

ТРАНСПИРАЦИЯ КАК СОСТАВНАЯ ЧАСТЬ ВОДНОГО РЕЖИМА РАСТЕНИЙ И ЕЕ ИЗУЧЕНИЕ У ВИДОВ РОДА *POPULUS L.*

В работе рассматриваются вопросы транспирации растений, ее роль и зависимость от внешних условий среды и состояния клеток тканей листа. Представлены данные по интенсивности транспирации листьев видов рода *Populus L.* в течение суток и вегетационного периода. Наибольшие значения транспирации отмечены у *P. nigra L.*

Виды рода *Populus L.* представляют особый интерес с целью их использования в зеленом строительстве. Они привлекают своей декоративностью, быстротой роста, неприхотливостью, высокой способностью к очищению воздуха от примесей и обогащению его кислородом. Однако эти виды часто страдают от недостатка влаги в почве и в воздухе, что часто наблюдается в нашей природной зоне, особенно в летний период. Значительная удаленность территории от морей и океанов, близость к полупустыням, влияние на нее зимой холодного сибирского антициклона, а летом – сильно нагретого воздуха, поступающего из Средней Азии, обуславливает континентальность климата, который характеризуется следующими показателями: средняя температура самого теплого месяца (июль) 20...21° С, самого холодного (январь) – 15... –17° С. Годовая амплитуда температур воздуха, т. е. разность между средними температурами июля и января, равна 36...38° С. Абсолютная температура (разность между абсолютным максимумом и абсолютным минимумом) составляет 85...87° С (1).

В связи с этим возникла необходимость изучения водного режима видов рода *Populus L.*, который является частью общего процесса обмена веществ растений. Самый мощный способ защиты растений от перегрева – транспирация. Это переход воды из жидкого в парообразное состояние, происходящий при соприкосновении органов растения с не насыщенной водой атмосферой. На испарение воды затрачивается огромное количество тепловой энергии – 582 кал/г при 20° С (2).

У растений более 90% воды, поглощенной корнями поступает в атмосферу в виде водяного пара (3). К.А. Тимирязев назвал

транспирацию, в том объеме, в каком она идет, необходимым физиологическим злом (4). Действительно, в обычно протекающих размерах транспирация не является необходимой. Так, если выращивать растения в условиях высокой и низкой влажности воздуха, то, естественно, в первом случае транспирация будет идти со значительно меньшей интенсивностью. Однако рост растений будет одинаков или даже лучше там, где влажность воздуха выше, а транспирация меньше. Известно, что большая часть всей поглощенной солнечной энергии тратится на транспирацию, которая в определенном объеме полезна растительному организму.

1. Транспирация спасает растение от перегрева, который ему грозит на прямом солнечном свете. Температура сильно транспирирующего листа может быть примерно на 7° С ниже температуры листа завядающего, не транспирирующего. Это особенно важно в связи с тем, что перегрев, разрушая хлоропласты, резко снижает процесс фотосинтеза (оптимальная температура для процесса фотосинтеза около 30–33° С). Именно благодаря высокой транспирирующей способности многие растения хорошо переносят повышенную температуру.

2. Транспирация создает непрерывный ток воды из корневой системы к листьям, который связывает все органы растения в единое целое.

3. С транспирационным током передвигаются растворимые минеральные и частично органические питательные вещества, при этом чем интенсивнее транспирация, тем быстрее идет процесс передвижения.

Основным транспирирующим органом является лист. Паренхимные клетки мезофилла листа расположены рыхло, между

ними имеется система межклетников, составляющая в общей сложности от 15 до 25% объема листа. Лист окружен покровной тканью – эпидермой, состоящей из компактно расположенных клеток, наружные стенки которых утолщены. Листья большинства растений покрыты кутикулой, в состав которой входят оксимonoкарбоновые кислоты, содержащие по 16–28 атомов углерода и по 2–3 гидроксильных группы. Эти кислоты соединены друг с другом в цепочки с помощью эфирных связей. Кутикула варьирует как по составу, так и по толщине. Более развитой кутикулой характеризуются листья светолюбивых растений по сравнению с теневыносливыми и засухоустойчивыми по сравнению с влаголюбивыми. Кутикула вместе с клетками эпидермиса образует как бы барьер на пути испарения паров воды. При этом особенно значительную преграду составляет кутикула. Удаление кутикулы во много раз повышает интенсивность испарения. Сопrotивление выходу паров воды оказывают в определенной мере и утолщенные стенки клеток эпидермиса. Все эти особенности выработались в процессе эволюции как приспособление к сокращению испарения. Для соприкосновения листа с атмосферой имеются устьица. Устьица – одно из оригинальных приспособлений листа, обладающее способностью открываться и закрываться. Обычно устьичные отверстия ограничены двумя замыкающими клетками, стенки которых неравномерно утолщены.

