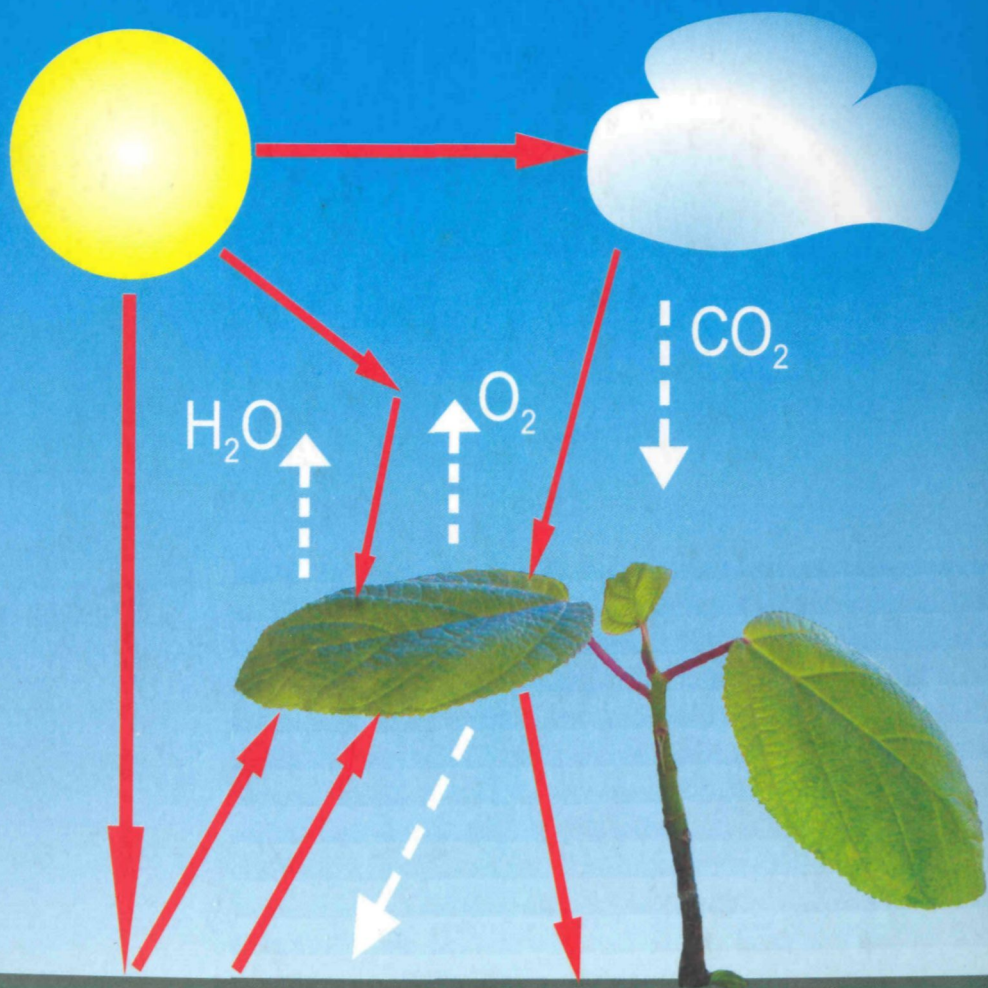


Ю.І. Посудін

БІОФІЗИКА РОСЛИН



НОВА КНИГА
ВИДАВНИЦТВО

Ю. І. Посудін

БІОФІЗИКА РОСЛИН

Затверджено Міністерством освіти і науки України
як підручник для студентів вищих навчальних закладів

НОВА КНИГА
2004

УДК 577.3(075)
ББК28.571я73
П63

Затверджено Міністерством освіти і науки України як підручник для студентів
вищих навчальних закладів. Лист № 1/11-3141 від 21.07.2003 р.

Рецензенти:

доктор фізико-математичних наук, професор, завідувач
кафедри фізики Дніпропетровського державного університету
Є. Г. Попов

доктор фізико-математичних наук, професор, директор Українського інституту
екології людини, завідувач відділом молекулярної фотоелектроніки
інституту фізики Національної Академії України М. В. Курик

Посудін Ю. І.

Біофізика рослин. Підручник- Вінниця: Нова Книга, 2004. - 256 с
ISBN 966-7890-98-8

В основу підручника покладено концепцію явищ переносу - необоротних процесів, важливих з точки зору життєдіяльності рослини, внаслідок яких у рослині відбувається просторовий перенос маси, енергії, імпульсу, електричного заряду та інших фізичних величин. Такий підхід дозволяє об'єднати в єдине ціле всі біофізичні процеси, що відбуваються в рослині під час її взаємодії з навколишнім середовищем.

Розрахован для студентів біологічних, екологічних та сільськогосподарських спеціальностей вищих навчальних закладів III—IV рівнів акредитації. Також може бути корисний магістрам, аспірантам, викладачам та спеціалістам, яких цікавлять проблеми біофізики рослин.

ББК 28.571я73

ЗМІСТ

Вступ.....	8
I. Фізичні властивості рослинних клітин та тканин.....	10
1. Механічні властивості.....	10
1.1. Густина.....	10
1.2. Пружні параметри.....	10
1.3. Вимірювання модуля Юнга.....	13
1.4. Пружні властивості рослинної клітини.....	15
1.5. Пружні властивості рослинного стебла.....	18
2. Молекулярні процеси в клітинах.....	20
2.1. Біологічні мембрани.....	20
2.2. Дифузія.....	21
2.2.1. Закони дифузії.....	21
2.2.2. Проникність мембран.....	24
2.2.3. Дифузія через клітинну оболонку.....	26
2.2.4. Полегшена дифузія.....	26
2.3. Осмос.....	28
3. Термодинамічні процеси в рослинах.....	31
3.1. Рівноважна термодинаміка.....	31
3.1.1. Параметри термодинамічної системи.....	31
3.1.2. Енергія і робота.....	32
3.1.3. Внутрішня енергія системи.....	32
3.1.4. Перший закон термодинаміки.....	33
3.1.5. Другий закон термодинаміки.....	34
3.2. Термодинамічні потенціали.....	37
3.2.1. Ентальпія.....	37
3.2.2. Вільна енергія Гіббса.....	39
3.2.3. Зміна стандартної вільної енергії і константа рівноваги	41
3.2.4. Хімічний потенціал.....	42
3.2.5. Електрохімічний потенціал.....	46
3.3. Лінійна нерівноважна термодинаміка.....	48
3.3.1. Рослини як відкриті термодинамічні системи.....	48
3.3.2. Стаціонарний стан.....	48
3.3.3. Зміна ентропії у відкритих системах.....	50

ISBN 966-7890-98-8

© Ю. І. Посудін, 2004

© Видавництво "Нова Книга", 2004

3.3.4. Швидкість зміни ентропії у відкритих системах	51
3.3.5. Термодинамічна сила та потік	52
3.3.6. Лінійний закон термодинаміки необоротних процесів	54
3.3.7. Принцип симетрії лінійних коефіцієнтів	55
3.3.8. Теорема Пригожина	55
3.4. Баланс ентропії в рослині	57
4. Електрофізичні властивості рослин	63
4.1. Мембранний транспорт	63
4.1.1. Види транспорту	63
4.1.2. Осмотична рівновага	63
4.1.3. Іонна рівновага	66
4.1.4. Мембранний потенціал	69
4.1.5. Техніка вимірювання мембранних потенціалів	71
4.2. Електричні властивості клітини	73
5. Оптичні властивості рослин	76
5.1. Поширення оптичного випромінювання через листок	76
5.2. Спектральні властивості листка	79

II. Процеси переносу в системі рослина-грунт-повітря 81

6. Перенос маси	81
6.1. Механізми водного переносу	81
6.2. Хімічний потенціал води	82
6.3. Водний потенціал	84
6.4. Компоненти водного потенціалу	85
6.5. Водний потенціал клітини	88
6.6. Водний потенціал водяної пари у повітрі	90
6.7. Вимірювання водного потенціалу та його компонентів	92
6.7.1. Метод реєстрації зміни ваги тканини	92
6.7.2. Термопарна психрометрія	93
6.7.3. Камера тиску	96
6.7.4. Метод ядерного магнітного резонансу	97
6.7.5. Вимірювання осмотичного потенціалу	102
6.7.6. Вимірювання потенціалу тиску	103
6.7.7. Аналіз кривих тиск-об'єм	104
6.8. Потоки води та розчинених речовин у рослинах	106
6.8.1. Потік води в клітині	106

6.8.2. Потік розчинених речовин у клітині	108
6.8.3. Потік води у системі ґрунт-рослина-атмосфера	108
6.8.4. Коренева система	112
6.8.5. Ксилема	114
6.8.6. Механізми ксилемного транспорту	115
6.8.7. Флоема	117
6.8.8. Механізми транслокації по флоемі	117
6.9. Вимірювання потоків води та розчинених речовин	119
6.9.1. Спостереження за кореневою системою	119
6.9.2. Контроль за споживанням мінеральних речовин рослинами	120
6.9.3. Аналіз флоемної рідини	123
7. Перенос газів	125
7.1. Транспірація	125
7.1.1. Процес транспірації	125
7.1.2. Рушійна сила транспірації	126
7.1.3. Теорія опору листка	126
7.1.4. Опір дифузійному потоку	128
7.1.5. Опір та геометрія продихів	130
7.2. Вимірювання транспірації	132
7.2.1. Вимірювання продихової апертури	132
7.2.2. Вимірювання швидкості випаровування	133
7.3. Вимірювання асиміляції CO ₂	137
7.3.1. Інфрачервоні газові аналізатори	137
7.3.2. Мас-спектрометрія	144
7.3.3. Використання ізотопів	145
7.3.4. Оптико-акустичний метод	147
7.4. Вимірювання змін вмісту кисню	148
8. Перенос маси частинок	151
9. Перенос енергії	154
9.1. Перенос випромінювання	154
9.1.1. Природні випромінювання	154
9.1.2. Випромінювальний баланс листка	158
9.2. Практичні застосування переносу випромінювання	160
9.2.1. Спектроскопічний моніторинг рослин і рослинних покривів	160

9.2.2. Спектроскопія відбивання.....	161	12.2.4. Фоторух хлоропластів.....	225
9.2.3. Флуоресцентна спектроскопія.....	169	12.2.5. Фотоморфогенез.....	227
9.3. Перенос теплоти.....	179	12.2.6. Фототропізм.....	228
9.3.1. Процеси тепловіддачі.....	179	12.2.7. Фотоперіодизм.....	229
9.3.2. Обмін через випромінювання.....	179	12.2.8. Фотосенсибілізація.....	230
9.3.3. Обмін через конвекцію.....	182	12.3. Вплив температури на рослини.....	232
9.3.4. Обмін через теплопровідність.....	184	12.4. Вплив водних стресів на рослини.....	234
9.3.5. Обмін через випаровування.....	186	12.5. Вплив вітру на рослини.....	235
9.3.6. Температура листка.....	188		
9.4. Практичні застосування переносу теплоти.....	189	Додаток.....	241
9.4.1. Термографія листка.....	189	Список літератури.....	248
9.4.2. Дистанційне зондування на основі реєстрації теплового випромінювання.....	190		
10. Перенос імпульсу.....	192		
10.1. Граничний шар.....	192		
10.1.1. Характеристики ламінарного граничного шару.....	192		
10.1.2. Сили тертя.....	196		
10.1.3. Опір форми.....	196		
10.1.4. Опір рослинним частинкам.....	198		
10.1.5. Вертикальний профіль швидкості вітру поблизу земної поверхні.....	200		
10.1.6. Аеродинамічний опір.....	204		
11. Перенос електрики.....	205		
11.1. Збудливість рослинних клітин.....	205		
11.2. Генерація та поширення потенціалів дії.....	205		
11.3. Вимірювання потенціалів дії.....	206		
11.4. Реакція рослини на зовнішні подразнення.....	208		
12. Вплив зовнішніх факторів на рослини.....	213		
12.1. Вплив гравітації на рослини.....	213		
12.1.1. Гравітаксис водоростей.....	213		
12.1.2. Гравітропізм рослин.....	214		
12.1.3. Тигмонастичні рухи рослин.....	218		
12.2. Фотобіологічні реакції рослин.....	219		
12.2.1. Класифікація фотобіологічних реакцій рослин.....	219		
12.2.2. Фотосинтез.....	220		
12.2.3. Фоторух водоростей.....	222		

ВСТУП

Область науки, що займається дослідженнями фізичних процесів у системі "рослина-грунт-атмосфера", розробкою наукових основ, методів та засобів управління продуктивністю агроекологічних систем з метою підвищення ефективності землеробства та рослинництва, називається агрофізикою. Об'єктом дослідження агрофізики є система "рослина-грунт-повітря"; основну роль у цій системі відіграє рослина (у сільському господарстві - сільськогосподарські угіддя, урожай яких являє практичний інтерес); решта елементів цієї системи (коренезаселений шар ґрунту та приґрунтове повітря) важливі як середовище мешкання рослини.

Складовими розділами агрофізики є біофізика рослин, фізика ґрунту та фізика приземного повітря; методи оцінки якості рослинницької продукції. В кожному розділі розглядаються основні фізичні процеси, що відбуваються в системі "рослина-грунт-атмосфера" та агрофізичні методи дослідження елементів цієї системи.

Підручник *"Біофізика рослин"* присвячений вивченню механічних, гідродинамічних, теплофізичних, електричних та оптичних властивостей рослин. В основу підручника покладено концепцію явищ переносу - необоротних процесів, важливих з точки зору життєдіяльності рослини, внаслідок яких у рослині відбувається просторовий перенос маси, енергії, імпульсу, електричного заряду та інших фізичних величин. Такий підхід дозволяє об'єднати в єдине ціле всі біофізичні процеси, що відбуваються в рослині під час її взаємодії з навколишнім середовищем.

Обмін масою може здійснюватися у вигляді переносу води, розчинених поживних речовин, газів (водяної пари, двоокису вуглецю, кисню), частинок. Енергія може переноситися за рахунок радіаційного випромінювання, конвекції, теплопровідності, транспірації. Важливим є перенос імпульсу в граничному шарі поблизу поверхні рослинного листя,

який також може впливати на рослинні покриви. Перенос електрики дозволяє рослині здійснювати електричну комунікацію практично на всіх відстанях від кореневої системи до верхівки і реагувати на різноманітні зовнішні стимули. Розглядаються питання впливу зовнішніх фізичних факторів на рослину.

Особлива увага приділяється розгляду сучасних методів та приладів, що використовуються для дослідження біофізичних процесів у рослині на різних рівнях організації - від молекулярного та клітинного до рівня організму та популяцій.

Кожний розділ підручника містить практичні або числові приклади з розв'язаннями, які допоможуть читачеві засвоїти матеріал цього розділу.

Підручник призначений для студентів вищих навчальних закладів III—IV рівнів акредитації.

Автор висловлює щире подяку завідувачеві кафедри фізики Дніпропетровського аграрного університету професору Є. Г. Попову за критичні зауваження, які сприяли покращенню змісту підручника.

I. ФІЗИЧНІ ВЛАСТИВОСТІ РОСЛИННИХ КЛІТИН ТА ТКАНИН

1. МЕХАНІЧНІ ВЛАСТИВОСТІ

1.1. ГУСТИНА

Густина речовини ρ - це маса, що припадає на одиницю об'єму:

$$\rho = m/V, \quad (1.1)$$

дет- маса тіла; V - об'єм тіла. Одиниця вимірювання густини - $\text{кг}\cdot\text{м}^{-3}$.

Густину використовують як параметр оцінки деревної рослинності. Густина сухої твердої речовини деревини становить близько $1,5\cdot 10^3 \text{ кг}\cdot\text{м}^{-3}$. У більшості видів деревини, що використовується людиною у господарстві, густина дорівнює $(0,35\text{-}0,65)\cdot 10^3 \text{ кг}\cdot\text{м}^{-3}$. Вважається [Рейви и др., 1990], що найменшу густину має вид *Aeschynomene hispida* ($0,044\cdot 10^3 \text{ кг}\cdot\text{м}^{-3}$), а найбільшу - маслина *Olea capensis* ($1,49\cdot 10^3 \text{ кг}\cdot\text{м}^{-3}$).

Крім того, густина є одним із важливих параметрів якості рослинних продуктів.

1.2. ПРУЖНІ ПАРАМЕТРИ

Механічні властивості рослин та рослинних продуктів обумовлені взаємодією між атомами та молекулами, з яких вони складаються, і виявляються в протидії зовнішнім силам. Механічні властивості рослинних об'єктів характеризуються залежністю між *напруженням* - особливим станом, що виникає під впливом зовнішніх сил, та *механічною деформацією* - зміною взаємного розташування множини частинок матеріального середовища, яка призводить до спотворення форми та розмірів тіла або його частин і викликає зміну сил взаємодії між частинками. Деформацію називають *пружною*, якщо вона виникає і зникає одночасно з навантаженням і не супроводжується розсіюванням енергії. *Пластичною* називається деформація, яка залишається після зняття навантаження і супроводжується розсіюванням енергії. Якщо

після зняття навантаження деформація зникає не повністю, її називають *пружно-пластичною*; якщо величина деформації явно залежить від часу, але зворотна, вона називається *в'язко-пружною*. Деформація викликає в тілі, що деформується, появу сили пружності.

Закон Гука для однобічного розтягу (стиску): *сила пружності F , що виникає при деформації тіла, пропорційна видовженню цього тіла x :*

$$F_{np} = -k \cdot x, \quad (1.2)$$

де k - коефіцієнт пружності, що залежить від розмірів і матеріалу тіла.

Закон Гука може бути сформульований і записаний так: *при невеликих деформаціях, які є пружними, нормальне напруження σ пропорційне відносному видовженню ε :*

$$\sigma = E \cdot \varepsilon, \quad (1.3)$$

де σ - нормальне механічне напруження ($\text{Н}\cdot\text{м}^{-2}$), яке дорівнює відношенню модуля сили пружності E_{np} до площі поперечного перерізу S тіла:

$$\sigma = \frac{F_{np}}{S}, \quad (1.4)$$

де $\varepsilon = \frac{\Delta l}{l}$ - відносне видовження тіла, E - модуль Юнга. Модуль Юнга характеризує пружні властивості речовини; він визначається напруженням, яке виникає при відносній деформації, що дорівнює одиниці.

Залежність механічного напруження від відносного видовження ε називається *діаграмою розтягу* (рис. 1.1). Тут можна виділити такі ділянки і характерні точки: точка А називається *межею пропорційності*; вона відповідає максимальному напруженню σ , при якому ще виконується закон Гука; точка В - *межа пружності* — напруження, при якому Деформація ще залишається пружною; ВС - *область текучості*, де Деформація відбувається без збільшення напруження; точка С - *межа текучості*; точка D, що відповідає максимальному напруженню $\sigma_{\text{макс}}$ тіла

перед руйнуванням, називається *межею міцності*; точка *E* відповідає *розриву тіла*, який відбувається при меншому, ніж $\sigma_{\text{макс}}$, напруженні.

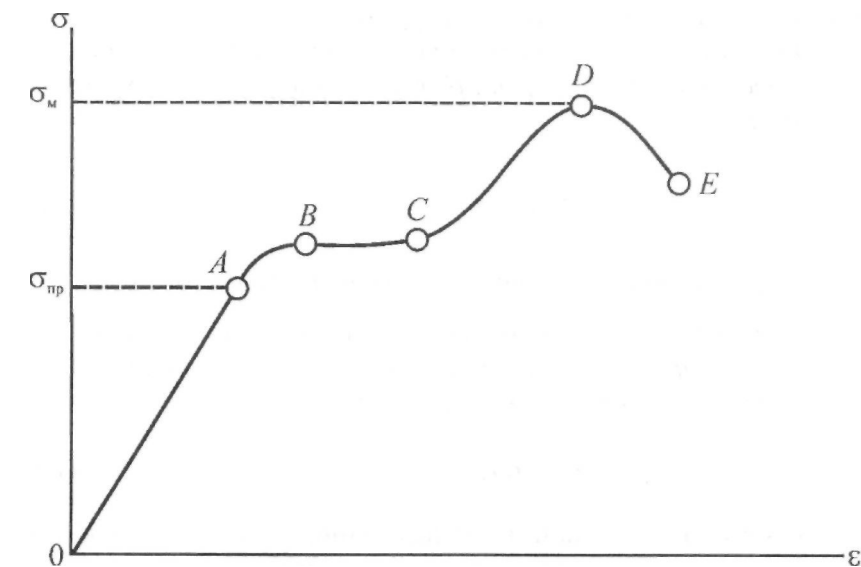


Рис.1.1. Діаграма розтягу - графічне зображення залежності механічного напруження σ від відносного видовження ε (пояснення в тексті)

Прикладання рівномірно розподіленої по всій поверхні тіла сили стискування (або розтягування) викликає *деформацію всебічного стискування (розтягування)*. Відносне зменшення (збільшення) об'єму тіла $\Delta V/V$ при цьому визначається за *законом Гука*: *при невеликих деформаціях, які є пружними, нормальне напруження σ пропорційне відносному зменшенню (збільшенню) об'єму тіла $\Delta V/V$ під впливом напруження σ* :

$$\sigma = K \cdot \frac{\Delta V}{V}, \quad (1.5)$$

де σ - нормальне механічне напруження; $\frac{\Delta V}{V}$ - відносне зменшення (збільшення) об'єму тіла, K - модуль об'ємної пружності. Модуль

об'ємної пружності характеризує пружні властивості речовини; він визначається напруженням, що викликає відносне зменшення (збільшення) об'єму тіла, що дорівнює одиниці.

Відносне поздовжнє стискування (розтягування) тіла супроводжується його відносним поперечним розширенням (звуженням) $\Delta D/D$, де D - поперечний розмір тіла, ΔD - зміна поперечного розміру тіла. Відношення відносного поперечного розширення (звуження) $\Delta D/D$ до відносного поздовжнього розширення (звуження) $\Delta L/L$ називається *коефіцієнтом Пуассона μ* :

$$\mu = \frac{\Delta D/D}{\Delta L/L}. \quad (1.6)$$

Так, коефіцієнт Пуассона для м'якоті яблука дорівнює 0,21-0,34, а для картоплі - 0,45-0,49.

1.3. ВИМІРЮВАННЯ МОДУЛЯ ЮНГА

Для стержня круглого перерізу радіусом R , один кінець якого закріплений (рис. 1.2), модуль Юнга визначають за виразом:

$$E = \frac{4l^3}{3\pi R^4} \cdot \frac{F}{\lambda}, \quad (1.7)$$

де l - довжина стержня, $F = mg$ - сила, що прикладена до стержня, m - маса тягарця, g - прискорення вільного падіння, λ - величина згину стержня ("стріла згину").

У випадку трубчастого перерізу модуль Юнга стержня, один кінець якого закріплений, визначають так:

$$E = \frac{4l^3}{3\pi} \cdot \frac{F}{R_2^4 - R_1^4}, \quad (1.8)$$

Де R_1 та R_2 - відповідно зовнішній та внутрішній радіус трубки.

Якщо стержень має опору з двох кінців, у знаменниках останніх двох виразів замість коефіцієнта пропорційності 3 беруть 48.

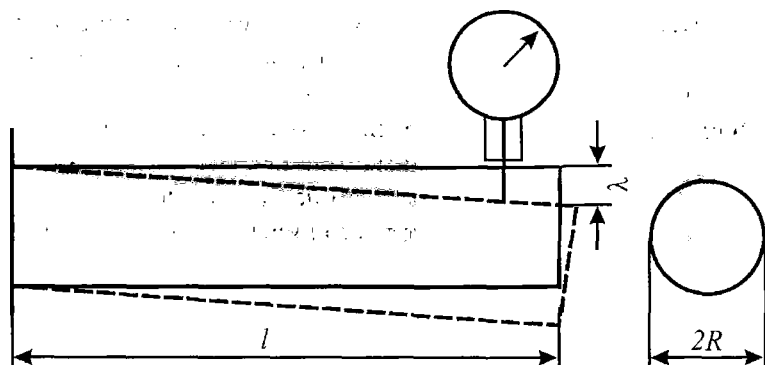


Рис.1.2. Визначення модуля Юнга стержня круглого перерізу радіусом R , один кінець якого закріплений

Модуль Юнга E стержня прямокутного перерізу можна визначити шляхом вимірювання вигину стержня (рис. 1.3) за виразом:

$$E = \frac{l^3}{4ab^3} \cdot \frac{F}{\lambda}, \quad (1.9)$$

де l - довжина стержня, a і b ширина і товщина стержня, $F = mg$ - сила, що прикладена до стержня, m - маса тягарця, g - прискорення вільного падіння, λ - величина вигину стержня ("стріла вигину").

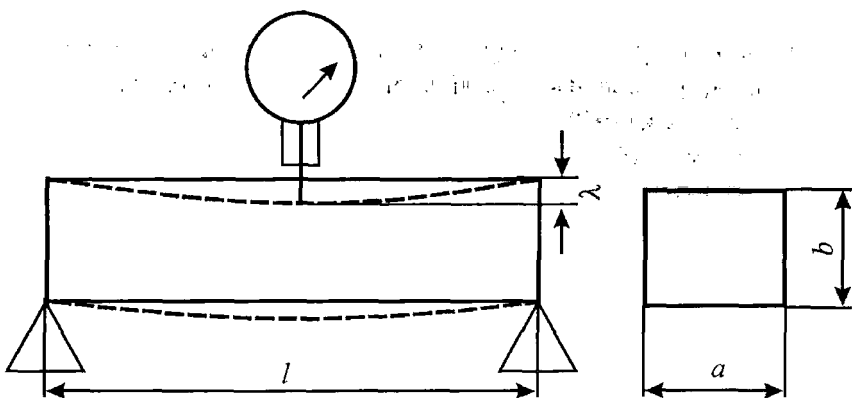


Рис.1.3. Визначення модуля Юнга стержня прямокутного перерізу, який має опору з двох кінців, шляхом вимірювання вигину стержня

Рослинна клітина оточена еластичною оболонкою целюлозно-пектинової природи. Оболонки рослинних клітин характеризуються пружними властивостями, які обумовлюють здатність рослинних клітин розтягуватися під впливом зовнішніх навантажень. Модуль Юнга, що характеризує пружні властивості тіл, для чистої целюлози дорівнює 10^8 Н·м^{-2} , що становить близько 5 % модуля Юнга для сталі. Клітинна оболонка містить різноманітні компоненти, крім целюлози, через що її модуль Юнга менший, ніж у чистої целюлози. Наприклад, модуль Юнга клітинної оболонки водорості *Nitella* дорівнює $7 \cdot 10^8 \text{ Н·м}^{-2}$ [Нобел, 1973]. Модуль Юнга представників деревної рослинності змінюється в інтервалі $(0,35-1,93) \cdot 10^{10} \text{ Н·м}^{-2}$ [Haygreen, Bowyer, 1989].

Приклад. Визначити модуль Юнга деревини, з якої вироблена балка розмірами $a = b = 5 \text{ см}$, $l = 70 \text{ см}$, якщо під впливом сили $F = 6860 \text{ Н}$ величина вигину стержня / дорівнює $0,7 \text{ см}$.

Розв'язання. Підставляємо числові значення у рівняння (1.9):

$$E = \frac{700 \text{ кг} \cdot 0,7^3 \cdot 9,8 \cdot \text{с}^{-2}}{4(5 \cdot 10^{-2} \text{ м})^4 \cdot 0,7 \cdot 10^{-2} \text{ м}} = 1,34 \cdot 10^{10} \text{ Н·м}^{-2}.$$

1.4. ПРУЖНІ ВЛАСТИВОСТІ РОСЛИННОЇ КЛІТИНИ

Сферична клітина. Спробуємо визначити товщину оболонки клітини сферичної форми радіусом r (рис. 1.4). Баланс сил, що діють на оболонку клітини, має вигляд:

$$F_{\uparrow} = F_{\downarrow}, \quad (1.10)$$

де $F_{\uparrow} = p \cdot \pi r^2$; $F_{\downarrow} = \sigma \cdot 2\pi r \Delta r$; p - внутрішньоклітинний тиск; σ - напруження, що виникає в клітинній оболонці; Δr - товщина клітинної оболонки.

Звідси:

$$p \cdot \pi r^2 = \sigma \cdot 2\pi r \Delta r. \quad (1.11)$$

Товщину клітинної оболонки можна знайти за виразом:

$$\Delta r = \frac{pr}{2\sigma}. \quad (1.12)$$

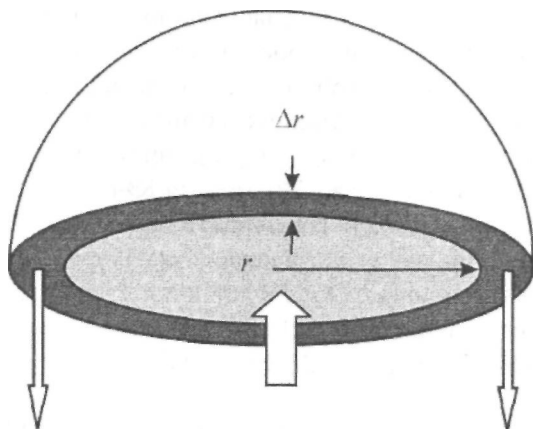


Рис. 1.4. Баланс сил, що діють на оболонку клітини сферичної форми радіусом r

Підставимо типові значення механічних параметрів для сферичної за формою клітини: $r = 1$ мкм; $p = 20$ атм $= 2 \cdot 10^6$ Н·м⁻²; $\sigma = 2 \cdot 10^7$ Н·м⁻² в останній вираз, звідки $\Delta r = 50$ нм.

Циліндрична клітина. Клітини такої форми, яку мають водорості *Nitella* або *Chara*, відчувають механічні напруження у клітинних оболонках. Якщо радіус циліндра r , а сила, що виникає за рахунок внутрішнього гідростатичного (тургорного) тиску, дорівнює $F_p = p \cdot S = p \cdot \pi r^2$, то цю силу буде зрівноважувати сила, яка обумовлена поздовжнім напруженням σ_L , що виникає в клітинній оболонці (рис. 1.5, а). Площа, на яку діє поздовжнє напруження, дорівнює $S_L = 2\pi r \cdot \Delta r$, де Δr – товщина клітинної оболонки. Отже, сила, що виникає в клітинній оболонці, дорівнює $F_L = \sigma_L \cdot 2\pi r \cdot \Delta r$. З балансу сил, що діють на оболонку ($F_p = F_L$), можна знайти напруження в клітинній оболонці:

$$p \cdot \pi r^2 = \sigma_L \cdot 2\pi r \cdot \Delta r, \quad (1.13)$$

звідки:

$$\sigma_L = \frac{rp}{2\Delta r} \quad (1.14)$$

Поздовжнє напруження діє паралельно осі циліндра і протидіє деформації розтягу клітини.

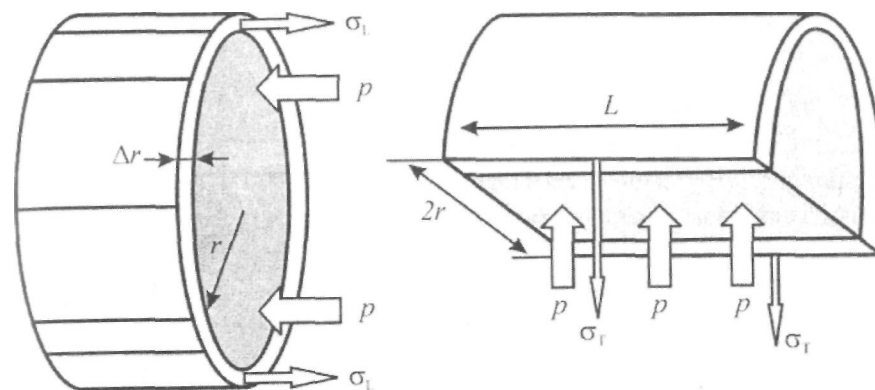


Рис. 1.5. Механічні напруження у клітинній оболонці:

а - поздовжнє напруження σ_L що діє паралельно осі циліндричної клітини і протидіє деформації розтягу клітини;

б - тангенціальне напруження σ_T що виникає в клітинній оболонці [Нобел, 1973]. Тут p - тиск, що діє на клітину, r - радіус клітини, Δr - товщина клітинної оболонки, L - довжина клітини

Крім того, в клітині виникає тангенціальне напруження σ_T , яке обмежує радіальне розширення клітини завдяки внутрішньому тиску. Розглянемо циліндричну клітину, що розрізана посередині (рис. 1.5, б). Внутрішній тиск p діє на площу прямокутника $2rL$, що викликає появу сили $F = p \cdot 2rL$. Цю силу буде зрівноважувати сила, яка обумовлена тангенціальним напруженням σ_T що виникає в клітинній оболонці. Площа, на яку діє тангенціальне напруження, дорівнює $S_T = 2rL$, де L - довжина клітинної оболонки (рис. 1.5, б). Отже, з балансу сил ($F_p = F_T$) можна знайти тангенціальне напруження:

$$p \cdot 2rL = \sigma_T \cdot 2\Delta r L, \quad (1.15)$$

звідки:

$$\sigma_T = \frac{rp}{\Delta r} \quad (1.16)$$

1.5. ПРУЖНІ ВЛАСТИВОСТІ РОСЛИННОГО СТЕБЛА

Деформація згину. Рослинне стебло під впливом зовнішньої сили F (наприклад, вітру) згинається. Під впливом цієї сили певні шари розтягуються, тоді як інші стискаються (рис. 1.6). У стеблі виникають пружні сили, що утворюють обертальний момент, який протидіє моменту сили F . Видно, що основну участь в утворенні протидіючого моменту беруть зовнішні шари стебла, тоді як середні шари ніякої ролі не відіграють. Отже, якщо вилучити центральну частину стебла, її опір на згин не зміниться. Математичні розрахунки свідчать, що найбільший опір згину виявляють трубки, в яких відношення внутрішнього діаметра до зовнішнього становить 8:11. Саме таке співвідношення мають стебла більшості рослин.

Яскравим представником рослин, які позбавлені центральної частини стебла, є бамбук. Цю рослину ефективно використовують для одержання сировини, продуктів харчування та будівельних матеріалів 2,2 млрд. населення світу; деякі види бамбука ростуть зі швидкістю близько одного метра за добу. Модуль Юнга тканини бамбуку дорівнює $2 \cdot 10^{10}$ Н·м⁻², тобто бамбук більш пружний, ніж сталевий стержень, модуль Юнга якого становить $2,1 \cdot 10^{11}$ Н·м⁻². У той же час відношення маси бамбука до його об'єму становить 600 кг·м⁻³, тоді як для сталі це відношення дорівнює 7800 кг·м⁻³.

Вимірювання пружних параметрів рослинного стебла. Відомо, що рослини здатні адаптуватися до механічних факторів навколишнього середовища (наприклад, вітру). Багато рослин обмежують висоту та збільшують діаметр стебла у відповідь на постійно діючі механічні стимули [Nobel, 1981]. Цей процес адаптації супроводжується відповідною зміною пружних властивостей стебла. Схему приладу для дослідження залежності пружних властивостей ксилеми (провідної тканини, по якій здійснюється

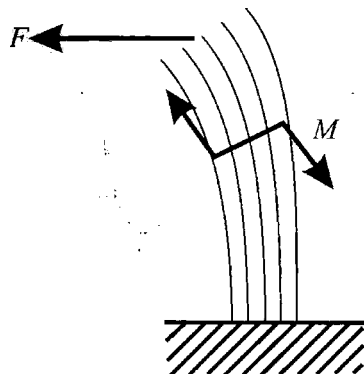


Рис. 1.6. Схема впливу зовнішньої сили F на деформацію стержня, внаслідок якої утворюється протидіючий момент M

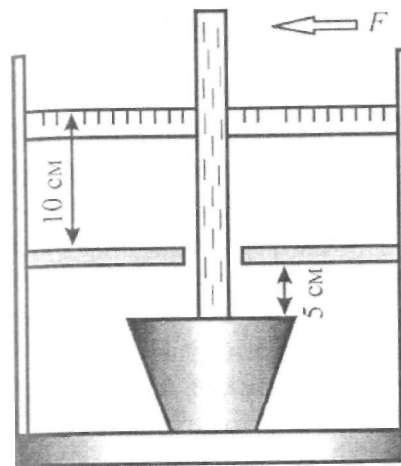


Рис. 1.7. Схема приладу для дослідження залежності пружних властивостей ксилеми від впливу механічних стимулів [Herworth, Vincent, 1999]

основне транспортування води і мінеральних речовин у рослині) від впливу механічних стимулів наведено нарис. 1.7 [Herworth, Vincent, 1999]. Рослини були поділені на чотири групи: одна - контрольна, тоді як інші підлягали дії повітряного потоку різної інтенсивності двадцять разів на день по 2 хв. протягом 8 тижнів. Повітряний потік викликав у другій групі відхилення на 3,5 см, третій - на 10,5 см, у четвертій - на 17 см (відхилення виміряли на висоті 15 см від ґрунтової поверхні). Опір стебла згину оцінювали за допомогою індексу жорсткості на згин:

$$I_{\text{жз}} = \frac{4F(h^{2/3})^4}{\pi h \sigma}, \quad (1.17)$$

де F - діюча сила, h - висота рослини, σ - механічне напруження.

Результати досліджень з рослиною (*Nicotiana tabacum* "Samsun") свідчать про те, що рослина відповідає на постійно діючі механічні стимули збільшенням товщини циліндру, що утворюється ксилемною тканиною.

Контрольні запитання

1. Що називають густиною речовини? В яких одиницях вона вимірюється?
2. Сформулювати закон Гука.
3. Що таке механічне напруження? В яких одиницях воно вимірюється?
4. Що називають деформацією? Які основні типи деформації?
5. Що характеризує модуль Юнга?
6. Що таке коефіцієнт Пуассона?
7. Які напруження виникають у рослинній клітині?
8. Які сили виникають у рослинному стеблі?

2. МОЛЕКУЛЯРНІ ПРОЦЕСИ В КЛІТИНАХ

2.1. БІОЛОГІЧНІ МЕМБРАНИ

Мембрани - це високоорганізовані клітинні структури, що відділяють клітину від зовнішнього середовища і беруть участь у формуванні численних внутрішньоклітинних органел. Мембрани виконують важливі функції, забезпечують цілісність клітини та її активність. Одним із призначень мембран є їхня участь в утворенні ізольованих замкнених структур - відсіків. Крім того, мембрани характеризуються вибірковою проникністю; вони служать селективними бар'єрами як для самої клітини, так і для клітинних структур. Мембрана, що оточує клітину, називається *поверхневою мембраною* (клітинною мембраною, плазматичною мембраною, плазмалемою). Ця мембрана формує селективний бар'єр, який підтримує постійними різноманітні фізико-хімічні властивості клітини; через поверхневі мембрани здійснюється транспорт речовин і енергії між клітинами та її оточенням, а також процеси міжклітинної взаємодії. *Внутрішньоклітинні мембрани* виділяють всередині клітини окремі органели, такі як ядро клітини, хлоропласти, апарат Гольджі, ендоплазматичний ретикулум, мітохондрії.

Мембрани містять в основному ліпіди, білки та вуглеводи. Згідно з сучасними уявленнями структура мембрани описується на основі *рідинно-мозаїчної моделі*, відповідно до якої мембрана складається з бішару (подвійного шару) ліпідів. Мембранні ліпіди являють собою фосфоліпідні молекули, кожна з яких має *полярну гідрофільну головку* та *неполярний гідрофобний хвіст*. У ліпідний бішар занурені глобулярні білки. Ці білки, що вишиковуються в бішарі і навіть перетинають його, називаються *інтегральними*. Перетинаючи бішар, інтегральні білки утворюють канал, через який можуть проходити іони. На поверхні ліпідного шару знаходяться *периферійні білки*. Вважається, що мембранні білки спроможні пересуватися у площині мембрани. Ліпіди теж здатні до латеральної дифузії та перескоку між шарами.

На зовнішній поверхні мембрани знаходяться коротколанцюгові вуглеводи, які відіграють важливу роль у міжклітинних взаємодіях та модифікації поверхні клітини. Вуглеводи приєднуються до білків та ліпідів, утворюючи глікопротеїни та гліколіпіди відповідно.

2.2. ДИФУЗІЯ

2.2.1. Закони дифузії

Рослинна клітина оточена оболонкою - твердим зовнішнім покривом, що складається з целюлози та інших полісахаридів. З внутрішнього боку оболонки розташована плазматична мембрана (або плазмалема), яка має вибіркову проникність і регулює тим самим надходження речовин у клітину та виведення їх з клітини.

Розчинені речовини і розчинник переміщуються через напівпроникні мембрани за рахунок *дифузії* - взаємного проникнення речовин, що стикаються одна з одною внаслідок теплового руху частинок речовини. Дифузія відбувається у напрямку зменшення концентрації речовини і призводить до її рівномірного розподілу по об'єму, який вона займає.

Швидкість дифузії розчиненої речовини можна визначити, використовуючи перший закон Фіка:

$$\frac{dN}{dt} = -DS \frac{dc}{dx}, \quad (2.1)$$

де N - кількість частинок речовини, S - площа перерізу, крізь який дифундує речовина, D - коефіцієнт дифузії, $\frac{dc}{dx}$ - концентраційний градієнт (зміна концентрації частинок з відстанню). У нашому випадку цей градієнт є рушійною силою для одновимірної дифузії. Частинна похідна використана тут для того, щоб позначити зміну концентрації у напрямку осі x у деякий постійний момент часу t . Одиниця вимірювання коефіцієнта дифузії $\text{м}^2 \text{с}^{-1}$.

Коефіцієнт дифузії D залежить від природи і молекулярної маси речовини та розчинника. У випадку дифузії через клітинну мембрану коефіцієнт дифузії характеризує швидкість надходження молекул речовини у цитоплазму (рідку речовину клітини). Напрямок потоку частинок і градієнта концентрації (який направлений у бік зростання концентрації) протилежні; саме через це в останній формулі присутній знак "мінус".

Вільна дифузія є важливим процесом, необхідним для руху розчинених речовин у клітинах та тканинах рослин. Зміна концентрації розчиненої речовини внаслідок дифузії залежно від положення та часу визначається за допомогою другого закону Фіка:

$$\frac{\partial c}{\partial t} = D \frac{\partial^2 c}{\partial x^2}. \quad (2.2)$$

Розв'язок останнього рівняння слід шукати у вигляді:

$$c = \frac{c_0}{2(\pi Dt)^{1/2}} e^{-x^2/4Dt}, \quad (2.3)$$

де c_0 – кількість речовини, що проходить через одиницю площі в момент часу $t = 0$ на початку осі x (тобто $x = 0$), а c – концентрація в точці x у будь-який більш пізній момент часу t .

Видно, що в початковій точці ($x = 0$) концентрація дорівнює $\frac{c_0}{2(\pi Dt)^{1/2}}$.

Для оцінки того, як далеко частинки речовини продифундують від початкової точки за час t , використовують відстань x_e , на якій концентрація зменшується до $1/e$ (або 37 %) вихідного значення. Концентрація спадає до 37 % від вихідної величини, коли показник ступеня при e в останньому рівнянні дорівнюватиме -1 . Звідси $x_e = (4Dt)^{1/2}$. Залежність концентрації c від положення x частинок, що дифундують з початкової точки $x = 0$ відповідно до другого закону Фіка, наведено на рис. 2.1.

Розглянемо типові значення коефіцієнтів дифузії малих молекул у водному розчині та газів у повітрі (табл. 2.1).

Таблиця 2.1.

Коефіцієнти дифузії малих молекул у водному розчині та газів у повітрі [Nobel, 1983]

Речовина	Коефіцієнт дифузії, $\text{м}^2 \cdot \text{с}^{-1}$	Речовина	Коефіцієнт дифузії, $\text{м}^2 \cdot \text{с}^{-1}$
Глюкоза	$0,67 \cdot 10^{-9}$	Na^+ (з Cl^-)	$1,5 \cdot 10^{-9}$
Гліцин	$1,1 \cdot 10^{-9}$	CO_2 (у розчині)	$1,7 \cdot 10^{-9}$
Цукроза	$0,52 \cdot 10^{-9}$	CO_2 (газ)	$1,5 \cdot 10^{-5}$
Ca^{2+} (з Cl^-)	$1,2 \cdot 10^{-9}$	H_2O	$2,4 \cdot 10^{-5}$
K^+ (з Cl^-)	$1,9 \cdot 10^{-9}$	O_2	$1,9 \cdot 10^{-5}$

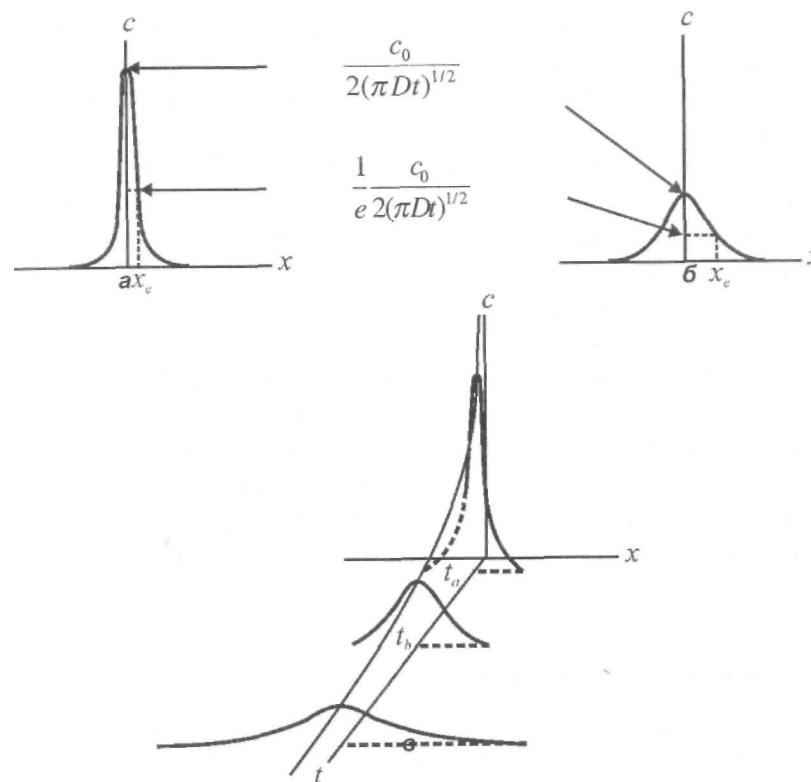


Рис. 2.1. Залежність концентрації c від положення x частинок, що дифундують з початкової точки $x = 0$ відповідно до другого закону Фіка:

а - у момент часу t_a ,
б - у момент часу t_b ,
в - залежність розподілу від часу

Оцінимо, скільки часу потрібно малим іонам та молекулам у водному розчині, щоб продифундувати на 50 мкм – відстань, що дорівнює перерізу типової клітини листка. Використуємо типові значення коефіцієнта дифузії $D = 10^{-9} \text{ м}^2 \cdot \text{с}^{-1}$. Цей час дорівнює $t = x_e^2 / 4D = (50 \cdot 10^{-6} \text{ м})^2 / 4 \cdot 10^{-9} \text{ м}^2 \cdot \text{с}^{-1} = 0,6 \text{ с}$. Отже, для внутрішньоклітинних масштабів

дифузія є достатньо швидким процесом. У той же час, для того, щоб перенести речовину на відстань 1 м, потрібний час $t = x_e^2/4D = (1\text{ м})^2/4 \cdot 10^{-9}\text{ м}^2 \cdot \text{с}^{-1} = 2,5 \cdot 10^8\text{ с} \approx 8\text{ років}$. Тобто, на великих відстанях дифузія є вкрай повільним процесом. Наприклад, мінеральні поживні речовини, що переносяться ксилемним соком, не змогли б піднятися по рослині за рахунок дифузії для того, щоб підтримати життєдіяльність цієї рослини.

Наведемо приклади дифузії газів у повітрі. Під час транспірації відбувається дифузія водяної пари через міжклітинні повітряні проміжки, після чого ця пара досягає продихів та виходить в атмосферу. Вуглекислий газ дифундує з атмосфери через відкриті продихи до поверхні клітин листка, тоді як кисень, що утворюється внаслідок фотосинтезу, переміщується у зворотному напрямку також за рахунок дифузії. Для газів, що дифундують у повітрі, коефіцієнти дифузії на 4 порядки вищі, ніж для молекул у водному розчині. Типове значення відстані, яку необхідно пройти газам у міжклітинному просторі, становить 1 мм. Отже, час, необхідний для дифузії водяної пари, вуглекислого газу та кисню, визначається за допомогою виразу $t = x_e^2/4D$ і з урахуванням значень коефіцієнтів дифузії (табл. 2.1) варіює в межах 13-17 мс. Таким чином, дифузія газів у повітрі є достатньо швидким процесом.

