,8 ± 4,3 (20)	0	31,4 ± 4,2 (31)	9,7 ± 1,5 (31)	10,0 (10)	0	0	0
<i>Syringa vulgaris</i>	170 ± 4 (30)	0	15,3 ± 2,4 (30)	6,1 ± 1,2 (30)	10,0 (10)	0	0	0
<i>Viola mirabilis</i>	57,1 ± 5 (48)	5,3 ± 2,2 (16)	—	—	—	—	—	—
<i>Campanula trachelium</i>	125 ± 11 (37)	0	15,5 ± 2,4 (42)	5,5 ± 1,5 (42)	7,6 (10)	0	0	0
<i>Primula veris</i>	88,5 ± 8,2 (29)	4,8 ± 1,6 (20)	14,9 ± 2,1 (30)	2,5 ± 0,9 (30)	7,3 (10)	—	—	7,4 (10)
<i>Allium ursinum</i>	50,0 ± 4,1 (15)	0	25,8 ± 2,0 (54)	9,4 ± 2,1 (54)	15,1 (10)	0	0	0
<i>Lilium martagon</i>	35,4 ± 3,1 (19)	0	51,7 ± 5,6 (30)	17,9 ± 3,4 (30)	16,0 (10)	0	0	0
<i>Polygonatum officinale</i>	59,4 ± 7,8 (21)	0	12,9 ± 2,6 (31)	1,7 ± 1,0 (31)	12,7 (10)	0	0	0
<i>Convallaria maialis*</i>	32,6 ± 3,5 (29)	24,1 ± 3,5 (20)	26,3 ± 5,4 (30)	7,5 ± 1,2 (30)	19,0 (10)	30,4 ± 5,1 (30)	7,3 ± 1,3 (30)	19,1 (10)
<i>Listera ovata</i>	22,9 ± 3,3 (58)	0	47,6 ± 3,8 (60)	23,6 ± 3,7 (60)	17,6 (10)	0	0	0

Примечание. n_1 — среднее число устьиц на 1 мм² на нижней стороне листа, n_2 — то же на верхней стороне листа; $2a_1$ — длина устьичной щели (мк) нижней стороны листа; $2a_2$ — то же на верхней стороне листа; $2b_1$ — ширина устьичной щели (мк) нижней стороны листа; $2b_2$ — то же на верхней стороне листа; l_1 — длина устьичной трубки (мк) на нижней стороне листа; l_2 — то же на нижней стороне листа; в скобках указано число измерений.

— Данные отсутствуют.

* Растение, растущие под пологом леса.

Учитывая, что свыше половины внутренней поверхности сосредоточено в палисадной ткани, возьмем для всех видов $\kappa = 0,8$.

Точно определить λ трудно, так как оно зависит от расположения и размеров хлоропластов и от толщины клеточной стенки, которые меняются в процессе изготовления препарата. По нашим измерениям $\lambda \sim 1$ мк.

Результаты и обсуждение

Результаты расчетов и измерений r_s приведены на рис. 1. Можно заметить, что минимальные измеренные сопротивления у четырех видов почти совпадают с расчетными. Некоторые большие расхождения (*Allium ursinum*, *Ranunculus cassubicus*) можно объяснить измерениями на старых растениях, закончивших вегетативный рост и имеющих заниженные фотосинтез P и транспирацию T .

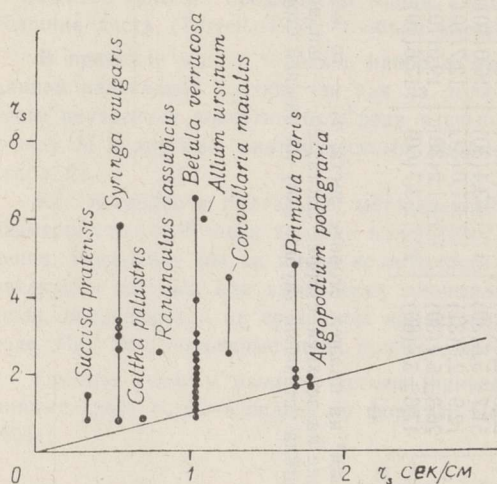


Рис. 1. Расчетные (ось абсцисс) и экспериментальные (ось ординат) устьичные сопротивления (r_s) для водяного пара.