Число устьичных отверстий колеблется в зависимости от вида растения от 1 до 60 тыс. на 1 см² листа. Большая часть устьиц расположена на нижней стороне листа. Диаметр устьичных щелей составляет всего 3–12 мкм.

Устьица соединяют внутреннее пространство листа с внешней средой. Вода поступает в лист через сеть жилок, в которых расположены сосудистые элементы. Возможны два пути испарения: 1) через наружные стенки клеток эпидермы в атмосферу; 2) через стенки клеток мезофилла в межклеточное пространство листа и далее в парообразном состоянии через устьица.

Кутикулярная транспирация обычно составляет около 10% от общей потери воды листом. Однако в некоторых случаях у растений, листья которых характеризуются слабым развитием кутикулы, доля этого вида транспирации может повышаться до 30%. Имеет значение также возраст листа. Молодые листья, как правило, имеют слабо развитую кутикулу и, следовательно, более интенсивную кутикулярную транспирацию. Наименьшая кутикулярная транспирация наблюдается у листьев, закончивших свой рост. У старых листьев доля кутикулярной транспирации снова возрастает, так как, хотя кутикула и сохраняет достаточную толщину, в ней появляются трещины, через которые легко проходят пары воды.

Все же основная часть воды испаряется через устьица. Процесс устьичной транспирации можно подразделить на ряд этапов.

Первый этап – это переход воды из клеточных оболочек, где она находится в капельно-жидком состоянии, в межклетники (парообразное состояние). Это собственно процесс испарения. Важно подчеркнуть, что уже на этом этапе растение обладает способностью регулировать процесс транспирации (внеустьичная регулировка). Это связано с несколькими причинами: 1. Между всеми частями клетки существует водное равновесие. Чем меньше воды в клетке, тем выше становится концентрация клеточного сока, а это, в свою очередь, будет уменьшать интенсивность испарения. 2. Между микро- и макрофибриллами целлюлозы, составляющими клеточные оболочки, имеются капиллярные промежутки. Вода испаряется именно из капилляров. Когда воды в клетках достаточно, клеточные оболочки насыщены водой, мениски в капиллярах имеют выпуклую форму, силы поверхностного натяжения ослаблены. В этом случае молекулы воды легко отрываются и переходят в парообразное состояние, заполняя межклетники. При уменьшении содержания воды мениски в капиллярах становятся более вогнутыми, это увеличивает силы поверхностного натяжения, и вода с большей силой удерживается в клеточных оболочках. Чем более вогнут мениск, тем путь молекул воды до межклеточ-

ных пространств более длинен и извилист. В результате интенсивность испарения сокращается. Таким образом, уже на этом первом этапе растение испаряет тем меньше воды, чем меньше ее содержится.

Второй этап – это выход паров воды из межклетников через устьичные щели. Поверхность всех клеточных стенок, соприкасающихся с межклетными пространствами, превышает поверхность листа примерно в 10–30 раз. Все же, если устьица закрыты, то все это пространство быстро насыщается парами воды, и переход воды из жидкого в парообразное состояние прекращается. Иная картина наблюдается при открытых устьицах. Как только часть паров воды выйдет из межклетников через устьичные щели, так сейчас же этот недостаток восполняется за счет испарения воды с поверхности клеток. Поэтому степень открытости устьиц является основным механизмом, регулирующим интенсивность транспирации. При открытых устьицах общая поверхность устьичных щелей составляет всего 1–2% от площади листа. Казалось бы, это должно очень сильно уменьшать испарение по сравнению с испарением свободной водной поверхности той же площади, что и лист. Однако это не так. Сравнение испарения листа с испарением со свободной водной поверхности той же площади показало, что оно идет не в 100 раз, как это следовало бы, исходя из размеров открытой площади (1%), а всего в 2 раза медленнее. Объяснение этому явлению было дано в исследованиях английских физиологов Брауна и Эскомба, которые установили, что испарение из ряда мелких отверстий идет быстрее, чем из одного крупного той же площади. Это связано с так называемым явлением краевой диффузии. При диффузии из отверстий, отстоящих друг от друга на некотором расстоянии, молекулы воды, расположенные по краям, рассеиваются быстрее.

Указанная закономерность проявляется в том случае, если мелкие поры расположены достаточно далеко друг от друга. Структура листа удовлетворяет указанным требованиям. Поры (устьица) имеют малый диаметр и достаточно удалены друг от друга. При открытых устьицах выход паров воды

идет достаточно интенсивно, закрытие устьиц резко тормозит испарение. Именно на этом этапе вступает в действие устьичная регуляция транспирации. При недостатке воды в листе устьица автоматически закрываются.