2.2.2. Проникність мембран

Розглянемо дифузію розчинених речовин через клітинні мембрани, зокрема через плазмалему. Рушійною силою, що обумовлює дифузію молекул у клітину або з клітини, є градієнт концентрації в плазмалемі, який можна визначити приблизно так:

$$\frac{\partial c}{\partial x} \approx \frac{\Delta c}{\Delta x} = \frac{c_i - c_e}{\Delta x}, \quad (2.4)$$

де c_i та c_e – концентрація речовини усередині клітини та зовні відповідно, а Δx – товщина плазмалемі. Через те, що мембрани як розчинники відрізняються від водних розчинів, концентрації на поверхні мембрани будуть відрізнятися від концентрацій у шарі водного розчину, що оточує мембрану. Отже, до виразу, що описує градієнт концентрації, слід додати поправковий коефіцієнт K , який характеризує розчинність речовини у ліпідах. Величина K варіює в межах від 10^{-4} до 10; малі значення коефіцієнта K характерні для молекул (наприклад, води), які не

розчиняються у ліпідах. З урахуванням цього коефіцієнта перший закон Фіка матиме вигляд:

$$\frac{dN}{dt} = DSK \frac{(c_0 - c_i)}{\Delta x}, \quad (2.5)$$

де $\frac{dN}{dt} > 0$, коли речовина входить у клітину. Тут множник $DK/\Delta x$ називається *коефіцієнтом проникності P* мембрани. Розмірність цього коефіцієнта $\text{м}^2 \cdot \text{с}^{-1}$. Звідси останнє рівняння можна переписати:

$$\frac{dN}{dt} = PS(c_0 - c_i). \quad (2.6)$$

Коефіцієнт проникності P мембрани лінійно залежить від поправкового коефіцієнта K , причому для певного значення A коефіцієнт проникності малих молекул більший, ніж у великих молекул.

Розглянемо, як змінюється концентрація розчиненої речовини внаслідок дифузії через мембрану, що оточує цю речовину. Припустимо, що завдяки жорсткій клітинній оболонці рослинна клітина зберігає майже постійний об'єм V під час проникнення речовини через оболонку. Середня концентрація речовини в клітині визначається як $c_i = N/V$, звідки $N = Vc_i$. Підставимо цей вираз в останнє рівняння. Після інтегрування рівняння матиме вигляд:

$$P = \frac{V}{St} \ln \frac{c_0 - c_i(0)}{c_0 - c_i(t)}. \quad (2.7)$$

Розрахуємо час, необхідний для того, щоб речовина, яка відсутня у клітині, досягла половини зовнішньої концентрації. Припустимо, що клітина має сферичну форму. Тоді відношення її об'єму до площі поверхні буде дорівнювати $V/S = [(4/3)\pi R^3]/4\pi R^2 = R/3$. Згідно з умовою завдання

градієнт концентрацій дорівнює $\frac{c_0 - c_i(0)}{c_0 - c_i(t)} = \frac{c_0 - 0}{c_0 - c_0/2} = 2$. Для рослинної клітини (губчастого мезофілу) діаметром $D = 50\text{ мкм}$ час, необхідний для досягнення даної концентрації усередині клітини малими молекулами

неелектролітів (незаряджених молекул), для яких коефіцієнт проникності $P=10^{-6} \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$, буде дорівнювати:

$$t = \frac{V}{SP} \ln 2 = \frac{25 \cdot 10^{-6}}{3 \cdot 10^{-6}} 0,693 = 5,8 \text{ с.}$$

Для електролітів (малих іонів, таких як K^+ або Na^+) коефіцієнт проникності $P = 10^{-9} \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$, отже $t = 1,6$ год. Таким чином, мембрана сповільнює надходження у клітину або вихід з неї електролітів, тоді як малі молекули неелектролітів спроможні дифундувати в рослинні клітини або з них достатньо легко.

2.2.3. Дифузія через клітинну оболонку

Типові значення коефіцієнтів дифузії деяких малих молекул у клітинній оболонці можуть досягати $10^{-10} \text{ м}^2 \cdot \text{с}^{-1}$, тобто на один-два порядки нижче, ніж у водному розчині. Такі великі значення обумовлені наявністю в клітинній оболонці відносно великих проміжків, які можуть бути заповнені водою. Поправковий коефіцієнт K для таких проміжків має бути близьким до одиниці. Якщо припустити, що товщина клітинної оболонки дорівнює 2 мкм, то коефіцієнт проникності для клітинної оболонки буде дорівнювати $P = \Delta K / \Delta x = (10^{-10} \text{ м} \cdot \text{с}^{-1})(1) / (2 \cdot 10^{-6} \text{ м}) = 5 \cdot 10^{-5} \text{ м}^2 \cdot \text{с}^{-1}$. Тобто, порівняно з плазмалемою, клітинна оболонка має більш високий коефіцієнт проникності і є більш проникною для малих молекул розчинених речовин.

2.2.4. Полегшена дифузія

Переміщення молекул з області високої концентрації в область низької може здійснюватися за рахунок дифузії через ліпідний бішар або *полегшеної дифузії* – транспорту, що здійснюється за допомогою переносників або каналів і не потребує затрат хімічної енергії. Полегшена дифузія здійснюється білками мембрани, що здатні упізнавати певні речовини і транспортувати їх через мембрану. При низьких концентраціях молекули переходять через білки-переносники так само, як під час пасивної дифузії, що характеризується лінійною залежністю швидкості

транспортування речовини від концентрації (рис. 2.2, а). При високих концентраціях усі білки захоплюються молекулами речовини і подальше збільшення концентрації не змінює швидкості дифузії - настає режим насичення, тобто швидкість транспортування збільшується з ростом концентрації лише до деякої граничної величини V , після чого вже не залежить від концентрації (рис. 2.2, б). Швидкість насичення білків-переносників можна оцінити сталою K_r , яка відповідає концентрації речовини, при якій швидкість дифузії дорівнює $V_{sp}/2$. Полегшена дифузія описується рівнянням:

$$\frac{dn}{dt} = \frac{V_{sp}}{1 + K_r \left(\frac{dc}{dx} \right)}. \tag{2.8}$$

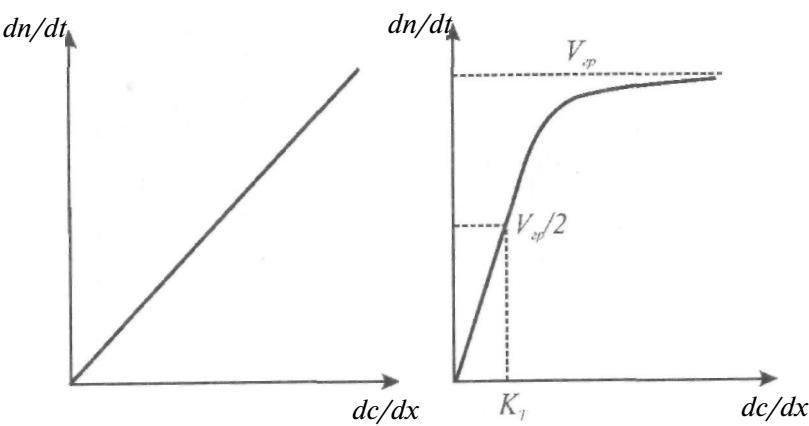


Рис. 2.2. Залежність швидкості транспортування речовини від концентрації: а - при низьких концентраціях; б - при високих концентраціях речовини (пояснення в тексті)

Таким чином, якщо пасивна дифузія розчинених речовин лінійно залежить від концентрації, то під час полегшеної дифузії білки-переносники збільшують швидкість дифузії, хоча цей процес супроводжується насиченням швидкості дифузії зі збільшенням концентрації.

2.3. ОСМОС

Осмос - це дифузія речовини (звичайно розчинника) через напівпроникну мембрану, що розділяє розчин та чистий розчинник. Перенос молекул розчинника обумовлений *осмотичним тиском*. Вирівнювання концентрацій по обидва боки мембрани, яка пропускає малі молекули розчинника, але заважає проходженню великих молекул розчиненої речовини, можливе лише при однобічній дифузії розчинника. Саме тому осмос завжди відбувається у напрямку від чистого розчинника до розчину (або від розведеного розчину до концентрованого).

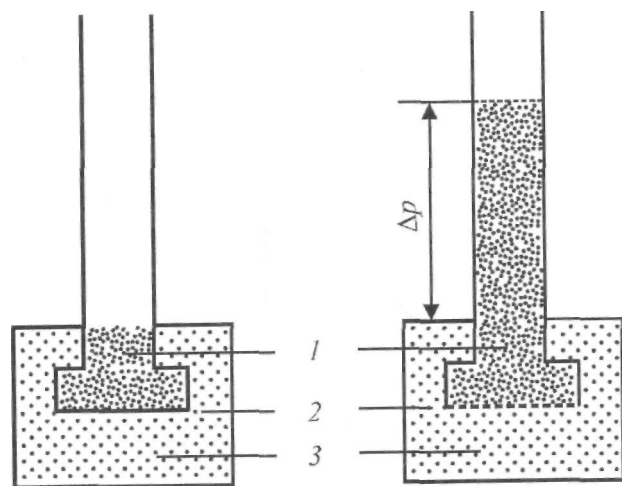


Рис. 2.3. Сумарна дифузія розчинника у розчин через напівпроникну мембрану:
а - початковий стан; б - кінцевий стан; 1 - розчин; 2 - мембрана;
3 - вода; Δp - надлишковий тиск

Якщо занурити розчин, відділений від зовнішнього простору мембраною, у чистий розчинник (рис. 2.3) при однаковому гідростатичному тиску, відбудеться сумарна дифузія розчинника у розчин. Дифузія припиниться, коли буде досягнутий певний осмотичний тиск у розчині. Осмотичний тиск можна виміряти - він дорівнює тому надлишковому тиску, який потрібно прикласти з боку розчину, щоб припинити осмос. Біологічні рідини являють собою розведені водні

розчини, в яких вода займає до 95 % об'єму; отже, осмотичні потоки через біологічні мембрани викликають водні потоки з областей високої концентрації води (розведені розчини) в області низької концентрації води (більш концентровані розчини). У вакуолях рослинних клітин містяться розчини солей, цукри, органічні кислоти та амінокислоти. Внаслідок цього клітини постійно осмотично поглинають воду та утворюють внутрішній гідростатичний тиск, який називають *тургорним*. Цей тиск направлений на клітинну оболонку і робить її пружною. Одночасно клітинна оболонка протидіє осмотичному тиску; ця дія клітинної оболонки на цитоплазму характеризується *осмотичним потенціалом*. Коли встановлюється динамічна рівновага, надходження води у клітину припиняється. Осмотична концентрація вакуолярного соку в клітинах кореня становить 0,3-1,2 МПа, тоді як у клітинах надземної частини рослини 1,0-2,6 МПа [Мусієнко, 2001]. Саме завдяки цьому вертикальному градієнту осмотичної концентрації сік досягає верхівки рослини.

Таким чином, осмотичний тиск - це тиск розчину на напівпроникну мембрану, яка відокремлює його від розчинника або від розчину з меншою концентрацією. Осмос і дифузія мають схожі, але й відмінні риси. Обидва процеси проходять спонтанно, у напрямку від більших концентрацій до менших внаслідок випадкового руху молекул і залежать від температури. У той же час осмос відрізняється тим, що з ним пов'язане зміщення об'єму речовини, тоді як дифузія відбувається у тому ж самому об'ємі.

Осмотичний тиск визначається виразом, який називається *рівнянням Вант-Гоффа*:

$$P_{\text{осм}} = RTC_A, \quad (2.9)$$

де R - універсальна газова стала ($R = 8,31 \text{ Дж} \cdot \text{моль}^{-1} \cdot \text{K}^{-1}$), T - абсолютна температура, C_A - молярна концентрація розчиненої речовини.

Наприклад, якщо молярна концентрація розчиненої речовини дорівнює $450 \text{ моль} \cdot \text{м}^{-3}$ при температурі 300 K, то осмотичний тиск згідно з рівнянням Вант-Гоффа становить $p_{\text{осм}} = 1,12 \text{ МПа}$, тобто перевищує атмосферний тиск майже на порядок.

Таким чином, осмотичний тиск у рослині - один із найважливіших факторів, який впливає на розподіл води і розчинених речовин у рослинних тканинах.

Контрольні запитання

1. Назвати функції біологічних мембран.
2. Що називають ліпідним бішаром?
3. Поясніть суть рідинно-мозаїчної моделі мембрани.
4. Що таке дифузія?
5. Від чого залежить коефіцієнт дифузії?
6. Яка рушійна сила обумовлює дифузію молекул у клітину або з клітини?
7. Від чого залежить коефіцієнт проникності мембрани?
8. Що називають осмосом?
9. Записати рівняння Вант-Гоффа.

3. ТЕРМОДИНАМІЧНІ ПРОЦЕСИ В РОСЛИНАХ

3.1. РІВНОВАЖНА ТЕРМОДИНАМІКА

Термодинаміка - розділ фізики, що вивчає найбільш загальні властивості макроскопічних фізичних систем, які знаходяться у стані термодинамічної рівноваги, та процеси переходу між цими системами.

3.1.1. Параметри термодинамічної системи

Термодинамічна система - сукупність макроскопічних тіл, обмежених чіткою границею, які можуть взаємодіяти між собою та з іншими тілами (зовнішнім середовищем) шляхом обміну з ними енергією та речовиною.

Є три типи термодинамічних систем: 1) *ізолювана система*, яка не обмінюється із зовнішнім середовищем ні енергією, ні речовиною; 2) *замкнута система*, яка обмінюється із зовнішнім середовищем енергією, але в ній відсутній обмін речовиною; 3) *відкрита система*, в якій відбувається обмін із зовнішнім середовищем енергією і речовиною. Класична термодинаміка розроблена для ізолюованих та замкнутих систем і стосується рівноважних систем. Біологічні ж системи є відкритими, в яких відбуваються нерівноважні процеси.

Будь-яка термодинамічна система характеризується *термодинамічними параметрами (змінними)* — такими як тиск p , об'єм V , температура T , маса m , молярна концентрація n . Термодинамічні параметри, які пропорційні розмірам системи, називаються *екстенсивними*. До екстенсивних параметрів можна віднести об'єм, масу, молярну концентрацію. Такі параметри, що не залежать від розмірів системи та характеризують локальні властивості системи, називаються *інтенсивними*. До інтенсивних параметрів можна віднести тиск, температуру. Сукупність параметрів визначає *термодинамічний стан* системи. Зміна хоча б одного параметра призводить до зміни термодинамічного стану системи. Якщо параметри термодинамічної системи мають цілком певні значення і не змінюються з часом при незмінних зовнішніх умовах, то така система перебуває у *рівноважному стані*. Рівноважні (або оборотні) процеси протікають у системі таким чином, що викликані ними зміни у стані системи можуть відбутися у зворотній послідовності без Додаткових змін у навколишньому середовищі. Перехід системи з одного

стану в інший, що супроводжується зміною термодинамічних параметрів, називається *термодинамічним процесом*.

3.1.2. Енергія і робота

Енергія - це загальна кількісна міра руху та взаємодії різних видів матерії. Енергія існує в різних формах, які пов'язані одна з одною. В ізольованій системі енергія може переходити з однієї форми в іншу, але її кількість залишається постійною (*закон збереження енергії*). При переході системи з одного стану в інший зміна енергії не залежить від того, яким способом відбувається перехід, тобто енергія є *функція стану системи*. Якщо система неізольована, то її енергія може змінюватися або при одночасній зміні енергії оточуючих тіл, або за рахунок зміни енергії взаємодії тіла з оточуючими тілами.

Обмін енергією між закритою термодинамічною системою і зовнішніми тілами може здійснюватися двома різними способами: шляхом виконання роботи та завдяки теплообміну. Енергія, що передається при цьому термодинамічній системі зовнішніми тілами, називається *роботою*, яка виконується над системою. Енергія, яка передається системі зовнішніми тілами шляхом теплообміну, називається *теплотою*, що отримується системою від зовнішнього середовища; цей термін може бути використаний для опису переносу енергії з одного місця в інше. Відношення кількості теплоти, отриманої чи відданої системою, до температури, при якій відбувається теплообмін, називають *приведеною кількістю теплоти* Q/T .

У біології поняття роботи використовується досить широко для опису можливих переміщень під впливом різних сил механічної, осмотичної, електричної та хімічної природи, які зустрічаються або утворюються в живому організмі.

3.1.3. Внутрішня енергія системи

Внутрішня енергія U включає енергію хаотичного (теплого) руху всіх мікрочастинок системи (молекул, атомів, іонів) та енергію взаємодії цих частинок. Внутрішня енергія характеризує стан термодинамічної системи, тобто є функцією стану системи.

Приклад. Один грам води займає об'єм 1 см^3 . Під час кипіння води з неї вийшло 1 671 см^3 пари. Чому дорівнює зміна внутрішньої енергії в цьому процесі?

Розв'язання. Оскільки питома теплота випаровування води дорівнює $22,6 \cdot 10^5 \text{ Дж} \cdot \text{кг}^{-1}$ при атмосферному тиску, теплота, що необхідна для перетворення у пару 1 г води, визначиться так:

$$Q = mL_{\text{вип}} = (1 \cdot 10^{-3} \text{ кг})(22,6 \cdot 10^5 \text{ Дж} \cdot \text{кг}^{-1}) = 2260 \text{ Дж}.$$

Робота, що виконується системою, дорівнює:

$$A = p(V_n - V_k) = (1,013 \cdot 10^5 \text{ Н} \cdot \text{м}^{-2})(1671 - 1) \cdot 10^{-6} \text{ м}^3 = 169 \text{ Дж}.$$

Звідси зміна внутрішньої енергії становить:

$$\Delta U = Q - A = 2260 \text{ Дж} - 169 \text{ Дж} = 2091 \text{ Дж}.$$

3.1.4. Перший закон термодинаміки

Перший закон термодинаміки являє собою частковий випадок закону збереження енергії і враховує можливі зміни внутрішньої енергії.

Розглянемо термодинамічну систему, яка знаходиться у процесі переходу від початкового стану до кінцевого, під час якого теплота Q поглинається (або виділяється) і робота A виконується системою (або над системою). Прикладом такої термодинамічної системи може бути газ, який переходить з початкового стану ρ_n, V_n до кінцевого стану ρ_k, V_k при сталій температурі. Якщо вимірювати різницю $(Q - A)$ на різних етапах даного термодинамічного процесу, можна помітити, що вона не змінюється протягом усього термодинамічного процесу. Отже, величина $(Q - A)$ визначається повністю початковим і кінцевим станами і називається *змінною внутрішньої енергії системи* ΔU :

$$\Delta U = U_k - U_n = Q - A. \quad (3.1)$$

Тут $A > 0$, якщо система виконує роботу над зовнішніми тілами, і $A < 0$, якщо зовнішні сили виконують роботу над системою.

Таким чином, перехід системи із одного стану в інший супроводжується зміною ΔU внутрішньої енергії. Зміну ΔU внутрішньої енергії можна оцінювати шляхом вимірювання теплоти Q , яка поглинається або виділяється системою, та виконаною роботою A . На основі останнього рівняння можна сформулювати перший закон термодинаміки: *в ізольованій термодинамічній системі повний запас енергії є величиною сталою*:

$$U = \text{const}; \Delta U = 0; \quad (3.2)$$

у замкнутій термодинамічній системі зміна внутрішньої енергії AU при переході з одного стану в інший визначається кількістю переданої теплоти та величиною виконаної роботи

$$AU = Q \pm A. \tag{3.3}$$

Коли система набуває нескінченно малих змін стану, перший закон термодинаміки записується так:

$$dU = dQ \pm dA. \tag{3.4}$$

У літературі можна зустріти таку форму запису першого закону термодинаміки, як $dU = \delta Q \pm \delta A$, де символи δ означають, що теплота Q і робота A не є функціями стану і, отже, не можуть бути повними диференціалами.

Таким чином, якщо система не обмінюється енергією з навколишнім середовищем, її енергія залишається сталою. Якщо система обмінюється енергією з навколишнім середовищем, цей обмін супроводжується зміною внутрішньої енергії системи. Прикладом застосування першого закону термодинаміки до рослинних об'єктів можна вважати енергетичний бюджет листка. Листя рослини поглинає енергію від навколишнього середовища завдяки прямому сонячному випромінюванню та інфрачервоному випромінюванню довкілля. Одна частина поглинутої енергії перевипромінюється листком, тоді як інша накопичується і витрачається на процес фотосинтезу або зміну температури листка. Згідно з першим законом термодинаміки, хоча й відбувається перетворення поглинутої листком енергії, загальна кількість енергії залишається постійною.

3.1.5. Другий закон термодинаміки

Згідно з другим законом термодинаміки процеси, що пов'язані з теплообміном при кінцевій різниці температур, тертям, дифузії тощо, та які протікають з кінцевою швидкістю - є *необоротними*, тобто можуть самочинно протікати лише в одному напрямку. В сучасній термодинаміці другий закон термодинаміки формулюється як закон зростання ентропії S . Цю величину часто описують як міру випадковості, безладдя, хаосу. Втім, ентропії можна надати риси термодинамічного поняття.

З курсу фізики відомо, що температура - це фізична величина, що характеризує стан термодинамічної рівноваги макроскопічної системи. Температуру визначає середня кінетична енергія молекул речовини. Будь-яка молекулярна система, температура якої не дорівнює абсолютному нулю ($-273\text{ }^{\circ}\text{C} = \text{OK}$), характеризується певною тепловою енергією E завдяки коливальним чи обертальним рухам молекул та їхньому просторовому переміщенню. Причому, ця енергія не може бути використана для виконання корисної роботи, через що вона отримала назву *ізотермічно недоступної енергії*. Кількісно ця енергія визначається як $E = TS$, де T - абсолютна температура, S - ентропія. Для даної температури величина теплової енергії залежить від здатності молекул речовини брати участь у хаотичному русі - чим більше молекул здатні вільно рухатися, тим більшу теплову енергію має система, тим більша неупорядкованість системи і тим більша ентропія такої системи. Слід очікувати, що при температурі абсолютного нуля, коли припиняється будь-який молекулярний рух, ентропія повинна також дорівнювати нулю (це твердження відповідає *третьому закону термодинаміки*). Природні системи мають тенденцію до таких змін, які супроводжуються збільшенням неупорядкованості. Біологічні макромолекули, такі як білки, в яких відбуваються різноманітні рухи, мають меншу ентропію, ніж амінокислоти, з яких складаються білки. Отже, ентропія - це міра неупорядкованості при необоротному розсіюванні енергії й являє собою функцію стану термодинамічної системи. Одиниця вимірювання ентропії - *Дж-К⁻¹*.

Для дослідження термодинамічних систем доцільно застосовувати не саму ентропію, а її зміну ΔS . При нескінченно малій зміні стану системи зміна ентропії dS дорівнює або більша, ніж значення поглинутої системою елементарної приведенної теплоти dQ/T :

$$dS \geq dQ/T. \tag{3.5}$$

Для системи, що не здійснює теплообмін із зовнішнім середовищем, $dQ = 0$, і останнє рівняння перетворюється у таке:

$$dS \geq 0. \tag{3.6}$$

Тут символ " $=$ " відповідає оборотним, а символ " $>$ " - необоротним процесам.

Для оборотних процесів ентропія залишається сталою, а для необоротних ентропія зростає. Таким чином, можна сформулювати другий закон термодинаміки: *в ізольованій макроскопічній системі ентропія **при** будь-якому реальному процесі або зростає, або залишається незмінною.*

Отже, основні тенденції в можливих змінах ентропії можна сформулювати так:

1. В ізольованій системі, в якій проходять оборотні процеси, ентропія зберігає стаке значення:

$$dS = 0; S = \text{const.} \quad (3.7)$$

2. В ізольованій системі, в якій проходять необоротні процеси, ентропія зростає:

$$dS > 0. \quad (3.8)$$

3. Під час термодинамічної рівноваги ентропія досягає максимального значення:

Другий закон термодинаміки для необоротних процесів показує напрямок процесу: *необоротні процеси завжди відбуваються у напрямку зростання ентропії.* Отже, можна ввести ще одне визначення ентропії: *це така функція стану системи, яка визначає напрямок протікання довільного процесу — в ізольованій системі ентропія зростає з наближенням до стану рівноваги, а у рівноважному стані вона прямує до максимального значення.*

Приклад. Знайти зміну ентропії при плавленні 2 кг льоду, що має температуру 0 °С.
Розв'язання. Зміна ентропії визначається виразом:

$$\Delta S = S_2 - S_1 = \int_1^2 \frac{dQ}{T},$$

де S_1 і S_2 — значення ентропії в початковому і кінцевому станах.

Плавлення льоду масою m при температурі T супроводжується зміною ентропії:

$$\Delta S = \int_1^2 \frac{dQ}{T} = \frac{m\lambda}{T},$$

де λ — питома теплота плавлення ($3,35 \cdot 10^5$ Дж·кг⁻¹).

Звідси:

$$\Delta S = \frac{2 \text{ кг} \cdot 3,35 \cdot 10^5 \text{ Дж} \cdot \text{кг}^{-1}}{273 \text{ К}} = 2454 \text{ Дж} \cdot \text{К}^{-1}$$

3.2. ТЕРМОДИНАМІЧНІ ПОТЕНЦІАЛИ

Лінійні комбінації функцій, що характеризують стан термодинамічної системи, також можуть бути використані для характеристики цієї системи; ці комбінації називають *термодинамічними потенціалами*. До основних термодинамічних потенціалів можна віднести внутрішню енергію U , ентальпію H та вільну енергію Гіббса G .

3.2.1. Ентальпія

Ентальпія H — термодинамічний потенціал, що характеризує стан макроскопічної системи у термодинамічній рівновазі при виборі як основних незалежних змінних ентропії S та тиску p .

Одиниця вимірювання ентальпії — кДж·моль⁻¹.

Ентальпія пов'язана з внутрішньою енергією системи співвідношенням:

$$H = U + pV. \quad (3.10)$$

Звідси можна отримати вираз:

$$dH = dU + pdV + Vdp. \quad (3.11)$$

Згідно з першим законом термодинаміки маємо:

$$dQ = dU + dA = dU + pdV = d(U + pV) = dH; \quad (3.12)$$

отже, з рівнянь (3.11) та (3.12) можна отримати вираз:

$$dH = dQ + Vdp. \quad (3.13)$$

Для оборотних процесів правильне рівняння (3.5), звідки:

$$dQ = TdS. \quad (3.14)$$

Комбінуючи два останніх рівняння, отримаємо:

$$dH = TdS + Vdp. \quad (3.15)$$

Для ізобаричних процесів ($\phi=0$) рівняння (3.13) можна переписати так:

$$dH = dQ. \quad (3.16)$$

Таким чином, зміна ентальпії дорівнює отриманому або відданому теплу під час ізобаричного процесу. Саме тому значення зміни ентальпії характеризують теплові ефекти фазових переходів (плавлення, кипіння), хімічних реакцій та інших процесів, що відбуваються при сталому тиску.

Для ідеального газу в умовах ізобаричного процесу елементарна зміна ентальпії становить:

$$dH = dQ = c Mdl, \quad (3.17)$$

де c - питома теплоємність при сталому тиску, M - маса газу.

Зміна ентальпії визначиться за виразом:

$$H_2 - H_1 = \int_1^2 c_p M dT. \quad (3.18)$$

Ентальпія дозволяє оцінити термодинамічні параметри системи.

Так, з виразу (3.15) можна визначити температуру $T = \left(\frac{\partial H}{\partial S} \right)_p$, об'єм $V = \left(\frac{\partial H}{\partial p} \right)_S$, теплоємність системи при сталому тиску $c = \left(\frac{\partial H}{\partial T} \right)_p$.

Приклад. Визначити зміну ентальпії водяної пари масою 0,01 кг при ізобаричному нагріванні від 283 К до 303 К, якщо залежність молярної теплоємності (кількості теплоти, що поглинається одним молем речовини при нагріванні на 1 К) від температури описується виразом:

$$c_p = 30,1 + T \cdot 10^{-2} + T^2 \cdot 8,69 \cdot 10^{-7} \text{ Дж} \cdot \text{моль}^{-1} \cdot \text{К}^{-1}.$$

Розв'язання. Молекулярна вага води дорівнює 0,018 кг, отже кількість молів водяної пари дорівнює $0,01/0,018 = 0,56$ молів. Підставляємо числові дані у вираз (3.18):

$$\begin{aligned} H_2 - H_1 &= 0,56 \int_{T_1}^{T_2} (30,1 + T \cdot 10^{-2} + T^2 \cdot 8,69 \cdot 10^{-7}) dT = \\ &= 0,56 [30,1(T_2 - T_1) + 10^{-2}/2 (T_2^2 - T_1^2) + 8,69/3 (T_2^3 - T_1^3)]. \end{aligned}$$

$$\text{Звідси:} \quad H_{303} - H_{283} = 371 \text{ Дж.}$$

Ентальпія складається з ізоермічно недоступної енергії $E = TS$, що не може бути використана для виконання корисної роботи, та вільної енергії G , яка придатна для виконання роботи:

$$H = TS + G. \quad (3.19)$$

Більш доцільно вимірювати не абсолютні величини енергій, а їхні зміни:

$$\Delta H = T\Delta S + \Delta G. \quad (3.20)$$

При нескінченно малих змінах стану системи можна переписати останній вираз:

$$dH = TdS + dG. \quad (3.21)$$

Розглянемо саме зміну вільної енергії.

3.2.2. Вільна енергія Гіббса

У живому організмі багато енергетичних перетворень мають хімічну природу; отже, доцільно визначити кількісні співвідношення, що характеризують, яка робота може бути виконана під час хімічних реакцій. Вирази, що містять зміну ентропії в системі та навколишньому середовищі, непридатні для цього; потрібна функція, яка б не залежала від оточення, але яка б досягала мінімуму у стані рівноваги і була критерієм імовірності протікання реакції та оцінки енергії, необхідної для виконання роботи під час реакції.

Якщо термодинамічний процес супроводжується зміною ентальпії, лише частина цієї зміни витрачається на корисну роботу. З рівняння (3.19) можна отримати вираз, який характеризує різницю між повною енергією системи (ентальпія H) та енергією, що придатна для виконання роботи (вільна енергія G):

$$G = H - TS. \quad (3.22)$$

Вільна енергія Гіббса G - функція, яка зручна для описування процесів, що відбуваються при сталій температурі ($T = \text{const}$) і сталому тиску ($p = \text{const}$). По-перше, більшість біохімічних реакцій відбувається при сталій температурі; по-друге, процеси в клітинах та тканинах здійснюються при сталому тиску. Зміна вільної енергії Гіббса для певної реакції, що протікає при сталих температурі та тиску, дорівнює максимальній кількості енергії, яка може бути перетворена у роботу цієї системою. При нескінченно малих змінах стану системи можна записати:

$$dG = dH - TdS - SdT. \quad (3.23)$$

Для ізотермічного процесу ($dT = 0$) останнє рівняння перетворюється у таке:

$$dG = dH - TdS. \quad (3.24)$$

Використовуючи рівняння (3.15), отримуємо:

$$dG = TdS + Vdp - TdS = Vdp. \quad (3.25)$$

Отже, для ізобаричного процесу $dp = 0$ і $dG = 0$.

Особливо важливою для характеристики хімічних реакцій є зміна вільної енергії, оскільки завдяки величині та знаку dG можна робити висновки щодо спрямованості процесу, а також кількості енергії, яка буде потрібна для перетворення даних реагентів у продукти або буде звільнена. Відомо, що всі хімічні реакції досягають стану рівноваги, при якому не відбуваються подальші зміни концентрації реагентів та продуктів реакції. Розглянемо хімічну реакцію $A \leftrightarrow B$, де $[A]$ та $[B]$ - концентрації речовин, що беруть участь у реакції. Відношення рівноважних концентрацій

речовин $\frac{[B]_{\text{рівн}}}{[A]_{\text{рівн}}}$ називають *сталою рівноваги* K_p . Зв'язок зміни dG

вільної енергії із зміщенням реакції від стану рівноваги наведено на рис. 3.1 [Taiz and Zeiger, 1998]. Звернемо увагу на характерні риси цієї залежності: 1) зміна вільної енергії є дотичною кривої $dG = f(K)$; 2) при досягненні стану рівноваги $dG = 0$, а сам потенціал досягає мінімального значення $G \rightarrow G_{\text{min}}$; усі зміщення реакції від стану рівноваги супроводжуються збільшенням зміни dG вільної енергії; 3) реакції, що протікають із збільшенням термодинамічного потенціалу ($dG > 0$), потребують поглинання додаткової енергії із зовнішнього середовища і називаються *ендергонічними*; якщо внаслідок певних процесів термодинамічний потенціал зменшується ($dG < 0$), такі реакції протікають з виділенням енергії і називаються *екзергонічними*. Отже, при $dG < 0$ хімічна реакція – самочинна, при $dG > 0$ – несамочинна, при $dG = 0$ настає стан рівноваги.

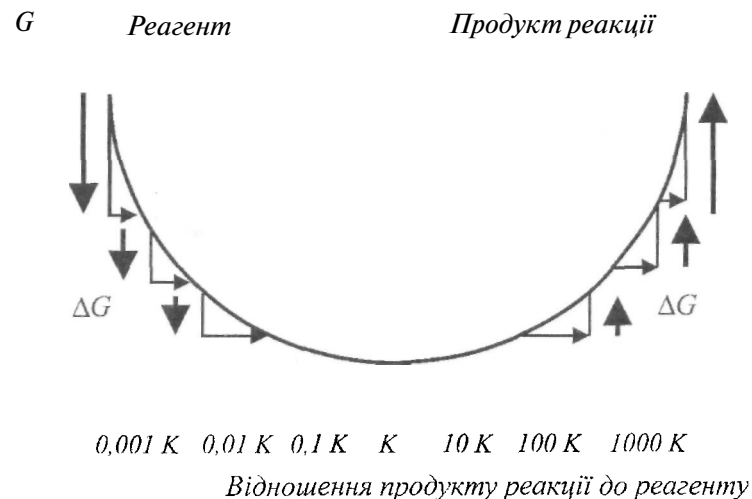


Рис. 3.1. Зв'язок зміни dG вільної енергії із зміщенням реакції від стану рівноваги

3.2.3. Зміна стандартної вільної енергії і константа рівноваги

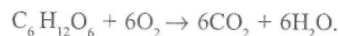
Зміна вільної енергії Гіббса ΔG залежить від багатьох факторів, Що характеризують проходження хімічної реакції, а саме: тиску, температури, концентрації реагуючих речовин. Саме через це доцільно прив'язувати зміну вільної енергії до стандартних умов (для 1 М водних розчинів ці умови становлять $p = 1 \cdot 10^5$ кПа, $pH = 7,0$ і $T = 298$ K); у такому

разі цю величину називають *зміню стандартної вільної енергії* ΔG_o . При досягненні рівноваги у процесі хімічної реакції зміна стандартної вільної енергії описується *рівнянням Вант-Гоффа*:

$$\Delta G_o = -RT \ln \frac{[B]_{\text{рівн}}}{[A]_{\text{рівн}}} = -RT \ln K_p. \quad (3.26)$$

Це рівняння дозволяє, вимірюючи експериментально K_p , визначити величину ΔG_o . Одиниця вимірювання зміни вільної енергії – кДж·моль⁻¹.

Приклад. Рівняння окислення молекули глюкози в процесі дихання у стандартних умовах (1М водний розчин, T = 298 К, рН = 7,0) має вигляд:



Визначити константу рівноваги, якщо зміна стандартної вільної енергії $\Delta G_o = -2870$ Дж·моль⁻¹.

Розв'язання. Використаємо співвідношення (3.26):

$$\Delta G_o = -RT \ln K_p,$$

де $R = 8,31$ Дж·моль⁻¹·К⁻¹.

Звідси:

$$\ln K_p = \frac{\Delta G_o}{-RT} = \frac{-2870 \text{ Дж} \cdot \text{моль}^{-1}}{-2478 \text{ Дж} \cdot \text{моль}^{-1}} = 1,158,$$

звідки:

$$K_p = 3,18.$$

3.2.4. Хімічний потенціал

Біологічні системи є відкритими -речовина вноситься чи виходить за рахунок процесів переносу або хімічних реакцій. Опис таких відкритих систем зручно проводити за допомогою *хімічного потенціалу* μ , який являє собою зміну будь-якої термодинамічної функції U , H , F , G , віднесених до кількості молів речовини:

$$\mu_i = \left(\frac{\partial U}{\partial n_i} \right)_{S,V} = \left(\frac{\partial H}{\partial n_i} \right)_{S,p} = \left(\frac{\partial F}{\partial n_i} \right)_{T,V} = \left(\frac{\partial G}{\partial n_i} \right)_{T,p}. \quad (3.27)$$

У випадку зміни ентропії маємо:

$$\mu_i = -T \left(\frac{\partial S}{\partial n_i} \right)_{U,V}. \quad (3.28)$$

Зміна внутрішньої енергії термодинамічної системи dU являє собою суму добутків *екстенсивних* параметрів (які переносяться завдяки різниці потенціалів) на *інтенсивні* параметри (які утворюють різницю потенціалів):

$$dU = TdS - pdV + fdl + \psi de + \sum \mu_i dn_i + \dots, \quad (3.29)$$

де dS , dV , dl , de , dn - можливі зміни екстенсивних параметрів (ентропії, об'єму, довжини, заряду, кількості молів), T , p , f , ψ , μ - інтенсивні параметри (температура, тиск, механічна сила, електричний потенціал, хімічний потенціал). Останнє співвідношення отримало *назву рівняння Гіббса*.

Зміна вільної енергії Гіббса dG при сталій температурі і сталому тиску визначається за виразом $dG = dH - TdS$. Якщо підставити в цей вираз рівняння Гіббса, знехтуючи усіма складовими функції, крім роботи, затраченої на розширення системи, і хімічної роботи, отримуємо:

$$dG = Vdp - SdT + \sum_i \mu_i dn_i. \quad (3.30)$$

Зміна вільної енергії внаслідок додавання (або вилучення) i -того компонента системи, якщо температура, тиск і кількість компонентів є сталі, визначається за виразом:

$$\left. \frac{\partial G}{\partial n_i} \right|_{T,p,n_{j \neq i}} = \mu_i. \quad (3.31)$$

Для однокомпонентної системи хімічний потенціал є вільною енергією Гіббса для одного моля компонента ($G = \mu$). Для багатокомпонентної системи при даних температурі і тиску загальна вільна енергія становить:

$$G = \sum_i n_i \mu_i. \quad (3.32)$$

Якщо кількість компонентів збільшується, функція G збільшується пропорційно; це свідчить про те, що вільна енергія Гіббса є таким же інтенсивним параметром, як температура або тиск. Зміна хімічного потенціалу характеризує напрямок, в якому відбувається рух речовини (від високих значень хімічного потенціалу до низьких).

Одиниця вимірювання зміни хімічного потенціалу - $\kappa\text{Дж}\cdot\text{моль}^{-1}$.

Розглянемо приклади оцінок хімічного потенціалу для певних ситуацій.

/ . Хімічний потенціал для одного моля ідеального газу можна визначити за допомогою рівняння стану ідеального газу ($pV = RT$). Оскільки робота по розширенню ідеального газу визначається так:

$$dA = pdV, \quad (3.33)$$

то з урахуванням рівняння стану ідеального газу зміна хімічного потенціалу визначиться за виразом:

$$dp_g = -pdV. \quad (3.34)$$

Диференціювання рівняння стану ідеального газу призводить до співвідношення (при сталій температурі):

$$d(pV) = pdV + Vdp = d(RT) = 0. \quad (3.35)$$

Звідси:

$$pdV = -Vdp, \quad (3.36)$$

або

$$dp_g = Vdp. \quad (3.37)$$

Комбінуючи останній вираз з рівнянням стану ідеального газу, отримуємо вираз для зміни хімічного потенціалу при сталій температурі:

$$dp_g = RT(dp/p). \quad (3.38)$$

Після інтегрування цього виразу отримуємо рівняння:

$$\mu_g - \mu_g^0 = RT \ln(p/p_0). \quad (3.39)$$

Хімічний потенціал $\mu_g = \mu_g^0$, якщо тиск газу дорівнює $p_0 = 1 \text{ атм} = 1,01325 \cdot 10^5 \text{ Па}$ (стандартне значення).

Тоді:

$$\mu_g = \mu_g^0 + RT \ln p_g. \quad (3.40)$$

2. Хімічний потенціал для розчиненої речовини у розчині можна визначити за допомогою рівняння Вант-Гоффа для осмотичного тиску:

$$p_{осм} = RTC_A, \quad (3.41)$$

де $p_{осм}$ – осмотичний тиск, R – універсальна газова стала ($R = 8,31 \text{ Дж}\cdot\text{моль}^{-1}\cdot\text{К}^{-1}$), T – абсолютна температура, C_A – концентрація розчиненої речовини.

Робота, що виконується осмотичним тиском над одним молем, дорівнює:

$$dA = p_{осм} d(1/C_A). \quad (3.42)$$

Звідки:

$$d\mu_i = -p_{осм} d(1/C_A) = C_A RT d(1/C_A) = RT d(\ln C_A). \quad (3.43)$$

Проінтегрувавши останній вираз, отримуємо рівняння:

$$\mu_g - \mu_i^0 = RT \ln(C_A/C_0). \quad (3.44)$$

Для розчинів вибирають $C_0 = 1 \text{ моль}$ як стандартне значення. Тоді останній вираз можна переписати для розчиненої речовини:

$$\mu_g = \mu_i^0 + RT \ln C_A \quad (3.45)$$

та для розчинника у розчині:

$$\mu_s = \mu_s^0 + RT \ln X_s. \quad (3.46)$$

3. Хімічний потенціал для водяної пари, що знаходиться у рівновазі при сталих температурі та тиску, оцінюється таким співвідношенням:

$$dG = dG_g + dG_n = -\mu_g dn + \mu_n dn, \quad (3.47)$$

де індекси “*г*” та “*н*” відповідають водній та паровій фазам, а знак “мінус” свідчить про втрати вільної енергії.

З останнього рівняння можна отримати вираз:

$$\mu_g = \mu_n, \quad (3.48)$$

тобто умова рівноваги між двома фазами є рівність хімічних потенціалів.

Якщо припустити, що водяна пара є ідеальним газом, то різниця хімічного потенціалу водяної пари, що знаходиться у рівновазі з чистою водою (μ^0), та хімічного потенціалу цієї пари, що знаходиться у рівновазі з деяким розчином (μ), визначиться так:

$$\mu - \mu^0 = RT \ln(e/E), \quad (3.49)$$

де e – пружність водяної пари, E – пружність насиченої водяної пари.

Якщо вода та пара знаходяться у стані рівноваги ($\mu_g = \mu_n$), то різниця $\mu - \mu^0$ буде відповідати різниці хімічних потенціалів чистої води та води у розчині.

Приклад. У замкнутому об’ємі водяна пара знаходиться у рівновазі з водою при температурі 293 К та тиску 101 325 Па. Визначити різницю хімічних потенціалів води у розчині та чистої води, якщо відносна вологість становить 98 %.

Розв’язання. Підставляємо числові значення у рівняння (3.49):

$$\mu - \mu^0 = RT \ln(e/E) = 8,31 \text{ Дж} \cdot \text{моль}^{-1} \cdot \text{К} \cdot 293 \text{ К} \ln 0,98 = -49,2 \text{ Дж} \cdot \text{моль}^{-1}.$$

Отже, здатність води у розчині виконувати роботу зменшується на 49,2 Дж·моль⁻¹ порівняно з чистою водою.

3.2.5. Електрохімічний потенціал

Виведення суміші речовин зі стану рівноваги можна пов’язати не лише зі зміною вільної енергії Гіббса, але й з градієнтами концентрацій та електричних потенціалів.

Розглянемо ємність, в якій мембрана розділяє два відсіки з незарядженими розчинами, концентрації яких C_1 та C_2 . Робота по перенесенню 1 моля розчиненої речовини з першого відсіку (C_1) у другий (C_2) описується рівнянням:

$$\Delta G = RT \ln(C_2/C_1). \quad (3.50)$$

Якщо $C_2 > C_1$, зміна вільної енергії $\Delta G > 0$ і перенесення розчиненої речовини вимагає роботи.

Процес ускладнюється при перенесенні у розчині електричних зарядів. Нехай позитивні електричні заряди переносяться з першого відсіку у другий. Тоді другий відсік стає позитивно зарядженим відносно першого і на мембрані утворюється різниця потенціалів. Робота по перенесенню 1 моля іонів через мембрану, на якій різниця потенціалів $\Delta \phi$, характеризується зміною вільної енергії ΔG :

$$\Delta G = zF \Delta \phi, \quad (3.51)$$

де z – валентність іона, F – стала Фарадея ($9,64846 \cdot 10^4$ Кл·моль⁻¹).

Величина $\Delta G > 0$ при перенесенні позитивних зарядів у відсік, заряджений позитивно, і навпаки.

У реальних ситуаціях біологічних клітин на іони, що рухаються через біологічну мембрану, впливають два градієнти – концентраційний та електричний. Завдяки цьому зміна вільної енергії Гіббса описується рівнянням:

$$\Delta G = zF \Delta \phi + RT \ln(C_2/C_1). \quad (3.52)$$

У данному випадку зміна вільної енергії Гіббса, віднесена до кількості молів речовини, отримала назву *електрохімічного потенціалу*, який дорівнює сумі хімічного потенціалу μ та електричної роботи A_{el} по перенесенню іонів через мембрану, а зміна електрохімічного потенціалу дорівнює:

$$\Delta \tilde{\mu} = \mu_2^0 - \mu_1^0 + RT \ln(C_2/C_1) + zF \Delta \phi. \quad (3.53)$$

Одиниця вимірювання електрохімічного потенціалу – $\text{кДж} \cdot \text{моль}^{-1}$.

3.3. ЛІНІЙНА НЕРІВНОВАЖНА ТЕРМОДИНАМІКА

3.3.1. Рослини як відкриті термодинамічні системи

У попередніх розділах було розглянуто застосування законів класичної термодинаміки для замкнутих та ізольованих систем. Основним критерієм спрямованості самочинних змін в ізольованій системі є збільшення ентропії, а кінцевим результатом - досягнення стану рівноваги.

Біологічні системи є *відкритими* термодинамічними системами, оскільки вони обмінюються з навколишнім середовищем енергією і речовиною. Живі організми отримують із зовнішнього середовища поживні речовини та енергію, виділяють продукти метаболізму і теплоту, виконують роботу. Такий безперервний обмін супроводжується зміною нерівноважних станів; життєдіяльність організму, таким чином, являє собою сукупність різних нерівноважних процесів.

Рослини як живі організми є відкритими термодинамічними системами. Постійний обмін енергією та масою дає можливість рослинам знаходитися у стані, далекому від рівноважного. Якщо такий обмін припиниться (що супроводжується переходом відкритої термодинамічної системи у замкнуту чи ізольовану), рослина стає приреченою до загибелі. Щоб запобігти процесу деградації, необхідно забезпечити безперервний потік через рослину енергії та маси з тим, щоб "викачати" ентропію, утворену внаслідок вітальних процесів у рослині.

3.3.2. Стаціонарний стан

Відкритим системам притаманні нерівноважні стани, параметри і властивості, які змінюються з часом. Але, незважаючи на відсутність термодинамічної рівноваги, внаслідок обміну з навколишнім середовищем організм досягає *стаціонарного стану*, коли деякі фізичні і хімічні властивості термодинамічної системи зберігаються незмінними протягом тривалого проміжку часу. Приклад моделі нерівноважного та стаціонарного станів наведено нарис. 3.2, *а, б* [Белановский, 1989]. Тут є вхідний потік, вихідний потік, але рівень води в резервуарі залишається сталим.

Принципові відмінності рівноважного і стаціонарного станів наведено у табл. 3.1.

Таблиця 3.1.

Порівняння термодинамічних функцій для термодинамічних систем

Термодинамічна функція	Замкнуті системи (рівноважний стан)	Відкриті системи (стаціонарний стан)
Вільна енергія Гіббса	$\Delta G = 0$	$\Delta G = const$
Ентропія	$S \rightarrow S_{max}$	$S \neq S_{max}$

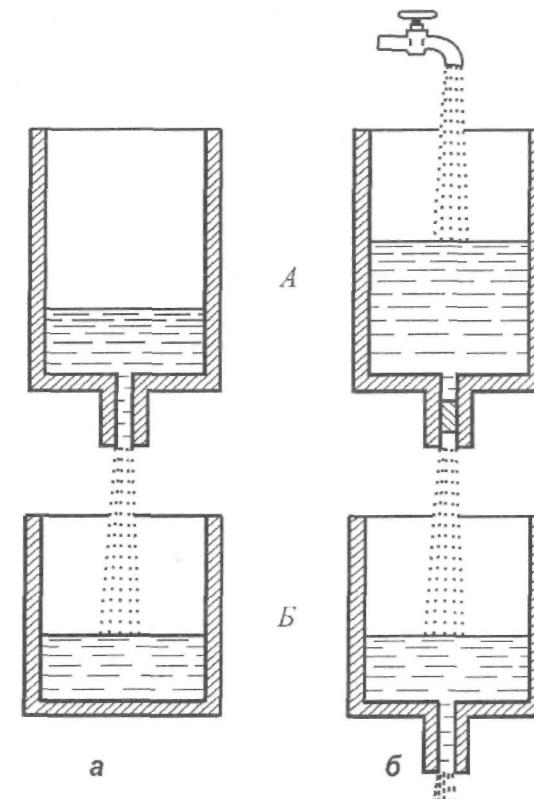


Рис. 3.2. Гідродинамічні моделі нерівноважного (а) та стаціонарного (б) станів у термодинамічних системах А і Б [Белановский, 1989]

3.3.3. Зміна ентропії у відкритих системах

Зміна ентропії у відкритій системі може відбуватися за рахунок обміну системи енергією та речовиною із зовнішнім середовищем або за рахунок продукції ентропії у самій системі внаслідок внутрішніх необоротних процесів. Загальна зміна ентропії, таким чином, складається з двох незалежних частин:

$$dS = d_e S + d_i S, \quad (3.54)$$

де $d_e S$ – зміна ентропії системи внаслідок обміну енергією та речовиною із зовнішнім середовищем, $d_i S$ – зміна ентропії завдяки необоротним процесам, що відбуваються у системі.