Обычно высокие по сравнению с расчетными измеренные r_s объясняются тем, что они включают также r_i (Holmgren и др., 1965). Для листьев *Ranunculus cassubicus* расчетным путем, используя формулы М. С. Джарвиса (Jarvis и др., 1967), получено $r'_i = 0,25$ сек·см⁻¹, что составляет менее 1% от измеренного R' . Приблизительно такие же значения ($r'_i < 0,3$ сек·см⁻¹) получены и для других видов. Поэтому, учитывая малые значения r_i , можно предположить, что главной причиной расхождения теории и эксперимента в данном случае является режим в листовой камере, при котором устьица не открываются до анатомически возможного предела.

Расчет r'_m менее точный по сравнению с r_s , так как единственным меняющимся параметром является M . Результаты вычислений и экспериментов по r'_m приведены на рис. 2. Закономерность та же, что и при r_s — большинство расчетных r'_m меньше измеренных. Большой разброс измеренных r'_m в пределах одного вида может быть объяснен изменениями сопротивления карбоксилирования (Chartier, 1966), которое также входит в r'_m . Далее, λ и κ данного листа могут отличаться от принятой величины. Несмотря на сделанные упрощения, на основе измерений относительно узкой экологической группы растений можно предположить, что внутренняя поверхность листа является подходящей характеристикой для оценки минимального сопротивления мезофилла.

Далее рассматривается, каким образом диффузионные сопротивления листа влияют на эффективность транспирации. Нужно отметить, что измерение эффективности транспирации листа связано с некоторыми трудностями. Используемый обычно коэффициент транспирации является интегральной характеристикой, зависящей от ряда внешних и внутренних

факторов (дефицит диффузионного давления H_2O , потери на дыхание) и мало отражает эффективность транспирации листа.

Более подходящей характеристикой эффективности транспирации листа является отношение R/R' , предложенное в работе П. Гаастра (Gaastra, 1959), которое пропорционально P/T листа

$$R/R' = r_a + r_e/r'_a + r'_e + r'_m \quad (4)$$

Как видно из формулы (4), наиболее эффективной транспирацией обладают листья, у которых $r'_m \rightarrow 0$ или $r'_a + r'_e \gg r'_m$. Учитывая, что отношение коэффициентов диффузии CO_2 и H_2O равно 1,7 (Slatyer, Jarvis, 1966), $r'_a = 1,7 r_a$ и $r'_s = 1,7 r_s$, в идеальном случае $R/R' \rightarrow 0,59$. Из табл. 1 явствует, что больше всего соответствуют этому идеалу некоторые пустынные многолетники: *Haloxylon articulatum* и *Reamuria hirtella*.

Если учесть, что для CO_2 кутикулярное сопротивление $r'_c \rightarrow \infty$, формулу (4) можно переписать следующим образом:

$$R/R' = \frac{r_a + r_s r'_c / r_s + r_c}{r'_a + r'_s + r'_m} \quad (5)$$

где максимальное значение отношения R/R' соответствует наиболее экономному использованию воды. Дифференцируя формулу (5) по r_s , получим условие для максимума R/R' :

$$1,7(r_a + r_c)r_s^2 + 3,4r_a r'_c r'_s - r_c^2 r'_m = 0. \quad (6)$$

Таблица 4

Оптимальные устьичные сопротивления (r_s) (сек · см⁻¹) в зависимости от r'_m и r_c

r'_m	r_c			
	40	75	150	300
0,75 (M=31)	3,7	5,3	7,6	11
1,5 (M=16)	5,4	7,6	11	15,8
5 (M=5,2)	10,3	14,3	20,5	29,2

Оптимальные значения устьичных сопротивлений (r_s) в зависимости от r'_m и r_c приведены в табл. 4.

Расчеты эффективности транспираций P/T (мг CO_2 /мг H_2O) проведены для естественной концентрации CO_2 при дефиците диффузионного давления H_2O $35,1 \cdot 10^{-6}$ г · см⁻³ и $r_a = 0,5$ сек · см⁻¹. Результаты приведены на рис. 3. Как показывают табл. 4 и рис. 3, при высоком r_c наблюда-