Полное закрывание устьиц сокращает транспирацию примерно на 90%. Вместе с тем уменьшение диаметра устьичных щелей не всегда приводит к соответственному сокращению транспирационного процесса. Определения показали, что устьица должны закрыться больше чем на 1/2, для того чтобы это сказалось на уменьшении интенсивности транспирации.

Третий этап транспирации – это диффузия паров воды от поверхности листа в более далекие слои атмосферы. Этот этап регулируется лишь условиями внешней среды (5).

Внешние условия не только регулируют степень открытости устьиц, но и оказывают влияние непосредственно на процесс транспирации.

Зависимость интенсивности испарения от условий среды подчиняется уравнению Дальтона. Транспирация также подчиняется этой формуле, правда, с некоторыми отклонениями. Согласно формуле Дальтона $V = K(F - f)^{760/p}$, где V – интенсивность испарения, количество воды, испарившейся с единицы поверхности; K – коэффициент диффузии; F – упругость паров воды, насыщающих данное пространство; f – упругость паров воды в окружающем пространстве при температуре испаряющей поверхности; p – давление в момент опыта.

Из приведенного уравнения видно, что прежде всего испарение пропорционально разности $(F - f)$, т.е. ненасыщенности атмосферы парами воды, или дефициту влажности. Это в целом справедливо и для транспирации. Однако надо учесть, что при недостатке воды в листе вступает в силу устьичная и внеустьичная регуляция, благодаря чему влияние внешних условий сказывается в смягченном виде и транспирация начинает возрастать медленнее, чем это следовало бы, исходя из формулы Дальтона. Несмотря на это, общая закономерность зависимости транспирации от насыщенности водой ат-

мосферы остается справедливой. Чем меньше относительная влажность воздуха, тем выше интенсивность транспирации.

Интенсивность транспирации находится в положительной зависимости от температуры.

Сильное влияние на транспирацию оказывает свет. Это связано с несколькими причинами: 1. На свету повышается температура листа, и это вызывает усиление процесса транспирации. На транспирацию влияют поглощенные лучи, которые и вызывают повышение температуры. В связи с этим действие света на транспирацию проявляется тем сильнее, чем выше содержание хлорофилла. У зеленых растений даже рассеянный свет повышает транспирацию на 30-40%. 2. Под влиянием света увеличивается проницаемость цитоплазмы для воды, что также, естественно, увеличивает скорость ее испарения. 3. Под влиянием света устьица раскрываются. Все это вместе приводит к тому, что на свету транспирация идет во много раз интенсивнее, чем в темноте.

На интенсивность процесса транспирации оказывает влияние влажность почвы. С уменьшением влажности почвы транспирация уменьшается. Чем меньше воды в почве, тем меньше ее в растении. Уменьшение содержания воды в растительном организме автоматически снижает процесс транспирации, в силу устьичной и внеустьичной регуляции. В этой связи имеет значение и величина осмотического потенциала почвенного раствора. Чем она выше, тем ниже при прочих равных условиях интенсивность транспирации.

Формула Дальтона выведена для спокойной атмосферы. Однако ветер, перемешивая слои воздуха, очень сильно увеличивает скорость испарения. Ветер оказывает влияние и на транспирацию, правда, по сравнению с испарением в несколько ослабленной форме. Поскольку обычно ветер не проникает внутрь листа, то под его влиянием возрастает в основном третий этап транспирации, т. е. перенос насыщенного водой воздуха от поверхности листа в более дальние слои атмосферы. В силу указанных причин при ветре усиливается прежде всего кутикулярная

транспирация. Естественно поэтому, что более сильное действие ветер оказывает на транспирацию тех растений, где кутикула развита слабее. Сильнее, чем обычно, ветер сказывается на транспирации при суховеях. При суховеях ветер сгибает и разгибает листья и горячий воздух врывается в межклетники. Этим вызывается усиление транспирации уже на первом ее этапе.

Транспирация зависит как от внешних, так и от внутренних факторов, прежде всего от содержания воды в листьях. Всякое уменьшение содержания воды уменьшает транспирацию. Транспирация изменяется в зависимости от концентрации и осмотического давления клеточного сока. Молекулы воды удерживаются осмотическими силами. Чем концентрированнее клеточный сок, тем слабее транспирация. Интенсивность транспирации зависит от эластичности (способности к обратимому растяжению) клеточных стенок. Если клеточные стенки малоэластичны, то уже небольшая потеря воды приводит к сокращению объема клетки до минимума. В этот период клеточные оболочки не растянуты и не оказывают сопротивления, сосущая сила резко возрастает и становится равной всей величине осмотического давления. Возрастание сосущей силы клетки приводит к уменьшению транспирации.