Порівняємо загальну зміну ентропії для термодинамічних процесів різних типів:

а) для ізольованої системи (немає обміну енергією та речовиною):

$$d_e S = 0; d_i S \geq 0; \quad (3.55)$$

б) для замкнутої системи (є лише обмін енергією):

$$d_e S = \frac{dQ}{T}; d_i S \geq 0; \quad (3.56)$$

в) для відкритої системи (є обмін енергією та речовиною):

$$d_e S = \frac{dQ}{T} + (d_e S)_{\text{реч}}; d_i S \geq 0. \quad (3.57)$$

Отже, в будь-якій системі $d_i S \geq 0$.

Для ізольованих систем $d_e S = 0$, тому що рівняння (3.54) перетворюється у таке:

$$dS = d_i S > 0, \quad (3.58)$$

що відповідає класичному формулюванню другого закону термодинаміки для ізольованих систем.

Процеси зміни ентропії внаслідок взаємодії з зовнішнім середовищем можуть бути пов'язані з припливом ентропії в систему ($d_e S > 0$) або відтоком з останньої ($d_e S < 0$). Збільшення ентропії відбувається, наприклад, якщо складні біологічні структури розпадаються на простіші або, коли відбувається руйнування рослинної клітини.

Зменшення ентропії свідчить про ускладнення організації системи, утворення більш складних структур, ріст рослинних тканин. Таким чином, на противагу класичній термодинаміці ізольованих систем, яка визначає ентропію лише для рівноважних станів, термодинаміка відкритих систем визначає ентропію для будь-якого нерівноважного стану.

Стаціонарним станом називається такий стан системи, при якому ентропія всієї відкритої системи зберігається, тобто повна зміна ентропії дорівнює нулю ($dS=0$). Якщо зміна ентропії дорівнює нулю, то $d_e S = -d_i S$ (збільшення ентропії за рахунок внутрішніх необоротних процесів компенсується припливом від'ємної ентропії внаслідок взаємодії системи із зовнішнім середовищем); оскільки $d_i S > 0$, то $d_e S < 0$, причому $|d_e S| = d_i S$. Ця умова виконується, якщо ентропія, що виробляється усередині системи, повністю розсіюється в довкілля. Можна, таким чином, стверджувати, що відкриті системи у стаціонарному стані живляться *негентропією* (від'ємною ентропією).

3.3.4. Швидкість зміни ентропії у відкритих системах

Одним з найважливіших понять термодинаміки необоротних процесів є зміна ентропії у часі. Диференціювання рівняння (3.54) призводить до такого виразу:

$$\frac{dS}{dt} = \frac{d_e S}{dt} + \frac{d_i S}{dt}, \quad (3.59)$$

де $\frac{dS}{dt}$ – зміна ентропії за часом, яку називають *швидкістю продукції ентропії*.

Останнє рівняння свідчить про те, що швидкість зміни ентропії системи являє собою суму швидкості обміну ентропією між системою та навколишнім середовищем та швидкості виникнення ентропії усередині системи внаслідок необоротних процесів.

У стаціонарному стані баланс ентропії визначається за виразом:

$$\frac{dS}{dt} = \frac{d_e S}{dt} + \frac{d_i S}{dt} = 0, \quad (3.60)$$

що свідчить про те, що утворення ентропії в системі $\frac{d_i S}{dt}$ компенсується відтоком додатної ентропії у зовнішнє середовище, так що загальна зміна ентропії дорівнює нулю.

У реальній ситуації розвиток живих організмів супроводжується зменшенням загальної величини їхньої ентропії, але слід враховувати, що в інших ділянках зовнішнього середовища відбуваються процеси, що характеризуються утворенням додатної ентропії.

3.3.5. Термодинамічна сила та потік

Реальні біологічні системи не знаходяться у стані рівноваги, оскільки в них протікають процеси, що супроводжуються дисипацією енергії - переходом частини енергії упорядкованого процесу в енергію неупорядкованого процесу, наприклад, в теплоту або випромінювання. Для кількісної оцінки величин $d_e S$ та $d_i S$ для опису будь-якого необоротного процесу вводять терміни *термодинамічна сила* F та *термодинамічний потік* $J = \frac{dX}{dt}$, де dX – зміна фізичної величини за проміжок часу dt .

Зміну ентропії $d_i S$ можна виразити через ці терміни, незважаючи на природу термодинамічних сил та термодинамічних потоків:

$$d_i S = F dX. \quad (3.61)$$

Усі необоротні процеси, що відбуваються у біологічних системах, можна описати рівняннями, які являють собою зміну ентропії як суму k усіх змін, викликаних необоротними потоками dX_k :

$$d_i S = \sum_k F_k dX_k \geq 0; \quad (3.62)$$

$$\frac{d_i S}{dt} = \sum_k F_k \frac{dX_k}{dt} \geq 0. \quad (3.63)$$

Необоротні процеси, внаслідок яких у фізичній системі відбувається просторовий перенос маси, імпульсу, енергії, ентропії, електричного заряду тощо, називаються *процесами (явищами) переносу*. Процеси переносу, в яких градієнт певної властивості викликає потік тієї ж самої фізичної властивості, називаються *прямими процесами переносу*. Прикладами прямих процесів є дифузія (потік частинок викликається градієнтом

концентрації), теплопровідність (потік тепла викликається градієнтом температури), рух електричних зарядів (потік електричних зарядів викликається градієнтом потенціалу електричного поля). Якщо градієнт однієї фізичної властивості призводить до потоку іншої, йдеться про *непрямі (перехресні) процеси переносу*. Як приклади можна навести термодифузію або ефект Соре (потік частинок викликається градієнтом температури), дифузійну теплопровідність або ефект Дюфура (потік тепла викликається градієнтом концентрації), термоелектричні явища (потік електричного заряду викликається градієнтом температури). Можливі процеси переносу наведено на рис. 3.3.

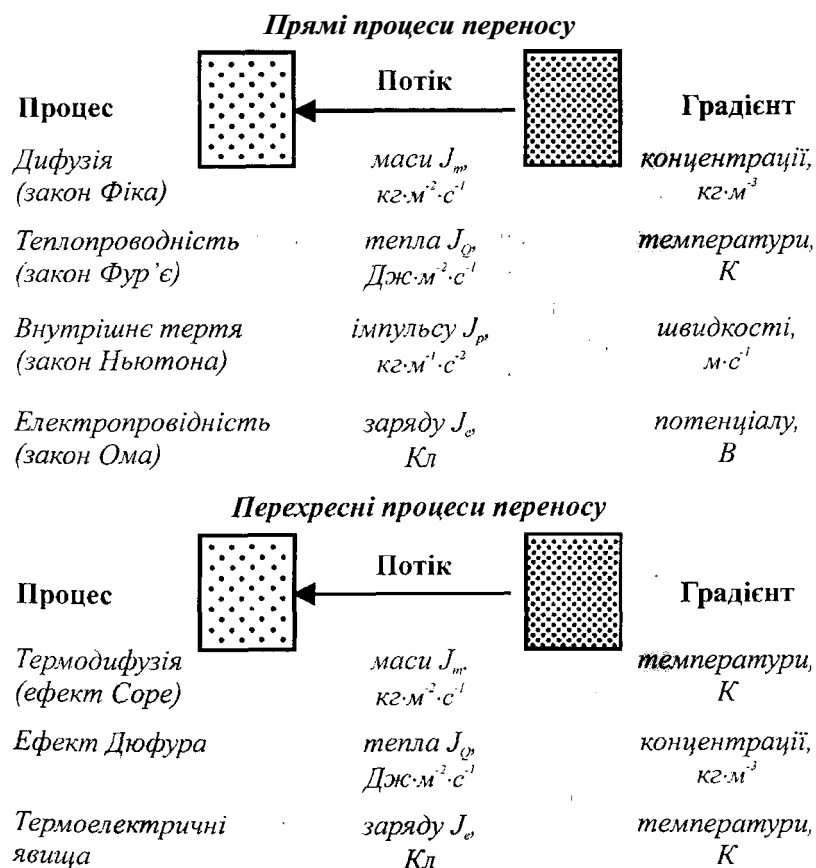


Рис. 3.3. Можливі процеси переносу

Приклад. Розглянемо систему, що складається з двох підсистем 1 та 2, температури яких T_1 та T_2 відповідно. Ентропія такої системи складається з ентропій двох підсистем: $dS = dS_1 + dS_2$. Припустимо, що теплоту, поглинуту кожною підсистемою, можна подати у вигляді $d_1Q = d_{1e}Q + d_{1c}Q$ та $d_2Q = d_{2e}Q + d_{2c}Q$, де $d_{1e}Q$ – теплота, що передається першій підсистемі з боку другої підсистеми, $d_{1c}Q$ – теплота, що передається першій підсистемі з навколишнього середовища. Тоді, з урахуванням того, що $d_{1e}Q = -d_{2e}Q$, можна визначити зміну ентропії всієї системи: $dS = d_1Q/T_1 + d_2Q/T_2 = d_{1e}Q/T_1 + d_{2e}Q/T_2 + d_{1c}Q/T_1 - d_{1c}Q/T_2 = d_{1e}Q/T_1 + d_{2e}Q/T_2 + d_{1c}(Q/T_1 - Q/T_2)$. Тут $d_{1e}Q/T_1 + d_{2e}Q/T_2$ є потік ентропії, що необоротно переноситься з навколишнього середовища до системи, тоді як $d_{1c}(Q/T_1 - Q/T_2)$ є продукція ентропії d_iS за рахунок внутрішніх необоротних процесів у системі. Очевидно, що $d_iS \geq 0$, отже $d_{1c}Q \geq 0$, якщо $T_1 < T_2$ та $d_{1c}Q = 0$, якщо $T_1 = T_2$. Таким чином, величини $d_{1c}Q$ та $(1/T_1 - 1/T_2)$ будуть мати однакові знаки або обидві дорівнювати нулю. Величина $d_iS/dt = (d_{1c}Q/dt)(1/T_1 - 1/T_2)$ є швидкість продукції ентропії. Оскільки завжди $d_iS \geq 0$, то і d_iS/dt ніколи не може бути від'ємною величиною. Отже, швидкість продукції ентропії є добутком швидкості $d_{1c}Q/dt$ теплового потоку необоротного процесу та рушійної сили $(1/T_1 - 1/T_2)$, яка дорівнює різниці обернених температур.

3.3.6. Лінійний закон термодинаміки необоротних процесів

Якщо при досягненні рівноваги термодинамічною системою сили і потоки, що викликаються цими силами, зникають, то внаслідок невеликих відхилень від рівноваги слід очікувати лінійні співвідношення між термодинамічними силами та потоками [Біофізика, 2001].

На основі узагальнення відомих емпіричних фактів було сформульовано лінійний закон термодинаміки необоротних процесів: кожний потік являє собою лінійну комбінацію рушійних сил

$$J_k = \sum_{j=1}^N L_{kj} F_j, \quad (3.64)$$

де J_k – потік; L_{kj} – лінійний феноменологічний коефіцієнт; F_j – рушійна сила, N – загальна кількість рушійних сил у системі.

Так, у випадку дифузії $J_c = \frac{dm}{dt}$, $L_c = -DS$, $F_c = \frac{dc}{dx}$, де $\frac{dm}{dt}$ – потік речовини, D – коефіцієнт дифузії, S – площа, через яку переноситься речовина, $\frac{dc}{dx}$ – градієнт концентрації; під час теплопровідності $J_q = \frac{dQ}{dt}$, $L_q = -kS$, $F_q = \frac{dT}{dT}$, де $\frac{dQ}{dt}$ – потік тепла, k – коефіцієнт теплопровідності, S – площа, через яку переноситься тепло, $\frac{dT}{dT}$ – градієнт температури.

Слід відзначити, що лінійний закон справедливий при відносно невеликих відхиленнях системи від положення рівноваги.

3.3.7. Принцип симетрії лінійних коефіцієнтів

Лінійні коефіцієнти типу L_{kk} характеризують прямі процеси переносу, тоді як L описують непрямі процеси переносу завдяки двом необоротним процесам k та u . Складна біологічна система характеризується одночасним протіканням кількох процесів, які можуть бути взаємозв'язаними. Наприклад, у водному розчині сахарози, який знаходиться у двох відсіках, розділених мембраною, установлюються два потоки – розчиненої речовини J і води J .

Розглянемо два взаємозв'язаних потоки J_k і J_j . Якби потік J_k не був спряжений з потоком J_j , він би залежав тільки від узагальненої сили F_k .

$$J_{kk} = L_{kk} F_k. \quad (3.65)$$

Але оскільки цей потік спряжений з потоком J_j , він залежить і від сили F_j ; цей зв'язок установлює лінійний коефіцієнт взаємозв'язку L_{kj} .

Для двох спряжених потоків маємо:

$$J_k = L_{kk} F_k + L_{kj} F_j, \quad (3.66)$$

$$J_j = L_{jk} F_k + L_{jj} F_j. \quad (3.67)$$

Отже, наведемо формулювання принципу симетрії кінетичних коефіцієнтів – теорема Онзагера: при певному виборі термодинамічних сил і потоків матриця лінійних коефіцієнтів є симетричною

$$L_{kj} = L_{jk}. \quad (3.68)$$

Тобто, коефіцієнти взаємозв'язку дорівнюють один одному, коли система знаходиться у стані, близькому до рівноваги.

3.3.8. Теорема Пригожина

Розглянемо два спряжені потоки J_1 та J_2 . Враховуючи принцип симетрії, лінійні рівняння можна подати у вигляді: $J_1 = L_{11} F_1 + L_{12} F_2$ та

$J_2 = L_{21}F_1 + L_{22}F_2$, а вираз для продукції ентропії запишемо так: $dS/dt = L_{11}F_1^2 + (L_{12} + L_{21})F_1F_2 + L_{22}F_2^2$.

Обчислимо частинні похідні від продукції ентропії $\sigma = \frac{d_i S}{dt}$ по рушійній силі F_1 (при сталій F_2) та по рушійній силі F_2 (при сталій F_1):

$$\frac{\partial \sigma}{\partial F_1} = 2L_{11}F_1 + 2L_{12}F_2 = 2J_1 \quad (3.69)$$

$$\frac{\partial \sigma}{\partial F_2} = 2L_{22}F_2 + 2L_{12}F_1 = 2J_2 \quad (3.70)$$

Якщо у стаціонарному стані відкритої системи $J_1 = 0$ та $J_2 = 0$, то $\frac{\partial \sigma}{\partial F_1}$ і $\frac{\partial \sigma}{\partial F_2}$ дорівнюють нулю, тобто швидкість продукції ентропії набуває екстремального значення. З диференційного обчислення відомо, що якщо функція має екстремум у певній точці, то похідна функції в цій точці може обернутися в нуль. Це необхідна, але недостатня умова. Достатньою умовою екстремуму є поведінка другої похідної: якщо друга похідна в даній точці додатна, то функція в цій точці має мінімум. У нашому випадку величина $\sigma = \frac{d_i S}{dt}$ є завжди додатна для всієї області зміни F_1 та F_2 , перші похідні $\frac{\partial \sigma}{\partial F_1}$ і $\frac{\partial \sigma}{\partial F_2}$ дорівнюють нулю (необхідна умова мінімуму) та другі похідні $\frac{\partial^2 \sigma}{\partial F_1^2}$ і $\frac{\partial^2 \sigma}{\partial F_2^2}$ теж дорівнюють нулю (достатня умова мінімуму); отже, продукція ентропії у стаціонарному стані приймає мінімальне значення.

Таким чином, принцип мінімуму продукції ентропії у стаціонарному стані відкритої системи є найважливішим результатом лінійної нерівноважної термодинаміки, оскільки пропонує кількісний критерій установлення стаціонарного стану. Цей принцип сформульований як теорема Пригожина [Kondepudi and Prigogine, 1998]: у стаціонарному

стані, близькому до термодинамічної рівноваги, значення швидкості продукції ентропії системи за рахунок необоротних процесів досягає відмінного від нуля постійного мінімального значення:

$$\frac{d_i S}{dt} \rightarrow \min, \quad (3.71)$$

або

$$\sigma \rightarrow \min. \quad (3.72)$$

Критерієм наближення відкритої системи до стаціонарного стану є від'ємність похідної від продукції ентропії за часом:

$$\frac{d\sigma}{dt} = \frac{d^2 S}{dt^2} < 0. \quad (3.73)$$

Контрольні запитання

1. Охарактеризувати типи термодинамічних систем.
 2. Що називають функцією стану термодинамічної системи?
- Навести приклади.
3. Сформулювати перший закон термодинаміки.
 4. Сформулювати другий закон термодинаміки.
 5. Охарактеризувати основні тенденції зміни ентропії.
 6. Що характеризує ентальпія? Завдяки яким процесам відбувається зміна ентропії в живих системах?
 7. Що називають швидкістю продукції ентропії?
 8. Що таке дисипативна функція?
 9. Сформулювати теорему Пригожина.

3.4. БАЛАНС ЕНТРОПІЇ В РОСЛИНІ

Рівняння балансу ентропії. У розділі 3.3.3, де розглянута зміна ентропії у відкритих системах, стверджується, що якщо у стаціонарному стані повна зміна ентропії дорівнює нулю, то збільшення ентропії за

рахунок внутрішніх необоротних процесів компенсується припливом від'ємної ентропії (негентропії) внаслідок взаємодії системи із зовнішнім середовищем; ця умова виконується, якщо ентропія, що виробляється усередині системи, повністю розсіюється в довкілля. Згідно з цією концепцією, яка була сформульована Шредингером [Schroedinger, 1944], роль негентропії може відігравати потік інформації у вигляді не лише високоорганізованих поживних речовин, що мають низьку ентропію, але й в інших формах.

Усі процеси життєдіяльності, що відбуваються в рослині, - синтез органічних речовин, побудова складних структур, підтримування високого рівня організації - супроводжуються безперервним потоком від'ємної ентропії. З термодинамічної точки зору рослина являє собою відкриту систему, яка безперервно обмінюється з навколишнім середовищем енергією та речовиною. У стаціонарному стані вхідний та вихідний потоки енергії та речовини мають бути збалансовані. Різниця між цими потоками є частка енергії та речовини, що споживається рослиною. Оскільки ця різниця дуже мала, вона не може надати корисну інформацію щодо внутрішніх процесів, які відбуваються в рослині. Більш інформативним є баланс ентропії, який описує взаємодію рослини із зовнішнім середовищем та збільшення ентропії внаслідок внутрішніх необоротних процесів, тобто продукцію ентропії.

Рівняння, яке описує баланс ентропії в рослині, має вигляд:

де $S_{\text{вих}}$ та S - вихідний та вхідний потоки ентропії відповідно, $S_{\text{пр}}$ - продукція ентропії. Аналіз ролі різних процесів у балансі ентропії було проведено у роботі [Ksenzhek and Volkov, 1998]. Розглянемо основні розрахунки, що супроводжують цей аналіз.

Вхідний потік ентропії. Доведено, що рослина поглинає 10^6 Дж фотосинтетично активної радіації (ФАР). Близько 10-20 % загального потоку ФАР поглинається структурними елементами рослини. Ця поглинута енергія розсіюється у вигляді тепла, що супроводжується постачанням певної кількості ентропії в рослину. Цей процес можна оцінити, якщо поділити енергію E на температуру T рослини:

$$S_{\text{ex}} = 0,2 \cdot 10^6 \text{ Дж} / 300 \text{ К} = 667 \text{ о. е. (одиниць ентропії)}. \quad (3.75)$$

Ця величина може змінюватися в межах 400-700 о. е.

Близько 80 % загального потоку ФАР поглинається рослинними пігментами, в першу чергу хлорофілами та каротиноїдами. Вхідний потік ентропії, обумовлений цим процесом, можна оцінити за формулою:

$$S_{\text{ex}2} = (E/T)(1,12 + 0,4 \lg \gamma), \quad (3.76)$$

де γ - фактор, що характеризує загасання ФАР (для прямого сонячного випромінювання $\gamma = 1$, а для дифузного $\gamma = 2 \cdot 10^5$), $T \approx 5785 \text{ К}$ - температура поверхні Сонця.

Отже, вхідний потік ентропії згідно з останньою формулою становить: для прямого сонячного випромінювання $S_{\text{ex}2} = 155 \text{ о. е.}$, а для дифузного $S_{\text{ex}2} = 450 \text{ о. е.}$ Загальний вхідний потік ентропії з урахуванням попередніх міркувань може змінюватися в межах: $S_{\text{ex}} = S_{\text{ex}1} + S_{\text{ex}2} = (400-700) + (155-450) = 555-1150 \text{ о. е.}$

Вихідний потік ентропії. Близько 5 % ФАР (тобто $5 \cdot 10^4$ Дж) витрачається на фотосинтез; решта енергії ($0,95 \cdot 10^6$ Дж) віддається навколишньому середовищу у вигляді тепла. Видалення цього тепла від рослини супроводжується вихідним потоком ентропії. Оцінити цей потік можна, розділивши кількість видаленої теплоти на температуру:

$$S_{\text{вих}} = 0,95 \cdot 10^6 \text{ Дж} / 300 \text{ К} = 3200 \text{ о. е.} \quad (3.77)$$

Отже, видно, що вихідний потік ентропії перевищує в $\bar{3}-\bar{5}$ разів вхідний потік.

Продукція ентропії. В стаціонарному стані різниця між вхідним та вихідним потоками ентропії має бути компенсована продукцією ентропії усередині системи внаслідок необоротних процесів. Процеси продукції ентропії, що відбуваються в рослині, можуть бути пасивними (якщо вони управляються зовнішніми силами) або активними (якщо для них використовуються власні джерела енергії). Серед пасивних процесів слід виділити використання надлишкової енергії світлового кванта, яка перевищує граничний рівень ($\approx 1,8 \text{ eV}$), необхідний для фотосинтезу; транспорт води в ксилемі за рахунок різниці значень водного потенціалу між кореневою системою та листям; перенос теплоти між ґрунтом та повітрям, що супроводжується транспортом води. До активних процесів можна віднести фотосинтез, вилучення води кореневою системою, мінеральне живлення.

Продукція ентропії завдяки пасивним процесам оцінюється за виразом:

$$S = \frac{1}{T} \sum_i J_i X_i, \quad (3.78)$$

де J_i - термодинамічний потік, X_i - термодинамічна сила, що викликає цей потік.

Продукція ентропії, що відбувається за рахунок активних процесів, визначається так:

$$S = \frac{A}{T} \left(\frac{1}{\eta} - 1 \right), \quad (3.79)$$

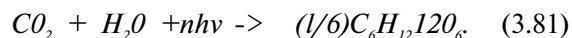
де A - робота, що виконується протягом цього процесу, η - ефективність процесу.

Розсіювання енергії в світлозбираючих комплексах. Молекула пігментів фотосинтетичної системи рослини, що здатна поглинати кванти світла та перетворювати поглинуту енергію для фотохімічних реакцій, називається *реакційним центром* фотосистеми, тоді як інші - *антенами*. Фотосинтетична система хлоропластів управляється фотонами, енергія яких перевищує граничний рівень, необхідний для збудження молекул хлорофілу реакційного центра (яка становить близько 1,77-1,85 еВ). Решта енергії більш енергетичних фотонів розсіюється в антені. Процес захоплення фотонів антенною супроводжується продукцією відповідної кількості ентропії. З урахуванням того, що близько 20-25 % поглинутої енергії розсіюється у тепло, кількість продукції ентропії становитиме:

$$S_{np} = 0,22-0,8 \cdot 10^6 \text{ Дж} / 300 \text{ К} = 587 \text{ о. е.} \quad (3.80)$$

У реальній ситуації можливі зміни продукції ентропії в межах 530—670 о. е.

Фотосинтез. Продукцію ентропії за рахунок внутрішніх необоротних процесів під час фотосинтезу можна оцінити, враховуючи зміну вільної енергії речовин, що беруть участь у фотосинтезі (478 кДж/моль), та кількість квантів ($\approx 8-12$), потрібних для зв'язування однієї молекули CO_2 :



Кожний моль поглинутих фотонів характеризується енергією 174 кДж, стандартною часткою енергії, що відповідає граничному рівню

1,8 еВ. Отже, вісім мольв постачають 1390 кДж. Ефективність фотосинтезу у цьому разі становить 34 % для 8 фотонів та 22 % для 12 фотонів. Рівняння (3.79) дає можливість оцінити продукцію ентропії під час фотосинтетичного процесу: $S_{np2} = 324$ о. е. для $n = 8$ та $S_{np2} = 590$ о. е. для $n = 12$.

Ксилемний транспорт. Транспорт води у ксилемі - пасивний процес, який керується зовнішніми силами. Рослини вилучають з ґрунту близько 500—1500 мольв води на кожний моль фіксованого двоокису вуглецю. Підставимо середнє значення 800 мольв води на моль CO_2 або $1,44 \cdot 10^{-3} \text{ м}^3$ води на 0,1 моль CO_2 та значення водного потенціалу $2 \cdot 10^3 \text{ кДж} \cdot \text{м}^{-3}$ у рівняння (3.78):

$$S_{np3} = (1,44 \cdot 10^{-3} \text{ м}^3 \cdot 2 \cdot 10^3 \text{ кДж} \cdot \text{м}^{-3}) / 300 \text{ К} \approx 10 \text{ о. е.} \quad (3.82)$$

Є дані, що свідчать про залежність транспорту води від метаболічних процесів, тобто про те, що цей процес активний. Враховуючи тиск у кореневій системі (0,1—0,2 МПа), можна визначити роботу, що виконується насосом цієї системи, як 150—300 Дж. Грубо припускаючи ефективність кореневої системи у межах 5—25 %, можна оцінити продукцію ентропії кореневою системою як 1,5—20 о. е., а загальну продукцію ентропії під час ксилемного транспорту як $S_{np3} = 30-40$ о. е.

Флоемний транспорт. Рослини, що використовують цукри як високоенергетичні носії, здатні переносити енергію по флоємі. Загальна енергія, що переноситься на довгі відстані в рослині, становить від $5 \cdot 10^3$ до 10^4 Дж. Припускаючи ефективність механізму флоємного транспорту як 10—20%, можна оцінити продукцію ентропії в межах $S_{np4} = 50-300$ о. е.

Мінеральне живлення. Робота, що виконується рослиною по перенесенню поживних речовин, незначна. Так, для зв'язування 0,1 моля CO_2 рослина витрачає близько $1,5 \cdot 10^{-3}$ моля іонів калію. Враховуючи, що відношення концентрації калію у ґрунті до його концентрації в рослині становить 0,01, можна оцінити роботу по забезпеченню рослини калієм як 20 Дж. Приблизно таку ж роботу необхідно виконати для забезпечення фосфатами та виведення надлишку іонів натрію та хлору з рослини. Загальна робота по постачанню необхідних поживних речовин (крім азоту) оцінюється як 80—150 Дж, яка з урахуванням невисокої (1—5 %) ефективності процесу постачання рослини поживними речовинами в реальній ситуації досягає рівня 1,5—15 кДж. Якщо врахувати роботу щодо постачання азоту (7,5—20 кДж), то продукція ентропії за рахунок активних процесів мінерального живлення становитиме $S_{np5} = 30-120$ о. е.

Формування структури. Органічні речовини, що утворюються у процесі фотосинтезу, витрачаються на формування нових структурних елементів рослини. Висока організація цих структур пов'язана з відповідною тенденцією ентропії до зменшення. Границі зміни продукції ентропії $S_{пр6} = 2-20$ о. е. можна вважати реальними для процесу формування нових рослинних структур.

Процеси пристосування. Протягом життєвого циклу рослина відчуває вплив різноманітних зовнішніх факторів, але реакція рослини на них є досить інерційною. Пристосування рослини до зовнішніх умов вимагає від неї виконання певної роботи з відповідною продукцією ентропії в межах $S_{пр/} = 30-300$ о. е.

Таким чином, баланс ентропії рослини описується певними компонентами, границі величин яких наведено у табл. 3.2.

Таблиця 3.2.

Баланс ентропії в рослині [Ksenzhek and Volkov, 1998]

Символ	Компонента балансу	Верхня межа	Нижня межа	Середнє геометричне значення	Фактор невизначеності
$S_{вх}$	Вхідний потік сонячного випромінювання	555	1150	800	1,4
$S_{вих}$	Вихідний потік сонячного випромінювання	3200	3600	3395	1,1
$S_{пр1}$	Розсіювання в антені	530	670	595	1,1
$S_{пр2}$	Фотосинтез	320	590	435	1,4
$S_{пр3}$	Ксилемний транспорт	30	40	35	1,2
$S_{пр4}$	Флоемний транспорт	50	300	122	2,5
$S_{пр5}$	Мінеральне живлення	30	120	60	2,0
$S_{пр6}$	Формування структур	2	20	6	3,2
$S_{пр7}$	Пристосування	30	300	95	3,5
$S_{пр}$	Загальна продукція ентропії	992	2040	1348	–
	Дефіцит ентропії	1653	410	1247	–

4. ЕЛЕКТРОФІЗИЧНІ ВЛАСТИВОСТІ РОСЛИН

4.1. МЕМБРАННИЙ ТРАНСПОРТ

4.1.1. Види транспорту

Розрізняють такі типи транспорту (переносу) речовин крізь мембрани:

- *пасивний транспорт*, обумовлений градієнтом хімічного потенціалу (для незаряджених молекул або частинок) або градієнтом електрохімічного потенціалу (для іонів або заряджених частинок); цей вид транспорту здійснюється внаслідок *дифузії* через ліпідний бішар (переміщення молекул з області високої концентрації в область низької за рахунок самочинного руху) або *полегшеної дифузії* (транспорту, що здійснюється за допомогою переносників або каналів) і не потребує затрат хімічної енергії;

- *активний транспорт* передбачає перенос незаряджених молекул або частинок та іонів проти градієнта хімічного або електрохімічного потенціалу. Цей вид транспорту пов'язаний з енергетичними затратами.

Якщо пасивний транспорт призводить до вирівнювання градієнтів, то активний транспорт відновлює ці градієнти. Транспортні системи, що утворюють необхідний концентраційний градієнт, називаються *насосами* або *АТФазами*.

4.1.2. Осмотична рівновага

Різниця у концентраціях розчинених речовин у розчині має тенденцію зменшуватися у часі; такий тип переносу речовини, рушійною силою якого є концентраційний градієнт або градієнт хімічного потенціалу, відповідає дифузії, а кінцевий стан системи, при якому концентрація речовини однакова у всіх частинах об'єму, називається *дифузійною рівновагою*. Дифузія речовини (звичайно розчинника) через напівпроникну мембрану, що розділяє розчин та чистий розчинник, відповідає осмосу, а вирівнювання концентрацій по обидва боки мембрани внаслідок осмосу називається *осмотичною рівновагою*. Розглянемо процеси Дифузії *незаряджених частинок* через мембрану.

Біологічна мембрана являє собою бар'єр, який характеризується селективною вибірковістю для певних іонів. Розглянемо мембрану, яка розділяє два відсіки – I та II. У відсіку I знаходиться розчинник S, а у відсіку II – речовина A, розчинена у розчиннику S. Уявімо, що мембрана є проникною лише для розчинника. В такій ситуації молекули розчинника рухаються з відсіку I до відсіку II за рахунок концентраційного градієнта. Сумарному руху молекул розчиненої речовини протидіє тиск, який встановився у відсіку II. Розглянемо цей процес з позицій термодинаміки.

При переміщенні одного моля розчинника через мембрану зміна вільної енергії буде дорівнювати:

$$\Delta G = \mu_s^{II} - \mu_s^I, \quad (4.1)$$

де μ_s^{II} та μ_s^I – хімічні потенціали розчинника у відсіках I і II відповідно. При рівновазі $\Delta G=0$.

Якщо прийняти за X_s відношення числа молів розчинника n_s до загального числа молів розчинника і розчиненої речовини n_s+n_A , то рівняння (4.1) може бути приведене до такого вигляду:

$$\mu_s^{0II} + RT \ln X_s^{II} - \mu_s^{0I} - RT \ln X_s^I = 0 \quad (4.2)$$

або

$$\mu_s^{0II} - \mu_s^{0I} + RT \ln X_s^{II} = 0, \quad (4.3)$$

оскільки $X_s^I = 1$ (розчинена речовина відсутня у відсіку I). Слід зауважити, що μ_s^0 залежить лише від тиску. Використовуючи вираз $d\mu_s = V_s dp$, можна записати:

$$d\mu_s = v_s dp, \quad (4.4)$$

де v_s – молярний об'єм розчинника.

Інтегруючи останній вираз, отримаємо:

$$\int_{\mu_s^{0I}}^{\mu_s^{0II}} d\mu_s = \int_{P_I}^{P_{II}} v_s dp, \quad (4.5)$$

звідки:

$$\mu_s^{0II} - \mu_s^{0I} = v_s (p^{II} - p^I). \quad (4.6)$$

Після підстановки рівняння (4.3) у (4.6) маємо:

$$p^{II} - p^I = p_{осм} = -\frac{RT}{v_s} \ln X_s^{II}, \quad (4.7)$$

де $p_{осм}$ – осмотичний тиск.

Виразимо осмотичний тиск через концентрацію шляхом використання виразу $X_s = 1 - X_A$, де X_A – загальна молярна частка розчиненої речовини. Для розведених розчинів $X_A < X_s$, звідки:

$$X_A = \frac{n_A}{n_s + n_A} \approx \frac{n_A}{n_s}. \quad (4.8)$$

З урахуванням того, що $n_s \cdot v_s$ є об'єм V розчинника, можна записати:

$$\frac{n_A}{n_s} = v_s C_A, \quad (4.9)$$

де C_A – концентрація розчиненої речовини.

Логарифм у правій частині виразу (4.7) можна розкласти в такий ряд:

$$\ln X_s^{II} = -\ln(1 - X_A^{II}) = -X_A^{II} - \frac{(X_A^{II})^2}{2} - \frac{(X_A^{II})^3}{3} - \dots, \quad (4.10)$$

який для розведених розчинів приймає вигляд:

$$\ln X_s^{II} = -X_A = -v_s C_A. \quad (4.11)$$

Таким чином, осмотичний тиск визначається виразом, який називається *рівнянням Вант-Гоффа*:

$$p_{осм} = RTC_A. \quad (4.12)$$

Завдяки концентраційному градієнту рух незаряджених частинок через мембрану супроводжується зміною вільної енергії ΔG . Якщо мембрана розділяє розчини з концентраціями C_I та C_{II} відповідно, то перенесення 1 моля частинок з одного розчину в інший визначається за виразом:

$$\Delta G = RT \ln \frac{C_{II}}{C_I}. \quad (4.13)$$

Осмотична рівновага настає, коли при переході одного моля цих частинок з відсіку I у відсік II зміна вільної енергії дорівнює нулю:

$$\Delta G = \mu_C^{II} - \mu_C^I = 0, \quad (4.14)$$

де μ_C – хімічний потенціал.

4.1.3. Іонна рівновага

Розглянемо рух заряджених частинок (іонів) через мембрану, яка розділяє два відсіки і проникна тільки для певних іонів. Якщо концентрація розчинів в обох відсіках однакова, то кількість іонів, що переходять з відсіку I у відсік II і навпаки, буде однаковою. Через це різниця потенціалів, що встановлюється на мембрані, дорівнює нулю.

Якщо концентрація розчину у відсіку перевищує концентрацію у відсіку II , буде мати місце дифузія іонів, внаслідок якої кількість позитивних зарядів у відсіку I збільшиться. Таким чином, на мембрані встановлюється різниця потенціалів.

Отже, якщо різниця концентрацій іонів між відсіками являє собою хімічний градієнт (або хімічну різницю потенціалів), який призводить до дифузійного потоку іонів крізь мембрану з відсіку I у відсік II , то накопичення позитивних зарядів у відсіку I сприяє утворенню *електричного градієнта* (або електричної різниці потенціалів), який примушує іони рухатися у протилежному напрямку – з відсіку I у відсік II .

У цілому, наявність концентраційного (хімічного) і електричного градієнтів обумовлює стан *електрохімічної рівноваги* іонів. Різниця

потенціалів, що виникає на мембрані при такому стані, називається *електрохімічним (рівноважним) потенціалом*.

Осмотичний тиск обумовлений зниженням хімічного потенціалу розчинника за присутності розчиненої речовини. Аналогічна ситуація має місце, коли мембрана розділяє заряджені частинки – іони. Розглянемо мембрану, що поділяє два відсіки I та II з різною концентрацією електроліту C^+A^- і характеризується односторонньою проникністю для катіонів C^+ .

Перенесення 1 моля іонів з одного розчину в інший завдяки електричному градієнту за умови, що концентраційний градієнт відсутній, супроводжується зміною вільної енергії:

$$\Delta G = -zF\Delta\phi, \quad (4.15)$$

де z – валентність іона, F – число Фарадея ($9,64846 \cdot 10^4$ Кл·моль), $\Delta\phi$ – різниця потенціалів на мембрані.

Для системи з двох відсіків, розділених мембраною, хімічна різниця потенціалів $\Delta\mu = \mu_I - \mu_{II} \neq 0$, якщо концентрації розчинів у відсіках різні. Втім, $\Delta\mu = 0$, якщо концентрації однакові. В загальному випадку рух іонів через мембрану визначається двома градієнтами – концентраційним та електричним. Зміну вільної енергії в цьому разі подають як різницю електрохімічних потенціалів $\tilde{\mu}_C^{II} - \tilde{\mu}_C^I$.

Рівновага настає, коли при переході одного моля цих катіонів з відсіку I у відсік II зміна вільної енергії дорівнює нулю:

$$\Delta G = \tilde{\mu}_C^{II} - \tilde{\mu}_C^I = 0, \quad (4.16)$$

де $\tilde{\mu}_C$ – електрохімічний потенціал.

Електрохімічний потенціал $\tilde{\mu}$ враховує хімічний потенціал μ та електричну роботу $A_{ел} = zF\phi$ по перенесенню заряджених частинок:

$$\tilde{\mu} = \mu + A_{ел} = \mu + zF\phi. \quad (4.17)$$

Для випадку перенесення іонів або незаряджених частинок з відсіку I у відсік II крізь мембрану зміна електрохімічного потенціалу визначається за виразом:

$$\Delta\tilde{\mu} = \Delta\mu + A_{\text{ext}} = \mu_{\text{II}}^0 - \mu_{\text{I}}^0 + RT \ln \frac{C_{\text{II}}}{C_{\text{I}}} + ZF\Delta\varphi. \quad (4.18)$$

Умова рівноваги має вигляд:

$$\Delta\tilde{\mu} = 0, \quad (4.19)$$

звідки:

$$\mu_{\text{I}}^0 + RT \ln C_{\text{I}} + ZF\varphi_{\text{I}} = \mu_{\text{II}}^0 + RT \ln C_{\text{II}} + ZF\varphi_{\text{II}}. \quad (4.20)$$

Припускаючи, що хімічні потенціали за відсутності розчиненої речовини та електричного поля рівні ($\mu_{\text{I}}^0 = \mu_{\text{II}}^0$), отримуємо вираз:

$$\Delta\varphi = \varphi_{\text{II}} - \varphi_{\text{I}} = \frac{RT}{zF} \ln \frac{C_{\text{I}}}{C_{\text{II}}}. \quad (4.21)$$

Для клітинної мембрани, яка розділяє зовнішнє (C_{e}) і внутрішнє (C_{i}) середовища, останній вираз можна переписати так:

$$\Delta\varphi = \varphi_{\text{e}} - \varphi_{\text{i}} = \frac{RT}{zF} \ln \frac{C_{\text{i}}}{C_{\text{e}}}. \quad (4.22)$$

Цей вираз отримав назву *рівняння Нернста*.

Зазвичай, різниця потенціалів між внутрішнім середовищем рослинної клітини та зовнішнім розчином, що омиває клітину, знаходяться у межах від -50 до -250 мВ (наприклад, різниця потенціалів для клітин кореневої системи *Pea sativum* та *Avena sativa* дорівнює -110 мВ та -84 мВ відповідно).

Приклад. У рослинних клітинах встановилася рівновага потоків із зовнішнім розчином, який містить по 10^{-3} моля іонів K^+ , Na^+ та Cl^- . Внутрішня їхня концентрація становить $89 \cdot 10^{-3}$, $10 \cdot 10^{-3}$ та $24 \cdot 10^{-3}$ моля відповідно. Визначити потенціал Нернста для кожного іона.

Розв'язання. Рівноважний потенціал визначимо за допомогою рівняння Нернста (вираз (4.22)). Підставляємо в це рівняння числові дані, враховуючи, що $RT/F = 25,3$ мВ (див. додаток):

$$\Delta\varphi_K = \frac{RT}{zF} \ln \frac{C_{\text{i}}}{C_{\text{e}}} = 25,3 \text{ мВ} \cdot \ln \frac{1}{89} = -114 \text{ мВ};$$

$$\Delta\varphi_{Na} = 25,3 \text{ мВ} \cdot \ln \frac{1}{10} = -58 \text{ мВ};$$

$$\Delta\varphi_{Cl} = -25,3 \text{ мВ} \cdot \ln \frac{1}{24} = +80 \text{ мВ}.$$

4.1.4. Мембранний потенціал

Внутрішнє і зовнішнє середовища клітини характеризуються нерівномірним розподілом певних іонів. Так, основними іонами рослинної клітини є K^+ та Cl^- . Завдяки різним концентраціям іонів на клітинній мембрані установлюється концентраційний градієнт. Крім того, клітинна мембрана характеризується селективною іонною проникністю, обумовленою наявністю іонних каналів. Оскільки іони несуть електричний заряд, на мембрані виникає електричний градієнт. Врешті-решт, на клітинній мембрані утворюється так званий *потенціал спокою*. Величина його коливається для різних клітин від -60 до -90 мВ. Про клітину у стані спокою кажуть, що вона *поляризована*.

Під час дії на мембрану зовнішнього стимулу (наприклад, механічної, хімічної або електричної природи) електричний баланс порушується, що супроводжується виникненням швидкої зміни мембранного потенціалу. На мембрані встановлюється позитивний *потенціал дії* (близько $20-30$ мВ). Цей потенціал виникає не на всій мембрані, а лише в тій ділянці, до якої був прикладений зовнішній стимул. Процес збудження мембрани, що супроводжується появою потенціалу дії, називається *деполяризацією*. Послідовність подій, що супроводжують появу потенціалу дії в клітині (на прикладі харових водоростей) після триразового подразнення така (рис. 4.1): точці *a* відповідає подразнення і швидке зростання електропровідності мембрани для іонів Cl^- , яке викликає різке збільшення направленої усередину електричного струму I_{Cl} за рахунок виходу іонів Cl^- і деполяризації мембрани; проміжок (*a-b*) характеризує продовження деполяризації мембрани з подальшим зростанням електропровідності мембрани для іонів Cl^- ; проміжок (*b-c*) означає спонтанне зменшення електропровідності мембрани для іонів K^+ та струму I_{Cl} ; протягом проміжку часу (*a-c*) відзначається вихід іонів K^+ та напрямок електричного струму I_K назовні; максимум деполяризації (точка *c*) спостерігається, коли $-I_{Cl} = +I_K$; після точки *c* ситуація повертається у вихідний стан.

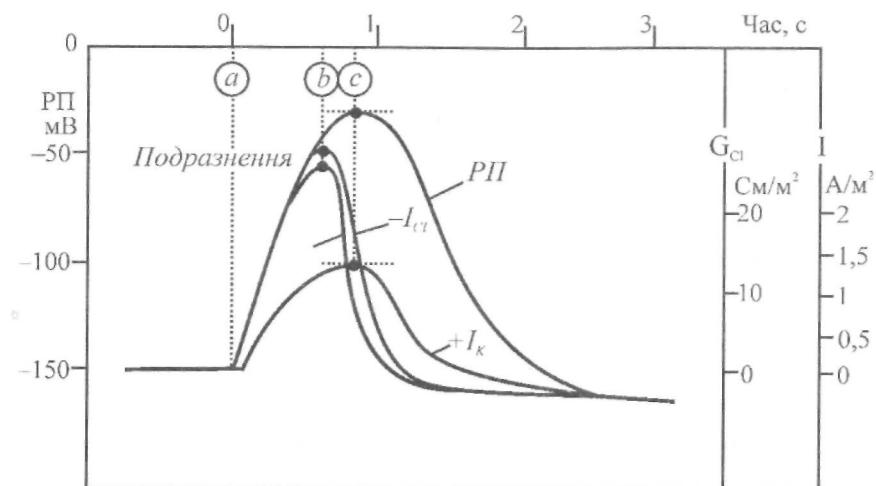


Рис. 4.1. Послідовність подій, що супроводжують появу потенціалу дії в клітині (на прикладі харових водоростей) після триразового подразнення (пояснення в тексті)

Таблиця 4.1.

Параметри потенціалу дії рослинних систем
[Люттге, Хігінботам, 1984]

Рослинна система	Тривалість висхідної фази, с	Швидкість поширення, м·с ⁻¹	Тривалість рефрактерного стану, с
Харові водорості, клітини міжвузля	1	10-20	4-40
<i>Mimosa</i>	0,5	20-30	-
<i>Dionaea</i>	0,1-0,2	60-170	0,6

Основними властивостями мембранного потенціалу рослинних клітин є: 1) величина амплітуди у деяких рослин може досягати -170 мВ і не залежить від амплітуди зовнішнього стимулу; тривалість потенціалу дії 0,2-1 с; 2) полярність потенціалу дії протилежна полярності потенціалу спокою; 3) під час деполяризації і на початку фази реполяризації відповідна ділянка мембрани тимчасово стає незбуджуваною, несприйнятливою (рефрактерною); 4) потенціал дії поширюється по

клітинній мембрані від місця збудження наче біжуча хвиля зі швидкістю від 10 м·с⁻¹ до 170 м·с⁻¹. Основні параметри потенціалу дії рослинних систем наведено у табл. 4.1.

4.1.5. Техніка вимірювання мембранних потенціалів

Електричні мембранні потенціали вимірюють за допомогою скляних мікроелектродів, виконаних з витягнутих тонких скляних трубок із зовнішнім діаметром близько 1 мкм для невеликих клітин та 2-20 мкм - для великих. Один із електродів безпосередньо занурюють у клітину за допомогою мікроманіпулятора, а інший, електрод порівняння, розташовують зовні (рис. 4.2) так, щоб можна було вимірювати різницю потенціалів. Електроди заповнені розчином *KCl* і являють собою сольові містки. Іони, які пересуваються через мембрану, несуть електричний заряд, завдяки чому через мембрану проходять електричні струми величиною близько 10^{-12} А, а на мембрані утворюється електричний потенціал. Обидва електроди з'єднані з чутливим вольтметром, який має високий вхідний опір.

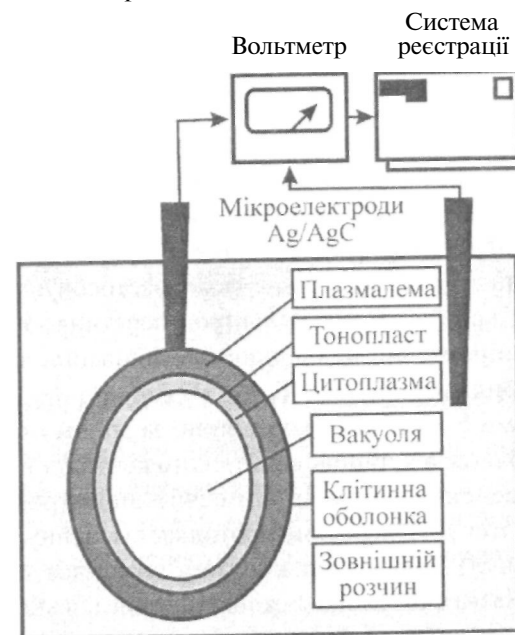


Рис. 4.2. Метод вимірювання трансмембранного потенціалу за допомогою скляних мікроелектродів

Типові значення мембранного потенціалу клітин водоростей наведено у табл. 4.2.

Таблиця 4.2.