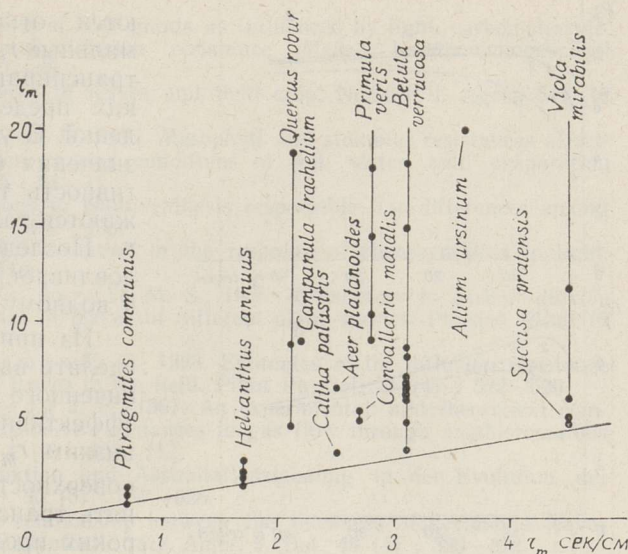


Рис. 2. Расчетные (ось абсцисс) и экспериментальные (ось ординат) сопротивления мезофилла (r'_m) для CO_2 .

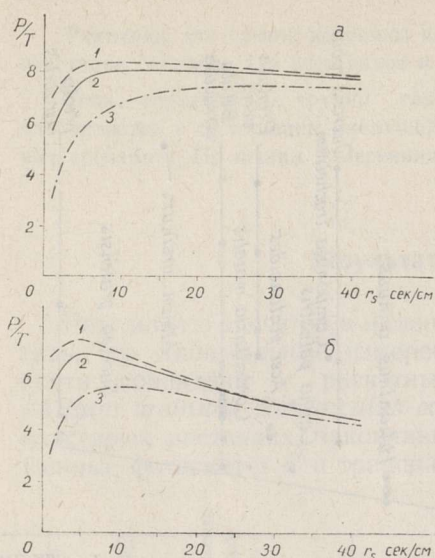


Рис. 3. Эффективность транспирации $P/T \cdot 10^{-3}$ в зависимости от сопротивлений устьиц (r_s) и мезофилла (r_m) при двух кутикулярных сопротивлениях (r_c):

а — $r_c = 300 \text{ сек} \cdot \text{см}^{-1}$ и
б — $r_c = 40 \text{ сек} \cdot \text{см}^{-1}$;

1 — $r'_m = 0,75 \text{ сек} \cdot \text{см}^{-1}$, 2 — $r'_m = 1,5 \text{ сек} \cdot \text{см}^{-1}$, 3 — $r'_m = 5 \text{ сек} \cdot \text{см}^{-1}$.

откуда видно, что у большинства пустынных растений $r'_s > r'_m$ (Whitman, Koller, 1967), а у изученных нами мезофитов $r'_s < r'_m$, за исключением тростника (высокая М). Аналогичные результаты получены в работе П. Холмгрена и др. (Holmgren и др., 1965). При этом среднее r'_m у мезофитов выше, чем у пустынных растений.

Известно, что r_s (устьица) реагирует на изменения водного дефицита, тем самым изменяя P/T . Нерешенным остается вопрос, как изменяется r'_m в зависимости от водного дефицита, и направлены ли эти изменения на сохранение наибольшего P/T . Поэтому большой интерес с точки зрения экологии представляет выявление структуры R и R' у растений разных экологических групп.

ЛИТЕРАТУРА

- Оя В., 1969. Аппаратура для исследования диффузионных сопротивлений амфиотоматических листьев. В сб.: Вопросы эффективности фотосинтеза. Тарту: 143—154.
- Begg J. E., Jarvis P. G., 1968. Photosynthesis in Townsville lucerne (*Stylosanthes humilis* H. B. K.). Agric. Meteorol. 5 (2): 91—109.
- Bierhuizen J. F., Slatyer R. O., 1964. Photosynthesis of cotton leaves under a range of environmental conditions in relation to internal and external diffusive resistance. Austral. J. Biol. Sci. 17 (2): 348—359.
- Chartier P., 1966. Etude théorique de l'assimilation brute de la feuille. Ann. Physiol. veg. 8 (3): 167—196.
- El-Sharkawy M., Hesketh J., 1965. Photosynthesis among species in relation to characteristics of leaf anatomy and CO_2 diffusion resistances. Crop Sci. 5 (6): 517—521.

ются относительно высокие оптимальные r_s и высокая эффективность транспирации сохраняется в широких пределах устьичных сопротивлений. С уменьшением r_c снижаются значения оптимальных r_s и эффективность транспирации падает, сужаются также пределы оптимальных r_s . Последнее обстоятельство обуславливает более высокие требования к водному режиму растений.

Из приведенных расчетов можно сделать вывод, что в условиях ограниченного водоснабжения наиболее эффективны листья с высоким r_c и низким r'_m (с большой внутренней поверхностью), что позволяет изменять транспирацию (через r_s) в широких пределах, сохраняя при этом максимально возможное P/T .