Транспирация изменяется в зависимости от величины листовой поверхности, а также при изменении соотношения корни / побеги. Чем больше развита листовая поверхность, тем больше общая потеря воды. Однако в процессе естественного отбора у растений одновременно с большей листовой поверхностью выработалась компенсирующая способность к меньшему испарению с единицы поверхности листа (меньшая интенсивность транспирации). Вместе с тем с увеличением отношения корни / побеги транспирация возрастает. Интенсивность транспирации зависит и от возраста растения. С увеличением возраста интенсивность транспирации, как правило, падает.

При частом измерении транспирации можно заметить, что это пульсирующий процесс, т.е. ему свойственно ритмичное увеличение и уменьшение интенсивности. По-ви-

Таблица 1. Интенсивность транспирации листьев тополей за вегетационный период 2005 года (мг/г×ч).

№	Время	Июнь			Июль			Август		
		8.00-10.00	12.00-14.00	16.00-18.00	8.00-10.00	12.00-14.00	16.00-18.00	8.00-10.00	12.00-14.00	16.00-18.00
	Температура воздуха, °С	19,8	23,6	27,9	27,8	35,2	31,4	14,5	19,3	18,9
	Относительная влажность воздуха, %	65	53	35	33	26	34	76	55	45
1	Тополь бальзамический	59,2 ± 14,8	168,9 ± 18,2	150,5 ± 22,3	124,5 ± 6,2	173,1 ± 22,5	171,5 ± 13,4	40,4 ± 7,7	78,1 ± 8,5	317,2 ± 34,8
2	Тополь пирамидальный	148,5 ± 11,7	185,4 ± 15,9	339,9 ± 34,8	110,7 ± 13,1	197,3 ± 21,6	309,5 ± 34,2	77,8 ± 10,2	148,8 ± 12,8	367 ± 34,7
3	Тополь черный	304,6 ± 30,2	456,8 ± 21,7	529,2 ± 44,4	210,5 ± 22,1	320,5 ± 30,9	371,7 ± 46,4	117,4 ± 15,5	213,3 ± 23,1	471,6 ± 26,6

димому, это связано главным образом с колебанием содержания воды в растении. Увеличение транспирации приводит к уменьшению содержания воды, что, в свою очередь, сокращает транспирацию. Как следствие, содержание воды растет, и транспирация также возрастает, и так непрерывно.

Экспериментальные исследования проводились на модельных деревьях трех видов рода *Populus L.*: *P. pyramidalis Roz.*, *P. balsamifera L.* и *P. nigra L.*, произрастающих во внутриквартальных посадках восточной части г. Оренбурга. Возраст деревьев 30-35 лет. Высота *P. pyramidalis Roz.* составляла 20-21 м, диаметр ствола – 27-45 см; *P. balsamifera L.* – 17-21 м, 25-44 см; *P. nigra L.* – 11-13 м, 40-48 см соответственно. Для измерения транспирации брались сформированные листья средней части кроны с западной стороны. Измерения прово-

дились в утренние, полуденные и вечерние часы в течение вегетационного периода (июнь – июль – август) методом быстрого взвешивания с использованием торзионных весов в десятикратной повторности по общепринятой методике (6). При этом измерялись температура и относительная влажность воздуха. Расчет интенсивности транспирации в мг воды на 1 г сырых листьев за 1 час (мг/г×ч). Полученные результаты представлены в таблице. Из ее данных следует, что транспирация листьев у изученных видов тополей изменялась в течение суток и вегетационного периода. Наименьшие значения отмечались в утренние часы, а наибольшие в полуденные и вечерние. Наиболее интенсивной транспирацией характеризуется тополь черный, далее следует тополь пирамидальный, и наименьшая транспирация наблюдалась у тополя бальзамического.

Список использованной литературы:

1. Агроклиматические ресурсы Оренбургской области. – Л.: Гидрометеоиздат, 1971. – 120 с.
2. Мацков Ф.Ф. Распознавание живых, мертвых и поврежденных хлорофиллоносных тканей растений по реакции образования феофитина при оценке устойчивости к экстремальным воздействиям // Методы оценки устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды. Л.: Колос, 1976. С. 54-60.
3. Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника т. 2 М.: Мир, 1990. – 344 с.
4. Тимирязев К.А. Избранные сочинения Т. 1 М.: Гос. изд-во сельскохозяйственной литературы, 1957. С. 724.
5. Якушкина Н.И. Физиология растений. М.: «Просвещение», 1980. – 304 с.
6. Иванов Л.А., Силина А.А., Цельникер Ю.Л. О методе быстрого взвешивания для определения транспирации в естественных условиях // Ботан. журн. 1950. Т. 35, №2. С. 171-185.

Статья рекомендована к публикации 24.03.07