Мембранний потенціал клітин водоростей [McRobbie, 1970]

Об'єкт	Потенціал між вакуолею та зовнішнім розчином $E_{во}$	Потенціал між цитоплазмою та зовнішнім розчином $E_{цп}$	Потенціал між вакуолею та цитоплазмою $E_{вц}$
Прісноводні водорості			
<i>Nitella translucens</i>	-122	-140	+18
<i>Nitella flexilis</i>	-155	-170	+15
<i>Chara corallina</i>	-152	-170	+18
<i>Hydrodictyon africanum</i>	-90	-116	+26
Морські водорості			
<i>Halicystis ovalis</i>	-80	-80	± 0
<i>Valonia ventricosa</i>	+17	-71	+88
<i>Chaetomorpha darwinii</i>	+10	-70	+80
<i>Griffithsia</i>	-55	-80	+25
<i>Acetabularia</i>	-174	-174	± 0
<i>Mediterranea</i>			

Для більшості рослинних клітин різниця потенціалів на плазмалемі характеризується значною від'ємною величиною. На тонопласті ця різниця дорівнює нулю, або має невелике додатне значення, отже, загальний електричний потенціал між вакуолею та зовнішнім розчином - від'ємний. Техніка мікроелектродів може застосовуватися лише для великих клітин; крім того, мікроелектрод перетинає і плазматичну, і вакуолярну мембрани, що ускладнює вимірювання завдяки впливу струмів через обидві мембрани.

Ці проблеми були успішно розв'язані за допомогою *петч-клемп-методу*, який полягає в установленні тісного контакту відполірованого скляного мікроелектрода (мікропіпетки) діаметром 0,5-1 мкм з мембраною, що оточує ізолюваний протопласт (клітину, яка позбавлена клітинної оболонки). Такий тісний контакт досягався завдяки легкому всмоктуванню. Назва цієї техніки походить від англійських слів "patch" - латка, пластир (невелика область у зоні контакту мікропіпетки з мембраною) та "clamp" - скріпляти [Taiz and Zeiger, 1998]. Вимірювання проводять або з прикріпленою цілою клітиною, або лише з тією її частиною,

яка залишається в отворі мікропіпетки (рис. 4.3). В останньому випадку латка розміщується у фізіологічному розчині, який оточує її ззовні та подається через піпетку. Малі діаметри мікропіпетки дозволяють вимірювати струми через окремі іонні канали. Оскільки протопласт має сферичну форму, можна виміряти його об'єм і оцінити потік зарядів через одиницю площі мембрани. Ще одна перевага методу полягає в можливості відрізняти електричні події, що відбуваються на плазматичній і вакуолярній мембранах, та контролювати склад зовнішнього і внутрішнього середовищ.

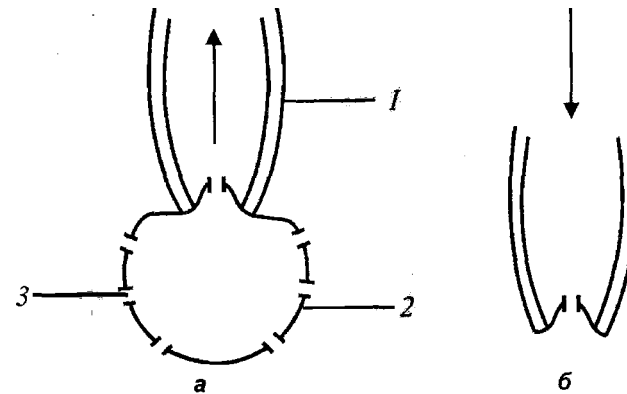


Рис. 4.3. Суть петч-клемп-методу, який полягає в установленні тісного контакту відполірованого скляного мікроелектрода з мембраною, що оточує ізолюваний протопласт (клітину, яка позбавлена клітинної оболонки): 1 - мікропіпетка, 2 - протопласт, 3 - іонні канали. Тут а - процес усмоктування, б- процес відриву фрагмента протопласта

4.2. ЕЛЕКТРИЧНІ ВЛАСТИВОСТІ КЛІТИНИ

Розглянемо сферичну рослинну клітину та оцінімо результуючий електричний заряд, що утворює типову різницю потенціалів на мембрані. Величина електричного заряду сфери q пов'язана з ємністю сфери C та різницею потенціалів $\Delta\phi$ на обкладинках сферичного конденсатора співвідношенням:

$$q = C\Delta\phi. \quad (4.23)$$

Припустимо, що результуючі заряди, густина яких n , рівномірно розподілені у просторі клітини. З урахуванням того, що заряд усередині сфери $q = (4/3)nF$ (тут коефіцієнт $F = 96487$ Кл/моль), ємність сфери $C = 4\pi r^2 C_s$, де r – радіус сфери, C_s – ємність одиниці площі поверхні сфери, можна написати вираз для різниці потенціалів для випадку сферичного конденсатора:

$$\Delta\varphi = \frac{rnF}{3C_s}. \quad (4.24)$$

Це рівняння визначає різницю потенціалів між центром сфери та її зовнішньою поверхнею. Але у внутрішньому водному середовищі клітини заряди не є рівномірно розподіленими: вони відштовхують один одного і збираються на внутрішній поверхні сфери. Таким чином, різниця потенціалів у дійсності припадає на обмежуючу поверхню сфери, тобто мембрану.

Електричні властивості біологічних мембран характеризуються такими параметрами: ємність (на одиницю площі) $C_s = 0,5\text{--}1,3$ мкФ·см⁻²; опір (на одиницю площі) $R_s = 10^2\text{--}10^5$ Ом·см⁻². Обговоримо основні пасивні електричні властивості клітинних мембран, які обумовлені структурними особливостями. По-перше, ліпідний шар є непроникним для іонів, через що він спроможний розділяти заряди і виконувати функції *ємності*. По-друге, ліпідний шар оснащений іонними каналами, через які можуть проходити неорганічні іони. Перенос електричних зарядів через мембрану можна уявити у вигляді еквівалентного електричного ланцюга, який складається з паралельно з'єднаних конденсатора C_m і опору R_m . Функції конденсатора виконує ліпідний бішар, а опір є аналогом провідності, обумовленої іонними каналами.

Нехай сферична клітина діаметром 30 мкм має трансмембранну різницю потенціалів -100 мВ (типове для багатьох клітин значення). Припускаючи, що ємність клітинної мембрани $C_s = 1$ мкФ·см² (або 10^{-6} Кл·В⁻¹·см⁻²), обчислимо середню густину електричних зарядів у клітині, яка відповідає цій різниці потенціалів:

$$\begin{aligned} n &= 3C_s \Delta\varphi / rF = \\ &= 3 \cdot 10^{-6} \text{ Кл} \cdot \text{В}^{-1} \cdot \text{см}^{-2} \cdot (-100 \cdot 10^{-3} \text{ В}) / 30 \cdot 10^{-6} \text{ м} \cdot 96487 \text{ Кл/моль} = \\ &= -10^{-9} \cdot \text{см}^{-3} \cdot \text{моль} = -10^{-6} \text{ моль/л}. \end{aligned}$$

Від'ємний знак свідчить, що усередині клітини більше аніонів, **ніж** катіонів. Нагадаємо, що загальна концентрація іонів у рослинних клітинах становить 0,1 моль.

Контрольні запитання

1. Охарактеризувати види транспорту речовини крізь мембрани.
2. Що таке дифузійна та осмотична рівновага?
3. Пояснити фізичні принципи утворення хімічного та електричного градієнтів.
4. Що описує рівняння Нернста?
5. Що називають потенціалом спокою, потенціалом дії?
6. Пояснити основні методи вимірювання мембранних потенціалів.

5. ОПТИЧНІ ВЛАСТИВОСТІ РОСЛИН

5.1. ПОШИРЕННЯ ОПТИЧНОГО ВИПРОМІНЮВАННЯ ЧЕРЕЗ ЛИСТОК

Схематичний поперечний переріз типового рослинного листка наведено на рис. 5.1. Верхня та нижня поверхні листка містять епідерміс, покритий кутикулою. Між шарами епідермісу розташована основна тканина листка - мезофіл, який складається з губчастої та палісадної тканин. Зазвичай, товщина рослинного листка дорівнює близько декількох сот мікрометрів. Розміри палісадних тканин становлять $30 \times 30 \times 120$ мкм, а губчастих - $40 \times 40 \times 60$ мкм. На оптичні властивості листка впливають геометрія внутрішніх структур, їхній показник заломлення та пігментний склад. Є кілька теорій, що намагаються пояснити механізми поширення оптичного випромінювання через листок [Plant Ecophysiology, 1996; Posudin, 1998].

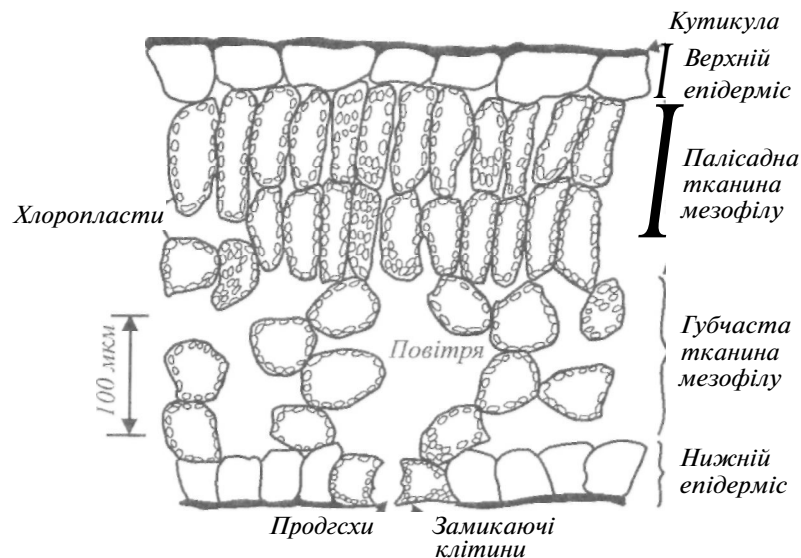


Рис. 5.1. Схематичний поперечний переріз типового рослинного листка

Лінзовий ефект. Деякі рослинні клітини здатні діяти як плоско-опуклі або циліндричні лінзи та забезпечити фокусування оптичного випромінювання на ділянки палісадної паренхіми, де є багато хлоропластів, і тим самим збільшити поглинання світла в умовах

недостатнього освітлення рослини. Лінзовому ефекту сприяє вода або олія, присутні в клітині. Рівень фокусування залежить від кривизни зовнішньої клітинної оболонки, розмірів клітини, внутрішньої структури клітини. Крім того, фокусуючий ефект збільшується при падінні прямого оптичного випромінювання на листок, ніж у випадку дифузного випромінювання. В цілому, лінзовий ефект призводить до більш ефективного споживання оптичного випромінювання рослиною.

Ефект сита. Пігменти рослинних тканин є важливими структурними компонентами, які впливають на поширення оптичного випромінювання у тканині. Якщо ці пігменти розподілені рівномірно, рівень пропускання оптичного випромінювання буде залежати прямо пропорційно від концентрації пігментів. Однак, у реальній ситуації пігменти розподілені нерівномірно, що викликає збільшення пропускання оптичного випромінювання тканиною, яка діє у такому випадку як сито. На рис. 5.2 пояснюється цей ефект: якщо пропускання шару рівномірно розподілених пігментів дорівнює 50 %, то внаслідок пропускання через тканину пройде 50 % оптичного випромінювання. У випадку нерівномірного розподілу пропускання однієї частини тканини (лівої) становить $50 \% \times 50 \% = 25 \%$. Тоді, якщо припустити, що на тканину падає 100 одиниць оптичного випромінювання, можна визначити загальну кількість випромінювання, що пройде через таку тканину: $25 \% \times 50 + 100 \% \times 50 = 62,5$ одиниці. Таким чином, неоднорідний розподіл пігментів сприяє збільшенню пропускання тканиною оптичного випромінювання.

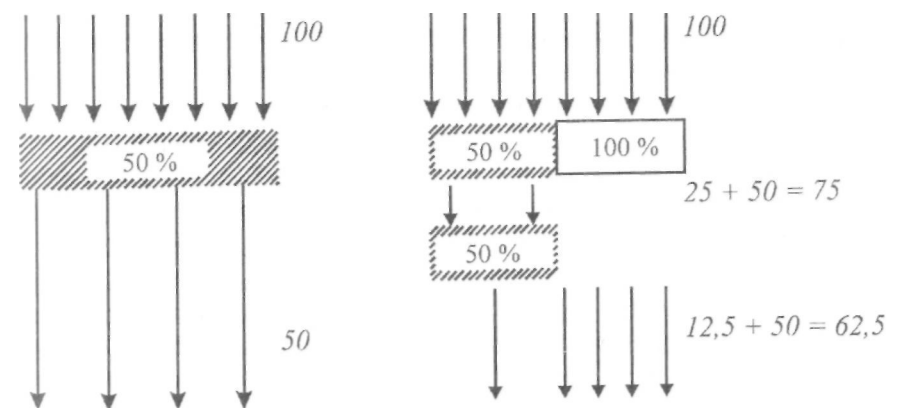


Рис. 5.2. Ефект сита, який полягає в нерівномірному розподілі рослинних пігментів, що викликає збільшення пропускання оптичного випромінювання тканиною

Світловодний ефект. Коли оптичне випромінювання поширюється між двома паралельними поверхнями, воно відбивається послідовно від кожної поверхні і поширюється паралельно поверхням. Подібне проходження оптичного випромінювання реалізується у світловодах; у рослині функції світловодів відіграють коренева система, стебло та деякі довгі клітини.

Поширення оптичного випромінювання усередині тканини. Оптичне випромінювання, яке падає на листок, у незначній кількості відбивається від кутикули; більша частка випромінювання проходить у губчастий мезофіл, де воно може відбиватися від внутрішніх структур листка, поглинатися ними або проходити через них. Залежно від кута падіння може відбуватися або відбивання та заломлення, або повне внутрішнє відбивання, коли випромінювання відбивається в те саме середовище, звідки воно поширюється. Внаслідок багаторазових відбивань від границь клітин з іншими клітинами та повітряними проміжками між ними оптичне випромінювання поширюється по "випадковій" траєкторії усередині листка; частина випромінювання відбивається від листка, частина - пропускається листком. Для тонкого листка переважає пропускання оптичного випромінювання, тоді як для товстого - відбивання. Подальші дослідження ставили своєю метою розробку теорій та моделювання шляхів поширення оптичного випромінювання в клітині.

Запропоновано кілька моделей, що пояснюють взаємодію оптичного випромінювання з листком [Ustin et al., 1999].

Пластинкова модель пропонує розглядати листок як один шар або кілька шарів з грубою поверхнею, спроможних поглинати оптичне випромінювання та дифузно його розсіювати. Параметрами цієї моделі є показник заломлення та коефіцієнт поглинання. Цю модель застосовують для відтворення спектра відбивання компактного листка кукурудзи, який характеризується кількома межами поділу "повітря-клітина".

Модель N потоків подає листок як кілька шарів дифузно розсіюючого та поглинаючого матеріалу. Параметрами моделі є коефіцієнти розсіювання та поглинання. Так, двошарова модель була використана для вивчення впливу води, білків, целюлози, лігніну та крохмалю на відбивання листка у середній інфрачервоній області спектра. Перевагою моделі, яка передбачала розглядати листок як чотири паралельних шари, що утворюються верхньою кутикулою, палісадною паренхімою, губчастим мезофілом та нижньою кутикулою, є можливість ув'язування коефіцієнта поглинання у видимій області спектра з вмістом хлорофілу.

Модель радіаційного переносу розглядає взаємодію оптичного випромінювання, яке падає, відбивається, поглинається та пропускається двома

шарами - палісадною паренхімою та губчастим мезофілом. Передбачається комп'ютерна обробка всіх можливих взаємодій з кожним шаром.

5.2. СПЕКТРАЛЬНІ ВЛАСТИВОСТІ ЛИСТКА

Кутикула, яка покриває епідерміс, відповідає за дзеркальне відбивання оптичного випромінювання, якщо воно падає на поверхню листка під кутом падіння, що не дорівнює нулю. Збільшення кута падіння викликає збільшення інтенсивності дзеркально відбитого випромінювання. Таким чином, загальне відбите випромінювання характеризується дифузним випромінюванням, яке залежить від довжини світлової хвилі, внутрішньої структури листка, пігментного складу і вмісту води, та дзеркальним випромінюванням, яке утворюється кутикулою і є частково поляризованим. Листки відбивають лише 6-10 % оптичного випромінювання видимої області спектра.

Пропускання оптичного випромінювання листком становить від 3 % до 40 % падаючого випромінювання. М'яке, гнучке та тонке листя характеризується більшим пропусканням порівняно з твердим та грубим листям.

Спектри поглинання, відбивання та пропускання рослинного листка наведено на рис. 5.3. Спектри характеризуються трьома специфічними областями.

Видима область (400-700 нм) відзначається слабким (максимум 15 %) відбиванням та дуже низьким пропусканням оптичного випромінювання. Поглинання оптичного випромінювання листком становить 60-80 % падаючого випромінювання. У вищих рослин основними пігментами, що відповідають за поглинання оптичного випромінювання видимої області спектра, є хлорофіли, максимуми поглинання яких знаходяться між 450 нм та 660 нм, а також каротиноїди, ксантофіли та антоціани. На поглинання впливає характер внутрішньої структури листка: губчастий мезофіл поглинає оптичне випромінювання інтенсивніше, ніж палісадні клітини. Екрануючий ефект, що утворюється пігментами, та розсіювання оптичного випромінювання усередині листка призводять до виникнення світлових градієнтів усередині листка. Всі рослинні пігменти стають майже прозорими на довжинах хвиль більших ніж 700 нм. Поглинання води характеризується мінімумом при 300-580 нм.

Ближня інфрачервона область (700 нм—1,3 мкм), в якій поглинання листка становить близько 10 %, через що оптичне випромінювання відбивається або пропускається листком. Рівень відбивання може досягати 50 % завдяки внутрішнім структурним

елементам - таким як целюлоза. В цій області вода має максимуми поглинання при 0,9 мкм та 1,1 мкм.

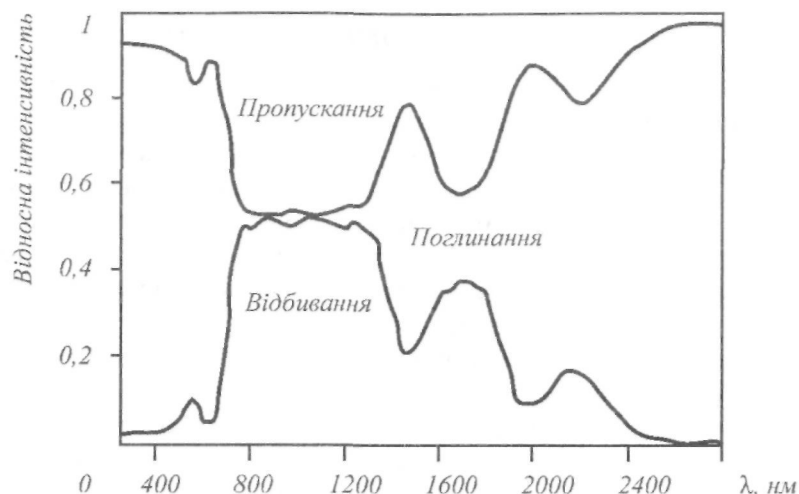


Рис. 5.3. Спектри поглинання, відбивання та пропускання рослинного листка

Середня інфрачервона область (1,3-2,5 мкм) відзначається інтенсивними смугами поглинання води в рослинній тканині при 1,45 мкм, 1,95 мкм, 2,74 мкм та 6,3 мкм.

На спектральні властивості листка впливають внутрішня структура, морфологія та фізіологія листка, характеристика поверхні листка, зокрема шорсткість та опушеність, вік, вміст води, дефіцит мінеральних речовин, шкідники. Саме залежність спектральних параметрів від зовнішніх факторів покладено в основу методів спектрального моніторингу рослинних покривів.

Контрольні запитання

1. Сформулювати основні теорії, що пояснюють механізми поширення оптичного випромінювання через листок.
2. Чим визначаються спектральні властивості листка у видимій області спектра?
3. Чим визначаються спектральні властивості листка у ближній інфрачервоній області спектра?
4. Чим визначаються спектральні властивості листка в середній інфрачервоній області спектра?

II. ПРОЦЕСИ ПЕРЕНОСУ В СИСТЕМІ РОСЛИНА-ГРУНТ-ПОВІТРЯ

6. ПЕРЕНОС МАСИ

Одним з основних процесів, що відбувається у триланковій системі рослина-грунт-приземне повітря, є перенос маси (масообмін) між ланками цієї системи, який здійснюється у вигляді водного, сольового та газового переносу [Вершинин и др., 1959; Чудновский, 1963; Нерпин и Чудновский, 1975; Monteith and Unsworth, 1990; Campbell and Norman, 1998; Guyot, 1998; Jones, 2000]. До водного переносу можна віднести приплив вологи до ґрунту і рослини у вигляді опадів, вертикальний перенос вологи у рідкій формі; сольовий обмін передбачає в першу чергу обмін поживними речовинами між ґрунтом та кореневою системою рослини та їхнє транспортування рослиною; газовий обмін пов'язаний з процесами дихання рослини, зокрема з надходженням кисню та виведенням вуглекислоти, випаровуванням води у повітря під час транспірації, конденсацією тощо.

6.1. МЕХАНІЗМИ ВОДНОГО ПЕРЕНОСУ

Вода переноситься безперервно з ґрунту через коріння та стебло до листя, після чого через продири - в навколишнє повітря. Основними механізмами переносу води є *молекулярна дифузія* та *об'ємний потік*. Швидкість молекулярної дифузії визначається за першим законом Фіка (див. розділ 2.2):

$$J = -DS \frac{\partial c}{\partial x}, \quad (6.1)$$

де J – густина потоку, тобто кількість речовини, що переноситься через переріз одиничної площі за одиницю часу, S – площа перерізу, крізь який дифундує речовина, D – коефіцієнт дифузії, $\frac{\partial c}{\partial x}$ – концентраційний градієнт (зміна концентрації частинок з відстанню).

Час, потрібний для переносу речовини завдяки дифузії, пропорційний квадрату відстані $t \approx x_e^2/D$. Отже, як було доведено в розділі

“Молекулярні процеси в клітинах”, дифузія є достатньо швидким процесом для внутрішньоклітинних масштабів, але вкрай повільним процесом на великих відстанях. Так, час переносу молекули глюкози завдяки дифузії (коефіцієнт дифузії $D = 10^{-9} \text{ м}^2 \cdot \text{с}^{-1}$) через клітинну оболонку розміром 50 мкм дорівнює $t = (50 \cdot 10^{-6} \text{ м})^2 / 10^{-9} \text{ м}^2 \cdot \text{с}^{-1} = 2,5 \text{ с}$, тоді як для переносу тієї ж речовини на відстань 1 м потрібен час $t = 1 \text{ м}^2 / 10^{-9} \text{ м}^2 \cdot \text{с}^{-1} = 32 \text{ роки}$. Таким чином, дифузія є суттєвим механізмом переносу речовини в клітині або при випаровуванні води з листя, оскільки коефіцієнт дифузії молекул у повітрі ($\approx 10^{-4} \text{ м}^2 \cdot \text{с}^{-1}$) значно більший, ніж коефіцієнт дифузії молекул у водних розчинах ($\approx 10^{-9} \text{ м}^2 \cdot \text{с}^{-1}$).

На великих відстанях переносом води керує об’ємний потік, який являє собою рух молекул у масі, наприклад, завдяки градієнту тиску.

6.2. ХІМІЧНИЙ ПОТЕНЦІАЛ ВОДИ

Відносна величина хімічного потенціалу μ_j (або вільної енергії Гіббса для одного моля) будь-якої речовини j залежить від багатьох типів рушійних сил осмотичної, гідростатичної та електричної природи:

$$\mu_j = \mu_j^0 + RT \ln a_j + \bar{V}_j p + z_j F \Delta \phi, \quad (6.2)$$

де μ_j^0 – хімічний потенціал при стандартних умовах, R – універсальна газова стала, T – абсолютна температура, a_j – активність речовини, \bar{V}_j – парціальний молярний об’єм речовини, p – гідростатичний тиск у водному розчині, надлишковий по відношенню до навколишнього атмосферного тиску, z_j – заряд речовини, F – стала Фарадея, $\Delta \phi$ – різниця потенціалів.

Різниця хімічних потенціалів речовини в різних точках свідчить про напрямок самочинного руху речовини, який відбувається саме у бік меншого потенціалу. Хімічний потенціал є відносною величиною, яка визначається якимось умовним рівнем енергії. Для цього в рівняння (6.2) введено стандартний хімічний потенціал μ_j^0 . При визначенні різниці хімічних потенціалів $\Delta \mu_j$ величини μ_j^0 взаємно скорочуються, так що умовність величини стандартного хімічного потенціалу несуттєва.

Активність речовини a_j , яка характеризує вплив кількості будь-якої речовини j на її хімічний потенціал, визначається за виразом:

$$a_j = \gamma_j c_j, \quad (6.3)$$

де γ_j – коефіцієнт активності, що характеризує відхилення від ідеальної поведінки ($\gamma_j = 1$ для ідеальних розчинів), c_j – концентрація речовини. Активність чистої води a_s дорівнює одиниці, тоді як додавання розчинених речовин у водний розчин зменшує активність води. Наявність розчинених речовин призводить до виникнення у розчині осмотичного тиску, що свідчить про протилежність напрямків активності води a_s та осмотичного тиску $p_{осм}$. Ця протидія для молярного (що вимірюється відношенням кількості молів на 1000 г розчинника) об’єму чистої води описується рівнянням Вант-Гоффа:

$$p_{осм} = - \frac{RT}{\bar{V}_s} \ln a_s. \quad (6.4)$$

Якщо $a_s = 1$ для чистої води, то при додаванні розчинених речовин активність води зменшується, тому величина $\ln a_s$ стає від’ємною, а осмотичний тиск – додатним.

Вплив гідростатичного тиску на хімічний потенціал визначається членом p . Парціальний молярний об’єм речовини \bar{V}_j характеризує збільшення об’єму системи із збільшенням кількості речовини j на 1 моль за умови, що вміст інших компонентів не змінюється. Для води $\bar{V}_j = 18 \text{ см}^3 \cdot \text{моль}^{-1}$.

Вплив електричних ефектів на хімічний потенціал (член $z_j F \Delta \phi$) у рівнянні (6.2) можна вважати незначним, оскільки вода електро-нейтральна.

З урахуванням усіх цих міркувань хімічний потенціал води можна представити так:

$$\mu_s = \mu_s^0 - \bar{V}_s p_{осм} + \bar{V}_s p. \quad (6.5)$$

Різниця хімічних потенціалів ($\mu_s - \mu_s^0$) характеризує істинну здатність води виконувати роботу в даній системі порівняно з подібною здатністю чистої води при атмосферному тиску і при тій же температурі, при якій знаходиться ця система. Якщо взяти дві точки системи з різними значеннями ($\mu_s - \mu_s^0$), то вода буде переходити в область з меншими значеннями ($\mu_s - \mu_s^0$). Цю різницю можна визначити з останнього рівняння:

$$\mu_s - \mu_s^0 = \bar{V}_s p_{осм} - \bar{V}_s p, \quad (6.6)$$

звідки :

$$\Psi = \frac{\mu_s - \mu_s^0}{\bar{V}_s} = P_{осм} - P. \quad (6.7)$$

Тут величина, що пропорційна $(\mu_s - \mu_s^0)$, відома під назвою *водного потенціалу*.

6.3. ВОДНИЙ ПОТЕНЦІАЛ

Рух такого розчинника, як вода, через мембрану називається осмосом. Мембрана пропускає малі молекули розчинника, але заважає проходженню великих молекул розчиненої речовини. Подібно молекулярній дифузії та об'ємному потоку, осмос відбувається самочинно завдяки певним рушійним силам.

Якщо для дифузії такою рушійною силою є концентраційний градієнт, а для об'ємного потоку – градієнт тиску, то осмосом керують обидва градієнти. Напрямок і швидкість потоку води через мембрану залежить від двох рушійних сил – градієнта концентрації та градієнта тиску. Цей факт призводить до необхідності введення концепції градієнта вільної енергії води або, для одного моля, – градієнта хімічного потенціалу.

Стосовно біофізики рослин цей градієнт отримав назву *градієнта водного потенціалу*. Саме водний потенціал забезпечує рух води в системі ґрунт–рослина–повітря. Позначається водний потенціал грецькою літерою Ψ_s , типова одиниця вимірювання – МПа (1 МПа = 10^6 Па). Якісно цей параметр характеризує здатність води рухатися – від вищих значень водного потенціалу до нижчих, кількісно він відповідає різниці значень вільної енергії води в даній системі та чистої води при атмосферному тиску. Чиста вода на рівні земної поверхні та повітря з відносною вологістю 100 % мають водний потенціал, рівний нулю.

Приклад. Припустимо, що судина ксилеми спілкується з трьома клітинами А, Б і В. Значення водного потенціалу становлять 0, –0,1, –0,2 та –0,3 МПа для судини та клітин А, Б, В відповідно. В якому напрямку рухається вода?

Розв'язання. Водний потенціал характеризує здатність води рухатися від вищих значень водного потенціалу до нижчих, тобто вода буде рухатися від судини ксилеми до клітини В.

6.4. КОМПОНЕНТИ ВОДНОГО ПОТЕНЦІАЛУ

Водний потенціал характеризується певними компонентами, що забезпечують потоки води: $\Psi_s = \Psi_g + \Psi_s + \Psi_p + \Psi_v$, де Ψ_g , Ψ_s , Ψ_p та Ψ_v – потенціали, що визначають вплив гравітації, розчинених речовин, тиску та матриці відповідно на вільну енергію води.

Гравітаційний потенціал Ψ_g визначається потенціальною енергією, яку має вода на висоті h відносно опорного рівня (наприклад, земної поверхні):

$$\Psi_g = \rho_g gh, \quad (6.8)$$

де ρ_g – густина води, g – прискорення вільного падіння, h – висота місцезнаходження води. Величина $\rho_g g$ дорівнює $9,8 \cdot 10^{-3}$ МПа·м^{–1}. Отже, якщо вода піднялася на висоту 1 м, зміна гравітаційного потенціалу становитиме $\Delta\Psi_g = 0,01$ МПа; на висоту 10 м (середнього дерева) $\Delta\Psi_g = 0,1$ МПа; на висоту 100 м (секвої) $\Delta\Psi_g = 1$ МПа.

Приклад. Визначити гравітаційний потенціал 2 кг чистої води на висоті 1 м над рівнем земної поверхні.

Розв'язання. Потенціальна енергія води дорівнює $E_n = mgh = 2 \text{ кг} \cdot 9,806 \text{ кг} \cdot \text{м} \cdot \text{с}^{-2} \cdot 1 \text{ м} = 19,61 \text{ Дж}$.

Потенціальна енергія одиниці маси становить $E_n/m = gh = 9,8 \text{ Дж}$.

Потенціальна енергія одного моля дорівнює $(E_n/m) \cdot 0,018 = 0,18 \text{ Дж} \cdot \text{моль}^{-1}$.

Об'єм, який займає вода масою 2 кг, визначимо за виразом $V = m/\rho = 2 \text{ кг} / 10^3 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-3} = 2 \cdot 10^{-3} \text{ м}^3$.

Отже, потенціальна енергія одиниці об'єму води становить $E_n/V = 19,61 \text{ Дж} / 2 \cdot 10^{-3} \text{ м}^3 = 9,806 \cdot 10^3 \text{ Па}$.

Гравітаційний потенціал додатний вище опорного рівня та від'ємний нижче цього рівня. Для типових умов, в яких розвиваються сільсько-господарські рослини, гравітаційним потенціалом можна знехтувати.

Осмотичний потенціал Ψ_s залежить від концентрації розчинених у клітинах речовин (катионів, солей, органічних кислот, цукрів, амінокислот). Збільшення концентрації розчинених речовин викликає збільшення осмотичного тиску. Величину осмотичного тиску можна оцінити за допомогою такої практичної формули:

$$\Psi_s = -C\phi\nu RT, \quad (6.9)$$

де C – концентрація розчиненої речовини (моль·л^{–1}), ϕ – осмотичний коефіцієнт ($\phi = 1$ для ідеально розчиненої речовини та $\phi = 0,1$ для

реальних розчинів у живому організмі), v – кількість іонів, що припадає на молекулу (наприклад, $v = 2$ для $NaCl$, $v = 3$ для $CaCl_2$ тощо), R – універсальна газова стала (8,314 Дж·моль⁻¹·К⁻¹), T – абсолютна температура.

Величини RT та осмотичного потенціалу залежно від температури T наведено в табл. 6.1.

Таблиця 6.1.

Величини RT та осмотичного потенціалу залежно від температури

Температура T, K	Осмотичний потенціал ψ_s , МПа			
	RT , л·МПа·моль ⁻¹	$C = 0,01$ моль·л ⁻¹	$C = 0,10$ моль·л ⁻¹	$C = 1,00$ моль·л ⁻¹
0	2,271	–0,0227	–0,227	–2,27
20	2,436	–0,0244	–0,244	–2,44
25	2,478	–0,0248	–0,248	–2,48
30	2,519	–0,0252	–0,252	–2,52

Осмотичний потенціал завжди має від’ємну величину, яка варіює в межах від –2,5 до –1,5 МПа.

Приклад. Визначити концентрацію цукрового розчину при температурі 30 °С, якщо осмотичний потенціал дорівнює –0,252 МПа.

Розв’язання. Використовуємо рівняння (6.9) і знаходимо концентрацію розчину:

$$C \text{ (моль/л)} = \psi_s / \phi v RT.$$

Звідки:

$$C = -0,252 \text{ МПа} / 1 \cdot 1 \cdot 2,519 \text{ л} \cdot \text{МПа} \cdot \text{моль}^{-1} = 0,1 \text{ моль} \cdot \text{л}^{-1}.$$

У літературі використовують ще одну одиницю вимірювання водного потенціалу, а саме Дж·кг⁻¹. Ця одиниця витікає із виразу:

$$\Psi = p/\rho_w, \tag{6.10}$$

де Ψ – водний потенціал, p – тиск, ρ_w – густина води.

Підставимо одиниці вимірювань в останнє рівняння:

$$1 \frac{\text{Па}}{\text{кг} \cdot \text{м}^{-3}} = 1 \frac{\text{Па} \cdot \text{м}^3}{\text{кг}} = 1 \frac{\text{Н} \cdot \text{м} \cdot \text{м}^2}{\text{м}^2 \cdot \text{кг}} = 1 \frac{\text{Н} \cdot \text{м}}{\text{кг}} = 1 \frac{\text{Дж}}{\text{кг}}.$$

Для води, густина якої дорівнює $\rho_w = 10^3 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-3}$, 1 Дж·кг⁻¹ відповідає 10⁻³ МПа.

Приклад. Визначити тургорний потенціал рослинного соку, якщо повний водний потенціал становить –700 Дж·кг⁻¹, а осмотичний потенціал еквівалентний концентрації 0,3 моль·кг⁻¹ KCl .

Розв’язання. Підставимо числові значення у рівняння (6.9):

$$\psi_s = - C \phi v RT = - 0,3 \text{ моль} \cdot \text{кг}^{-1} \cdot 1 \cdot 2 \cdot 8,314 \text{ Дж} \cdot \text{моль}^{-1} \cdot \text{К}^{-1} \cdot 293 \text{ К} = -1461 \text{ Дж} \cdot \text{кг}^{-1}.$$

Звідси тургорний потенціал визначиться так:

$$\psi_p = \psi_s - \psi_s = -700 \text{ Дж} \cdot \text{кг}^{-1} - (-1461 \text{ Дж} \cdot \text{кг}^{-1}) = 761 \text{ Дж} \cdot \text{кг}^{-1}.$$

Ця величина відповідає 0,761 МПа.

Потенціал тиску ϕ виражається у вигляді або гідростатичного тиску в судинах ксилеми (провідної тканини, що здійснює основне транспортування води і мінеральних речовин у рослині), або тургорного потенціалу клітин. Тургорний потенціал у клітині виникає внаслідок тиску клітинної оболонки як відгук на осмотичний тиск. Діапазон зміни тургорного потенціалу становить 0–1,2 МПа. Максимального значення тургорний потенціал досягає, коли сумарні водні потоки завдяки тургору та осмосу досягають однакової величини, але протилежні за напрямком.

Матричний потенціал ψ_m характеризує зменшення вільної енергії води, якщо вона існує у вигляді тонкого поверхневого шару в одну-дві молекули товщиною, який утворюється на поверхні частинок сухого ґрунту, клітинних оболонок, целюлози. Таку назву цей потенціал отримав, оскільки він оцінює процес усмоктування води, внаслідок якого вона залишається в матриці. Матричний потенціал виникає завдяки силам зв’язування молекул води зі структурними елементами або колоїдами (сили Ван-дер-Ваальса та водневого зв’язку), внаслідок чого здатність цих молекул брати участь у хімічних реакціях в основній масі розчину та випаровуватися у зовнішнє газове середовище зменшується. Матричний потенціал завжди від’ємний або дорівнює нулю. В живих рослинних клітинах матричний потенціал незначний через відсутність просторових повітряних просторів.

Діапазони зміни водного потенціалу та його основних компонентів залежно від вмісту води наведено в табл.6.2.

Таблиця 6.2.

Типові значення компонентів водного потенціалу в системі
грунт-рослина-атмосфера [Нобел, 1970]

Фаза	Потенціал тиску, МПа	Осмотичний потенціал, МПа	Гравітаційний потенціал, МПа	Потенціал пари, МПа	Водний потенціал, МПа
Поверхня ґрунту біля коріння	-0,2	-0,1	0	-	-0,3
Ксилема кореня біля поверхні ґрунту	-0,5	-0,1	0	-	-0,6
Ксилема стебла на висоті 10 м над рівнем ґрунту	-0,8	-0,1	0,1	-	-0,8
Вакуоля клітини листка на висоті 10 м	0,2	-0,11	0,1	-	-0,8
Клітинна оболонка листка на висоті 10 м	-0,7	-0,2	0,1	-	-0,8
Газова фаза біля продику при відносній вологості 95 %	-	-	-	-6,9	-6,9
Оточуюча атмосфера при відносній вологості 50 %	-	-	-	-94,1	-94,1

6.5. ВОДНИЙ ПОТЕНЦІАЛ КЛІТИНИ

Враховуючи лише осмотичний потенціал та потенціал тиску, отримуємо вираз для водного потенціалу:

$$\Psi_a = \Psi_s + \Psi_p$$

Розглянемо відкриту ємність з чистою водою. Оскільки є прямий контакт з атмосферою, гідростатичний тиск води дорівнює атмосферному, через що потенціал тиску $\Psi = 0$, осмотичний потенціал $\Psi = 0$, отже, водний потенціал $\psi = \psi + *F = 0$ (рис. 6.1, а).

Якщо розчинити 0,1 моля сахарози в 1 л води, то концентрація отриманого розчину буде дорівнювати 0,1 М. Осмотичний потенціал такого розчину при температурі 20 °С (293 К) згідно з рівнянням (6.9) становитиме $\Psi_s = RTC_c = -0,244$ МПа. Потенціал тиску в такій системі $\Psi_p = 0$, а водний потенціал розчину $\Psi_a = \Psi_p + \Psi_s = 0 - 0,244$ МПа = -0,244 МПа (рис. 6.1, б).

Розглянемо зав'язлу клітину, в якій відсутній тургорний тиск, концентрація солей (NaCl) в якій дорівнює 0,3 М. Осмотичний потенціал сольового розчину в клітині дорівнює $\Psi_s = RTC_c = -0,732$ МПа. Потенціал тиску в такій системі $\Psi_p = 0$, а водний потенціал клітини $\Psi_a = \Psi_p + \Psi_s = 0 - 0,732$ МПа = -0,732 МПа (рис. 6.1, в).

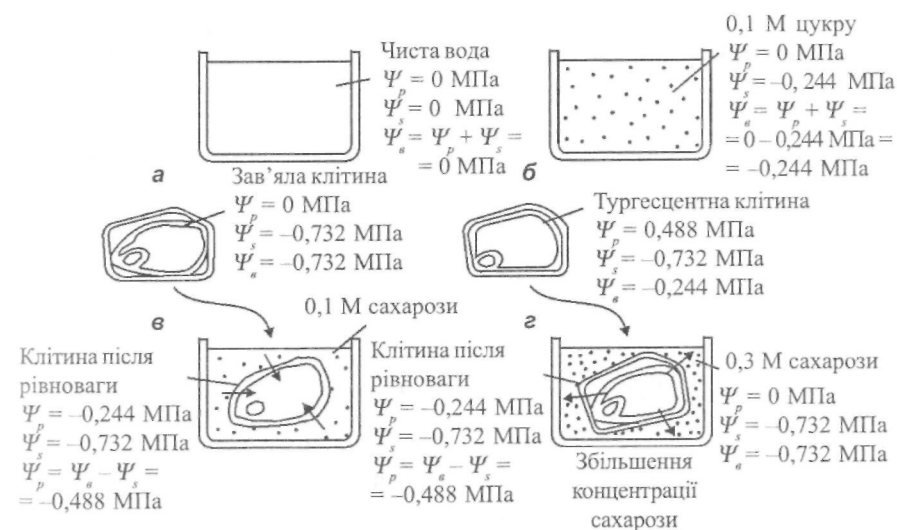


Рис. 6.1. Приклади, що ілюструють концепцію водного потенціалу та його компонентів: а-чиста вода; б-розчин (0,1 М) сахарози; в-занурення зав'язлої клітини у розчин сахарози; оскільки водний потенціал клітини менший, ніж водний потенціал розчину, клітина поглинає воду; після досягнення рівноваги клітина набуває додатного тургорного тиску; г-збільшення концентрації сахарози у розчині примушує клітину віддати воду, внаслідок чого тургорний тиск зменшується

Зануримо цю зав'язлу клітину у цукровий розчин (0,1 М). Через те, що водний потенціал розчину ($\Psi_a = -0,244$ МПа) перевищує водний потенціал клітини ($\Psi_a = -0,732$ МПа), вода буде прямувати з розчину у клітину.

Через те, що початковий потенціал клітини менший, ніж водний потенціал розчину, клітина поглинає воду і утворює внутрішній гідростатичний тиск, який називають тургорним. Стан рівноваги установлюється, коли потенціал клітини стане рівним водному потенціалу розчину, тобто $\Psi_{\text{вк}} = \Psi_{\text{вр}} = -0,244$ МПа (де $\Psi_{\text{вк}}$ – водний потенціал клітини, $\Psi_{\text{вр}}$ – водний потенціал розчину). Коли встановлюється динамічна рівновага, надходження води у клітину припиняється. Гідростатичний тиск стає додатним і рівним $\Psi_p = \Psi_s - \Psi_s = -0,244$ МПа – $(-0,732$ Мпа) = $= 0,488$ МПа (рис. 6.1, з).

Вода також може залишати клітину завдяки осмосу. Якщо в наведеному прикладі збільшити концентрацію цукрового розчину до 0,3 М, то водний потенціал розчину ($\Psi_{\text{вр}} = -0,732$ МПа) стане більш від’ємним порівняно з водним потенціалом клітини ($\Psi_{\text{вк}} = -0,244$ МПа), і вода буде переходити з клітини у розчин.

Приклад. Визначити водний потенціал зав’ялої рослинної клітини, якщо осмотичний потенціал дорівнює $\Psi_s = -2$ МПа.

Розв’язання. Використовуємо рівняння (6.11), враховуючи, що для зав’ялої клітини $\Psi_p = 0$:

$$\Psi_s = \Psi_s + \Psi_p = -2 \text{ МПа} + 0 \text{ МПа} = -2 \text{ МПа.}$$

6.6. ВОДНИЙ ПОТЕНЦІАЛ ВОДЯНОЇ ПАРИ У ПОВІТРІ

На границі поділу клітина-повітря завжди відбувається направлений рух води – завдяки випаровуванню та конденсації. Шар повітря, прилеглий до клітини, може містити воду в рідкій та газоподібній фазах. Газоподібна фаза води називається *парою*. Пара, яка знаходиться в термодинамічній рівновазі з рідиною (тобто в стані, коли число молекул, що переходить із рідини в пару, дорівнює числу молекул, що повертаються у рідину за одиницю часу), називається *насиченою*. Пара характеризується *пружністю* (парціальним тиском) e – тиском, який мала б водяна пара, що знаходиться в газовій суміші, якби вона одна займала об’єм, що дорівнює об’єму суміші при тій же температурі, та *пружністю насиченої пари* E – граничним значенням тиску, яке відповідає рівновазі між парою і водою, тобто насиченому стану повітря при даній температурі. Парціальний тиск водяної пари визначає хімічну активність води у газоподібній фазі. Якщо припустити, що пара поводить себе як ідеальний газ, можна отримати вираз для активної пари:

$$a_s = \frac{e}{E}. \quad (6.12)$$

Якщо розчинити у воді деякі речовини, активність води зменшується і тиск насиченої пари також зменшується. Припускаючи, що для води, яка присутня у повітрі як пара при атмосферному тиску $p = 0$, та використовуючи рівняння (6.4) і (6.7), отримаємо вираз для водного потенціалу пари:

$$\Psi_{\text{ен}} = \frac{RT}{\bar{V}_e} \ln a_s = \frac{RT}{\bar{V}_e} \ln \frac{e}{E}. \quad (6.13)$$

Водний потенціал пари повітря залежить від відносної вологості та температури (табл. 6.3).

Таблиця 6.3.

Залежність водного потенціалу повітря (МПа) від відносної вологості та температури [Lambers et al, 1998]

Відносна вологість	- ψ , МПа				
	10 °C	15 °C	20 °C	25 °C	30 °C
100	0	0	0	0	0
99,5	0,65	0,67	0,68	0,69	0,70
99	1,31	1,33	1,36	1,38	1,40
98	2,64	2,68	2,73	2,77	2,81
95	6,69	6,81	6,92	7,04	7,14
90	13,75	13,99	14,22	14,45	14,66
80	29,13	29,63	30,11	30,61	31,06
70	46,56	47,36	48,14	48,94	49,65
50	90,50	92,04	93,55	95,11	96,50
30	157,2	159,9	162,5	165,2	167,6
10	300,6	305,8	310,8	316,0	320,6
RT/\bar{V}_e	130,6	132,8	135,0	137,3	139,2

Приклад. Визначити водний потенціал повітря при: а) відносній вологості 25 % та температурі повітря 0 °С; б) відносній вологості 75 % та температурі повітря 20 °С.

Розв'язання. Підставимо числові значення у рівняння (6.13):

$$а) \Psi_{\text{вп}} = \frac{8,31 \text{ Дж} \cdot \text{К} \cdot \text{моль}^{-1} \cdot 273 \text{ К}}{18 \cdot 10^{-6} \text{ м}^3 \cdot \text{моль}^{-1}} \cdot \ln 0,25 = -175 \cdot 10^6 \text{ Па} = -175 \text{ МПа}.$$

$$б) \Psi_{\text{вп}} = \frac{8,31 \text{ Дж} \cdot \text{К} \cdot \text{моль}^{-1} \cdot 293 \text{ К}}{18 \cdot 10^{-6} \text{ м}^3 \cdot \text{моль}^{-1}} \cdot \ln 0,75 = -38,9 \cdot 10^6 \text{ Па} = -38,9 \text{ МПа}.$$

Контрольні запитання

1. Охарактеризувати основні механізми водного переносу.
2. Що таке водний потенціал?
3. Які основні компоненти водного потенціалу?
4. З чого складається водний потенціал клітини?
5. Яку пару називають насиченою?
6. Що таке пружність водяної пари?
7. Що таке пружність насиченої водяної пари?

6.7. ВИМІРЮВАННЯ ВОДНОГО ПОТЕНЦІАЛУ ТА ЙОГО КОМПОНЕНТІВ

6.7.1. Метод реєстрації зміни ваги тканини

Водний потенціал рослинної тканини можна оцінити шляхом досягнення рівноваги між осмотичним потенціалом розчину та водним потенціалом тканини. Для цього заздалегідь зважений зразок тканини занурюють у ємність з розчином, осмотичний потенціал якого відомий. Якщо осмотичний потенціал буде більш від'ємним, ніж водний потенціал тканини, вода залишить тканину, яка позбавиться внаслідок цього певної ваги; якщо ж осмотичний потенціал розчину буде менш від'ємним, ніж водний потенціал тканини, вода буде надходити у тканину і вага останньої збільшиться. Розчин, який не спричиняє втрату чи надбавку ваги, еквівалентний водному потенціалу тканини.

На практиці процедура вимірювань (рис. 6.2) складається з підготовки зразків, однакових за розміром та масою, які занурюють у розчин відомої молярності (згадаємо, що кількість молів на 1 л розчину називають *молярністю*, а на 1 кг розчину - *моляльність*). Для того, щоб запобігти зміні концентрації водного розчину протягом вимірювання,

використовують такі речовини, що не поглинаються тканиною (сорбітол, манітол, поліетилен-гліколь). Через тривалий проміжок часу настає рівновага між тканиною та розчином, після чого тканину позбавляють залишків розчину і знову зважують. Будують графік залежності зміни ваги від концентрації розчину (рис. 6.3). Використовуючи рівняння Вант-Гоффа, визначають осмотичний потенціал і, отже, водний потенціал.