В действительности у ксерофитов и наблюдаются признаки, которые обеспечивают высокие r_c и низкие r'_m : сильно развитый кутикулярный слой, малые размеры клетки, мощная палисадная ткань (Turrell, 1936, 1965; Shields, 1950; Рyyкö, 1966).

Вышеприведенные рассуждения подтверждаются данными табл. 1, откуда видно, что у большинства пустынных растений $r'_s > r'_m$ (Whitman, Koller, 1967), а у изученных нами мезофитов $r'_s < r'_m$, за исключением тростника (высокая М). Аналогичные результаты получены в работе П. Холмгрена и др. (Holmgren и др., 1965). При этом среднее r'_m у мезофитов выше, чем у пустынных растений.

Известно, что r_s (устьица) реагирует на изменения водного дефицита, тем самым изменяя P/T . Нерешенным остается вопрос, как изменяется r'_m в зависимости от водного дефицита, и направлены ли эти изменения на сохранение наибольшего P/T . Поэтому большой интерес с точки зрения экологии представляет выявление структуры R и R' у растений разных экологических групп.

- Gaastra P., 1959. Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature and stomatal diffusion resistance. Meded. Landbouwhogeschool Wageningen 59 (13) : 1—68.
- Gaastra P., 1962. Photosynthesis of leaves and field crop. Netherl. J. Agric. Sci. 10 (5) : 311—324.
- Gale J., Kohl H. C., Hagan M. R., 1966. Mesophyll and stomatal resistances affecting photosynthesis under varying conditions of soil, water and evaporation demand. Israel J. Bot. 15 : 64—71.
- Hesketh J. D., 1963. Limitations to photosynthesis responsible for differences among species. Crop Sci. 3 (6) : 493—496.
- Hesketh J. D., Moss D., 1963. Variation in the response of photosynthesis to light. Crop Sci. 3 (2) : 107—110.
- Holmgren P., Jarvis P. G., Jarvis M. S., 1965. Resistances to carbon dioxide and water vapour transfer in leaves of different plant species. Physiol. Plant 18 (3) : 557—573.
- Hunt L. A., Impens I. I., Lemon E. R., 1968. Estimates of the diffusion resistance of some large sunflower leaves in the field. Plant Physiol. 21 (4) : 522—526.
- Jarvis P. G., Rose C. W., Begg J. E., 1967. An experimental and theoretical comparison of viscous and diffusive resistances to gas flow through amphistomatous leaves. Agric. Meteorol. 4 (2) : 103—117.
- Kranz A. R., 1966. Stoffproduktion und Assimilationsleistung in der Evolution der Kulturpflanzen. Biol. Zbl. 85 (5) : 597—626.
- McCleendon J. H., 1962. The relationship between the thickness of deciduous leaves and their maximum photosynthetic rate. Amer. J. Bot. 49 (4) : 320—322.
- Milthorpe F. L., Spencer E. J., 1957. Experimental studies of the factors controlling transpiration rate, stomatal movement and leaf water content. J. Exptl Bot. 8 : 413—437.
- Nius E., 1931. Untersuchungen über den Einfluss des Interzellularvolumens und der Öffnungsweite der Stomata auf die Luftwegigkeit der Laubblätter. Jahrb. Wiss. Bot. 74 : 33—126.
- Penman H. L., Schofield R. K., 1951. Some physical aspects of assimilation and transpiration. Symposia of the Society for Experimental Biology 5 : 115—129.
- Pickett W. F., Birkeland C. J., 1942. The influence of some spray materials on the internal structure and chlorophyll content of leaves. Kansas Agric. Exptl Sta., Tech. Bull. 53 : 1—54.
- Pyykö M., 1966. The leaf anatomy of East Patagonian xeromorphic plants. Ann. Bot. fennici 3 (4) : 452—622.
- Schroeder H., 1924. Die Kohlendioxidversorgung der Chloroplasten. Flora 117 : 270—292.
- Shields L. M., 1950. Leaf xeromorphy as related to physiological and structural influences. Bot. Rev. 16 (8) : 399—447.
- Slatyer R. O., 1966. Some physical aspects of internal control of leaf transpiration. Agric. Meteorol. 3 (5—6) : 281—292.
- Slatyer R. O., Bierhuizen J. F., 1964. Transpiration from cotton leaves under a range of environmental conditions in relation to internal and external diffusive resistances. Austral. J. Biol. Sci. 17 : 115—130.
- Slatyer R. O., Jarvis P. G., 1966. Gaseous diffusion porometer for continuous measurement of diffusive resistance of leaves. Science 151 (3710) : 574—576.
- Sestak Z., 1966. Limitations for finding a linear relationship between chlorophyll content and photosynthetic activity. Biol. plant. 8 (5) : 336—346.
- Sestak Z., 1966 (1967). Leaf ageing, chlorophyll content and photosynthetic rate. Acta Univ. Carolinae Biol. Suppl. 1—2 : 115—118.
- Turrell F. M., 1936. The area of internal exposed surface of dicotyledon leaves. Amer. J. Bot. 23 : 255—264.
- Turrell F. M., 1965. Internal surface — intercellular space relationships and the dynamics of humidity maintenance in leaves. In: Humidity and Moisture, vol. 2 : 39—53.
- Whiteman P. C., Koller D., 1967. Species characteristics in whole plant resistances to water vapour and CO₂ diffusion. J. Appl. Ecol. 4 (2) : 363—377.
- Wilson D., Cooper J. P., 1967. Assimilation of Lolium in relation to leaf mesophyll. Nature 214 (5092) : 989—992.
- Wlodek J., 1923. Proba ilościowego określenie niektórych własności komórki palisadowej liscia koniczyny. Acta Soc. Bot. Polon. 1 : 47—52.