Рис. 6.2. Метод реєстрації зміни ваги тканини (пояснення в тексті)

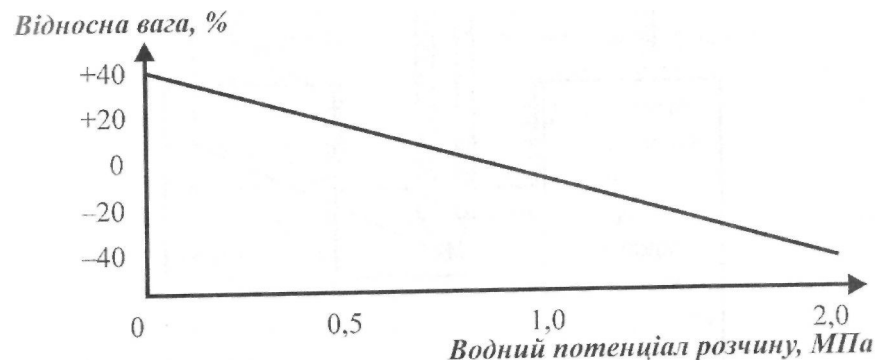


Рис. 6.3. Графік залежності зміни ваги від водного потенціалу розчину

6.7.2. Термопарна психрометрія

Маленький зразок рослинної тканини (листка) розміщують у камері, яка обладнана температурним сенсором - термопарою. Внаслідок випаровування води з поверхні листка температура останнього зменшується. Оскільки вода залишає рослинну тканину, водний потенціал останньої зменшується, доки не настане стан рівноваги. Коли водна пара

і рослинна тканина знаходяться в рівновазі, вони мають однакові значення водного потенціалу. Оцінити водний потенціал можна шляхом вимірювання тиску водяної пари в камері, який пов'язаний з температурою. Процес вимірювання температури базується на використанні двох термопар, що утворюють електричний ланцюг. Спай однієї термопари знаходиться в камері, тоді як спай іншої пов'язаний із джерелом опорної температури. Якщо спаї двох термопар мають різну температуру, в електричному ланцюзі виникає електрорушійна сила і через ланцюг починає текти електричний струм. Це термоелектричне явище отримало назву *ефекта Зеебека*.

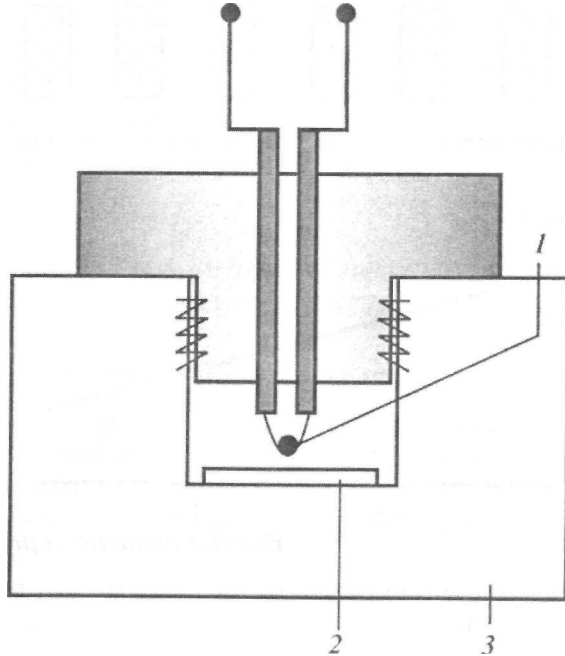


Рис. 6.4. Суть методу термопарної психрометрії: 1 - термопара; 2 - зразок; 3 - термостат

Метод термопарної психрометрії передбачає використання термопари, обладнаної срібним кільцем, на яке нанесена водна крапля (рис. 6.4). Спочатку відбувається процес випаровування води з поверхні листка та водної краплі. Оскільки камера мала за розмірами, внутрішня

атмосфера швидко досягає стану насичення. Якщо рослинна тканина та водна крапля мають однакові значення водного потенціалу, сумарний потік води з краплі припиняється, і температура краплі стає рівною оточуючій температурі. Але якщо водний потенціал рослинної тканини більш від'ємний, ніж потенціал водної краплі, вода дифундує з атмосфери у тканину. Процес випаровування з поверхні краплі, направлений на компенсацію тієї водяної пари, що поглинута тканиною, супроводжується охолодженням термопари, на якій знаходиться крапля. Швидкість переносу маси за рахунок дифузії пропорційна різниці значень водного потенціалу краплі та тканини. Отже, вимірювання швидкості охолодження термопари дає можливість оцінити тиск водної атмосфери в камері та водний потенціал тканини. Недоліком способу є високе значення дифузійного опору переносу води з боку рослинної тканини, що викликає похибки вимірювань.

Модифікація методу термопарної психрометрії (*ізонієстична техніка*) відрізняється тим, що замість води на спай термопари наносять краплину розчину відомої концентрації і, отже, відомого водного потенціалу [Boyer and Knipling, 1965]. Якщо водний потенціал розчину перевищує водний потенціал рослинної тканини, вода буде переноситися з розчину у тканину, що викликає охолодження термопари. У випадку, коли водний потенціал розчину менший за водний потенціал рослинної тканини, відбувається зворотний процес переносу води з тканини у розчин. Цей процес супроводжується конденсацією води на термопарі з подальшим збільшенням її температури. Зрозуміло, що коли водні потенціали розчину та тканини однакові, тиски водяної пари поблизу термопари та тканини зрівноважуються і процес охолодження термопари внаслідок випаровування припиняється. Температура термопари в цьому разі досягає температури навколишнього середовища. На практиці використовують два розчини з відомою концентрацією і вимірюють сигнали термопари для кожного розчину. Оскільки залежність між значеннями водного потенціалу та вихідного сигналу термопари лінійна, можна провести пряму лінію між отриманими двома точками. Екстраполяція цієї прямої в область, де вихідний сигнал термопари дорівнює нулю, дає можливість визначити *ізонієстичну точку*, яка свідчить про припинення руху водяної пари між розчином та термопарою і відповідає водному потенціалу тканини. Цей метод характеризується високою чутливістю та дозволяє вимірювати водні потенціали з розділенням близько 0,01 МПа. До недоліків методу можна віднести

необхідність дуже ретельного підтримання температури: зміна температури на 0,01 °С супроводжується відповідною зміною водного потенціалу на 0,1 МПа. Саме тому метод використовують лише у лабораторних умовах, а не в польових.

6.7.3. Камера тиску

Цей простий, але швидкодіючий метод базується на вимірюванні від'ємного гідростатичного тиску в ксилемі [Scolander et al., 1965]. Вважається, що водний потенціал ксилеми приблизно дорівнює середньому водному потенціалу всієї рослини. Це припущення вірне, оскільки осмотичним потенціалом розчину в ксилемі можна знехтувати, через що основним компонентом водного потенціалу в ксилемі є від'ємний гідростатичний тиск; крім того, ксилема знаходиться у тісному контакті з більшістю клітин рослини. Для реалізації методу листок чи паросток відокремлюють від рослини і фіксують у камері тиску (рис. 6.5). Причому, вода покидає місце зрізу завдяки ксилемному тиску. Для того, щоб повернути воду на це місце, в камері збільшують внутрішній тиск за допомогою джерела стиснутого газу доти, поки вода знову не з'явиться на місці зрізу. Цей тиск балансування дорівнює за величиною (але з протилежним знаком) негативному гідростатичному тиску в ксилемі, який був у зразку перед відокремлюванням.

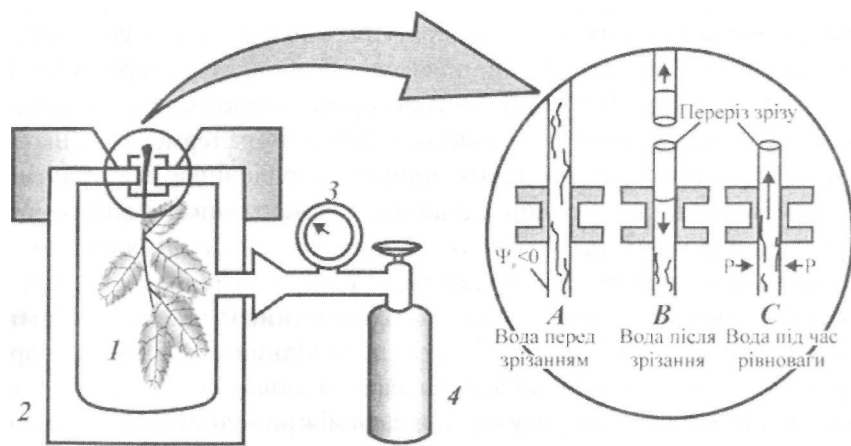


Рис. 6.5. Фіксація листка чи паростка в камері тиску: 1 - зразок, 2- камера тиску, 3 - манометр, 4 - балон з газом

6.7.4. Метод ядерного магнітного резонансу

Більшість методів вимірювання водного потенціалу вимагає руйнування зразків. Внаслідок цього дуже важко слідкувати за динамічними процесами переносу води в тканині протягом часу. Ці недоліки відсутні у техніці ядерного магнітного резонансу, в основі якої лежить селективне поглинання електромагнітної енергії речовиною, обумовлене квантовими переходами атомних ядер між енергетичними станами з різними орієнтаціями спіну ядра.

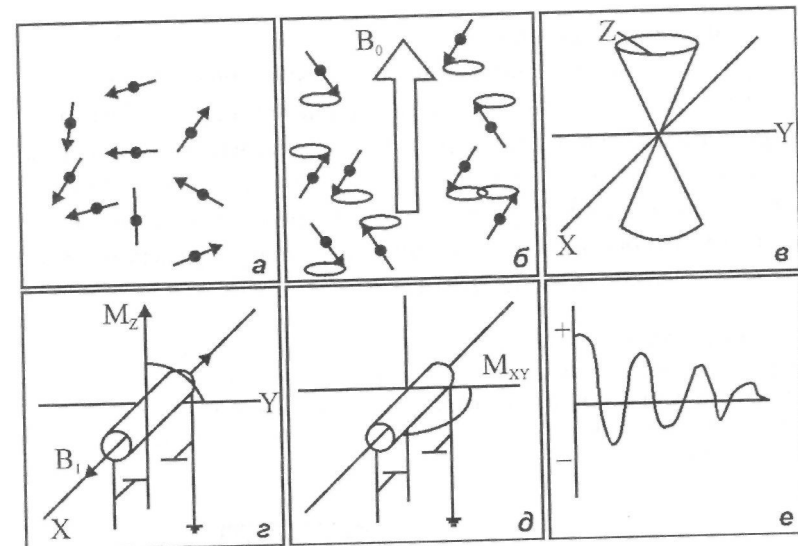


Рис. 6.6. Поведінка дипольних моментів ядер у зовнішньому магнітному полі: а - дипольні моменти ядер; б - прецесія диполів навколо напрямку зовнішнього статичного магнітного поля; в - прецесія двох спінів у протилежних напрямках; г - поява сумарної намагніченості завдяки різниці орієнтацій двох груп диполів; д- обертання вектора M_x на 90° при забезпеченні $\pi/2$ -імпульсу тривалості радіочастотного магнітного поля; е - форма затухаючої косинусоїдної хвилі сигналу, що реєструється

Відомо, що ядра всіх елементів мають електричний заряд, який є додатним і дорівнює за абсолютною величиною сумі зарядів атомних електронів. Завдяки власному моменту імпульсу (спіну) ядро під час обертання діє як елементарний магніт. Отже, ядро характеризується магнітним моментом, величина якого залежить від природи ядра. Ядра з

парним числом протонів і парним числом нейтронів не мають спіну і магнітного моменту, тоді як ядра з парним числом протонів і непарним числом нейтронів мають спін і дипольний магнітний момент. Магнітний момент характеризується величиною та напрямком (рис. 6.6, а). Якщо зразок розмістити в інтенсивному однорідному магнітному полі B_0 , всі диполі починають прецесувати навколо напрямку магнітного поля (рис. 6.6, б) з ларморівською частотою, яка визначається так:

$$\omega_0 = -\gamma B_0 \quad (6.14)$$

де γ – гіромагнітне відношення.

Причому одна група диполів виявляє сумарну орієнтацію у напрямку магнітного поля, тоді як інша – проти поля (рис. 6.6, в). Слід відзначити, що у стані рівноваги кількість диполів, що орієнтуються вздовж поля, перевищує кількість протилежно орієнтованих диполів. Це можна пояснити тим, що в основному енергетичному стані, коли магнітні диполі орієнтуються у напрямку магнітного поля, енергія ядра менша, ніж у збудженому, для якого притаманна орієнтація, протилежна магнітному полю.

Приклад. Магнітний момент ядра поводить себе як механічна система – гіроскоп. При обертанні гіроскопа навколо власної осі прикладання зовнішньої сили F у напрямку x викликає обертання осі гіроскопа навколо цієї осі, а не навколо осі z , як здавалося би з першого погляду. Внаслідок дії зовнішньої сили гіроскоп буде демонструвати прецесію у гравітаційному полі (рис. 6.7).

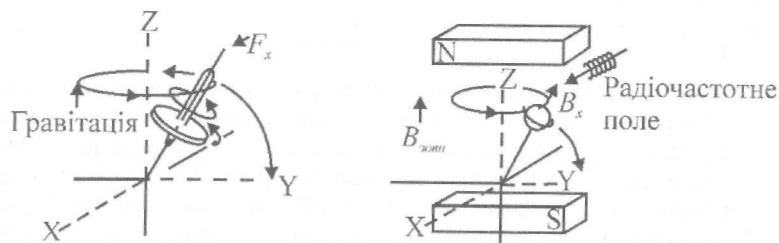


Рис. 6.7. Прецесія гіроскопа у гравітаційному полі

Різниця енергій ΔE між рівнями пропорційна магнітній індукції:

$$\Delta E = \gamma \hbar B_0 \quad (6.15)$$

де \hbar – стала Планка.

Різниця населеностей основного та збудженого рівнів визначається за виразом:

$$\frac{N_{zb}}{N_0} = e^{-\Delta E/kT} \quad (6.16)$$

де N_{zb} та N_0 – населеності збудженого та основного рівнів відповідно, T – температура.

Приклад. Визначити ларморівську частоту протона у магнітному полі, різницю енергій між збудженим та основним рівнями і відносну різницю населеностей, якщо магнітна індукція зовнішнього поля становить $B_0 = 2$ Тл, гіромагнітне відношення протона $\gamma = 42,6$ МГц/Тл, а температура $T = 300$ К.

Розв'язання. Ларморівську частоту можна визначити за виразом (6.14):

$$\omega_0 = -\gamma B_0 = -(42,6 \text{ МГц/Тл}) \cdot 2 \text{ Тл} = (26,75 \cdot 10^7 \text{ с}^{-1}/\text{Тл}) \cdot 2 \text{ Тл} = 5,35 \cdot 10^8 \text{ с}^{-1}.$$

Різницю енергій між збудженим та основним рівнями визначимо за виразом (6.15):

$$\Delta E = \gamma \hbar B_0 = 5,35 \cdot 10^8 \text{ с}^{-1} \cdot 1,05 \cdot 10^{-34} \text{ Дж} \cdot \text{с} = 5,6 \cdot 10^{-26} \text{ Дж}.$$

Відносну різницю населеностей визначимо так:

$$\frac{N_{zb}}{N_0} = e^{-\Delta E/kT} = \exp(-5,6 \cdot 10^{-26} \text{ Дж} / 1,38 \cdot 10^{-23} \text{ Дж} \cdot \text{К}^{-1} \cdot 300 \text{ К}) = 0,99999865.$$

За рахунок цієї різниці магнітних диполів утворюється сумарна намагніченість M_z , паралельна напрямку z постійного магнітного поля.

Якщо прикласти до зразка за допомогою котушок з електричним струмом зовнішнє радіочастотне магнітне поле B_1 , направлене перпендикулярно B_0 (рис. 6.6, з), то воно буде взаємодіяти з магнітним моментом ядра μ . Ця взаємодія буде помітною, якщо частота ω радіочастотного поля буде близька до ларморівської частоти ω_0 . Якщо радіочастотне магнітне поле вмикають на кінцевий проміжок часу t , то вектор намагніченості M_z повернеться навколо B_1 на кут $\theta = \gamma B_1 t$. Можна підібрати таку тривалість радіочастотного магнітного поля ($\pi/2$ -імпульс), що вектор M_z обернеться на 90° (рис. 6.6, д). Після вимкнення радіочастотного магнітного поля B_1 вектор намагніченості M_{xy} демонструє прецесію навколо осі z з частотою, що дорівнює різниці частот прецесій двох популяцій магнітних диполів – орієнтованих у напрямку поля та протилежно йому. Прецесія вектора намагніченості M_{xy} фіксується відповідно до електричного струму, що індукується в котушках індук-

тивності, вісь яких перпендикулярна напрямку зовнішнього магнітного поля B_0 . Сигнал, що реєструється, має форму затухаючої косинусоїдної хвилі (рис. 6.6, e).

Величини вектора намагніченості M_z та M_{xy} після вимкнення радіочастотного імпульсу змінюються з часом (рис. 6.8.): M_z зростає з часом за експоненціальним законом за виразом:

$$M(t) = M_0 [1 - 2\exp(-t/T_1)], \tag{6.17}$$

тоді як M_{xy} затухає за експоненціальним законом:

$$M(t) = M_0 \exp(-t/T_2), \tag{6.18}$$

де T_1 - час поздовжньої (спін-гратової) релаксації, T_2 - час поперечної (спін-спінової) релаксації, вимірювання яких є важливим діагностичним методом оцінки стану зразка.

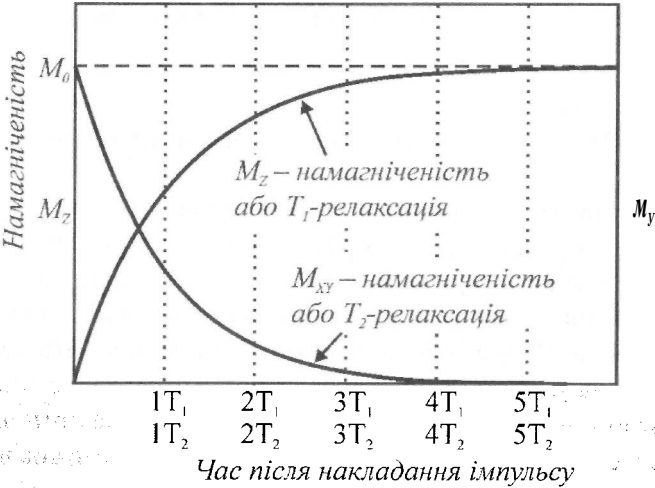


Рис. 6.8. Графік зміни величин векторів намагніченості M_z та M_{xy} з часом після вимкнення радіочастотного імпульсу

Час поздовжньої релаксації T_1 характеризує вплив ґратки - оточення ядра, яке складають решта молекули та молекули розчинника; час поперечної релаксації T_2 описує процес обміну енергією між сусідніми ядерними моментами без обміну енергією з ґраткою. Для вимірювання

T_2 застосовують $\pi/2$ -імпульс радіочастотного магнітного поля, тоді як для вимірювання T_2 доцільно прикласти π -імпульс, внаслідок чого вектор M , обернеться на 180° уздовж напрямку - z. Схему ЯМР-спектрометра наведено на рис. 6.9. Він складається з джерел статичного та радіочастотного магнітних полів, котушки індуктивності, вимірювальних приладів та зразка.

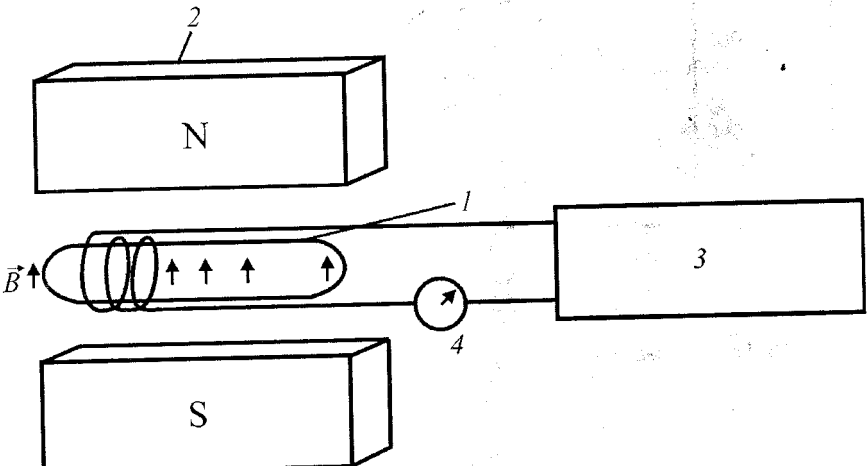


Рис. 6.9. Схема ЯМР-спектрометра: 1 – зразок, 2 – магніт, 3 – генератор, 4 – прилад

Активність води в рослині обумовлюється тим, наскільки швидко молекули води беруть участь у хімічних реакціях або як легко молекули води дифундують у місця, де відбуваються ці реакції. Саме завдяки застосуванню техніки ЯМР стає можливим оцінити рухомість води в складних системах. Швидкі молекули води характеризуються довгим часом, протягом якого досягається стан рівноваги, або великими значеннями часів релаксації T_1 або T_2 . У той же час, додавання у воду розчинника зменшує час релаксації (рис. 6.10). У біологічних молекулах час поперечної релаксації T_2 залежить від можливих конформаційних змін молекули води, взаємодії води з мембранами, впливу процесів гідратації на білки. Отже, час поперечної релаксації протонів у клітинах може бути індикатором взаємодії клітинної води з мембранами або макромолекулами. Вимірювання цього параметра є ефективним неруйнівним методом оцінки фізіологічного стану води у клітинах.

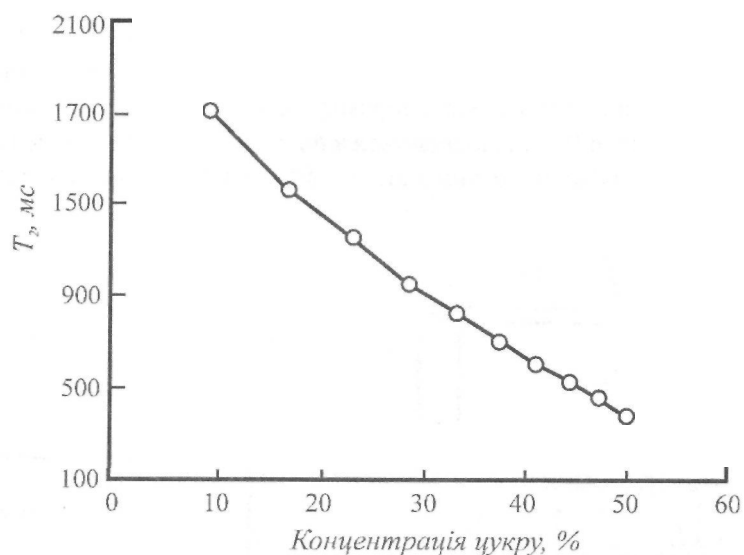


Рис. 6.10. Графік зменшення часу релаксації при додаванні у воду розчинника

6.7.5. Вимірювання осмотичного потенціалу

Кріоскопічна осмометрія передбачає оцінку осмотичного потенціалу розчину при температурі замерзання. Однією з важливих властивостей розчинів є те, що температура їхнього замерзання залежить від концентрації розчиненої речовини. Наприклад, розчин, концентрація якого становить 1 моль-кг⁻¹, замерзає при температурі -1,86 °С, тоді як у чистої води температура замерзання дорівнює 0 °С. Процедура вимірювань базується на мікроскопії зразків - розчинів концентрацією 1 нл (10⁻⁹ л), які розміщують в олії на предметному стільці, температура якого підтримується сталою (рис. 6.11). Спочатку спостерігають рослинний сік, який виходить із клітин; завдяки малим розмірам зразка стан терморівноваги досягається дуже швидко. Далі температуру зразка зменшують до -30 °С, при якій він замерзає. Після цього температуру повільно збільшують, фіксуючи через мікроскоп процес плавлення зразка і вимірюючи температуру, при якій останні кристали льоду розплавляться (нагадаємо, що температура замерзання і температура плавлення однакові). Осмотичний потенціал оцінюють як $\Psi = RTC_c$, де R -

універсальна газова стала, T - абсолютна температура, C_c - концентрація розчину. Ця техніка дозволяє працювати з краплинами, виділеними з поодиноких клітин.

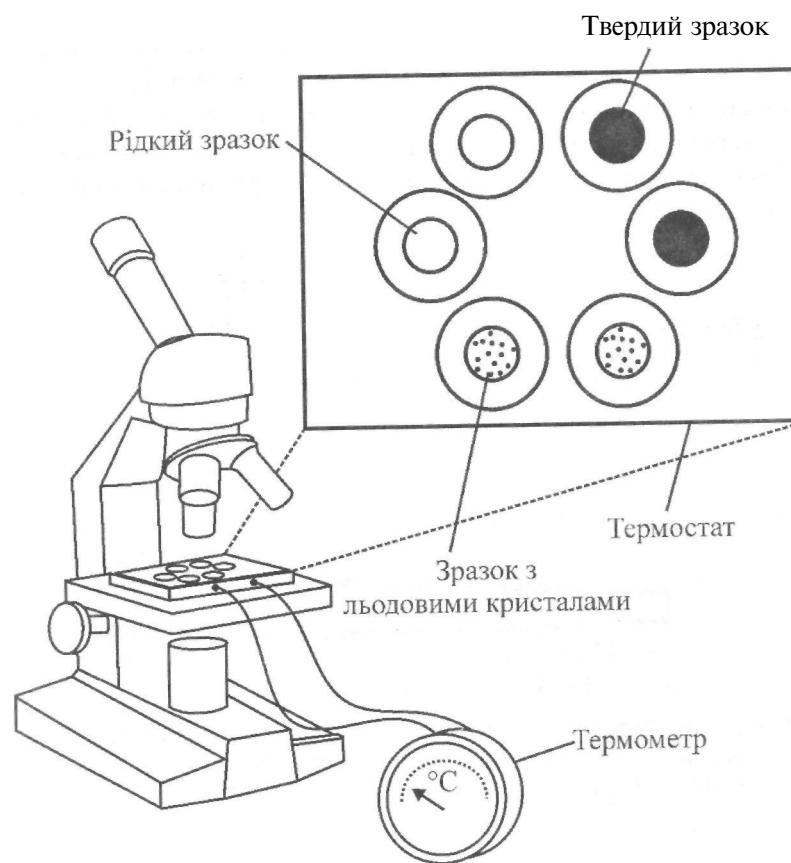


Рис. 6.11. Кріоскопічна осмометрія

6.7.6. Вимірювання потенціалу тиску

Зонд тиску являє собою мікроманометр для вимірювання тургорного тиску в рослинних клітинах [Green and Stanton, 1967]. Скланий капіляр діаметром 2-7 мкм, з'єднаний з камерою тиску, заповнюють кремнієвою олією - нестисливою рідиною, яку легко відрізнити від води під мікроскопом. Зонд обладнаний плунжером, що забезпечує зміну тиску.

Коли кінець капіляра занурюють у клітину (рис. 6.12), клітинний сік надходить у капіляр завдяки тургорному тиску. Після цього дослідник обертає ручку плунжера зонда так, щоб пересунути межу поділу двох середовищ – соку та олії – до кінця капіляра. В цьому разі досягається первинний об'єм клітини, а тиск усередині клітини точно зрівноважується тиском, що утворюється в капілярі мікроманометром. Цей тиск, який вимірюється електронним датчиком тиску, відповідає тургорному тиску. Метод характеризується незначною руйнівною дією і дає можливість досліджувати дрібні (до 20 мкм) клітини, вміст рідини в яких становить кілька піколітрів (10^{-12} л).

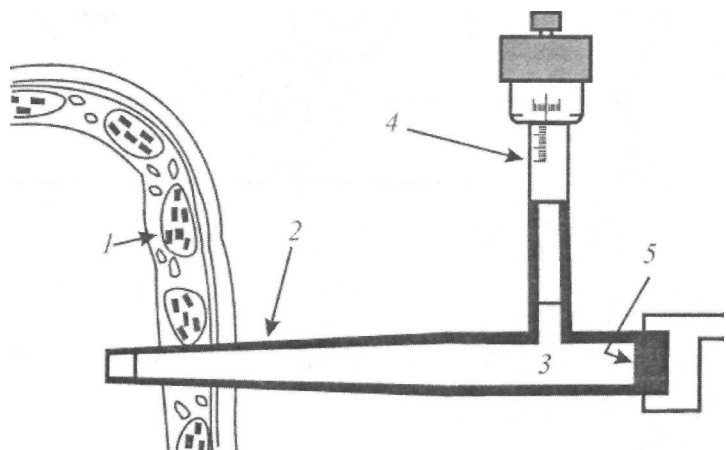


рис. 6.12. "Зонд тиску" - мікроманометр для вимірювання тургорного тиску в рослинних клітинах [Green and Stanton, 1967]: 1- клітина, 2- мікро-капіляр, 3- олія, 4- мікрометр, 5- датчик тиску

7.7. Аналіз кривих тиск-об'єм

Одним з найкращих є графічний метод вимірювання водного потенціалу, який базується на побудові та аналізі кривих *тиск-об'єм*. Ці криві характеризують співвідношення між вмістом води в рослинній тканині та компонентами водного потенціалу. Осмотичний потенціал Ψ_s у тканини пов'язаний з дефіцитом води в ній так:

$$\frac{1}{\Psi_s} = \frac{\Delta_s}{\phi \rho RTN}, \quad (6.19)$$

де Δ_s – дефіцит води, ϕ – осмотичний коефіцієнт, ρ – густина води, R – універсальна газова стала, T – абсолютна температура, N – загальна кількість моль розчиненої речовини у зразку.

Використовуючи останнє рівняння, можна отримати співвідношення між тиском та об'ємом у вигляді:

$$1/p = (V_0 - V_s)/(RTN - \Psi_m), \quad (6.20)$$

де p – тиск, що відповідає стану рівноваги в камері тиску, V_0 – початковий об'єм води, V_s – загальний об'єм виділеної води, Ψ_m – тургорний потенціал тканини.

Якщо певну кількість води виділити з паростка, тургорний потенціал дорівнюватиме нулю і останнє рівняння набуває такого вигляду:

$$1/p = (V_0 - V_s)/(RTN - \Psi_s). \quad (6.21)$$

Це рівняння характеризує лінійну залежність $1/\Psi_s$ від дефіциту води, викликаного лише осмотичним потенціалом.

Процедура вимірювань передбачає зрізування паростка або листка, зважування зразка та розміщення його в камері, де утворено режим насичення. Після остаточної гідратації зразок знову зважують і розміщують у камері тиску з вологою вистилкою. В камері установлюють настільки велику вологість, щоб запобігти випаровуванню з поверхні зразка. Тиск у камері поступово дискретно (з кроком близько 6 атм) збільшують і з кожним кроком вимірюють об'єм виділеної води. Після кожного етапу збільшення тиску і вимірювання об'єму виділеної води оновлюють стан рівноваги у камері тиску. Для цього тиск трохи зменшують перед наступним кроком, чекають, доки настане стан рівноваги і визначають нове значення водного потенціалу зразка. Через 10–15 таких вимірювань зразок прибирають з камери, зважують, висушують і знову зважують. Далі будують криву залежності $(1/\Psi_s) = f(\Delta_s)$, де Ψ_s – водний потенціал. Останні точки цієї залежності апроксимують прямою лінією, яка перетинає вісь ординат у точці A , яка відповідає осмотичному потенціалу при повній тургесцентності $1/\Psi_s^{100}$, а вісь абсцис – у точці D , що дає можливість визначити відносний вміст води в апопласті. Криволінійна частина залежності дозволяє оцінити вплив тургорного потенціалу Ψ_m на повний водний потенціал Ψ_s (рис. 6.13). Точка, в якій вплив тургорного потенціалу відсутній, відповідає

осмотичному потенціалу Ψ_s^0 при витраті тургорного потенціалу (точка B) та величині водного дефіциту при втраті тургорного потенціалу (точка C). Різниця між криволінійною та прямолінійною ділянками залежності характеризує об'ємний модуль пружності E . Більш крутій криволінійній ділянці відповідають більш високі значення модуля пружності. Слід відзначити, що модуль пружності зменшується при збільшенні водного дефіциту та зменшенні тургорного потенціалу.

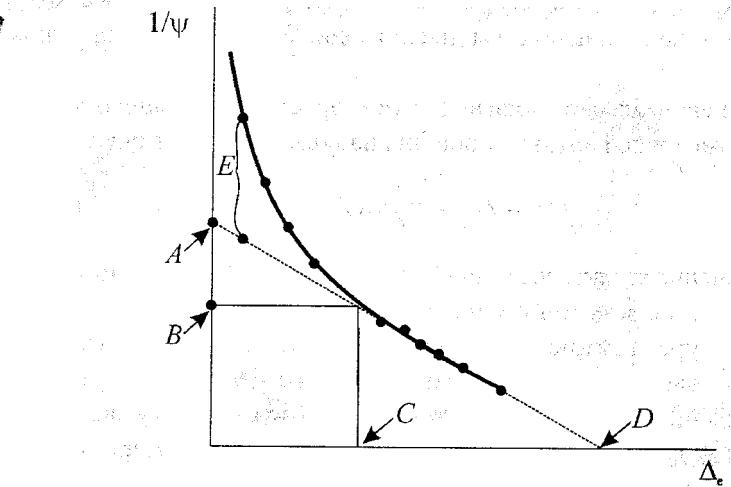


Рис. 6.13. Графічний метод вимірювання водного потенціалу на основі побудови та аналізу кривих тиск-об'єм з метою оцінки співвідношення між вмістом води в рослинній тканині та компонентами водного потенціалу (пояснення в тексті)

6.8. ПОТОКИ ВОДИ ТА РОЗЧИНЕНИХ РЕЧОВИН У РОСЛИНАХ

6.8.1. Потік води в клітині

Різниця водних потенціалів $\Delta \Psi_p$ по обидві сторони мембрани або мембран, що обмежують об'єм потоку води J_k , є рушійною силою, яка забезпечує цей потік:

$$J_g = L_g \Delta \Psi_g = L_g (\Psi_g^e - \Psi_g^i), \quad (6.22)$$

де J_g – об'єм потоку води, що протікає через одиницю поверхні за одиницю часу ($\text{м}^3/\text{м}^2 \cdot \text{с} = \text{м} \cdot \text{с}^{-1}$), L_g – коефіцієнт провідності води ($\text{м} \cdot \text{с}^{-1} \cdot \text{МПа}^{-1}$), Ψ_g^e та Ψ_g^i – водні потенціали зовнішнього та внутрішнього розчинів відповідно.

Якщо розглядати водний потік через кілька (j) клітин, послідовно з'єднаних одна з одною, то процес переносу води описується таким рівнянням:

$$\sum_j \Delta \Psi_j = J_g \sum_j 1/L_{gj} \quad (6.23)$$

Розрахуємо різницю водних потенціалів, необхідну для забезпечення потоку води, що спостерігається у прісноводних водоростях *Nitella* та *Chara*, клітини міжвузля яких характеризуються довжиною $l = 10$ см та діаметром $r = 1$ мм. Коефіцієнт провідності води для таких клітин дорівнює $L_g = 10^{-6} \text{ м} \cdot \text{с}^{-1} \cdot \text{МПа}^{-1}$. Вода проходить із зовнішнього середовища через бокову поверхню клітин, площа якої становить $S_g = 2\pi r l = 2 \cdot \pi \cdot 5 \cdot 10^{-4} \text{ м} \cdot 10^{-2} \text{ м} = \pi \cdot 10^{-5} \text{ м}^2$. Об'єм циліндра, який утворює клітина, дорівнює $V = \pi r^2 l = \pi \cdot (5 \cdot 10^{-4} \text{ м})^2 \cdot 10^{-2} \text{ м} = \pi \cdot 25 \cdot 10^{-10} \text{ м}^3$. Припускаючи, що швидкість зростання клітини (та відповідне збільшення вмісту води) становить 1% від об'єму клітини за добу, оцінимо загальний об'єм потоку води протягом дня $V_g = 0,01 \pi \cdot 25 \cdot 10^{-10} \text{ м}^3 = \pi \cdot 25 \cdot 10^{-12} \text{ м}^3$. Звідси швидкість надходження води через одиницю площі бокової поверхні клітини за одиницю часу дорівнює:

$$J_g = (V_g / S_g \cdot 24 \cdot 3600) = \pi \cdot 25 \cdot 10^{-12} \text{ м}^3 / \pi \cdot 10^{-5} \text{ м}^2 \cdot 24 \cdot 3600 = 3 \cdot 10^{-11} \text{ м}^3 \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}.$$

Отже, знаходимо різницю водних потенціалів $\Delta \Psi_g$ з рівняння (6.22):

$$\Delta \Psi_g = J_g / L_g = 3 \cdot 10^{-11} \text{ м}^3 \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1} / 10^{-6} \text{ м} \cdot \text{с}^{-1} \cdot \text{МПа}^{-1} = 3 \cdot 10^{-5} \text{ МПа}.$$

Розглянуті водорості мешкають у ставовій воді, яка є розведеним водним розчином, водний потенціал якого дорівнює $-0,007$ МПа. Отже, водний потенціал у клітині має бути на $3 \cdot 10^{-5}$ МПа меншим, ніж водний потенціал зовнішнього середовища, з тим щоб забезпечити приплив води у клітину.

6.8.2. Потік розчинених речовин у клітині

Розглянемо випадок спряження двох потоків через мембрану – води та розчиненої речовини. Мембрана проникна і для води, і для розчиненої речовини. Рушійною силою обох потоків є градієнти хімічного потенціалу. Використовуючи рівняння (6.22), представимо кожний потік як лінійну комбінацію рушійних сил:

$$J_s = L_{ss} \Delta\mu_s + L_{sp} \Delta\mu_p, \tag{6.24}$$

$$J_p = L_{ps} \Delta\mu_s + L_{pp} \Delta\mu_p, \tag{6.25}$$

де індекси *s* та *p* стосуються води і розчину відповідно. З рівнянь видно, що кожний потік залежить від обох хімічних потенціалів. Оскільки згідно з принципом симетрії феноменологічних коефіцієнтів Онзагера $L_{sp} = L_{ps}$, для опису залежності двох потоків від двох рушійних сил потрібно знати лише три феноменологічні коефіцієнти. Різницю хімічних потенціалів можна подати через осмотичний та гідростатичний тиски. Використовуючи рівняння (6.13), знайдемо різницю хімічних потенціалів:

$$\Delta\mu_s = -\bar{V}_s \Delta p_{осм} + \bar{V}_s \Delta p, \tag{6.26}$$

$$\Delta\mu_p = \Delta p_{осм} / \bar{c}_p + \bar{V}_p \Delta p, \tag{6.27}$$

де \bar{c}_p = середня концентрація розчиненої речовини. Таким чином, зміни хімічних потенціалів $\Delta\mu_s$ та $\Delta\mu_p$, які є рушійними силами процесу, подані як функції тих самих різниць тисків $\Delta p_{осм}$ та Δp .

6.8.3. Потік води у системі ґрунт–рослина–атмосфера

Вода є основним середовищем, в якому відбуваються біохімічні та біофізичні процеси, що забезпечують метаболізм рослини: розчиняє цукри та мінеральні речовини, які транспортуються через рослину, виступає як реагент у процесі фотосинтезу, підтримує необхідний тургорний тиск у клітинах, забезпечує потрібну температуру в рослині

за рахунок випаровування, зменшує густину оточуючого повітря і сприяє тим самим циркуляції повітря у рослинних покривах. Вода рухається безперервним потоком з ґрунту через кореневу систему і стебло рослини до листя і далі, через продиhi, в оточуючу атмосферу. Це безперервний, але неоднорідний потік, оскільки протягом свого руху вода переміщується у ґрунті до коріння, поглинається кореневою системою, транспортується по судинах ксилеми, дифундує через міжклітинні проміжки та продиhi і, врешті-решт, у вигляді водяної пари залишає листя і виходить в

атмосферу. Рушійною силою, що забезпечує рух води, є: у ґрунті - градієнт тиску, в кореневій системі - градієнт водного потенціалу, транспортування води на велику відстань по ксилемі - градієнт тиску, під час транспірації - градієнт концентрації водяної пари (рис. 6.14).

Кількість води, що виходить з рослини завдяки транспірації, дорівнює тій кількості води, яка поглинається кореневою системою. Отже, водний потік у рослині можна вважати постійним. За цими умовами можна застосовувати для водного потоку аналогії з електричного ланцюга - водний потік розглядати як електричний струм, який дорівнює відношенню різниці водних потенціалів $\Delta \Psi$ до опору *r* переносу води:

$$J_s = \frac{\Delta \Psi}{r}. \tag{6.28}$$

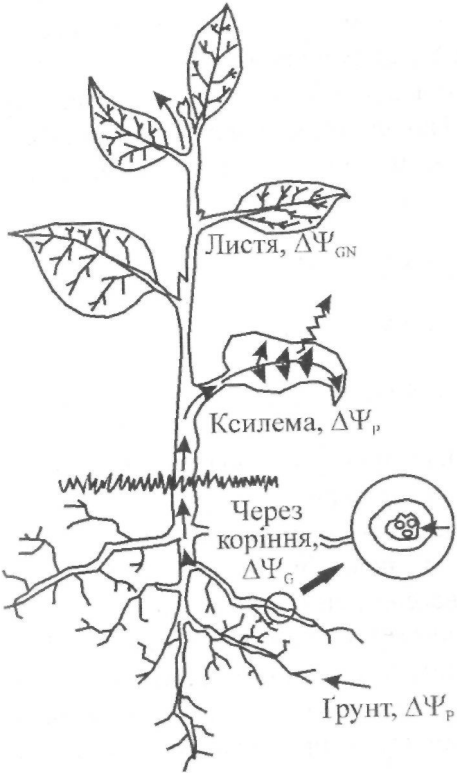


Рис. 6.14. Основні рушійні сили, що забезпечують рух води по системі "ґрунт-рослина-атмосфера": у ґрунті - градієнт тиску, в кореневій системі - градієнт водного потенціалу, транспортування води на велику відстань по ксилемі - градієнт тиску, під час транспірації - градієнт концентрації водяної пари.

Застосовуючи останнє рівняння до системи “грунт–рослина–атмосфера”, отримаємо:

$$\text{Поглинання} = \frac{\Psi_z - \Psi_k}{r_{z-k}} = \frac{\Psi_k - \Psi_l}{r_p} = \frac{\Psi_l - \Psi_a}{r_n + r_a} = \text{Транспірація},$$

де Ψ_z – водний потенціал ґрунту, Ψ_k – водний потенціал коріння, Ψ_l – водний потенціал листка, Ψ_a – водний потенціал атмосфери, r_{z-k} – опір проходженню води з ґрунту у кореневу систему, r_p – внутрішній опір рослини, r_n – опір продихів, r_a – опір атмосфери (граничного шару).

Перші два відношення відповідають потокам рідкої фази, тоді як останній – потоку газової фази. Типові різниці водних потенціалів, що спостерігалися для різних ділянок системи ґрунт–рослина–атмосфера, такі [Cruiziat, 1987]:

$$-\Psi_z + \Psi_k \approx 0,1 \div 1 \text{ МПа};$$

$$-\Psi_k + \Psi_p \approx 0,5 \div 3 \text{ МПа};$$

$$-\Psi_l + \Psi_a \approx 50 \div 100 \text{ МПа},$$

де Ψ_z , Ψ_k , Ψ_p , Ψ_l , Ψ_a – водні потенціали ґрунту, коріння, рослини в цілому, листя та водяної пари в атмосфері відповідно.

Зменшення водного потенціалу протягом транспортування води в системі ґрунт–рослина–атмосфера наведено на рис. 6.15. Водний потенціал вологого ґрунту, кореневої системи та стебла близький до нуля, що відповідає його максимальному значенню (крива 1). Листя характеризується меншим водним потенціалом, якого все ж таки достатньо для запобігання в'яненню; продихи в такій ситуації відкриті. Зменшення водного потенціалу ґрунту (крива 2) викликає відповідне зменшення водного потоку, водного потенціалу листків, завдяки чому продихи закриваються.

Водний потенціал вологого ґрунту складається з осмотичного потенціалу та потенціалу тиску. Осмотичний потенціал ґрунтової води достатньо малий (–0,02 МПа), через що ним можна знехтувати, хоча в солонуватих ґрунтах осмотичний потенціал збільшується до –0,2 МПа. Гідростатичний тиск вологого ґрунту близький до нуля. Підсихання ґрунту викликає видалення води з проміжків між ґрунтовими частинками та

утворення угнутих поверхонь – менісків. Напружений стан поверхневого шару рідини називається *поверхневим натягом*, а сили, які зумовлюють скорочення поверхневої плівки рідини, називають *силами поверхневого натягу*. Вода характеризується надзвичайно високим поверхневим натягом: при 20 °С поверхневий натяг на межі поділу повітря–вода дорівнює $72,8 \cdot 10^{-3} \text{ Н} \cdot \text{м}^{-1}$. Якщо поверхня рідини викривлена, то вона здійснює на рідину *додатковий тиск*, обумовлений силами поверхневого натягу. Цей додатковий тиск для сферичної викривленої поверхні визначається за *формулою Лапласа*:

$$\Delta p = \pm \frac{2 \cdot \sigma}{R}, \quad (6.29)$$

де σ – коефіцієнт поверхневого натягу, R – радіус кривизни поверхні рідини. Додатковий тиск береться зі знаком “+”, якщо поверхня опукла, зі знаком “–”, якщо поверхня угнута. Отже, на межі поділу вода–повітря виникає від’ємний додатковий тиск $\Psi_p = -2\sigma/R$, де R – радіус меніска.

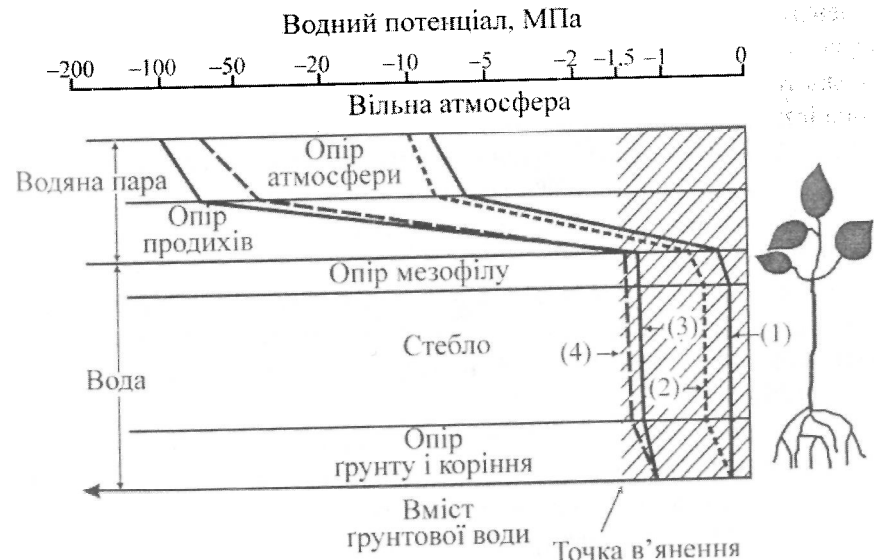


Рис. 6.15. Зменшення водного потенціалу протягом транспортування води в системі “ґрунт–рослина–атмосфера”

У попередніх розділах зазначалося, що основними механізмами переносу води є молекулярна дифузія та об'ємний потік. На великих відстанях переносом води керує об'ємний потік, який викликається градієнтом тиску. Завдяки поглинанню води рослиною ґрунтова вода вичерпується, що призводить до зменшення потенціалу тиску ψ_p води поблизу поверхні кореневої системи. Це призводить до утворення градієнта тиску, вздовж якого вода з інших ділянок ґрунту рухається через ґрунтові пори. Швидкість водного потоку залежить не лише від величини градієнта тиску, але й від гідравлічної провідності ґрунту, яка залежить від типу ґрунту (пісок, наприклад, має високу гідравлічну провідність, чого не можна сказати про глину). В занадто сухих ґрунтах водний потенціал ψ може спадати до граничної величини, яка отримала назву *точки в'янення*. В такій ситуації рослина неспроможна оновлювати тургорний тиск і в'яне.

6.8.4. Коренева система

Поглинання рослиною води та мінеральних поживних речовин із ґрунту здійснюється за допомогою кореневої системи. Надійний контакт коріння з ґрунтом забезпечується завдяки великій кількості коренів та корневих волосків у рослині. Наприклад, можна навести параметри кореневої системи чотиримісячної рослини жита [Полевой, 1989]: середня кількість коренів - $1,38 \cdot 10^7$; загальна площа кореневої системи - 232 м^2 ; кількість корневих волосків - $1,4 \cdot 10^{10}$; сумарна площа коренів та корневих волосків - 631 м^2 . Причому сумарна площа поверхні корневих волосків може досягати 60 % загальної площі кореневої системи.

Протягом свого руху через кореневу систему вода, поглинута корневим волоском, перетинає епідерміс і транспортується або *симпластним шляхом* - через цитоплазму по плазмодесмах, які являють собою найдрібніші цитоплазматичні тяжі, що сполучають протопласти сусідніх клітин, або *апопластним шляхом* - через клітинні стінки (рис. 6.16).

Є гіпотеза [Fensom, 1975; Spanner, 1975], яка передбачає можливість транспортування речовин по кореневій системі завдяки *електроосмосу* - руху рідини вздовж стінок капілярів, системи капілярів або пористих пробок під впливом зовнішніх електричних полів. У макроскопічній однорідній системі вода нечутлива до цих полів завдяки своїй електронейтральності. На межі поділу стінки капіляра з рідиною утворюється подвійний шар електричних зарядів - нерухомих, які поглинуті стінкою, та рухомих, що знаходяться в рідині. Рухомі заряди сприяють виникненню на ситоподібних

пластинках електричного поля. Швидкість руху електричних зарядів визначається за виразом [Ksenzhek, Volkov, 1998]:

$$V_{осм} = \frac{\epsilon \epsilon_0 \zeta}{\eta} E, \quad (6.30)$$

де ϵ - діелектрична проникність середовища (для води 80), ϵ_0 - діелектрична проникність вакууму ($8,85 \cdot 10^{-12} \text{ Кл} \cdot \text{В}^{-1} \cdot \text{м}^{-1}$), ζ - електркінетичний потенціал, який являє собою різницю потенціалів між нерухомими та рухомими зарядами і становить від кількох одиниць до десятків мілівольт, η - в'язкість, E - напруженість електричного поля ($\text{В} \cdot \text{м}^{-1}$).

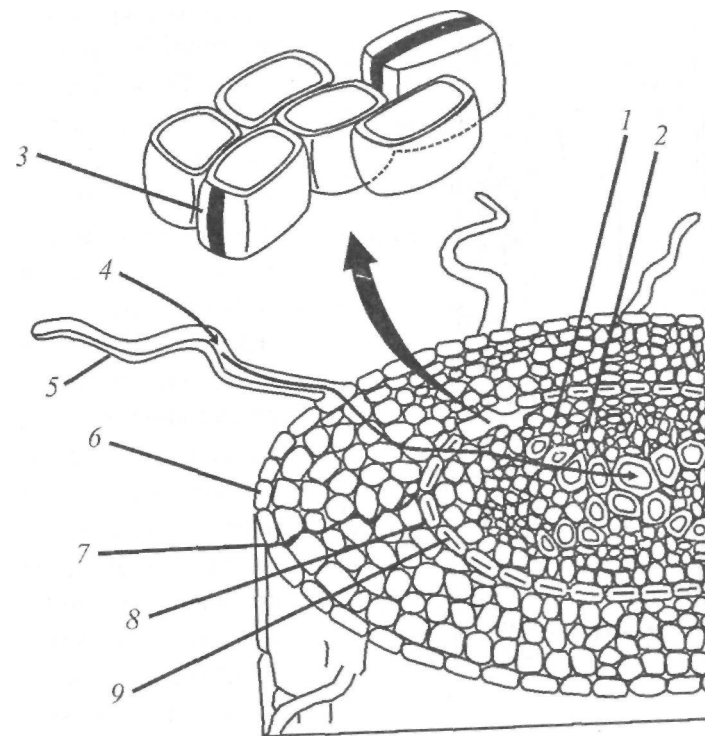


Рис. 6.16. Шляхи транспортування води через кореневу систему симпластним або апопластним шляхом: 1 - флоема, 2 - ксилема 3 - поясок Каспарі 4 - клітинний шлях, 5 - кореневий волосок, 6 - епідерміс, 7 - апопластний шлях, 8 - ендодерма, 9 - поясок Каспарі

Швидкість електроосмотичного потоку невелика - для типових значень $\zeta = 20$ мВ та $E = 10^4$ Вм⁻¹ швидкість $V = 1,410^2$ см·с⁻¹. Оскільки ця швидкість не залежить від радіуса капіляра, можна припустити, що цей механізм відіграє певну роль у капілярах малого діаметра. Є дані [Dainty, 1963], які свідчать про можливість виникнення градієнта тиску в кореневій системі близько 1 МПа при різниці потенціалів 10 мВ.

6.8.5. Ксилема

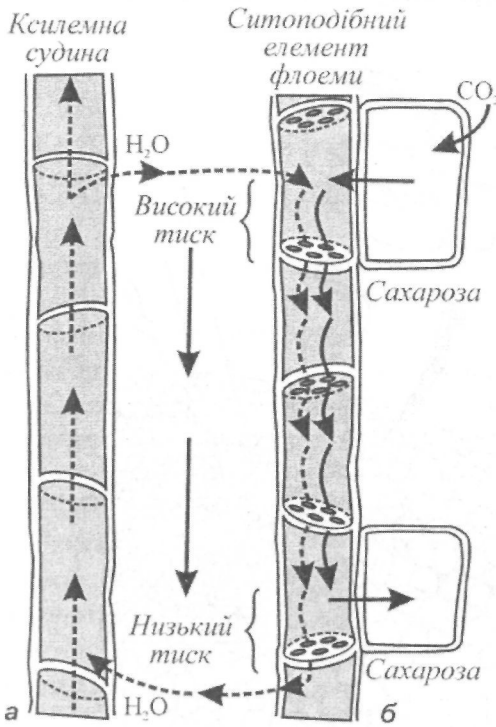


Рис. 6.17. Спрощений вигляд провідних елементів рослини: а- ксилеми; б- флоєми

Систему, що забезпечує постачання води та мінеральних речовин з ґрунту у верхні частини рослини, називають *ксилемою*. Ця тканина складається з провідних елементів - трахеїд, волокон та елементів судин, що утворюють довгі ряди вздовж розташованих клітин. Діаметри провідних елементів ксилеми варіюють у діапазоні 10-500 мкм для різних видів рослин, а довжина може становити від декількох сот мікрометрів до двох і більше метрів. Через те, що ці провідні елементи позбавлені протопластів і клітинних оболонок, опір проходженню через них води та розчинів дуже малий. Спрощений вигляд провідного елемента ксилеми наведено на рис. 6.17, а.

6.8.6. Механізми ксилемного транспорту

Якщо помістити вузьку трубку (*капіляр*) одним кінцем у рідину, то внаслідок змочування або незмочування рідиною стінок капіляра кривизна поверхні рідини (меніска) стає суттєвою, через що над поверхнею утворюється значний додатковий тиск. Притягання між молекулами рідини називають *когезією*, тоді як притягання між рідиною і твердим тілом (стінками капіляра) - *адгезією*. Коли взаємодія рідини зі стінкою виявляється значною, відбувається *змочування* стінки рідиною; коли ж міжмолекулярні когезійні сили в рідині значно перевищують адгезію між рідиною та стінкою, має місце *незмочування* стінки рідиною. Розглянемо капіляр, занурений у змочуючу рідину. Сили притягання, які виникають між молекулами рідини і капіляра, примушують рідину підійматися по стінці капіляра, що призводить до викривлення поверхні рідини і утворення негативного тиску. Внаслідок цього рідина підіймається по капіляру, доки гідростатичний тиск не зрівноважить додатковий тиск. Умову рівноваги можна описати за виразом:

$$\frac{2\sigma}{R} = \rho gh, \quad (6.31)$$

де ρ - густина рідини, R - радіус кривизни меніска, g - прискорення вільного падіння, h - висота, на яку підіймається рідина. Звідси можна визначити висоту піднімання рідини:

$$h = \frac{2\sigma \cos \theta}{\rho gr}, \quad (6.32)$$

де $r = R \cos \theta$ - радіус капіляра, θ - крайовий кут (рис. 6.18). Розглянемо на конкретному прикладі судину ксилеми радіусом 20 мкм: згідно з формулою (6.32) вода в судині підійметься на висоту:

$$h = \frac{2 \cdot 72,8 \cdot 10^{-3} \text{ Н} \cdot \text{м}^{-1} \cos 90^\circ}{998,2 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-3} \cdot 9,8 \text{ м} \cdot \text{с}^{-2} \cdot 20 \cdot 10^{-6} \text{ м}} = \frac{1,49 \cdot 10^{-5} \text{ м}^2}{20 \cdot 10^{-6} (\text{м})} = 0,745 \text{ м}.$$

Отже, додатковий тиск у судинах ксилеми не здатний забезпечити піднімання рідини в рослинах висотою більше одного метра. На великих відстанях переносом води керує об'ємний потік, який забезпечується градієнтом тиску.

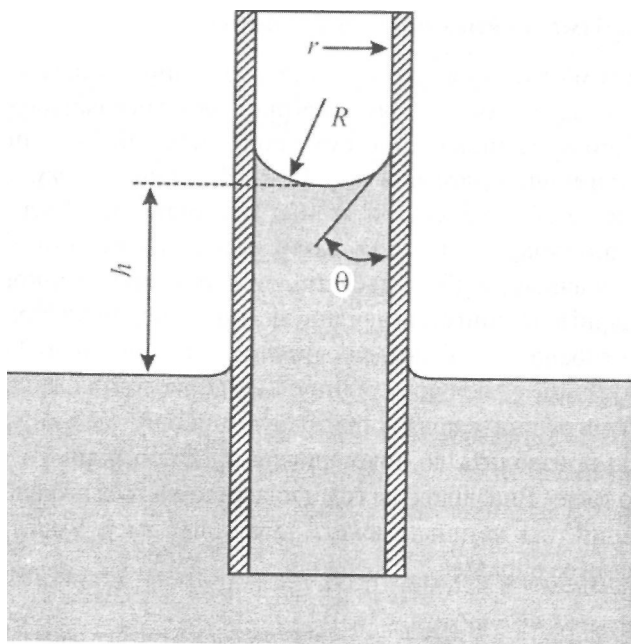


Рис.6.18. Величини, необхідні для розгляду капілярного підймання води

Кількісно цей об'ємний потік води J для циліндричних трубок, таких як клітини ксилеми радіусом r , описується рівнянням Пуазейля:

$$J_s = \left(\frac{\pi r^4}{8\eta} \right) \left(\frac{\partial p}{\partial x} \right), \quad (6.33)$$

де η - в'язкість рідини, $\frac{dp}{dx}$ - градієнт тиску. З рівняння видно, що об'ємний потік суттєво залежить від радіуса трубки: якщо збільшити радіус удвічі, швидкість об'ємного потоку води збільшиться у $2^4 = 16$ разів. Таким чином, керований градієнтом тиску об'ємний потік води є домінуючим механізмом руху води на великі відстані.

Застосуємо рівняння Пуазейля для оцінки об'ємної швидкості протікання води через одиницю площі ($S = \pi r^2$) судини ксилеми, який у цьому разі визначається за виразом:

$$J_s / S = \left(\frac{r^2}{8\eta} \right) \left(\frac{\partial p}{\partial x} \right). \quad (6.34)$$

Якщо середній потік води в ксилемі становить $10^{-3} \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$, коефіцієнт в'язкості води $\eta = 10^{-3} \text{ Па} \cdot \text{с}$, а радіус ксилеми $r = 20 \text{ мкм} = 2 \cdot 10^{-5} \text{ м}$, то градієнт тиску, що задовольняє рівняння (6.33), становитиме $-2 \cdot 10^4 \text{ Н} \cdot \text{м}^{-3} = -2 \cdot 10^4 \text{ Па} \cdot \text{м}^{-1}$.

Зміна гравітаційного потенціалу на кожний метр висоти становить (як було встановлено в попередніх розділах) $\rho gh/h = 10^4 \text{ Па} = 10^{-2} \text{ МПа}$. Тобто, градієнт тиску спроможний перевищити силу тяжіння і підтримати рух води в ксилемі.

6.8.7. Флоема

Під час фотосинтезу відбувається перетворення світлової енергії на хімічну, яке супроводжується утворенням вуглеводів з вуглекислого газу. Хоча невелика кількість сполук вуглецю або *фотоасимілятів* іде на забезпечення процесів росту та метаболізму листя, основна кількість передається нефотосинтетичним органам та тканинам. Процес транспортування фотоасимілятів на довгі відстані називається *транслокацією*. Розподіл більшості органічних речовин (у першу чергу - фотоасимілятів) по рослині здійснюється завдяки *флоемі* - другій провідній системі рослини. Флоема являє собою тканину, що складається з кількох типів клітин. Але на відміну від ксилеми провідні елементи флоеми містять протоплазму (рис. 6.17, б). Ці провідні елементи називають *ситоподібними клітинами* або *ситоподібними трубками*. Вони з'єднані в єдиний ланцюг, який забезпечує транспортування органічних речовин. Розчинені речовини переміщуються по флоемі - продукти фотосинтезу рухаються від листя до кореневої системи, тоді як цукри у протилежному напрямку, від кореневої системи до верхівки рослини.

6.8.8. Механізми транслокації по флоемі

Будь-яка теорія, яка б могла пояснити механізми транслокації фотоасимілятів та органічних речовин по флоемі, повинна враховувати та пояснювати структуру ситоподібних елементів флоеми, високу (50—

250 см*г⁻¹) швидкість транслокації на великі відстані, одночасне транспортування речовин у протилежних напрямках, початковий процес перенесення асимілятів з мезофільних клітин листка до ситоподібних елементів флоєми (*завантаження флоєми*), транспортування асимілятів по ситоподібних елементах та остаточне перенесення асимілятів із ситоподібних елементів до клітин запасуючих органів (*розвантаження флоєми*).

Найбільш вірогідною вважається *гіпотеза потоку під тиском* [Miinch, 1930], яка базується на переносі маси розчиненої речовини від джерела до запасуючих органів за рахунок градієнта гідростатичного (тургорного) тиску в ситоподібних елементах (див. рис. 6.17). Завантаження флоєми відбувається завдяки транспортуванню цукрів від мезофілу через тонкі пучки, серединну жилку та листовий черешок до ситоподібних елементів флоєми. Збільшення концентрації розчинених речовин у цих елементах призводить до зменшенню водного потенціалу та відповідного осмотичного поглинання води із сусідньої ксилеми. Гідростатичний (тургорний) тиск на цьому кінці флоєми збільшується. У той же час на протилежному кінці флоєми цукри покидають флоєму, а вода повертається у ксилему. Тиск зменшується, а в цілому вздовж флоєми утворюється градієнт тиску, який обумовлює потік рідини від листя до коріння. Цей градієнт описується законом Пуазейля. На користь цієї гіпотези свідчать результати експериментального вимірювання гідростатичного тиску в ситоподібних елементах, який становить 2-10⁶Па[Нобел, 1973].

Ще одна гіпотеза [Fensom, 1975; Spanner, 1975] передбачає участь електроосмосу у транспортуванні речовин по флоємі (див. розділ 6.8.4 "Коренева система"). Вважається, що рушійною силою переміщення цукрів з однієї ситоподібної трубки в іншу через пори є транспорт іонів *IC*, який супроводжується виникненням електричних полів на кожній ситоподібній пластинці. Існують ще гіпотези, що пояснюють механізми транспортування асимілятів по ситоподібних елементах - рух протоплазми, перистальтика (скорочення) клітинних стінок, мікроелектрокінез, поверхнево-активний рух та інші, але вони недостатньо переконливі [Люттге, Хігінботам, 1984].

6.9. ВИМІРЮВАННЯ ПОТОКІВ ВОДИ ТА РОЗЧИНЕНИХ РЕЧОВИН

6.9.1. Спостереження за кореневою системою

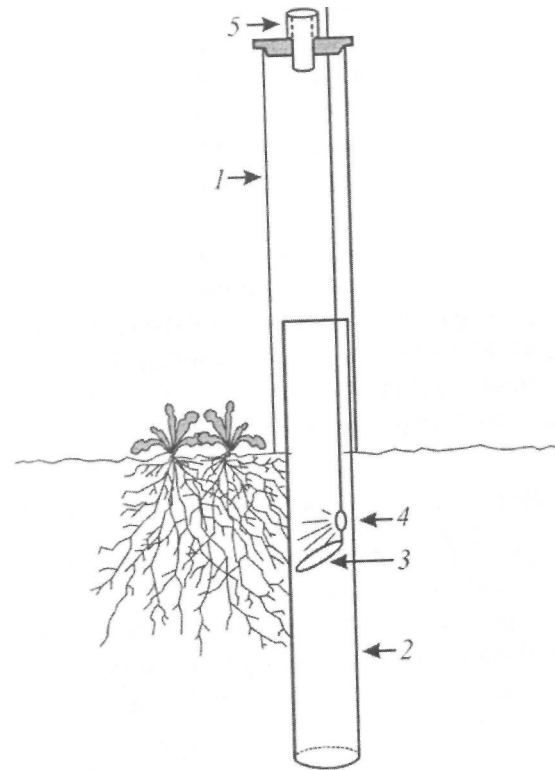


Рис. 6.19. Основні елементи мінірізотрона (пояснення у тексті)

Різотрони. Один із методів спостереження за кореневою системою рослин базується на використанні спеціальних камер - *різотронів* (від грецьких слів *rhizos* - корінь та *tron* - прилад для вивчення), які обладнані скляними стінками. Деталі кореневої системи досліджують за допомогою спеціально сконструйованого мікроскопа та фотоапарата. Крім того, надається можливість вимірювати водний потенціал, температуру, концентрацію газів, вологість. У цілому різотрони характеризуються високою вартістю та складністю монтажу, через що частіше використовують *мінірізотрони* - кореневі перископи, виконані з пластикових трубок діаметром близько 70 мм, довжиною 100 см, які занурюють у ґрунт [Böhlm, 1979]. Основними елементами мінірізотрона є надземна затемнена (7) та прозора підземна (2) частини трубки, дзеркало (3), джерело світла (4), система лінз (5) або мініатюрна відеокамера (рис. 6.19). Прилад надає інформацію щодо густини кореневої системи, росту коріння та впливу на коріння постачання води та поживних

речовин. Модифікація мінірізотрона являє собою фіброскоп, що складається з двох світловодів - для проходження світла до коріння та отримання зображення. Всі різотронні системи дають можливість спостерігати за кореневою системою рослин *in situ*, без її пошкодження.

Перфорована ґрунтова система. Ґрунтовий моноліт, що розміщений у коробці з прозорими передньою та задньою стінками, містить періодично розташовані численні канали, через які спостерігають за корінням [Tweel and Schalk, 1981]. Вважається, що ріст коріння у ґрунті та каналах суттєво не відрізняється. Таку систему застосовують у лабораторних умовах; у польових дослідженнях подібну перфоровану систему можна утворити за допомогою двох траншей на відстані 20-30 см з отворами між ними.

Метод ЯМР-зображень. Принципи ЯМР-техніки розглянуті у розділі "Вимірювання водного потенціалу та його компонентів". Ґрунт є прозорим для статичного та радіочастотного магнітних полів середовищем. Використання протонного (¹H) ядерного магнітного резонансу дає можливість оцінити розподіл води у ґрунті та отримати зображення вологого коріння *in situ* [Rogers and Bottomley, 1987].

6.9.2. Контроль за споживанням мінеральних речовин рослинами

Ще в середині XIX сторіччя було проведено експеримент (Sachs, 1860, цит. по [Hopkins, 1999]), основною метою якого було з'ясування мінімального набору поживних речовин, необхідних для рослини. Рослину вирощували так, щоб коренева система знаходилася у розчині поживних речовин. Вміст цього культурального середовища наведено у табл.6.4.

Таблиця 6.4.
Вміст поживних речовин, необхідних для вирощування рослини [Sachs, 1860]

Сіль	Формула	Концентрація, ммоль
Нітрат калію	KNO ₃	9,9
Фосфат кальцію	Ca ₃ (PO ₄) ₂	1,6
Сульфат магнію	MgSO ₄ ·7Y ₂ O	2,0
Сульфат кальцію	CaSO ₄	3,7
Хлорид натрію	NaCl	4,3
Сульфат заліза	FeSO ₄	Сліди

Причому, розчин речовин підлягав аерації. Цей експеримент поклав початок технології, яку назвали *гідропонікою*. В сучасних умовах для точного (10⁻³ г-мл⁻¹) визначення вмісту поживних речовин використовують останні досягнення аналітичної техніки.

Атомна абсорбційна спектрометрія. Цей метод полягає у випаровуванні речовини, яку досліджують (у полум'ї графітової трубки або плазми високочастотного розряду), після чого через пару речовини пропускають оптичне випромінювання. Реєстрація ступеня ослаблення інтенсивностей ліній елемента, який визначають, дає можливість оцінювати концентрацію його у зразку. На сьогодні метод дозволяє визначати до 70 різних хімічних елементів. Недоліком методу є малий час перебування атомів у полум'ї, вплив в'язкості, поверхневого натягу і хімічних процесів на результати вимірювань, довготривала підготовка зразків з метою видобування елементів.

Атомна емісійна спектрометрія. Суть методу полягає у вивченні спектрів випромінювання атомів, молекул та іонів, збуджених різноманітними джерелами електромагнітного випромінювання, з метою якісного та кількісного визначення складу речовини. При цьому в речовину, що досліджується, надходить аерозоль із розчину з окислювачем та паливним газом; вона збуджується полум'ям пальника, дугою, іскрою або плазмою. Під впливом високої температури починається іонізація речовини і випромінювання її атомами світла певної довжини хвилі. Сучасні полум'яні спектрофотометри здатні визначати 30-35 елементів в одному зразку за одну хвилину. Недоліком методу є необхідність підтримання постійної температури, мала концентрація атомів, що збуджуються, порівняно із загальною концентрацією атомів, деяка частина енергії збуджених атомів віддається через непружні зіткнення навколишнім частинкам, що є причиною порушення лінійної залежності інтенсивності випромінювання від концентрації атомів. Крім того, емісійні спектри багатолінійчасті, тому є небезпека накладання ліній окремих атомів.

ЯМР-спектрометрія. Метод ядерного магнітного резонансу (принципи якого розглянуто у розділі 6.7 "Вимірювання водного потенціалу та його компонентів") дозволяє вивчати *in vivo* потоки іонів P, Na, K, H тощо з культурального середовища до поверхні коріння та процеси транспортування іонів через клітинні мембрани та між клітинними органелами; визначати зміни хімічних форм важливих мінеральних елементів у клітинах та між клітинами *in situ*; досліджувати функції поживних мікроелементів. Метод ЯМР-спектрометрії дає можливість зрозуміти функції різних поживних елементів у метаболізмі рослини,

досліджувати процеси транспортування іонів у рослинних клітинах, оцінити роль певних поживних речовин (наприклад, кальцію) у підтриманні цілісності клітинної мембрани.

Електронний парамагнітний резонанс. Метод ЕПР-спектроскопії полягає в резонансному поглинанні електромагнітної енергії речовинами, що містять парамагнітні частинки (парамагнетики - це речовини, здатні намагнічуватися у зовнішньому магнітному полі вздовж напрямку поля). У постійному магнітному полі рівні енергії парамагнітної частинки розщеплюються, що дає можливість спостерігати спектр ЕПР. Об'єктами спостереження є атоми і молекули з непарною кількістю електронів (N , H , NO), вільні радикали хімічних сполук з неспареними електронами (наприклад, CH), іони з частково заповненими внутрішніми оболонками тощо. Метод ЕПР-спектроскопії дозволяє досліджувати властивості білкових структур, в'язкість цитоплазми, функції та структури мембран. Важливим застосуванням техніки ЕПР є вивчення впливу дефіциту різноманітних поживних речовин на метаболічні процеси та функції мембран у рослинних клітинах.

Використання радіоізоотопів. Одним із важливих досягнень у вивченні мінерального живлення рослин є застосування радіоактивних ізоотопів для мічення шляхів переносу поживних речовин по ланцюгу "грунт-рослина-споживач". Але для реалізації цієї технології потрібні довгоіснуючі ізотопи; крім того, застосування радіоактивних ізоотопів у польових умовах досить проблематичне через можливе забруднення ґрунту та високу вартість технології.

Мас-спектрометрія. Метод оснований на розділенні іонізованих молекул і атомів згідно з їхніми масами внаслідок дії електричних і магнітних полів на пучки іонів, що летять у вакуумі. Одним з останніх досягнень є поєднання техніки аргонної плазми (яку використовують як джерело для атомної емісійної спектроскопії) та мас-спектрометрії. Висока іонізаційна ефективність аргонної плазми разом із чутливістю мас-спектрометрії дає можливість аналізувати близько 90 % елементів періодичної таблиці Менделєєва у відносних концентраціях 10^{-10} - 10^{-8} з високою швидкістю - близько 30 елементів за хвилину. Отже, ця техніка демонструє могутній потенціал у сфері кількісних вимірювань елементного складу різних типів мінерального живлення.

Колонкова хроматографія. Хроматографічні методи базуються на розділенні, знаходженні і визначенні речовин завдяки неоднаковості їхньої поведінки в системі з двох фаз, які не змішуються, - *рухомій* і *нерухомій*. Рухомою фазою може бути рідина (розчин суміші речовин,

що аналізуються) або газ (суміш газів), нерухомою - тверда речовина або рідина, адсорбована на твердій речовині, яку називають *носієм*. Під час переміщення рухомої фази вздовж нерухомої кожен компонент суміші осідає (сорбується) на нерухомій фазі (сорбенті) відповідно до матеріалу сорбенту, затримується і сповільнює свій рух. Через те, що різні компоненти мають різну спорідненість, відбувається просторове розділення цих компонентів - певні компоненти затримуються на початку шляху, інші просуваються уперед тощо. Колонкова хроматографія передбачає розділення у колонці; окремі компоненти затримуються на різних ділянках колонки і можуть бути виділені для подальшого хімічного аналізу за допомогою комп'ютерної системи. Цей метод застосовують для швидкого виділення слідових кількостей металевих забруднювачів з розчинів мінерального живлення, для приготування надчистих розчинів, при дослідженнях можливих застосувань слідових металів для забезпечення росту рослин.

6.9.3. Аналіз флоемної рідини

Для того щоб довести, що фотоасиміляти переносяться саме по флоемі, потрібен аналіз флоемної рідини. Тут дослідника зустрічає ряд труднощів, пов'язаних з тим, що функції елементів транслокаційної системи флоєми виконують живі клітини, які функціонують, містять цитоплазму і не так легко виділяють свій вміст, як судини ксилеми. Крім того, під час зрізання паростка чи листка можливе окислення ексудату (продуктів виділення) флоєми з подальшим утворенням гелю. Щоб подолати ці труднощі, використовують оригінальні методологічні засоби.

Витонченим способом вивчення вмісту ситоподібних елементів флоєми є *використання стилетів попелиці*, яка споживає флоємний сік. Після анестезування попелиці її стилет виділяють і аналізують вміст, який може виділятися протягом кількох днів. Таким чином було з'ясовано, що більш ніж 90 % загальної кількості розчинених речовин складають вуглеводи, зокрема сахароза, концентрація якої варіює від 0,2 до 0,5 М. Перевагою методу є відсутність забруднення флоємного соку. В той же час обмеженість методу обумовлена можливістю аналізу лише тих рослин, які становлять інтерес для попелиці.

Ще один перспективний метод передбачає *використання радіоактивних ізоотопів* - таких як ^{14}C . Прикладом застосування цієї методики є дослідження транслокації фотоасимілятів у черешках Цукрового буряка *Beta vulgaris*. Відрізаний листок поміщають на 10 хв.

у камеру з джерелом радіоактивного двоокису вуглецю $^{14}\text{CO}_2$, після чого мічені фотоасиміляти знерухомлюються за допомогою рідкого азоту. Далі готують тонкий шар замороженого черешка, який розміщують на рентгенівській плівці. Плівка засвічується в тих місцях, де накопичуються мічені фотоасиміляти. У такий спосіб було доведено, що фотоасиміляти та інші органічні речовини транспортуються саме по тканині флоєми (рис. 6.20).

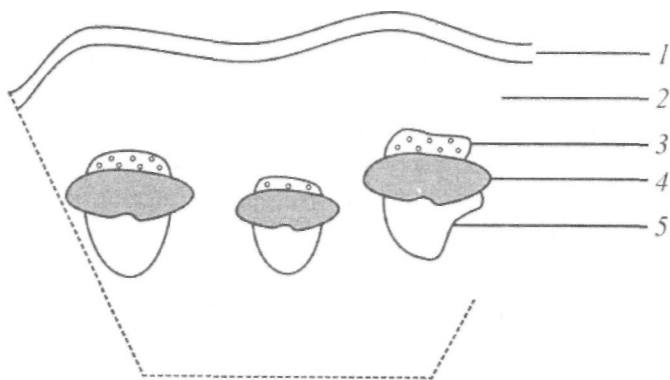


Рис. 6.20. Використання радіоактивних ізотопів (^{14}C) для дослідження транслокації фотоасимілятів у черешках цукрового буряка *Beta vulgaris*: 1 - епідерміс; 2 - паренхіма; 3 - волокно; 4 - флоєма; 5 - ксилема

Контрольні запитання

1. У чому полягають методи вимірювання водного потенціалу та його компонентів?
2. Чим обумовлений потік води та розчинених речовин у клітині?
3. Що таке поверхневий натяг?
4. Що називають додатковим тиском?
5. Написати та пояснити формулу Лапласа.
6. Що таке точка в'янення?
7. Охарактеризувати шляхи транспорту води через кореневу систему рослини.
8. Пояснити механізми ксилемного транспорту та транслокації по флоємі.
9. Пояснити основні методи контролю за споживанням мінеральних речовин рослинами.

7. ПЕРЕНОС ГАЗІВ

7.1. ТРАНСПІРАЦІЯ

7.1.1. Процес транспірації

Транспірація - це процес випускання рослиною води в атмосферу за допомогою листя. Цей процес є дуже важливим етапом водного циклу; він забезпечує повертання в атмосферу більшої кількості води, ніж при випаровуванні її з поверхні річок та озер. Так, з 1 га кукурудзяного поля в атмосферу надходить 32,7 л води щоденно. Лише близько 5 % води, поглинутої рослиною, використовується останньою для росту, і ще менше - на біохімічні реакції. На кожний кілограм сухої речовини рослина витрачає декілька сот кілограмів води; отже, надмірна транспірація призводить до суттєвого зменшення продуктивності рослинних угідь. У той же час, якщо позбавити поле рослин, ґрунт стає більш вологим і нездатним поглинати дощову воду, що призводить до порушення водного балансу ґрунту. Отже, вкрай важливими є проблеми вивчення механізмів транспірації, структури транспіраційної системи рослини та з'ясування впливу зовнішніх факторів на швидкість втрати води рослиною через транспірацію. Близько 90 % води втрачається рослиною через листя.

Процес транспірації істотно залежить від анатомії листка (рис. 5.1). Зовнішня поверхня типового рослинного листка покрита багаточисловою восковою *кутикулою*, яка вкриває епідерміс листка. Оскільки кутикулярні воски гідрофобні, вони створюють суттєвий опір дифузії води та водяної пари з розташованих під кутикулою клітин. Таким чином, кутикула запобігає випаровуванню води безпосередньо з поверхні епідермальних клітин та захищає епідермальні і мезофільні клітини від висихання. Цілісність епідермісу та кутикули порушується дрібними порами, які називаються *продихами*. Кожна пора оточена парою *замикаючих клітин*, які виконують функції гідравлічних клапанів, що регулюють отвір пори. Внутрішній простір листка містить мезофільні клітини та повітряні проміжки між ними. Об'єм цих проміжків може досягати 70 % від загального об'єму листка. Продихи у відкритому стані забезпечують обмін газами CO_2 , O_2 та водяною парою з оточуючою атмосферою. Транспірація може бути розглянута як двоступінчастий процес, який складається з випаровування води з поверхні вологих клітин продихового

простору та дифузії водяної пари з цього простору в атмосферу. На сьогоднішній день триває дискусія, звідки відбувається випаровування - з поверхні мезофільних клітин на границі з повітряними проміжками чи з внутрішньої поверхні епідермальних клітин [Hopkins, 1999].

Водна пара, що покинула поверхню клітин, дифундує в продиховий простір і залишає листок через продихи. Цей процес, відомий як *продихова транспірація*, забезпечує 90-95 % втрат води з листя. Решта води втрачається завдяки *кутикулярній транспірації*, оскільки незначна кількість води все ж таки здатна проходити через кутикулу. Ефективність цього транспіраційного процесу залежить від товщини кутикулярного шару. Рослини, що мешкають в умовах інтенсивної освітленості, характеризуються товстою кутикулою, яка запобігає втратам вологи рослиною.

7.1.2. Рушійна сила транспірації

Рушійною силою, що забезпечує процес транспірації, є різниця водних потенціалів продихового повітряного простору та зовнішньої атмосфери. Розглянемо замкнуту камеру, що містить певний об'єм чистої води. Молекули з високою енергією залишають воду і потрапляють у повітряний простір, утворюючи водяну пару. Процес переходу речовини з рідкого стану в газоподібний називають *пароутворенням*. Деякі молекули беруть участь у процесі *конденсації*- переходу з газоподібного стану в рідкий, заповнюючи повітряний простір водяною парою. Врешті-решт у камері установлюється стан *динамічної рівноваги*, при якому кількість молекул, що покидають рідину, дорівнює в середньому кількості молекул, які повернулися за той же час у рідину (тобто швидкість випаровування дорівнює швидкості конденсації). Пару, що перебуває в динамічній рівновазі зі своєю рідиною, називають *насиченою*.

Концентрація молекул водяної пари, що визначається відношенням маси пари до її об'єму, називається *густиною пари*. Вимірюється густина пари в $г-м^3$. У той же час, концентрація водяної пари може бути виражена як тиск, що утворюють молекули водяної пари. З урахуванням цього доцільно ввести такі поняття, як *парціальний тиск водяної пари e* - це тиск, який матиме водяна пара, що знаходиться в газовій суміші, якщо б вона одна займала об'єм, що дорівнює об'єму суміші при тій же температурі, та *тиск насиченої пари E* - граничне значення тиску, яке відповідає рівновазі між парою і водою, тобто насиченому стану повітря при даній температурі.

Тиск пари над розчином при атмосферному тиску залежить від концентрації розчиненої речовини і температури. Вплив концентрації на тиск пари описується законом Рауля: *парціальний тиск пари розчинника, що знаходиться у рівновазі з розведеним розчином, пропорційний молярній частці розчинника у даному розчині*

$$e = N_e E, \tag{7.1}$$

де e - тиск пари над розчином, N_e - молярна частка молекул води (відношення кількості молекул води n_w до суми кількості молекул води n_w та кількості молекул n_r розчиненої речовини, тобто $N_e = n_w / (n_w + n_r)$), E - тиск насиченої пари над чистим розчинником (водою).

Дійсне зменшення тиску пари завдяки розчиненій речовині є достатньо малим через те, що відносна молярна фракція відносно концентрованих розчинів залишається високою. Наприклад, розглянемо 0,5-молярний розчин, який відповідає типовому значенню концентрації вакуолярного соку в рослинній клітині. Цей розчин містить 0,5 моля речовини у 1000 г (55,5 молях) води. Молярна доля води в 0,5-молярному розчині становить $55,5 / (55,5 + 0,5) = 0,991$. Згідно з останнім рівнянням тиск насиченої пари для розглянутого 0,5-молярного розчину зменшиться менше ніж на 1 % порівняно з чистою водою.

На тиск пари суттєво впливає температура, при якій змінюється середня кінетична енергія молекул води. Так, збільшення температури на 12 °C призводить до подвоєння тиску насиченої пари.

Водяна пара дифундує протилежно градієнту тиску, тобто у напрямку від області високого тиску до області низького тиску. У структурі листка внутрішні повітряні проміжки насичені або майже насичені водяною парою через те, що мезофільні клітини характеризуються великою площею, з якої відбувається випаровування води. В той же час зовнішня атмосфера, що оточує листок, містить низьку концентрацію водяної пари і є ненасиченою. Таким чином, *між внутрішнім та зовнішнім середовищами листка є градієнт парціального тиску, який є рушійною силою транспірації*.

Швидкість транспірації залежить від температури, вологості та вітру.

7.1.3. Теорія опору листка

Явище переносу маси внаслідок дифузії описується законом Фіна:

$$J_m = -D \frac{d\rho}{dx}, \quad (7.2)$$

де J_m – густина потоку маси – маса речовини, що дифундує за одиницю часу через одиничну площу, перпендикулярну осі x ($\text{кг} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$), D – коефіцієнт дифузії ($\text{м}^2 \cdot \text{с}^{-1}$), $\frac{d\rho}{dx}$ – градієнт густини ($\text{кг} \cdot \text{м}^{-4}$), що дорівнює швидкості зміни густини на одиницю довжини у напрямку нормалі до цієї площі. Знак мінус свідчить, що перенос маси відбувається у напрямку зменшення густини.

Рівняння переносу маси у термінах молярних потоків має вигляд:

$$F_j = \frac{F'_j}{M_j} = -\rho D_j \frac{dC_j}{dz}, \quad (7.3)$$

де F_j – молярний потік ($\text{моль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$), F'_j – густина потоку ($\text{кг} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$) речовини, що бере участь у дифузії, M_j – молярна маса речовини ($\text{кг} \cdot \text{моль}^{-1}$), ρ – густина речовини ($\text{кг} \cdot \text{м}^{-3}$), D_j – коефіцієнт дифузії ($\text{м}^2 \cdot \text{с}^{-1}$), $\frac{dC_j}{dz}$ – градієнт концентрації ($\text{моль} \cdot \text{кг}^{-1} \cdot \text{м}^{-1}$).

За аналогією з законом Ома, згідно з яким електричний струм у провіднику пропорційний прикладеній різниці потенціалів та обернено пропорційний опору провідника, запишемо:

$$F_j = G_j (C_{js} - C_{ja}) = \frac{C_{js} - C_{ja}}{R_j}, \quad (7.4)$$

де G_j – провідність ($\text{моль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$), R_j – опір ($\text{м}^2 \cdot \text{с} \cdot \text{моль}^{-1}$). У випадку, коли дифузія відбувається в одному напрямку, $G_j = \rho D_j / \Delta z$, де Δz – відстань між джерелом речовини до точки, в якій концентрація становить C_j .

7.1.4. Опір дифузійному потоку

Повітря та гази рухаються уздовж концентраційних градієнтів, від високих концентрацій до низьких. Завдяки цьому двоокис вуглецю проходить з оточуючого повітря усередину листка, а водяна пара і кисень

залишають листок. Тобто, градієнт концентрацій є рушійною силою, що забезпечує перенос маси. Речовина, яка рухається, відчуває опір завдяки силам внутрішнього тертя, що виникають під час взаємодії речовини з поверхнею або стінками внутрішніх просторів. Процес переносу маси описується в одномірному випадку рівнянням Фіка, в якому коефіцієнт дифузії D становить для водяної пари $2,57 \cdot 10^{-5} \text{ м}^2 \cdot \text{с}^{-1}$, а для двоокису вуглецю $1,47 \cdot 10^{-5} \text{ м}^2 \cdot \text{с}^{-1}$ при 20°C .

Якщо записати закон Фіка у термінах опору дифузійному потоку, то можна отримати вираз:

$$J_j = \frac{\Delta \rho_j}{R_j}, \quad (7.5)$$

звідки:

$$R_j = \frac{\Delta z}{D_j}, \quad (7.6)$$

де R вимірюється у $\text{с} \cdot \text{м}^{-1}$. Провідність вимірюється у $\text{м} \cdot \text{с}^{-1}$.

Таким чином, опір дифузійному потоку пропорційний відстані, вздовж якої відбувається потік, та обернено пропорційний коефіцієнту дифузії.

Вода залишає листок через продиhi та через кутикулу. Використовуючи електричну термінологію, цей процес можна зобразити двома послідовними опорами і? (внутрішньоклітинний повітряний проміжок) та R_n (продиhi), що з'єднані паралельно з R_k (кутикула). Загальний опір R визначається зі співвідношення $1/R = 1/(R_n + R) + 1/R_k$. Крім того, молекули води перетинають також шар повітря поблизу поверхні листка – так званий *граничний шар* повітря, який зчіплюється з поверхнею листка, в якому відбувається перехід від нерухомого повітря до повітряного потоку.

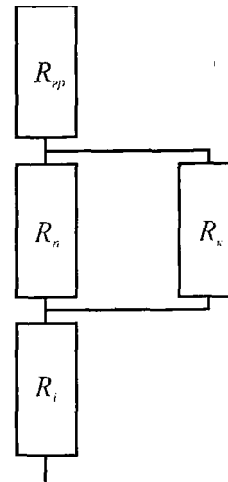


Рис. 7.1. Схема основних опорів дифузійному потоку водяної пари, який проходить через продиhi та кутикулу у повітря

Через це в еквівалентній схемі виникає новий опір R_{ep} (рис. 7.1) або провідність G_{ep} , величина якої для листків та рослинного покриву варіює в межах 500–1000 ммоль·м⁻²·с⁻¹.

Загальний опір такого еквівалентного ланцюга визначається за виразом:

$$R_n = \frac{(R_i + R_n)R_k}{R_i + R_n + R_k} + R_{ep}. \quad (7.7)$$

Крім того, слід зауважити, що транспірація відбувається через дві поверхні листка, які теж можна подати як два опори R_o (верхня поверхня) та R_n (нижня поверхня), з'єднаних паралельно. Отже, загальний опір листка буде визначатися так:

$$R = \frac{R_o R_n}{R_o + R_n}, \quad (7.8)$$

де для визначення R_o та R_n використовують вираз (7.7).

7.1.5. Опір та геометрія продихів

Дуже важливим є питання установлення зв'язків між швидкістю транспірації та геометрією транспіраційної системи. Опір дифузійному потоку через пору циліндричної форми довжиною l та радіусом r можна визначити за виразом [Gates, 1980]:

$$R = \frac{l + \frac{\pi}{2}r}{D}, \quad (7.9)$$

іє D – коефіцієнт дифузії водяної пари.

Для пори, яка має еліптичний переріз, опір дифузійному потоку можна визначити так:

$$R = \frac{0,9(l + \frac{\pi}{2}r)}{D}, \quad (7.10)$$

є $r = r_1(r_1/r_2)^{1/2}$, причому r_1 та r_2 – велика та мала півосі еліпса відповідно.

Якщо припустити наявність N продихів з площею перерізу πr^2 на площі S листка, то кількість продихів на одиниці площі становитиме $n = N/S$. Тоді кількість водяної пари, що проходить через одиницю площі за одиницю часу, дорівнює:

$$J = \frac{Dn\pi r^2}{l + \frac{\pi}{2}r} \Delta C, \quad (7.11)$$

де ΔC – різниця концентрацій водяної пари усередині листка та зовні.

З останнього рівняння можна отримати вираз для опору дифузійному потоку:

$$R_n = \frac{\Delta C}{J} = \frac{l + \frac{\pi}{2}r}{nD\pi r^2}. \quad (7.12)$$

Типові значення параметрів транспіраційної системи рослини та опору дифузійному потоку наведено у табл. 7.1.

Таблиця 7.1.

Параметри транспіраційної системи рослини та опір дифузійному потоку

Густина продихів n , м ⁻²	Довжина пори l , мкм	Радіус пори r , мкм	Опір дифузійному потоку R , с·м ⁻¹
$2 \cdot 10^8$	10	2	210
$2 \cdot 10^8$	10	4	184
$2 \cdot 10^8$	5	4	105
$2 \cdot 10^8$	5	2	130

Розглянемо можливі ситуації:

1. Якщо $l \ll r$, рівняння (7.12) можна переписати так:

$$R_n = \frac{1}{2nDr}, \quad (7.13)$$

тобто швидкість транспірації пропорційна $2r$, якщо довжина пори мала порівняно з діаметром пори.

2. Якщо $l/r = \text{const}$, то можна отримати рівняння, відоме як “закон діаметра”:

$$R_n = \frac{l}{n\pi Dr^2} + \frac{\pi r}{2n\pi Dr^2} = \frac{c_1}{n\pi Dr} + \frac{1}{2nDr} = \frac{c_2}{nDr} + \frac{c_3}{nDr} = \frac{\text{const}}{nDr} = \frac{\text{const}}{r}. \quad (7.14)$$

З урахуванням того, що $l/r = \text{const}$ або $r = \text{const}/l$, можна записати:

$$R_n \approx \frac{1}{l} \approx \frac{1}{r}. \quad (7.15)$$

3. Якщо $l \gg r$, рівняння (7.12) можна переписати так:

$$R_n = \frac{1}{nD\pi r^2}, \quad (7.16)$$

тобто швидкість транспірації пропорційна πr^2 , якщо довжина пори значно перевищує діаметр пори. Ця ситуація відповідає реальній геометрії продихів.

7.2. ВИМІРЮВАННЯ ТРАНСПІРАЦІЇ

Рослина здатна контролювати процес надходження вуглекислого газу з навколишнього середовища (асиміляції) та випаровування води (транспірації) завдяки продихам. Таким чином, продихи відіграють суттєву роль в установленні балансу між втратами води та приростом вуглецю, тобто в регулюванні продуктивності біомаси. Через це процедура вимірювання розмірів продихової щілини (апертури) або опору переносу CO_2 та H_2O між атмосферою та внутрішніми тканинами листка є вкрай важливою з точки зору забезпечення продуктивності біомаси [Beadle et al., 1986].

7.2.1. Вимірювання продихової апертури

Мікроскопія. Зазвичай для даного листка довжина і глибина продихів не змінюються, чого не можна сказати про ширину, на яку впливають зовнішні умови. Ширину продихової щілини оцінюють шляхом мікроскопії.

Інфільтрація органічних розчинників. Метод полягає в підготовці суміші органічних розчинників з різним рівнем в'язкості, залежно від якої змінюється рівень інфільтрації (просочування) розчинника у листок. Процес інфільтрації залежить від рівня відкривання продихової щілини. Отже, можна побудувати градуїований графік залежності інтенсивності інфільтрації від ширини продихової щілини для оцінки останньої.

7.2.2. Вимірювання швидкості випаровування

Кобальт-хлоридний папір. Якщо просочити папір хлоридом кобальту, він набуває блакитного кольору у сухому стані та рожевого - у вологому. Такий папір розміщують на поверхні листка і фіксують час, протягом якого відбувається зміна кольору. Цей час є критерієм швидкості транспірації.

Порометри масового потоку. Принцип дії приладів полягає в вимірюванні опору (провідності) епідермісу листка потоку водяної пари чи газів. Прилади такого типу отримали назву *порометри* (від грецького слова *poros* — отвір). *Порометр масового потоку* базується на вимірюванні швидкості в'язкого потоку газу через листок завдяки градієнту тиску. Газовий потік проходить через продихи на одній стороні листка, міжклітинний простір та продихи на іншій стороні листка. Швидкість об'ємного потоку залежить, таким чином, від послідовно з'єднаних опорів двох епідермісів та міжклітинного простору. Опір Ω масовому потоку визначається за виразом:

$$\Omega = Ap/J, \quad (7.17)$$

де ϕ - градієнт тиску ($\text{кг}\cdot\text{м}\cdot\text{с}^{-2}$), J -потік повітря через листок ($\text{м}^3\cdot\text{с}^{-1}$).

Перевагою методу є його простота, дешевизна, відсутність складної електроніки. До недоліків відносять можливість проведення швидше відносних, ніж абсолютних вимірювань, придатність до роботи лише з амфістоматичними (з продихами на обох сторонах) листками, витік повітря з приладу, що призводить до похибок вимірювання. Основна проблема, яка виникає під час цих вимірювань - це те, що оцінюється в'язкий потік через продихи, тоді як у реальній ситуації перенос водяної пари реалізується не лише через продихи, але й через кутикулу.

Модифікація порометра масового потоку передбачає застосування гіподермального (підшкірного) шприца (об'ємом $0,1 \text{ см}^3$), який

знаходиться у тісному контакті з поверхнею листка. Швидке відкачування поршня викликає вакуум усередині листка. Зовнішнє повітря проникає у листок і, відповідно, у шприц. Поршень звільняється і займає своє первинне місце. Швидкість, з якою він повертається у первинний стан, залежить від маси повітря, що зайшла в листок.

Дифузійні порометри. Принцип дії приладів цього типу полягає в оцінці швидкості втрат водяної пари листком, який розміщено в камері. Залежно від способу оцінки швидкості втрат водяної пари розрізняють два типи дифузійних порометрів.

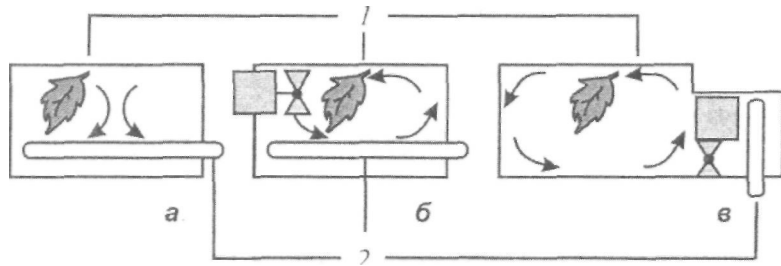


Рис. 7.2. Принцип дії перехідного порометру: а - камера без вентилятора, б - камера з вентилятором, який обдуває всю камеру разом з сенсором; в - камера з вентилятором, який обдуває лише простір камери, обминаючи сенсор; 1 - листок, 2 - сенсор

Перехідний порометр застосовують для вимірювання перехідного часу, протягом якого досягається певний тиск водяної пари в камері; саме цей час пропорційний дифузійному опору. Перехідний порометр обладнаний сенсором вологості (хлорид літію, сульфований полістирол, тонкі плівки напівпровідників), який розміщений у камері. Конструктивно камера може бути виконана без вентилятора (рис. 7.2, а), з вентилятором, який обдуває всю камеру разом з сенсором (рис. 7.2, б) або лише простір камери, обминаючи сенсор (рис. 7.2, в). Калібрування перехідного порометра пов'язане з використанням модельних зразків - металевих пластин з отворами, діаметр, кількість і, отже, опір яких відомі. При певній температурі вимірюють швидкість збільшення вологості до певного рівня (наприклад, до 20-30 % відносної вологості) для зразка з відомим опором. Залежність перехідного часу від опору дифузійного потоку при збільшенні вологості наведено на рис. 7.3. Для вимірювання опору прориху використовують співвідношення:

$$R_n = \frac{\Delta t}{\text{tg} \alpha} - R_0, \quad (7.18)$$

де Δt - перехідний час, $\text{tg} \alpha$ - нахил кривої залежності перехідного часу від опору, R_0 - опір, який відповідає нульовому значенню перехідного часу.