M. RAHI

LEHE ANATOMILISTE PARAMEETRITE SEOS DIFUSIOONITAKISTUSEGA

Resümee

Katsed leida korrelatsiooni lehe anatoomia ja fotosünteesi platoo vahel on seni õnnestunud ainult liigi või liikide grupi piirides (McClendon, 1962; Wilson, Cooper, 1967). Kuna fotosünteesi piiravaks faktoriks valgusega küllastatuse korral on CO_2 difusioon (Shroeder, 1924; Gaastra, 1959, 1962; Hesketh, 1963; Hesketh, Moss, 1963), käsitletakse artiklis lähemalt difusioonitakistuste arvutamist, lähtudes lehe anatoomiast. Tuuakse andmed 20 liigi lehe ja mesofüllü paksuse, intertsellulaaride mahu, lehe sisepinna, õhulõhede pindtiheduse ja õhupilude mõõtmete kohta. Anatoomilistest parameetritest lähtudes arvutati õhulõhede (r_s) ja mesofüllü (r_m') difusioonitakistused (valemid (2) ja (3)), mida võrreldi eksperimentaalsete väärtustega (joon. 1 ja 2). Näidatakse transpiratsiooni efektiivsuse ($\text{mg CO}_2/\text{mg H}_2\text{O}$) seisukohalt optimaalse r_s sõltuvust kutiikula difusioonitakistusest (r_c) ja r_m' (tab. 4, joon. 3). Optimaalne r_s suureneb nii r_m' vähenedes kui ka r_c suurenedes, kusjuures kõrge r_c korral transpiratsiooni efektiivsus säilitab maksimaalse väärtuse laiemas r_s väärtuste vahemikus.

Eesti NSV Teaduste Akadeemia
Füüsika ja Astronoomia Instituut

Toimetusse saabunud
23. IV 1969

M. RAHI

THE CHARACTERISTICS OF LEAF ANATOMY AND DIFFUSION RESISTANCES

Summary

Leaf anatomy and light-saturated photosynthesis usually correlate only for one species or for a group of species (McClendon, 1962; Wilson, Cooper, 1967). Assuming CO_2 diffusion to account for differences of light-saturated photosynthesis (Shroeder, 1924; Gaastra, 1959, 1962; Hesketh, 1963; Hesketh, Moss, 1963), the estimation of diffusion resistances are discussed in the present paper. The characteristics of leaf anatomy (volume of air space, percentage of the air volume, leaf thickness, internal exposed surface) of 20 species are presented (Table 2). Proceeding from the characteristics of leaf anatomy, the stomatal (r_s) and mesophyll (r_m') diffusion resistances are calculated. Theoretical values are compared with experimental ones (Figs 1 and 2). The existence of optimal r_s (from the point of view of maximum transpiration efficiency — $\text{mg CO}_2/\text{mg H}_2\text{O}$) in dependence of r_m' and cuticular resistance (r_c) is demonstrated. Optimal r_s increases with decreasing r_m' and increasing r_c . Transpiration efficiency maintains its maximum value in the broader range of r_s values when r_c is high (Table 4 and Fig. 3).

Academy of Sciences of the Estonian SSR,
Institute of Physics and Astronomy

Received
April 23, 1969