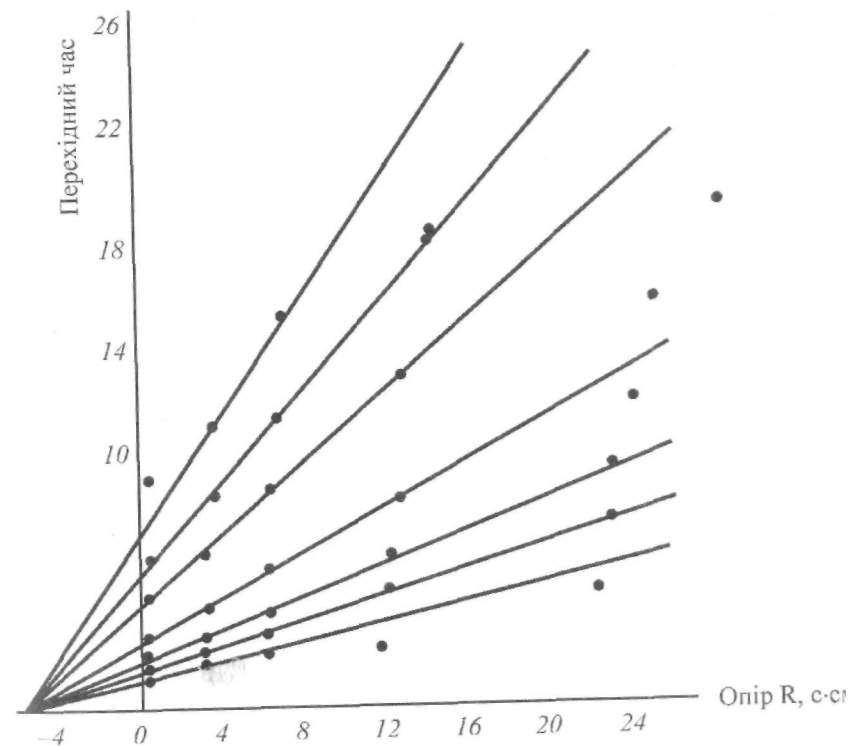


Рис. 7.3. Залежність перехідного часу від опору дифузійного потоку при збільшенні вологості

Неаспіраційний (у камері якого відсутній вентилятор) порометр простий, дешевий і може бути застосований для роботи з широколистяними зразками. Недоліком приладу є складність процедури калібрування, залежність результатів вимірювань від зміни вологості, які виникають при високих температурах внаслідок конденсації вологи на стінках камери

або поверхні листка. Останні дві конструкції (аспіраційні порометри) характеризуються більшою чутливістю порівняно з неаспіраційним порометром, через що в таких порометрах можна використовувати як зразки голкоподібні та дрібні листки.

Газові дифузійні порометри. В основі приладів цього класу лежить вимірювання швидкості дифузії газів (інших, ніж водяна пара) через листок. Робочими газами можуть бути водень, закис азоту, гелій, радіоактивні аргон та криптон. При роботі з радіоактивними газами з нижньої сторони листка розміщують вимірювач концентрації газу, а з верхньої - лічильник Гейгера. Процедура вимірювань полягає в оцінці часу, протягом якого концентрація в нижній частині камери стане дорівнювати певній частці концентрації газу в верхній частині камери.

Загальним недоліком дифузійних порометрів є залежність результатів вимірювань від температури. При вимірюваннях необхідно, щоб різниця температур листка та сенсора не перевищувала 1 °С, а точність вимірювання температури становила не більше 0,1 °С.

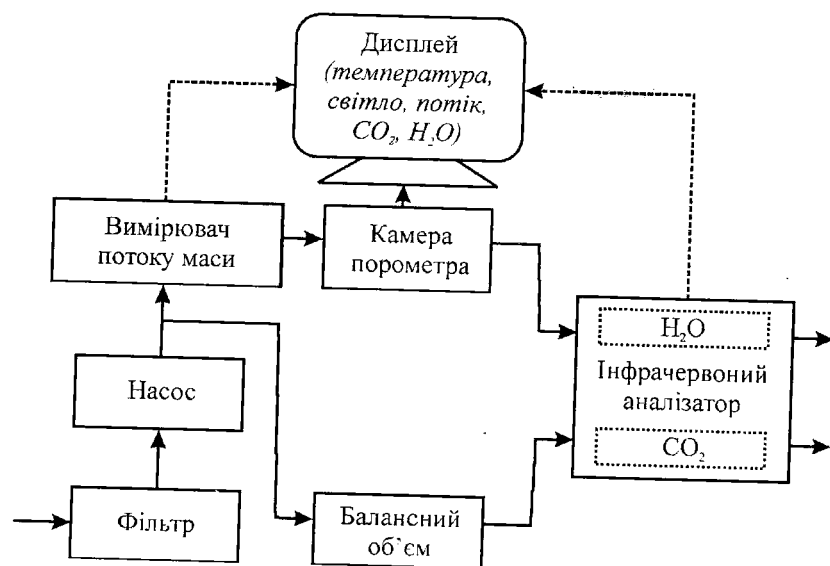


Рис. 7.4. Схема порометра нульового балансу

Порометр нульового балансу. Листок розміщують у камері так, щоб верхня поверхня була направлена до атмосфери. В камері

встановлюють відносну вологість, що дорівнює вологості навколишнього середовища. Водяна пара залишає листок внаслідок транспірації і вологість внутрішнього простору камери збільшується. Через нижню поверхню листка направляють потік сухого повітря (0 % вологості), причому потік сухого повітря регулюють так, щоб вологість повітря в камері стала знову рівною вологості довкілля, тобто досягають *точки нульового балансу*. Схему порометра нульового балансу наведено на рис. 7.4. Перевагою порометра такого типу є можливість установа постійної вологості протягом вимірювань, вплив зміни температури в камері зведено до мінімуму через швидкодію процесу вимірювань та надійну теплоізоляцію приладу. Всі розрахунки проводяться за допомогою мікропроцесора, що виключає похибки через суб'єктивні фактори. Недоліком порометра нульового балансу є те, що температура поверхні листка в камері протягом вимірювань не дорівнює температурі листя рослини у природних умовах, оскільки граничний шар на поверхні листка в камері знижується.

7.3. ВИМІРЮВАННЯ АСИМІЛЯЦІЇ CO₂

7.3.1. Інфрачервоні газові аналізатори

Принцип дії інфрачервоного газового аналізатора полягає в реалізації здатності асиметричних молекул (до яких відноситься CO₂) поглинати інфрачервоне випромінювання на певних довжинах хвиль. Основні смуги поглинання CO₂ знаходяться в області 4,25 мкм, 2,66 мкм, 2,77 мкм та 14,99 мкм. Поглинання газом випромінювання на довжині хвилі l визначається за законом Бера-Ламберта:

$$a(\lambda) = 1 - \exp(-Clk_{\lambda}), \quad (7.19)$$

де C – молярна концентрація CO₂, l – довжина оптичного шляху, k_{λ} – молярний коефіцієнт поглинання на довжині хвилі λ .

Інфрачервоні газові аналізатори відзначаються високою точністю вимірювань, простотою та надійністю. Сучасні ІЧГА характеризуються роздільною здатністю на рівні 0,1–1,0 мкмоль·моль⁻¹ при визначенні CO₂-обміну поверхнею листка площею 10 см² (відомо, що рівень CO₂ в атмосфері становить 340 мкмоль·моль⁻¹) [Long and Hallgren, 1986; Instrumentation..., 1986; Field and Mooney, 1990].

Конструкції сучасних ІЧГА складаються з джерела інфрачервоного випромінювання, газової кювети та детектора. Схему однопроменевого ІЧГА наведено на рис. 7.5. Джерело інфрачервоного випромінювання виконується з ніхромового або вольфрамового дроту спіралеподібної форми, який нагрівається до 600-800 °С. Через кювету (типова довжина якої становить 250 мм при необхідності отримати роздільну здатність близько 1 мкмольмоль⁻¹) пропускають потік газу, який аналізують. Інфрачервоне випромінювання на виході кювети проходить через фільтр (4,25 мкм) і подається на детектор, який виконується з прозорого в інфрачервоній області спектра матеріалу - наприклад, фториду кальцію. У двопроменовій схемі випромінювання джерела ділиться на два потоки - основний та еталонний, які проходять відповідно через дві кювети паралельно (рис. 7.6) або послідовно (рис. 7.7). Якщо ці потоки дорівнюють один одному, то система перебуває у рівновазі. Із зміною концентрації газу в основній кюветі рівновага порушується, сигнал розбалансування посилюється та реєструється. Двопроменова система здатна виключити зміни інтенсивності джерела випромінювання за рахунок старіння або коливань напруги живлення.

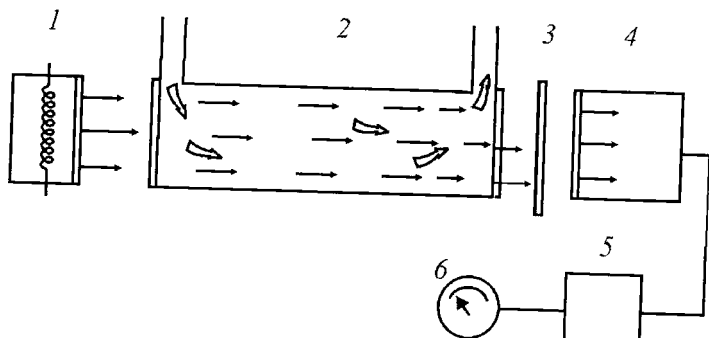


Рис. 7.5. Схема однопроменевого інфрачервоного газового аналізатора:
1 - джерело інфрачервоного випромінювання, 2- кювета, 3- фільтр,
4- детектор, 5 - підсилювач, 6 - система реєстрації

Вимірювальні системи. Більшість методів вимірювання CO₂-обміну передбачають розміщення зразка (листка чи рослини) у прозорій камері. Швидкість асиміляції CO₂ оцінюється як зміна концентрації двоокису вуглецю в камері при проходженні по ній повітряного потоку. Системи вимірювання, що засновані на використанні камери, діляться на три групи: замкнуті, напівзамкнуті та відкриті.

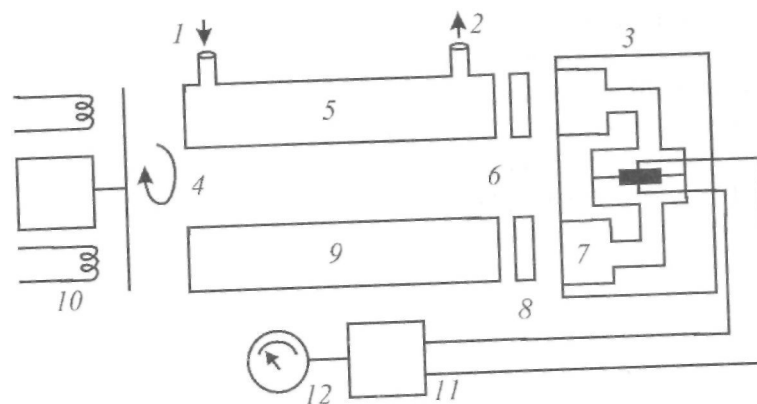


Рис. 7.6. Двопроменова схема газового аналізатора: випромінювання джерела ділиться на два потоки - основний та еталонний, які проходять відповідно через дві кювети паралельно: 1 - вхід газового потоку, 2 - вихід газового потоку, 3 - система реєстрації, 4 - модулятор, 5 - кювета з газом, що аналізується, 6 - діафрагма, 7 - камера поглинання, 8 - оптичні фільтри, 9 - опорна кювета, 10- джерела інфрачервоного випромінювання, 11 - підсилювач, 12 - вимірювач

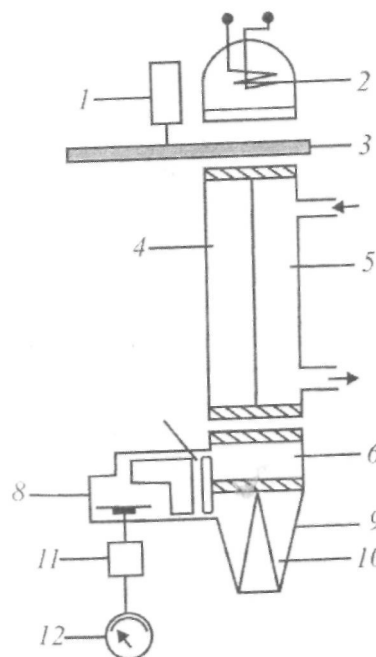


Рис. 7.7. Двопроменова схема газового аналізатора: випромінювання джерела ділиться на два потоки - основний та еталонний, які проходять відповідно через дві кювети послідовно: 1 - двигун, 2 - джерело інфрачервоного випромінювання, 3 - модулятор, 4- опорна частина кювети, 5 - вимірювальна частина кювети, 6- передній поглинальний об'єм, 7- капіляр компенсації тиску, 8- емнісна діафрагма, 9 - детектор, 10 - задній поглинальний об'єм, 11 - підсилювач, 12- вимірювальний прилад

Замкнута система складається з камери, що містить зразок, з якої повітря накачується в інфрачервоний газовий аналізатор (ІЧГА), який безперервно вимірює концентрацію CO_2 , (рис. 7.8). Повітряний потік циркулює по замкнутому колу, що складається з камери, аналізатора і насоса. Завдяки фотосинтетичній активності зразка концентрація CO_2 у камері зменшується. Швидкість асиміляції A визначається як зміна кількості CO_2 у системі за одиницю часу за виразом:

$$A = \frac{C_1 - C_2}{(t_1 - t_2) \cdot 10^3} \cdot \frac{V}{22,4} \cdot \frac{p}{101,325} \cdot \frac{273,13}{T \cdot S}, \quad (7.20)$$

де C_1 та C_2 – молярні частки CO_2 (мкмоль·моль⁻¹) у системі в моменти часу t_1 та t_2 відповідно, V – загальний об'єм системи (мл), S – площа поверхні листка (м²), 22,4 мл – об'єм, що займає 1 ммоль CO_2 при стандартних умовах ($p=101,325$ кПа, $T=273,13$ К).

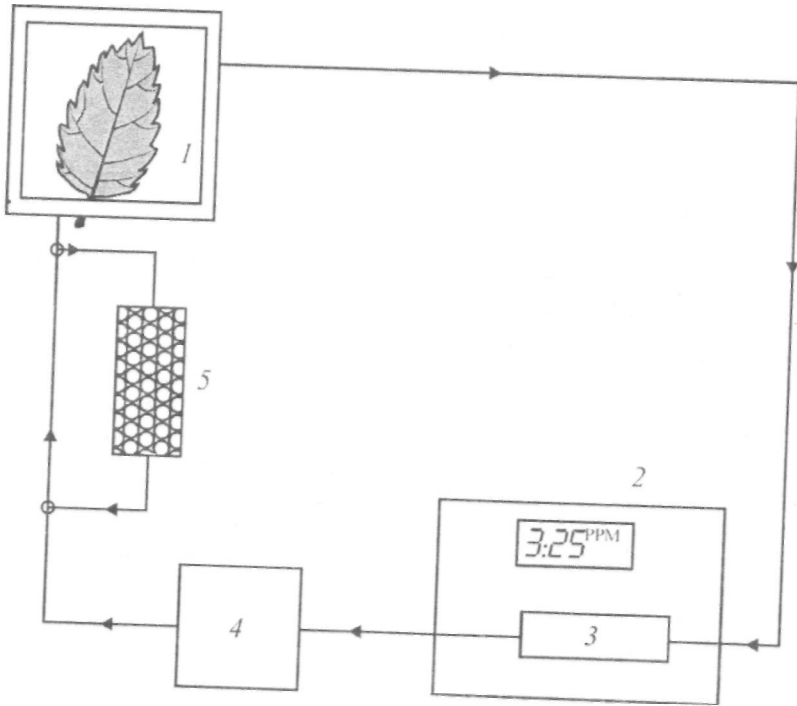


Рис. 7.8. Замкнута система газового аналізу: 1 - камера, що містить зразок, 2 - інфрачервоний газовий аналізатор (ІЧГА), 3 - кювета, 4 - насос, 5-осушник

Перевагою методу є простота вимірювань та можливість застосування великих за розмірами зразків, недоліком - неможливість отримання постійних умов у камері: постійне збільшення вологості внаслідок рециркуляції повітря у системі призводить до утворення рідкої води, яка взаємодіє з CO_2 , і спотворює результати вимірювань.

Напівзамкнута система містить інфрачервоний газовий аналізатор, який використовується як інструмент нульового балансу при порівнянні потоку CO_2 , що надходить у систему, з потоком, що поглинається листком (рис. 7.9). Перевагою напівзамкнутої системи є можливість підтримання постійного потоку CO_2 за рахунок електронної системи, яка постачає газ у систему з постійною швидкістю. До недоліків відносять високу вартість системи (оскільки лише одна камера може бути поєднана з ІЧГА) та її інерційність - на швидкі зміни асиміляції система не реагує.

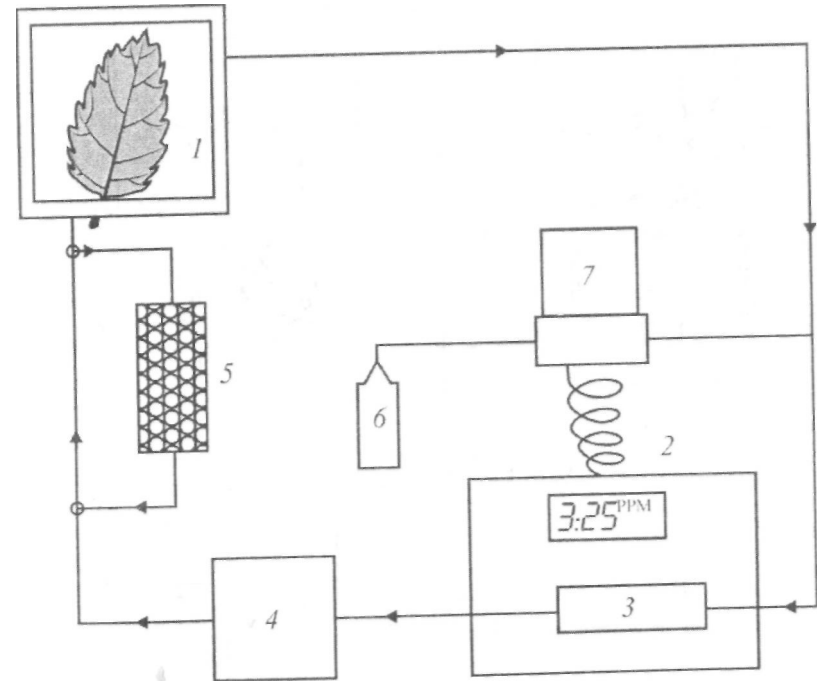


Рис. 7.9. Напівзамкнута система газового аналізу: 7 - камера, що містить зразок, 2 - інфрачервоний газовий аналізатор (ІЧГА), 3 - кювета, 4 - насос, 5 - осушник, 6 - балон зі стисненим газом, 7 - вимірювач газового потоку

Відкрита система відрізняється тим, що інфрачервоний газовий аналізатор використовується для оцінки молярної частки CO_2 на вході ($C_{\text{вх}}$) та на виході ($C_{\text{вих}}$) камери (рис. 7.10). Швидкість асиміляції A визначається за таким виразом:

$$A = \frac{f(C_{\text{вх}} - C_{\text{вих}})}{S}, \quad (7.21)$$

де f - молярний потік CO_2 у системі (мкмольс^{-1}).

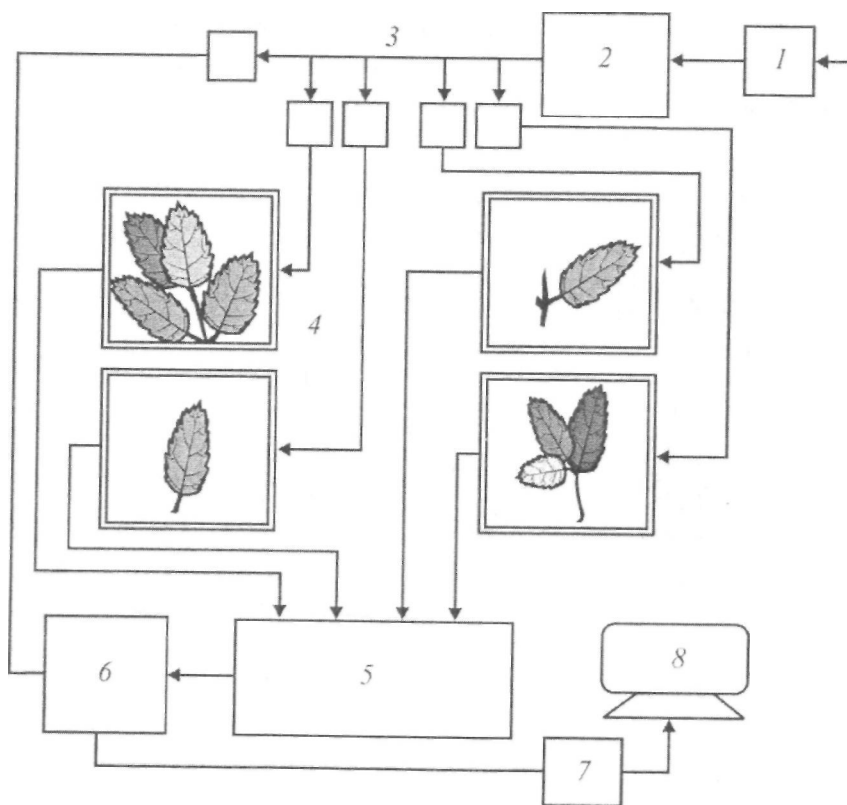


Рис. 7.10. Відкрита система, що дозволяє регулювати концентрації CO_2 , O_2 та водяної пари навколо листка: 1 - насос, 2 - кондиціонер, 3 - регулятори газових потоків, 4 - камери, 5 - селектор, 6 - гігірометр, 7 - газовий аналізатор, 8 - система реєстрації

Відкрита система дозволяє регулювати концентрації CO_2 , O_2 та водяної пари навколо листка; завдяки датчику вологості можна вимірювати швидкість транспірації та асиміляції CO_2 одночасно в кількох камерах.

Одночасні вимірювання транспірації та асиміляції CO_2 . Конструкція для одночасної оцінки транспірації та асиміляції CO_2 являє собою камеру, в якій розміщена рослина. Камера обладнана системами контролю освітлення, температури, вологості та повітряного потоку. Концентрація CO_2 визначається за допомогою інфрачервоного газового аналізатора, а швидкість транспірації оцінюють шляхом визначення кількості конденсованої води, яка збирається у бюретці (рис. 7.11).



Рис. 7.11. Інфрачервоний газовий аналізатор для вимірювання концентрації CO_2 та оцінки швидкості транспірації: В - вентилятор, Н - гігірометр, Т - термометр, CO_2 - система постачання газу, К - бюретка для визначення кількості конденсованої води

7.3.2. Мас-спектрометрія

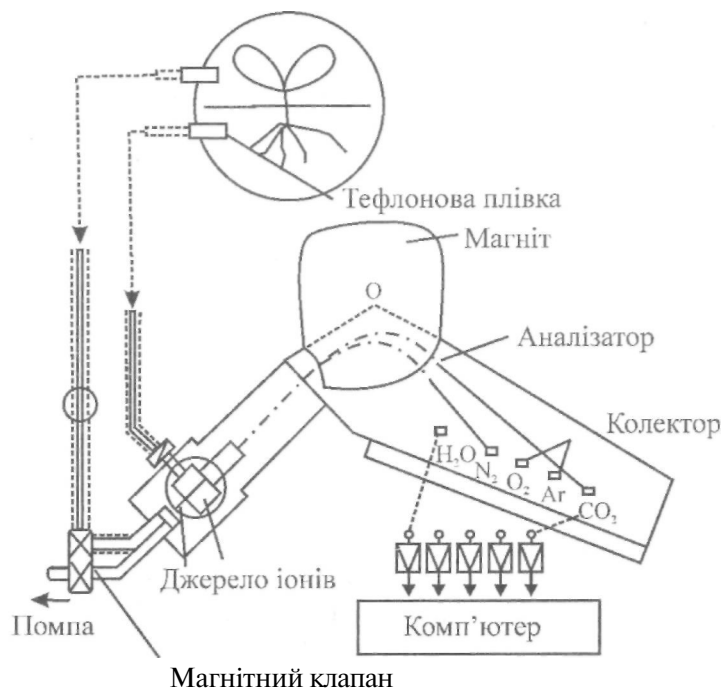


Рис. 7.12. Схема компактного дисперсійного мас-спектрометра

Принцип мас-спектрометрії було розглянуто у розділі "Вимірювання потоків води та розчинених речовин". Ця техніка також може бути використана для оцінки обміну рослинами такими газами як CO_2 , O_2 та водяної пари з атмосферою у процесі фотосинтезу, дихання і транспірації. Схему компактного дисперсійного мас-спектрометра, призначеного для виконання цих завдань, наведено на рис. 7.12 [Kaneko and Takatsuji, 1990]. Мас-спектрометр з'єднаний з камерою, де знаходиться зразок, тонкими капілярами, через які насос постачає повітря. Завдяки дії електричних і магнітних полів пучки іонів розділяються згідно з їхніми масами у просторі. Точний аналіз газів проводиться при постійній температурі 80°C . Використання прискорюючого електричного потенціалу 850 В та магнітного поля, індукція якого становить $0,48\text{ Тл}$, дозволяє отримати радіуси кривизни траєкторій іонів залежно від їхньої маси близько $31\text{--}50\text{ мм}$. Типовий спектр газів, отриманий за допомогою компактного мас-спектрометра, наведений

на рис. 7.13. Перевагою методу є можливість одночасного та безперервного вимірювання CO_2 , O_2 та водяної пари; крім того, деякі гази можуть бути помічені стабільними ізотопами ^{13}C , ^{18}O ; через те, що система потребує невеликої кількості газів, вона здатна вимірювати зміни концентрацій газів над малими площами (наприклад, ділянками листка).

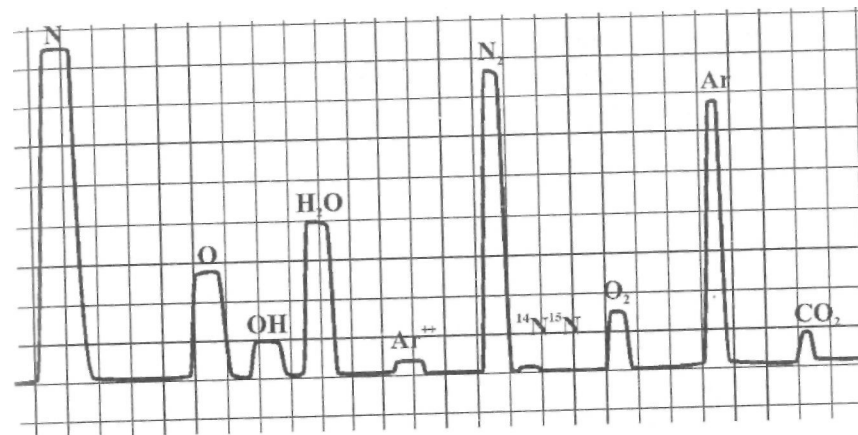


Рис. 7.13. Типовий спектр газів, отриманий за допомогою компактного мас-спектрометра

7.3.3. Використання ізотопів

Ізотопи - це різновиди даного хімічного елемента, що мають однаковий електричний заряд ядра, але відрізняються масами ядер; ізотопи мають однакові заряди ядер, але відрізняються числом нейтронів. Ізотопи, що належать радіоактивним елементам, називають *радіоізотопами*. Характерною рисою радіоізотопів є їхня нестабільність; вони випромінюють енергію у вигляді гамма-випромінювання (наприклад, ^{11}C або бета-випромінювання (як ^{14}C). Стабільність ізотопів визначається таким параметром, як *період піврозпаду* - проміжок часу, за який відбувається розпад половини радіоактивних ядер елемента. Так, період піврозпаду ізотопів вуглецю становить: $19,3\text{ с}$ для ^{10}C ; $20,3\text{ хв.}$ для ^{11}C ; $5\,715\text{ років}$ для ^{14}C ; $2,45\text{ с}$ для ^{13}C .

Радіоізотопи широко застосовують у біофізичних дослідженнях рослин. Ізотоп ^{14}C використовують для вивчення процесів транспорту вуглеводів *in vivo* завдяки тому, що випромінювання цього ізотопу можна

реєструвати лічильником Гейгера, Позначений ізотопом ^{14}C двоокис вуглецю широко застосовується для вивчення вуглецевого метаболізму рослин та вимірювання швидкості асиміляції CO_2 . У процесі вимірювань листок зазнає впливу $^{14}\text{CO}_2$, протягом певного проміжку часу (менше ніж 60 с). Після видалення рослинної тканини визначають кількість ^{14}C , яка пропорційна швидкості асиміляції CO_2 . Схему системи для використання стабільних ізотопів наведено на рис. 7.14. Суміш газів $^{14}\text{CO}_2$ та $^{12}\text{CO}_2$, що міститься в алюмінієвому контейнері, подають у камеру із зразком протягом певного проміжку часу, який точно вимірюють. Після цього зразок ліквідують, занурюючи його у рідкий азот. Швидкість асиміляції CO_2 листком залежить від площі листка, проміжку часу і пропорційна кількості відліків, які фіксуються іонізаційним лічильником. Стабільні ізотопи ^{12}C та ^{13}C не випромінюють; ідентифікацію стабільних ізотопів можна реалізувати за допомогою мас-спектрометрії або техніки ядерного магнітного резонансу.

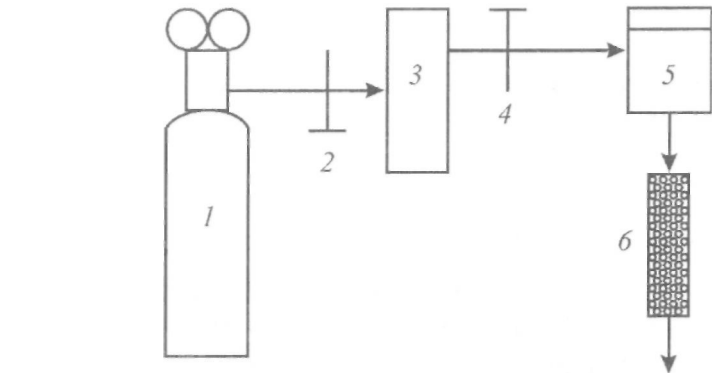


Рис. 7.14. Схема системи для використання стабільних ізотопів: 1 - алюмінієвий контейнер, що містить суміш $^{14}\text{CO}_2$ та $^{12}\text{CO}_2$, 2- регулятор газового потоку, 3 - вимірювач потоку, 4 - клапан, 5- камера з листком, 6- колонка з натровим вапном

Перевагою приладів, що базуються на використанні радіоізотопів, є компактність та низька собівартість порівняно з ІЧГА. Якщо обробити зразок рідким азотом, можна розділити листок на фрагменти та оцінити розподіл швидкості асиміляції CO_2 по всій площі листка. Недоліком є руйнівна дія та можлива неточність вимірювань через природно присутні ізотопи у листках.

7.3.4. Оптико-акустичний метод

Метод оптико-акустичної спектроскопії базується на перетворенні поглинутого випромінювання у звукові коливання. Процедура вимірювань полягає в модуляції оптичного випромінювання, яке подається на зразок (листок), розміщений у камері з прозорим вікном. Модульоване випромінювання частково поглинається зразком, а частково витрачається на тепло, яке розсіюється у навколишній простір. Причому, теплове випромінювання змінюється з частотою модуляції. Якщо в камері знаходиться газ, тиск газу буде також змінюватися з тією ж самою частотою, тобто утворювати акустичні коливання. Зміни тиску можна зареєструвати за допомогою мікрофона. Схему оптико-акустичного спектрометра наведено на рис. 7.15 [Sheeny, 1985]. Таким чином, концентрація газу, зміни тиску газу та рівень акустичних коливань тісно зв'язані між собою. Ця техніка може бути застосована до твердих та непрозорих зразків. Змінюючи частоту оптичного випромінювання, що подається на зразок, можна отримати оптико-акустичний спектр останнього. Типовий оптико-акустичний спектр листка наведено на рис. 7.16. Цілком зрозуміло, що якщо газовий режим поблизу поверхні листка зміниться внаслідок процесів транспірації чи асиміляції, це викликає зміни тиску і відповідні зміни оптико-акустичного спектра.

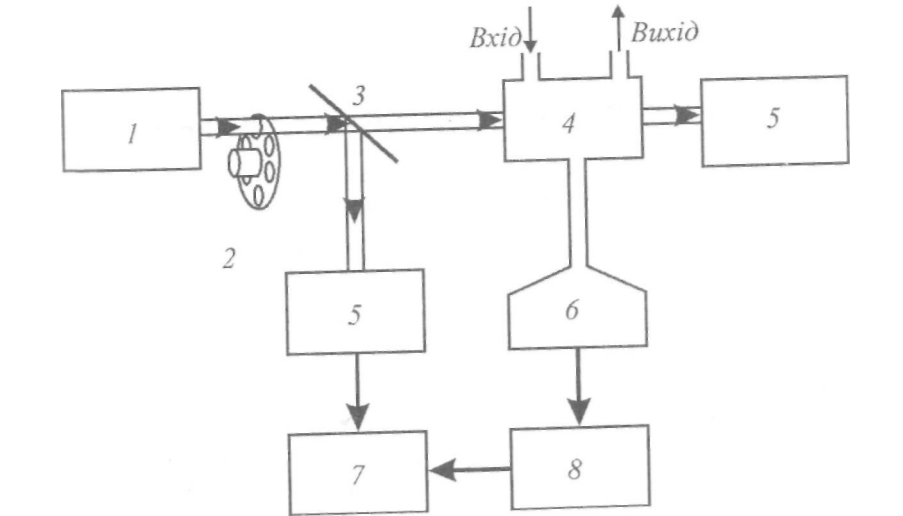


Рис. 7.15. Схема оптико-акустичного спектрометра: 1 - лазер, 2- модулятор, 3- напівпрозора пластина, 4 - камера, 5 - детектор, 6- мікрофон, 7 - підсилювач, 8 - синхронний детектор

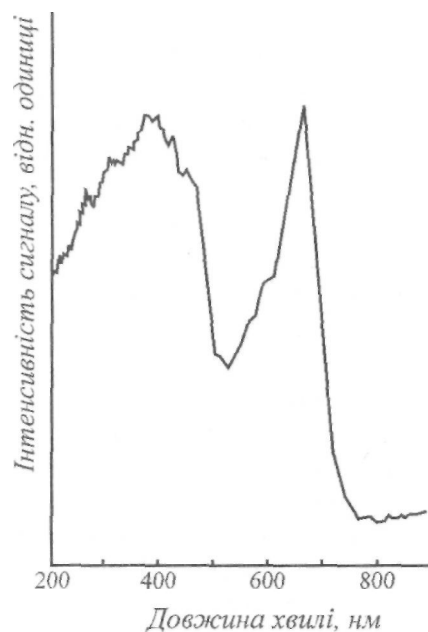
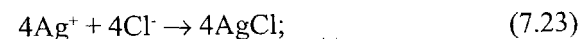
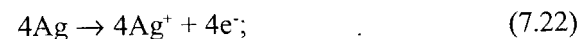


Рис. 7.16. Типовий оптико-акустичний спектр листка

7.4. ВИМІРЮВАННЯ ЗМІН ВМІСТУ КИСНЮ

Фотосинтез супроводжується розкладом води, що викликає виділення молекулярного кисню. Для вимірювання кисню у процесі фотосинтезу використовують полярографічний метод [Walker, 1987], в основі якого лежить використання *кисневого електрода* (електрода Кларка) (рис. 7.17). Зразок (диск діаметром 8 мм, який вирізають з листка) розміщують на перфорованій пластині в камері. Під зразком знаходиться саме електрод Кларка, який складається з платинового катода та срібного кільцеподібного анода, зануреного в електроліт (насичений розчин *KCl*). Обидва електроди відокремлені від реакційної суміші мембраною, проникною для кисню. Типовими матеріалами для мембрани є поліетилен або тефлон товщиною 12,5-25 мкм. Реакційна суміш постійно перемішується магнітною мішалкою. Під впливом прикладеної напруги відбуваються такі електрохімічні реакції:

а) на катоді:



б) на аноді:

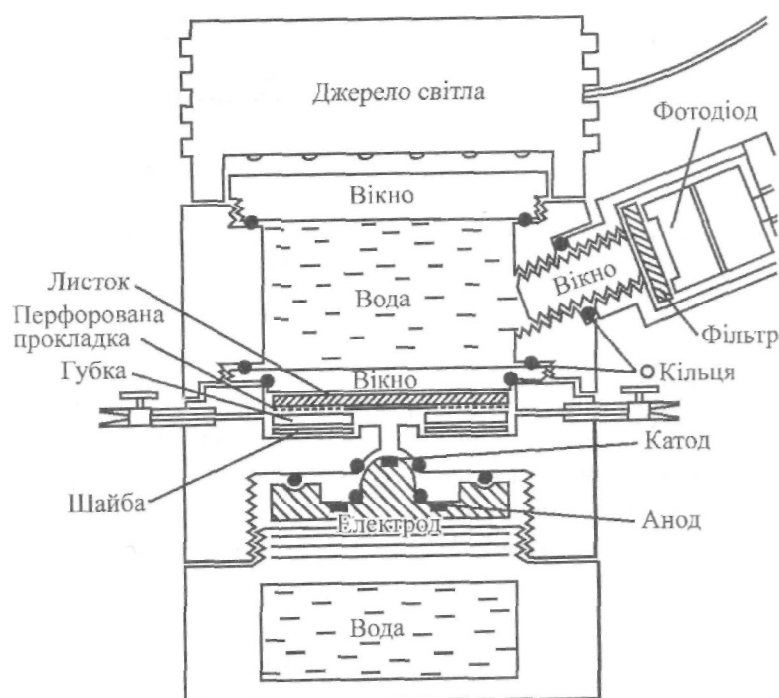
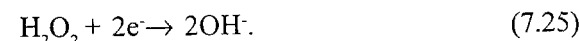
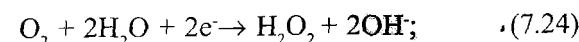


Рис. 7.17. Електрод Кларка для вимірювання змін вмісту кисню у процесі фотосинтезу

Завдяки *KCl* електроліту складається замкнутий електричний ланцюг (рис. 7.18), по якому протікає електричний струм, якщо подати на електроди напругу. При напрузі 0,6-0,7 В електричний струм буде лінійно залежати від парціального тиску кисню у розчині. Цей електричний струм вимірюють під час дослідження впливу освітлення чи хімічних речовин на фотосинтетичну активність рослин.

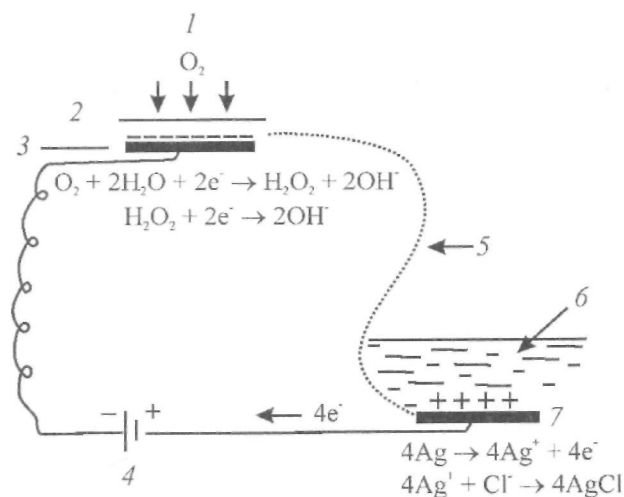


Рис. 7.18. Замкнутий електричний ланцюг, що складається на кисневому електроді:
1 – система постачання кисню, 2 – мембрана, 3 – катод, 4 – джерело живлення, 5 – KCl-місток, 6 – KCl-розчин, 7 – анод

Кисневий електрод характеризується високою чутливістю; він спроможний визначити кисень при таких низьких концентраціях, як 10^{-8} моль-см $^{-3}$. Перевагою приладу є можливість швидкого та безперервного вимірювання змін вмісту кисню у системі. Сам прилад компактний, портативний і являє собою дешеву альтернативу ІЧГА. Крім того, за допомогою приладу, на відміну від ІЧГА, можна вимірювати кисень навіть в умовах насичення CO $_2$.

Контрольні запитання

1. Що таке транспірація і з яких процесів вона складається?
2. Чим відрізняється продихова транспірація від кутикулярної?
3. Дати визначення процесам пароутворення та конденсації.
4. Яку пару називають насиченою?
5. Сформулювати закон Рауля.
6. Від чого залежить опір дифузійному потоку?
7. Охарактеризувати основні методи вимірювання транспірації.
8. У чому полягає принцип дії газового аналізатора?
9. Назвати основні методи вимірювання газового обміну.

8. ПЕРЕНОС МАСИ ЧАСТИНОК

Частинки - це окремі порції твердої, рідкої або газоподібної речовини, розміри яких перевищують 1 нм. Особливе місце серед частинок займають *аерозолі* - дисперсні (колоїдні) системи, що складаються з частинок розмірами від 10^{-5} м до 10^{-7} м та газового середовища, в якому вони знаходяться у завислому стані. Основним джерелом біологічних аерозолів є рослини, які постачають в атмосферу спори і пилок. Останні поширюються завдяки повітряним потокам. До біоаерозолів слід віднести також віруси, бактерії і частинки комах. Усі вони здатні провокувати захворювання та алергічні реакції людей, впливати на тварин і рослини. Крім того, ці аерозолі відіграють роль центрів конденсації і, отже, впливатимуть на процеси утворення хмар. Джерелами біоаерозолів є також сільськогосподарське виробництво, муніципальна активність та численні водойми. Розміри аерозолів біологічного походження коливаються в межах: віруси - 0,005-0,25 мкм; бактерії, спори - більше 0,5 мкм; пилок - більше 5 мкм; уламки рослин, частинки комах, епітелію людини і тварин - близько 1 мм. Концентрація біологічних аерозолів залежить від конкретних умов; так, у зоні стічних вод їхня концентрація становить 10^4 — 10^5 см $^{-3}$; у повітрі міста - 7500 см $^{-3}$; в атмосфері парку - 290 см $^{-3}$. Основні методи вимірювання параметрів аерозолів (розмірів, розподілу за розмірами, кількості та швидкості руху) детально висвітлені в роботі [Посудін, 2000; 2003].

Розглянемо частинку масою m і густиною ρ , занурену у рідке середовище з густиною ρ_0 . На цю частинку діють *гравітаційна сила*:

$$F_{zp} = mg = V\rho g, \quad (8.1)$$

яка направлена донизу, і *архімедова сила*:

$$F_0 = m_0 g = V\rho_0 g, \quad (8.2)$$

яка направлена догори і чисельно дорівнює вазі $m_0 g$ рідини, що виштовхнута частинкою. Тут V – об'єм частинки. Результуюча сила дорівнює:

$$F_s = F_{zp} - F_0 = V\rho g - V\rho_0 g = Vg(\rho - \rho_0). \quad (8.3)$$

Якщо $\rho < \rho_0$, результуюча сила направлена догори (процес *випливання*); якщо $\rho > \rho_0$, результуюча сила направлена донизу (процес *седиментації*).

У той же час рідке середовище характеризується в'язкістю (внутрішнім тертям). Розглянемо випадки, які залежать від співвідношення між радіусом частинки r , довжиною вільного пробігу l молекул газу та числом Рейнольдса Re .

а) $r > \lambda$, але $Re = 2rV/\nu < 0,1$ (тут V – швидкість руху частинки, ν – кінематична в'язкість). У цьому разі для частинки сферичної форми радіусом r сила опору, обумовлена в'язкістю, визначається за законом Стокса:

$$F_h = 6\pi\eta rV, \quad (8.4)$$

де η – коефіцієнт внутрішнього тертя (динамічна в'язкість $\eta = \rho\nu$) і швидкість седиментації визначиться так:

$$V_{sed} = Vg(\rho - \rho_0)/6\pi\eta r = \frac{4}{3}\pi r^3 g(\rho - \rho_0)/6\pi\eta r = \frac{2}{9} g(\rho - \rho_0) r^2/\eta. \quad (8.5)$$

б) $r > \lambda$, але $Re = 2rV/\nu > 1$. У даній ситуації домінує опір форми, а сила опору дорівнює:

$$F_{on} = c_{on} \cdot 0,5rV^2 \cdot S, \quad (8.6)$$

де S – площа перерізу частинки, ρ – густина газу.

У такому разі баланс сил, що діють на частинку, розраховують за формулою:

$$\frac{4}{3}\pi r^3 g(\rho - \rho_0) = c_{on} \cdot 0,5rV^2 \cdot \pi r^2. \quad (8.7)$$

Для біоаерозолів $\rho > \rho_0$, тому останнє рівняння можна переписати так:

$$V^2 = 8rg\rho/3\rho_0 c_{on}. \quad (8.8)$$

Звідси швидкість седиментації частинки становить:

$$V_{sed} = 2g\rho r^2/9\rho_0\nu, \quad (8.9)$$

де ν – кінематична в'язкість.

Залежність швидкості седиментації для рослинних частинок від радіуса r та числа Рейнольдса Re_η при густині частинки $\rho \approx 10^3 \text{ кг}\cdot\text{м}^{-3}$ наведено на рис. 8.1. Видно, що для значень $Re_\eta < 0,1$ ($r = 30 \text{ мкм}$ та $V_{sed} = 0,1 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$) виконується закон Стокса.

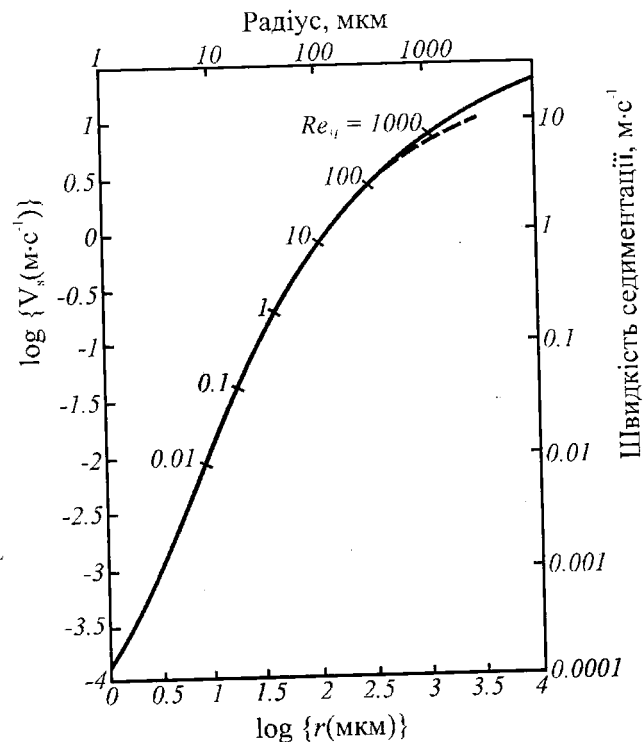


Рис. 8.1. Залежність швидкості седиментації для рослинних частинок від радіуса r та числа Рейнольдса Re_η при густині частинки $\rho = 10^3 \text{ кг}\cdot\text{м}^{-3}$

Контрольні запитання

1. Дати визначення частинкам та аерозолям.
2. Які сили діють на частинку, занурену у середовище?
3. Сформулювати закон Стокса.
4. Від чого залежить швидкість седиментації рослинних частинок?

9. ПЕРЕНОС ЕНЕРГІЇ

9.1. ПЕРЕНОС ВИПРОМІНЮВАННЯ

9.1.1. Природні випромінювання

Параметри сонячного випромінювання. Сонце є основним зовнішнім джерелом світла та енергії для Землі та її атмосфери, завдяки якому існує життя на планеті. Сонце являє собою розжарену кулю радіусом $6,96 \cdot 10^8$ м, маса якої становить $1,991 \cdot 10^{30}$ кг. Відстань між Сонцем і Землею дорівнює $1,496 \cdot 10^{11}$ м. Склад сонячного середовища: водень (64 %), гелій (32 %) і суміш важких елементів (4 %). Температура Сонця у центрі - $2 \cdot 10^7$ °С, на поверхні - 6 000 °С. За такої високої температури відбувається іонізація молекул сонячного середовища та ядерні реакції. Ці процеси супроводжуються виділенням великої кількості енергії. Щорічна енергія Сонця, що приймається Землею, становить $5,5 \cdot 10^{24}$ Дж; потужність - $1,5 \cdot 10^{18}$ кВт за годину Сонце можна порівняти з абсолютно чорним тілом, температура якого дорівнює 6 000 К.

Спектральна область сонячного випромінювання становить 200-5 000 нм; максимум випромінювання припадає на 500 нм. Спектр сонячного випромінювання, який досягає земної поверхні складається з ультрафіолетової (200-400 нм), видимої (400-700 нм) та інфрачервоної (більше 700 нм) частин. На ультрафіолетову частину спектра припадає 5 %, на видиму - 35 % і на інфрачервону - 60 % сонячного випромінювання. Спектр сонячного випромінювання поза атмосферою та на земній поверхні наведено на рис. 9.1. Видно, що спектр зовнішнього сонячного випромінювання нагадує спектр випромінювання абсолютно чорного тіла при температурі 6 000 К з максимумом близько 0,5 мкм; після проходження земної атмосфери сонячне випромінювання суттєво поглинається на певних довжинах хвиль (озоном в ультрафіолетовій області спектра, водяною парою та двоокисом вуглецю - в інфрачервоній). На характер сонячного спектра впливають також процеси розсіювання світла малими за розмірами молекулами повітря (розсіювання Релея) та великими частинками пилу, диму та аерозолів (розсіювання Мі), висота стояння Сонця, хмарність неба, склад атмосфери.

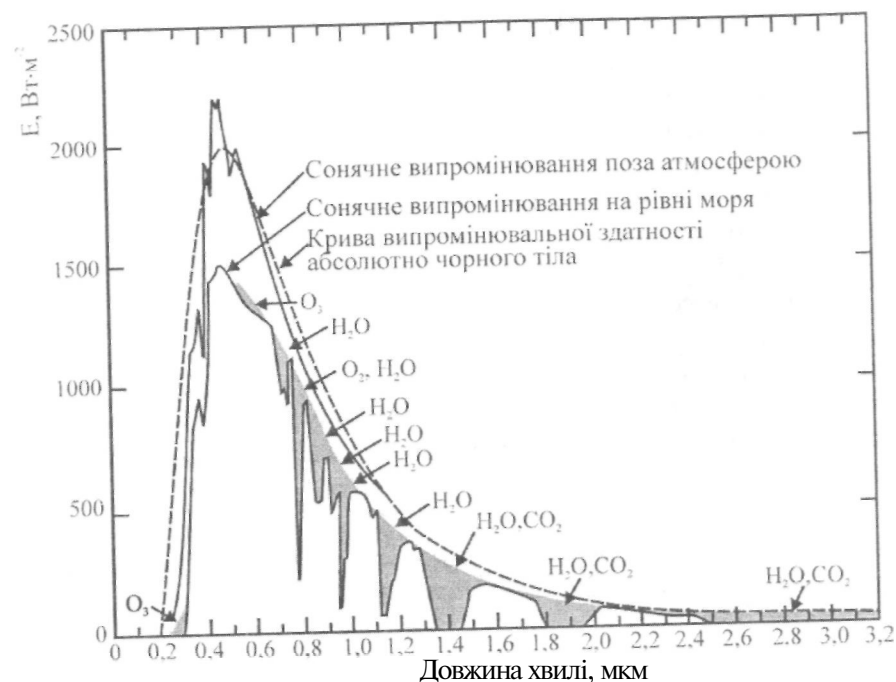


Рис. 9.1. Спектр сонячного випромінювання поза атмосферою та на земній поверхні

Сонячне випромінювання розподіляється так: близько 17 % поглинається хмарами, водяною парою, двоокисом вуглецю, що сприяє безпосередньому нагріванню атмосфери; близько 30 % відбивається від хмар, атмосферних газів та частинок; близько 53 % досягає земної поверхні: дві третини — у вигляді прямого сонячного світла, одна третина — у вигляді розсіяного світла.

Випромінювальні властивості Сонця описуються рівнянням:

$$E_{c\downarrow} = E_c \cos \theta + E_{d\downarrow}, \quad (9.1)$$

де $E_{c\downarrow}$ — сумарна енергетична освітленість сонячним випромінюванням земної поверхні, $E_c \cos \theta$ та $E_{d\downarrow}$ — енергетична освітленість земної поверхні прямим та дифузним сонячним випромінюванням відповідно.

Середні значення сумарної енергетичної освітленості та за рахунок дифузного сонячного випромінювання становлять: $E_{c\downarrow} = 900$ Вт·м⁻²; $E_{d\downarrow} = 200$ Вт·м⁻² (чисте небо); $E_{c\downarrow} = 800$ Вт·м⁻²; $E_{d\downarrow} = 350$ Вт·м⁻² (небо).

наполовину покрите купчастими хмарами); $E_{c\downarrow} = E_{d\downarrow} = 300 \text{ Вт}\cdot\text{м}^{-2}$ (небо повністю покрите хмарами). Сонце характеризується постійністю своїх випромінювальних властивостей. Інтенсивність сонячного випромінювання вдень короткий проміжок часу в ясну погоду становить $1368 \text{ Вт}\cdot\text{м}^{-2}$ (сонячна стала). З врахуванням загальної площі земної поверхні середня інтенсивність сонячного випромінювання становить $342 \text{ Вт}\cdot\text{м}^{-2}$. В Україні інтенсивність сонячного випромінювання варіює від $115\text{--}145 \text{ Вт}\cdot\text{м}^{-2}$ на Поліссі до $185\text{--}215 \text{ Вт}\cdot\text{м}^{-2}$ у Криму.

Атмосферне випромінювання. На земну поверхню діє довгохвильове випромінювання атмосфери, за яке відповідають у першу чергу такі гази, як водяна пара, двоокис вуглецю та озон. Ці компоненти поглинають та випромінюють: вода – $5\text{--}7 \text{ мкм}$, а також на довжинах хвиль, що перевищують 17 мкм ; двоокис вуглецю – близько $4,5 \text{ мкм}$ та на довжинах хвиль більших ніж $13,5 \text{ мкм}$; озон – близько $9,6 \text{ мкм}$. Крім того, атмосферні аерозолі беруть участь у тепловому випромінюванні. В цілому, спектр випромінювання атмосфери займає область $5\text{--}100 \text{ мкм}$; енергетична світність атмосфери визначається за виразом:

$$M_{A\uparrow} = \sigma T_A^4, \quad (9.2)$$

де σ – стала Стефана–Больцмана ($5,67 \cdot 10^{-8} \text{ Вт}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{К}^{-4}$), T_A – температура уявного абсолютно чорного тіла, яким можна моделювати атмосферу.

На практиці всі природні тіла можуть бути розглянуті в інтервалі звичайних температур як сірі тіла, що характеризуються випромінювальною здатністю ε . Енергетична світність сірого тіла визначається як $M = \varepsilon \sigma T^4$. Для оцінки випромінювальної здатності ясного неба зручно використовувати емпіричні формули; перша з них має вигляд:

$$\varepsilon_n = 1,72(e/T_n)^{1/7}, \quad (9.3)$$

де e – насиченість водяної пари (кПа) на рівні одного-двох метрів, T_n – температура повітря (К).

Дійсно, атмосферне теплове випромінювання залежить від концентрації водяної пари в межах перших кілометрів, особливо протягом перших сот метрів. Друга формула теж базується на використанні кореляції між насиченістю водяної пари та температурою:

$$\varepsilon_n = 9,2 \cdot 10^{-6} T_n^2. \quad (9.4)$$

Випромінювальна здатність хмарного неба оцінюється за виразом:

$$\varepsilon_x = (1 - 0,84c)\varepsilon_n + 0,84c, \quad (9.5)$$

де c – частка неба, покритого хмарами.

Коли $c = 0$ (ясне небо), $\varepsilon_x = \varepsilon_n$; коли $c = 1$ (небо повністю покрите хмарами), $\varepsilon_x = 0,84 + 0,16\varepsilon_n$.

За рахунок енергетичної світності атмосфери земна поверхня освітлюється; енергетична освітленість земної поверхні дорівнює енергетичній світності атмосфери ($E_{A\downarrow} = M_{A\uparrow}$).

Приклад. Визначити енергетичну світність ясного неба, якщо температура повітря дорівнює 20°C .

Розв'язання. Використовуючи закон Стефана–Больцмана, знайдемо енергетичну світність чорного тіла:

$$M_e = \sigma T^4 = 5,670 \cdot 10^{-8} \text{ Вт}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{К}^{-4} \cdot [(20 + 273,16)\text{K}]^4 = 419 \text{ Вт}\cdot\text{м}^{-2}.$$

Визначимо випромінювальну здатність ясного неба за допомогою рівняння (9.4):

$$\varepsilon_n = 9,2 \cdot 10^{-6} T_n^2 = 9,2 \cdot 10^{-6} (20 + 273,16)^2 = 0,79.$$

Звідси енергетична світність ясного неба становитиме:

$$M = \varepsilon \sigma T^4 = 0,79 \cdot 419 \text{ Вт}\cdot\text{м}^{-2} = 331 \text{ Вт}\cdot\text{м}^{-2}.$$

Випромінювання земної поверхні. Енергетична світність земної поверхні визначається за виразом:

$$M_{з\uparrow} = \varepsilon \sigma T_з^4, \quad (9.6)$$

де ε – випромінювальна здатність земної поверхні (табл. 9.1).

Земна поверхня діє як сіре тіло з температурою 288 К . Спектральна область випромінювання становить $4\text{--}50 \text{ мкм}$ з максимумом 10 мкм . Випромінювання земної поверхні майже повністю поглинається атмосферою (зокрема водяною парою, двоокисом вуглецю та озоном), за винятком своєрідних спектральних ділянок – так званих “вікон прозорості”, через які випромінювання спроможне проходити у космос. Так, для випромінювальної здатності земної поверхні $0,95$ та температури 288 К енергетична світність земної поверхні становить $M_з = 371 \text{ Вт}\cdot\text{м}^{-2}$.

Приклад. Визначити енергетичну світність вологого ґрунту, якщо температура повітря дорівнює 20°C .

Розв'язання. Використовуючи дані табл. 8.3 ($\varepsilon = 0,97$ для вологого ґрунту) та формулу (8.25), знаходимо енергетичну світність вологого ґрунту:

$$M_{з\uparrow} = \varepsilon \sigma T_з^4 = 0,97 \cdot 5,670 \cdot 10^{-8} \text{ Вт}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{К}^{-4} \cdot [(20 + 273,16)\text{K}]^4 = 406 \text{ Вт}\cdot\text{м}^{-2}.$$

9.1.2. Випромінювальний баланс листка

Розглянемо можливі шляхи постачання енергії на поверхню листка (рис. 9.2). На верхню поверхню листка надходить пряме та дифузне (розсіяне хмарами та частинками атмосфери) сонячне випромінювання ($E_{c\downarrow}$) видимої області спектра, а також довгохвильове випромінювання атмосфери (σT_A^4). На нижню поверхню листка надходить випромінювання, відбите від земної поверхні, стовбура, гілок, інших листків тощо ($a_3 E_{c\downarrow}$), та довгохвильове випромінювання земної поверхні ($\epsilon_3 \sigma T_3^4$).

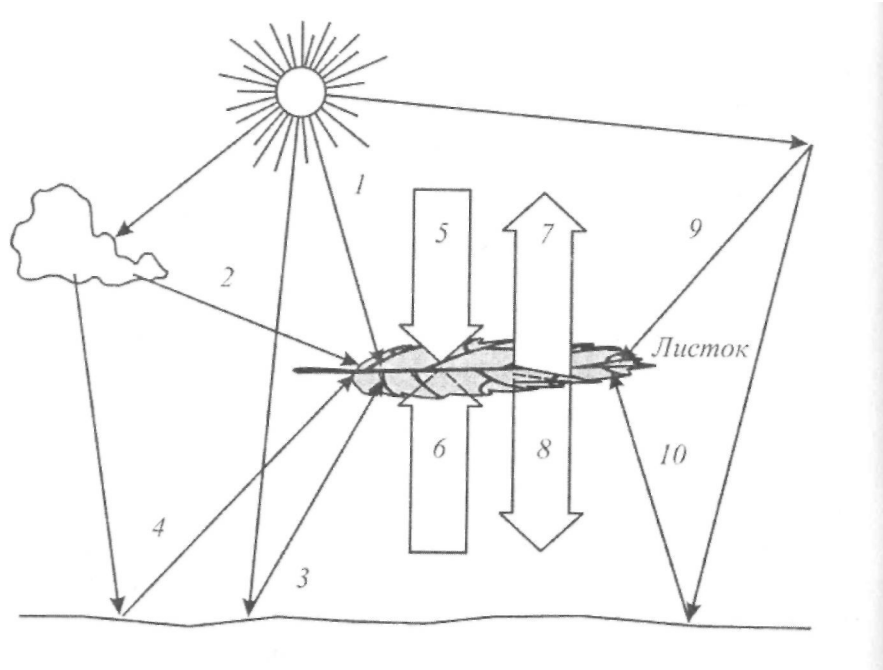


Рис. 9.2. Можливі шляхи постачання енергії на поверхню листка: 1 - пряме сонячне випромінювання, 2 - розсіяне хмарами сонячне випромінювання, 3 - відбите сонячне випромінювання, 4 - розсіяне хмарами сонячне випромінювання, відбите від земної поверхні, 5 - довгохвильове випромінювання атмосфери, 6 - довгохвильове випромінювання земної поверхні, 7 - довгохвильове випромінювання в атмосферу, 8 - довгохвильове випромінювання у довкілля, 9 - розсіяне частинками атмосфери сонячне випромінювання, 10 - відбите від земної поверхні атмосферне випромінювання

Відбите випромінювання може становити 10-30 % від загального випромінювання, що досягає поверхні листка. Частка випромінювання видимої області спектра, що відбивається від природної поверхні, називається *альбедо*. Числові значення альбедо залежать від типу поверхні (табл. 9.1).

Таблиця 9.1.

Значення альбедо a і випромінювальної здатності ϵ природних поверхонь

Тип поверхні	Додаткові характеристики	Альбедо a	Випромінювальна здатність ϵ
Вода	малі кути зеніту	0,03–0,10	0,92–0,90
	великі кути зеніту	0,10–0,50	0,92–0,97
Сніг	старий	0,40–0,70	0,82–0,89
	свіжий	0,45–0,95	0,90–0,99
Лід	морський	0,30–0,40	0,92–0,97
	гірський	0,20–0,40	–
Пісок	сухий	0,35–0,45	0,84–0,90
	вологий	0,20–0,30	0,91–0,95
Ґрунт	сухий	0,20–0,35	0,95
	вологий	0,10–0,20	0,97
	вологі необроблені угіддя	0,05–0,07	–
Штучні поверхні	бетон	0,17–0,27	0,71–0,88
	асфальт	0,05–0,10	0,88–0,95
Сільськогосподарські поля	лука	0,16–0,26	0,90–0,95
	посіви	0,10–0,25	0,90–0,99
	сади	0,15–0,20	0,90–0,95
Ліси	листяні	0,20	0,98
	листяні без листя	0,10–0,20	0,97–0,98
	хвойні	0,05–0,15	0,97–0,99

Втрати енергії верхньою поверхнею листка визначаються процесами відбивання ($a_{\text{л}} E_{c\downarrow}$) та пропускання ($\tau_{\text{л}} E_{c\downarrow}$) сонячного випромінювання видимої області спектра, відбивання випромінювання, що надходить із земної поверхні ($a_3 a_{\text{л}} E_{c\downarrow}$), інфрачервоного випромінювання листка ($\epsilon_{\text{л}} \sigma T_{\text{л}}^4$), перевипромінювання атмосферного випромінювання $(1 - \epsilon_{\text{л}})(a_{\text{лч}} \sigma T_A^4)$ та випромінювання земної поверхні $(1 - \epsilon_{\text{л}})(a_{\text{лч}} \epsilon_3 \sigma T_3^4)$.

Тут: $E_{\text{св}}$ – сумарна енергетична освітленість сонячним (прямим та дифузним) випромінюванням поверхні листка, a_z – альbedo земної поверхні, $a_{\text{л}}$ – коефіцієнт поглинання листка, $\tau_{\text{л}}$ – коефіцієнт пропускання листка, $a_{\text{лч}}$ – поглинальна здатність листка, яка характеризує частку падаючого випромінювання, що поглинається листком, σ – стала Стефана-Больцмана, T_A – температура атмосфери, ε_z – випромінювальна здатність ґрунту, T_z – температура ґрунту.

Якщо врахувати реальні значення параметрів, що характеризують випромінювальний баланс листка, а саме: $a_z=0,15$, $a_{\text{л}}=\tau_{\text{л}}=0,2$, $\varepsilon_z=0,95$, $\varepsilon_{\text{л}}=0,97$, то рівняння випромінювального балансу листка можна подати у вигляді:

$$E_{\text{л}} = E_{\text{св}}(1 + a_z) + a_{\text{лч}}\sigma(T_A^4 + \varepsilon_z T_z^4) - 2\varepsilon_{\text{л}}\sigma T_{\text{л}}^4. \quad (9.7)$$

9.2. ПРАКТИЧНІ ЗАСТОСУВАННЯ ПЕРЕНОСУ ВИПРОМІНЮВАННЯ

9.2.1. Спектроскопічний моніторинг рослин і рослинних покривів

Рослинний покрив – це комплексне поняття, яке включає ґрунт у сукупності з рослинним ансамблем та приповерхневим шаром атмосфери. Контроль за станом такого поля вимагає розробки нових сучасних методів моніторингу, які б давали точну та вичерпну інформацію щодо всіх етапів розвитку рослин та впливу на них різноманітних природних і антропогенних факторів.

Перспективними, з точки зору реалізації таких завдань, є методи оптичної та лазерної спектроскопії, ґрунтовані на взаємодії оптичного випромінювання з речовиною. Реєстрацію залежності змін, яких набуває це випромінювання, від довжини світлової хвилі покладено в основу оптичної спектроскопії. Розглянемо основні принципи і можливі практичні застосування спектроскопічних засобів для лабораторного та польового моніторингу як окремих рослин, так і рослинних покривів у цілому. Сучасні методи спектроскопічного моніторингу рослинних покривів засновані на реєстрації та аналізі відбитого від рослинного покриву випромінювання або випромінювання флуоресценції хлорофілу.

9.2.2. Спектроскопія відбивання

Механізми відбивання. Є кілька теорій, що намагаються пояснити механізми відбивання оптичного випромінювання від поверхні листка на основі законів геометричної оптики, які базуються на уявленнях про поширення незалежно один від одного світлових променів, що заломлюються та відбиваються на межах середовищ з різними оптичними властивостями і прямолінійних в оптично однорідному середовищі.

Так, одна з теорій [Willstätter and Stoli, 1928] базується на припущенні домінуючої ролі *повного внутрішнього відбивання* оптичного випромінювання від межі поділу "клітина-повітря". Якщо показник заломлення клітини 1,5, то граничний кут, який визначає повне внутрішнє відбиття, дорівнює $41,8^\circ$. Цей процес відбувається в основному в області губчастого мезофілу, де є багато випадково орієнтованих клітин (рис. 9.3). Роль, яку відіграє палисадна паренхіма (тканина листка, яка містить циліндричні паренхімні клітини, багаті на хлоропласти та орієнтовані перпендикулярно поверхні листка) у поширенні оптичного випромінювання, не така значна.

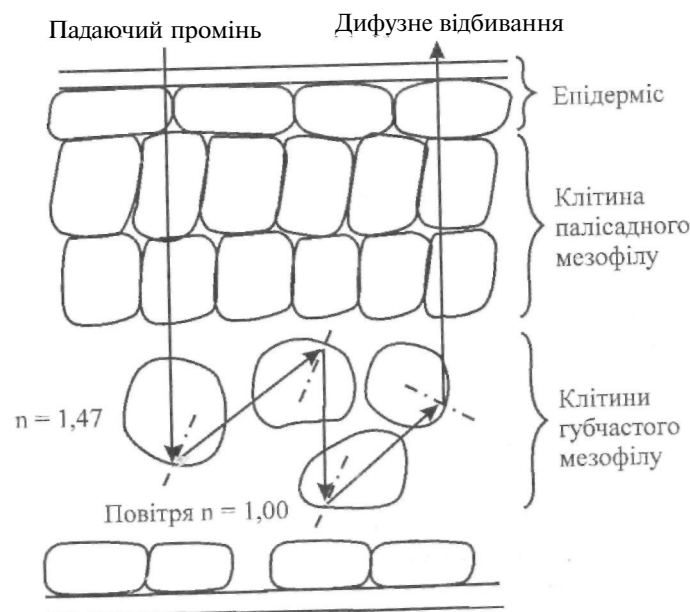


Рис. 9.3. Повне внутрішнє відбивання на структурах листка

Ще одна гіпотеза передбачає наявність *дифузного відбивання оптичного випромінювання на клітинних мікрофібрилах*, які є основними структурними елементами палисадних тканин [Sinclair, 1973]. Кожна мікрофібрила має діаметр близько 10 нм та довжину 10 мкм; усі вони хаотично орієнтовані (рис. 9.4).

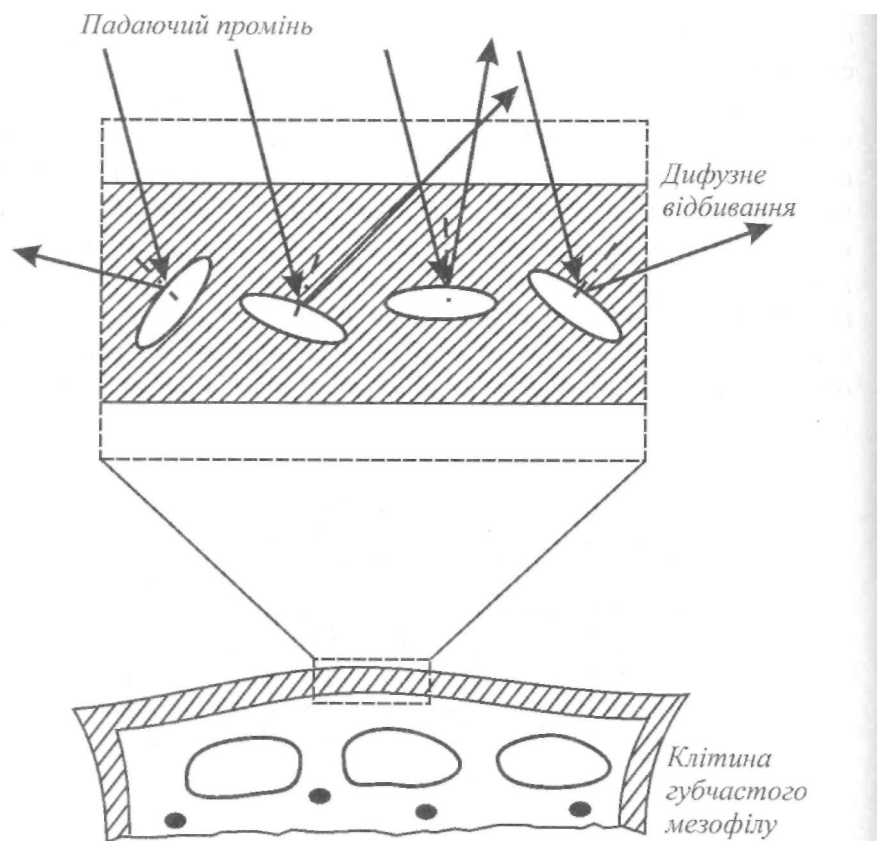


Рис. 9.4. Відбивання світла від клітинних мікрофібрил (пояснення в тексті)

Реальний механізм поширення оптичного випромінювання усередині листка значно складніший [Kumar and Silva, 1973]. По-перше, оптичне випромінювання може відбиватися від клітинних оболонок, коли кут його падіння не перевищує граничний кут; по-друге, відбувається

також розсіювання випромінювання на неоднорідностях внутрішнього середовища клітин; на характер поширення оптичного випромінювання впливають зміни показника заломлення внутрішніх компонентів листка з відповідними змінами *траєкторії заломлення випромінювання на межах поділу* "клітинна оболонка-повітря", "повітря-клітинна оболонка", "клітинна оболонка-протоплазма", "протоплазма-клітинна оболонка", "клітинна оболонка-хлоропласт", "хлоропласт-клітинна оболонка", "хлоропласт-протоплазма", "протоплазма-хлоропласт" (рис. 9.5).

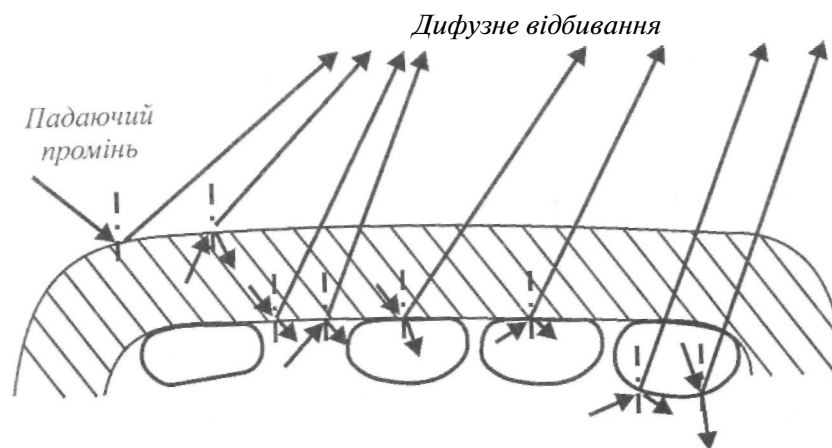


Рис. 9.5. Схема розсіювання випромінювання на неоднорідностях внутрішнього середовища клітини (пояснення в тексті)

Сучасні уявлення про механізми відбивання оптичного випромінювання від листка базуються на ствердженні того, що і дифузне, і дзеркальне відбиття мають місце; характер відбивання залежить від довжини світлової хвилі, кута падіння, структури поверхні листка, наявності листяних волосків, поверхневого воску, режиму живлення та впливу зовнішніх факторів.

Відбивальні властивості окремого листка. Відбивання r визначається як відношення інтенсивності оптичного випромінювання I_r , яке відбилося від даної поверхні ідеального розсіювача в даному напрямку, до інтенсивності випромінювання L , що падає на цю поверхню:

$$r = I_r / L \quad (9.8)$$

Спектр відбивання, тобто залежність відбивання ρ зеленого листка від довжини світлової хвилі, показано на рис. 9.6. Він має три основні ділянки: 500-750 нм, де поглинають рослинні пігменти, такі як хлорофіли a і b , а також каротиноїди, ксантофіли та антоціаніни; 0,75-1,35 мкм, яка характеризується високим рівнем відбивання за рахунок внутрішніх структур (зокрема, целюлози) листка; 1,35-2,50 мкм - область, в якій має місце інтенсивне поглинання води з максимумами при 1,45 та 1,95 мкм. Таким чином, спектр відбивання окремого листка відзначається максимумом відбивання при 550 нм у видимій області спектра, широкою смугою 0,75-1,35 мкм та максимумами відбивання при 1,65 та 2,20 мкм у ближній інфрачервоній області спектра.

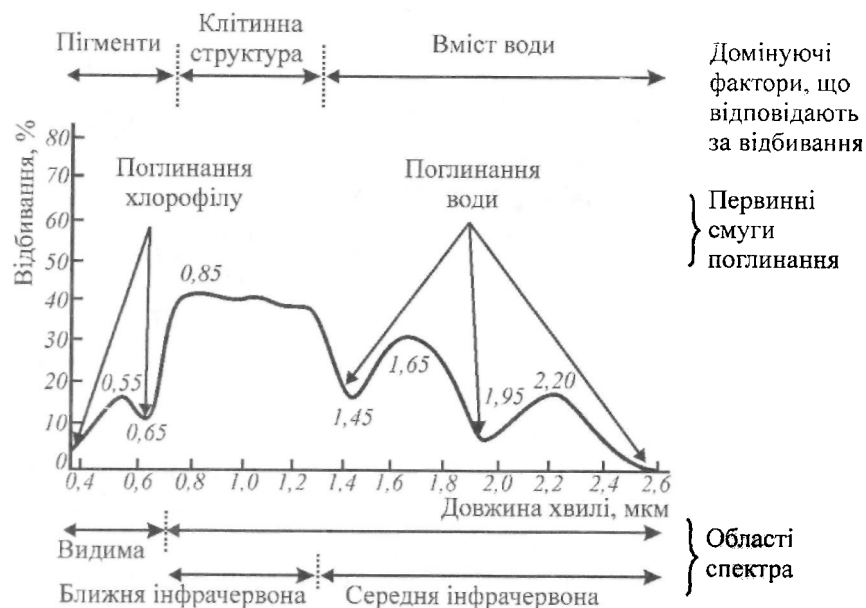


Рис. 9.6. Спектр відбивання зеленого листка

Методи спектроскопії відбивання. Усі методи спектроскопії відбивання рослин можна поділити на лабораторні, методи ближнього поля (коли вимірювання проводять на невеликій відстані від рослинного об'єкта) та дистанційні [Посудін, 1998,2000,2003].

Лабораторні методи передбачають вивчення спектрів відбивання листка за допомогою спектрофотометрів, обладнаних інтегруючою сферою та пластиною $BaSO_4$, яка використовується як стандарт.

Методи ближнього поля базуються на вимірюванні спектру відбивання рослинного покриву у польових умовах. Типовий прилад для вимірювання відбивальних характеристик рослинного покриву в режимі ближнього поля наведено на рис. 9.7. Діапазон вимірювань приладу, який містить 864 канали, становить 400-2500 нм.

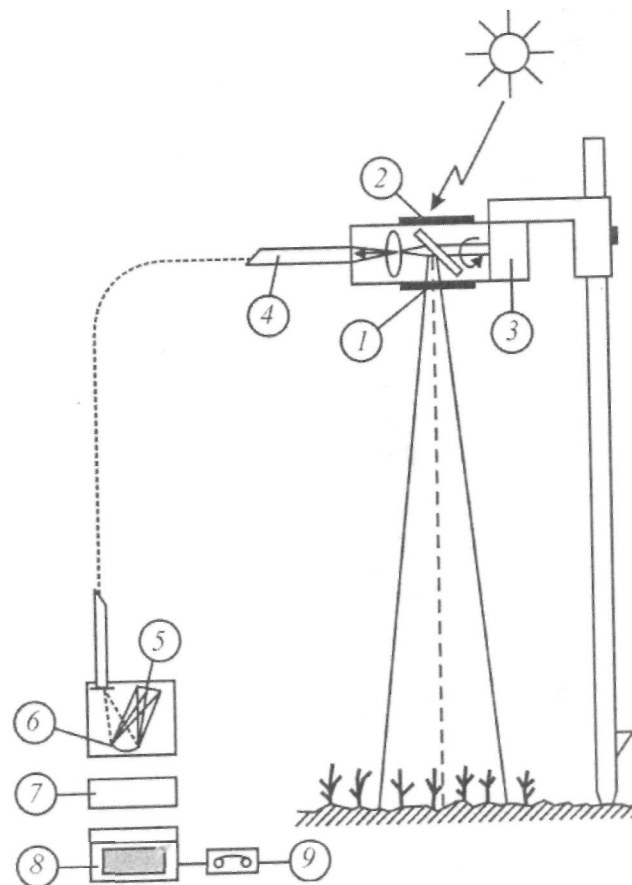


Рис. 9.7. Типовий прилад для вимірювання відбивальних характеристик рослинного покриву в режимі ближнього поля: 1 - вікно, 2 - екран, 3 - двигун, 4 - фільтр, 5 - CCD-детектор, 6 - дифракційна решітка, 7 - система обробки інформації, 8 - комп'ютер, 9 - система реєстрації

Дистанційні методи засновані на використанні багато спектральних сканерів, принцип дії яких полягає в реєстрації спектрального відбивання рослинними покривами на певних спектральних ділянках видимого та інфрачервоного спектра (0,3-14 мкм). Ці ділянки можуть бути або широкими (близько 0,2 мкм), або вузькими (менше ніж 0,01 мкм). Прилади багатоспектрального сканування, які встановлюються на супутниках, дозволяють отримати інформацію з роздільною здатністю близько 10 м, скануючи при цьому території розмірами 60-185 км. Принцип дистанційного зондування за допомогою багатоспектрального сканера пояснюється на рис. 9.8. Перевагою багатоспектральних сканерів є здатність використовувати вузькі спектральні ділянки та отримувати інформацію у цифровій формі. Багатоспектральні сканери використовують для аналізу земної поверхні, рослинних покривів, картографії, визначення вологості ґрунту, оцінки рослинної біомаси, сніжних покривів, непрохідних просторів.

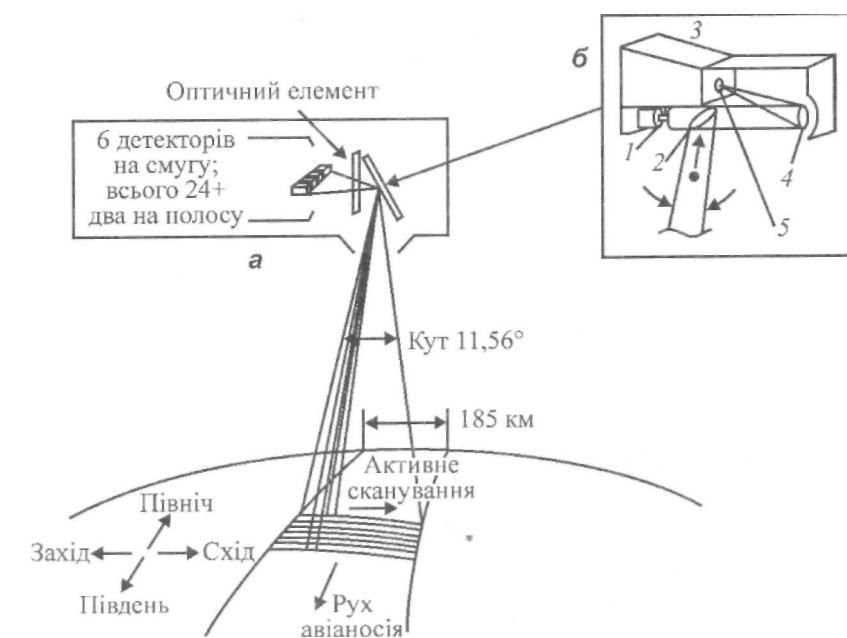


Рис. 9.8. Дистанційне зондування земної поверхні за допомогою супутника:
а - принцип дії багатоспектрального сканера; б - система сканування:
1 - двигун, 2 - сканер, 3 - монохроматор, 4 - дзеркало, 5 - щілина

Відбивальні вегетаційні індекси. Для установлення функціональних зв'язків між вегетаційними характеристиками рослин, які знаходяться у стресових умовах, і відбивальними параметрами цих рослин доцільно застосовувати так звані *спектральні вегетаційні індекси*, які являють собою суму, різницю або відношення спектральних параметрів, визначених на певних аналітичних довжинах хвиль. Розглянемо відбивальні вегетаційні індекси, які використовують під час спектроскопічного моніторингу рослин і рослинних покривів.

Відносний вегетаційний індекс RVI - відношення відбивання рослинного покриву в ближній інфрачервоній області спектра (*NIR*) до відбивання цього покриву в червоній області спектра (*RED*):

$$RVI = NIR/RED. \quad (9.9)$$

Тут *NIR* відповідає області 750-1359 нм і *RED* - 600-700 нм.

Нормалізований різницевий індекс NDVI визначається так:

$$NDVI = (NIR - RED) / (NIR + RED). \quad (9.10)$$

Перевагою цього індексу є близька до лінійної залежність його величини від кількості рослинної продукції.

Перпендикулярний вегетаційний індекс PVI, який було запропоновано для запобігання впливу ґрунтового фону, дорівнює:

$$PVI = (aNIR - RED + b) / (1 + a^2)^{m/2}, \quad (9.11)$$

де *a* і *b* - константи.

Існують й інші спектральні індекси.

Вплив різних факторів на відбивання листка. На відбивальні характеристики поодинокого листка впливають такі фактори, як рівень пігментації (наприклад, високим концентраціям хлорофілу відповідають низькі значення коефіцієнта відбивання), положення листка на певному ярусі рослини (більш старі за віком листки демонструють більше відбивання), бік листка (верхня частина листка містить більше хлорофілу, ніж нижня). Крім того, на відбивання листка впливають різноманітні стресові ситуації, пов'язані з дегідратацією (недостачею води), екстремальними температурами, дефіцитом поживних речовин, надлишком озону.

Відбивальні властивості рослинного покриву. Рослинний покрив можна подати як багатошарову систему (рис. 9.9). Кожний листок відбиває приблизно 50 % і пропускає приблизно 50 % оптичного випромінювання. Далі взаємодія випромінювання, яке пройшло через перший шар, з другим шаром також призводить до ділення оптичного випромінювання на дві частини; процес продовжується з кожним шаром. Отже, ефективне відбивання оптичного випромінювання від рослинного покриву принципово відрізняється від ситуації, яка має місце при одному листку.

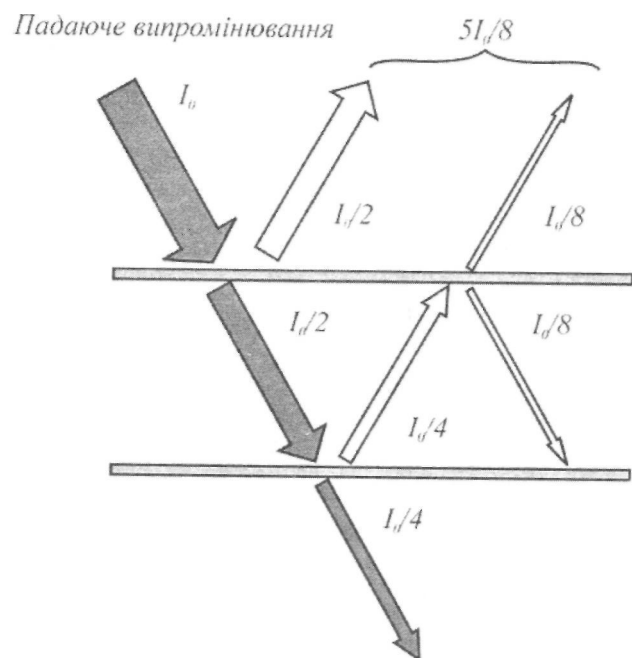


Рис. 9.9. Рослинний покрив як багатошарова система

Вплив різних факторів на відбивання рослинного покриву.

Відбивальні властивості рослинного покриву залежать від геометрії покриву (площі та орієнтації листя, кількості листяних шарів), типу рослин, які утворюють покрив. Крім того, значно впливають метеорологічні та кліматичні умови, висота стояння Сонця, наявність хмар, пилу, аерозолів та забруднень в атмосфері, тип і спектральні властивості ґрунту, агрохімічна обробка полів. Внаслідок цього спектр відбивання рослинного покриву характеризується більш контрастною смугою відбивання у межах 750-1350 нм порівняно зі спектром відбивання поодинокого листка.

9.2.3. Флуоресцентна спектроскопія

Механізми флуоресценції. Процес перетворення світлової енергії Сонця в хімічну енергію рослинних тканин лежить в основі *фотосинтезу*; він складається з таких етапів, як поглинання світла молекулою пігменту, перенос енергії збудження і протікання хімічних реакцій у фотосистемі *ФСП*. Дезбудження поглинутої світлової енергії супроводжується виділенням тепла і випромінюванням світла у вигляді флуоресценції хлорофілу. *Флуоресценція* - це такий процес, який супроводжується переходом з синглетного рівня на основний, причому цей процес перевищує теплове випромінювання і триває проміжок часу значно більший, ніж період світлових коливань. Флуоресценція складається із збудження молекули речовини (*флуорофора*), яка спроможна флуоресцювати на певній довжині світлової хвилі, і випромінювання світла на більшій довжині хвилі. Встановлено, що близько 2-5 % енергії збудження перетворюється у випромінювання енергії хлорофілом. Співвідношення між флуоресценцією хлорофілу і загальним процесом фотосинтезу носять досить складний характер; слід однак зауважити, що процес реєстрації флуоресценції хлорофілу зеленого листка рослини може бути використаний для аналізу стану рослини під впливом різноманітних абіотичних та антропогенних факторів як у лабораторних, так і польових умовах [Techniques..., 1986].

Флуоресцентні властивості окремого листка. Спектр флуоресценції зеленого листка характеризується максимумами при 440-450 нм (синя область), 685-690 нм (червона область). Спектри флуоресценції деяких рослин характеризуються також плечем при 520-530 нм (зелена область).

Згідно із сучасним уявленням, за флуоресценцію в червоній області спектра відповідає хлорофіл *a*. Із флуоресценцією в синій області спектра пов'язані такі хімічні сполуки, як хлорогенова кислота, каваова кислота, кумарини (ескулін і скополетін), стильбени (*і*-стильбен, рапонтинин). Флуорофорами у зеленій області спектра можуть бути алкалоїд берберин і кверцетин. Внесок у флуоресценцію в синій та зеленій областях спектра з боку рибофлавіну, НАДФ і філогідрохінону можна вважати незначним.

Методи флуоресцентної спектроскопії. **Флуориметрія** інтактного листка дає можливість аналізувати залежність форми та інтенсивності спектрів випромінювання при збудженні флуоресценції хлорофілу (рис. 9.10). Недоліком цього методу є довготривалість процесу

запису спектра, під час якого в листку можуть відбуватися певні зміни, викликані індукцією флуоресценції хлорофілу.

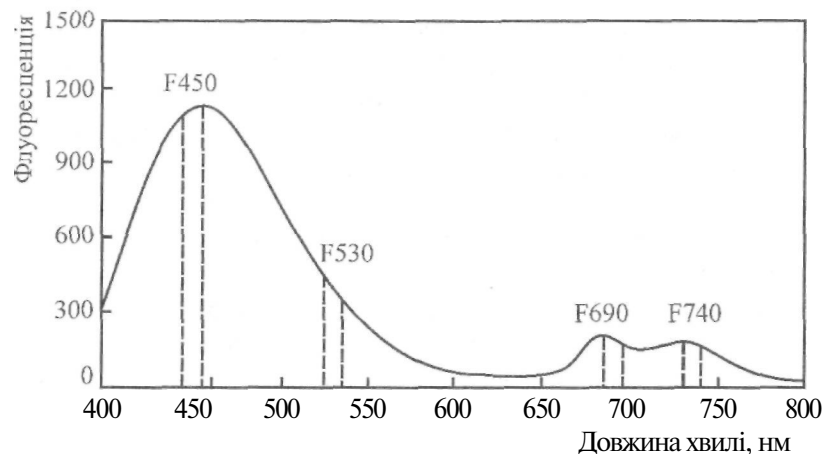


Рис. 9.10. Спектр випромінювання флуоресценції хлорофілу інтактного листка

Реєстрація індукції флуоресценції хлорофілу дає можливість спостерігати часову кінетику інтенсивності флуоресценції, попередньо адаптованого до темноти зеленого листка. Суть у тому, що при освітленні зеленого листка, який знаходився 15-20 хв. у темряві, флуоресценція хлорофілу в ньому набуває індукційної кінетики (відомої як *ефект Каутського* [Kautsky, Hirsch, 1931]). Причому, в цій часовій поведінці флуоресценції хлорофілу можна виділити два інтервали: швидкий ріст флуоресценції до максимального значення / протягом 100-500 мс і повільне спадання флуоресценції до стаціонарного рівня / протягом 3-5 хв. Індукцію флуоресценції можна пояснити порушенням зв'язку між фотосистемами I і II у темряві і переходом фотосинтетичного апарата із стану I у стан II при освітленні. Типову індукційну криву наведено на рис. 9.11, а схему двохвильового флуориметра - на рис. 9.12. Метод безпосередньої реєстрації індукції флуоресценції зеленого зразка не позбавлений певних недоліків - залежності сигналу, що реєструється, від інтенсивності випромінювання збудження, впливу оточуючого освітлення.

Оптичний багатоканальний аналіз (ОМА) базується на одночасній реєстрації флуоресценції в синій, зеленій і червоній ділянках спектра за допомогою поліхроматора з дифракційною ґраткою і лінійки

діодних детекторів (кількість їхня може досягати 512). Збудження флуоресценції хлорофілу здійснюється випромінюванням ультрафіолетового лазера. Фактично така система не записує спектри флуоресценції, а реєструє інтенсивність флуоресценції на всіх довжинах хвиль одночасно. Таким чином, індукцією флуоресценції хлорофілу в даному методі можна знехтувати. Схема ОМА-системи наведена на рис. 9.13.

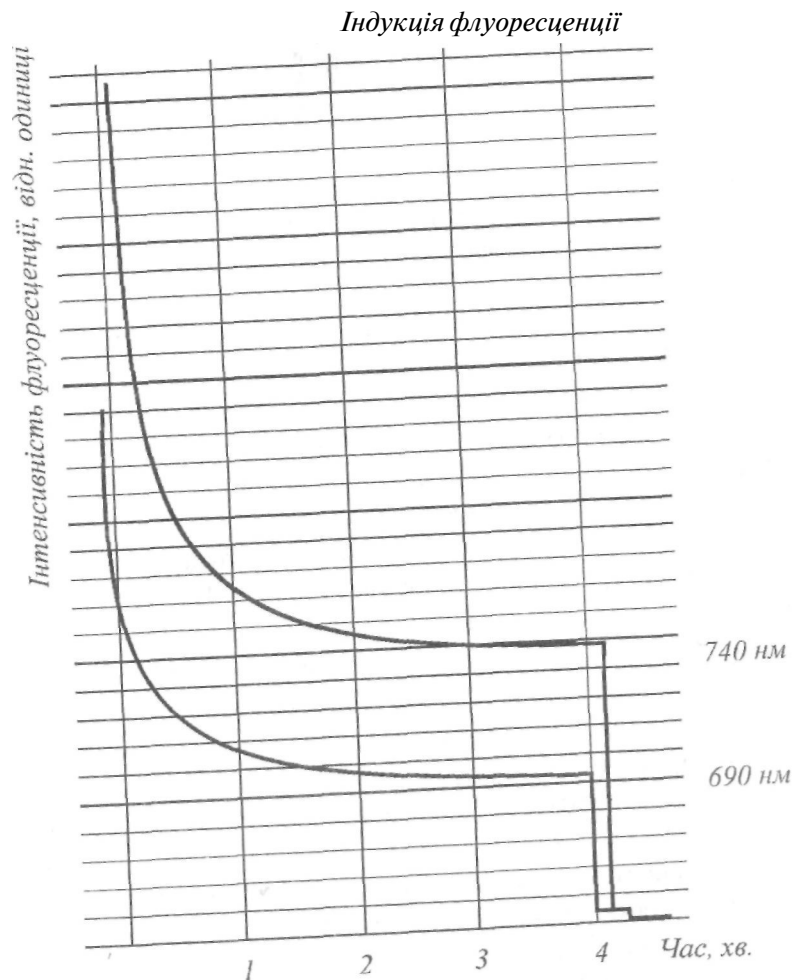


Рис. 9.11. Типова індукційна крива

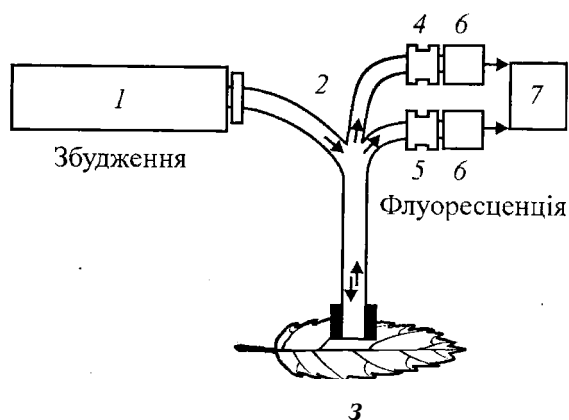


Рис. 9.12. Схема двохвильового флуориметра: 1 - He:Ne-лазер, 2- світловід, 3- листок, 4 - фільтр 690 нм, 5 - фільтр 740 нм, 6 - фотодіоди, 7 - система реєстрації

Імпульсна модуляційна флуориметрія або "РАМ-флуориметрія" - від англ. *Pulse Amplitude Modulation* [Shreiber et al., 1986] передбачає оцінку рівня основної флуоресценції F_o , максимальної флуоресценції F_m , а також значень фотохімічного qQ і нефотохімічного qE коефіцієнтів гасіння. Перехід електронів уздовж електронно-транспортного ланцюга супроводжується зменшенням (гасінням) флуоресценції хлорофілу. Це зменшення відбувається внаслідок окислення акцептора, який являє собою комплекс феофітину і хінонів. Якщо акцептор окислюється завдяки перенесенню електронів до НАДФ і, врешті-решт, до CO_2 , флуоресценція зменшується. Такий процес називається "фотохімічним гасінням" і характеризується коефіцієнтом фотохімічного гасіння qP . У той же час існують інші механізми гасіння нехімічної природи або "нефотохімічного гасіння", які характеризуються коефіцієнтом нефотохімічного гасіння qN . Основними з процесів гасіння є залежне від енергії гасіння, пов'язане з індукованим протонним градієнтом крізь тилакоїдну мембрану, та гасіння, пов'язане з фотоінгібуванням, що викликається надлишковим опромінюванням. Отже, флуоресценція є комплементарним процесом по відношенню до фотохімічних та теплових процесів: вихід флуоресценції тим більший, чим менші витрати енергії на фотохімічні реакції або теплоту.

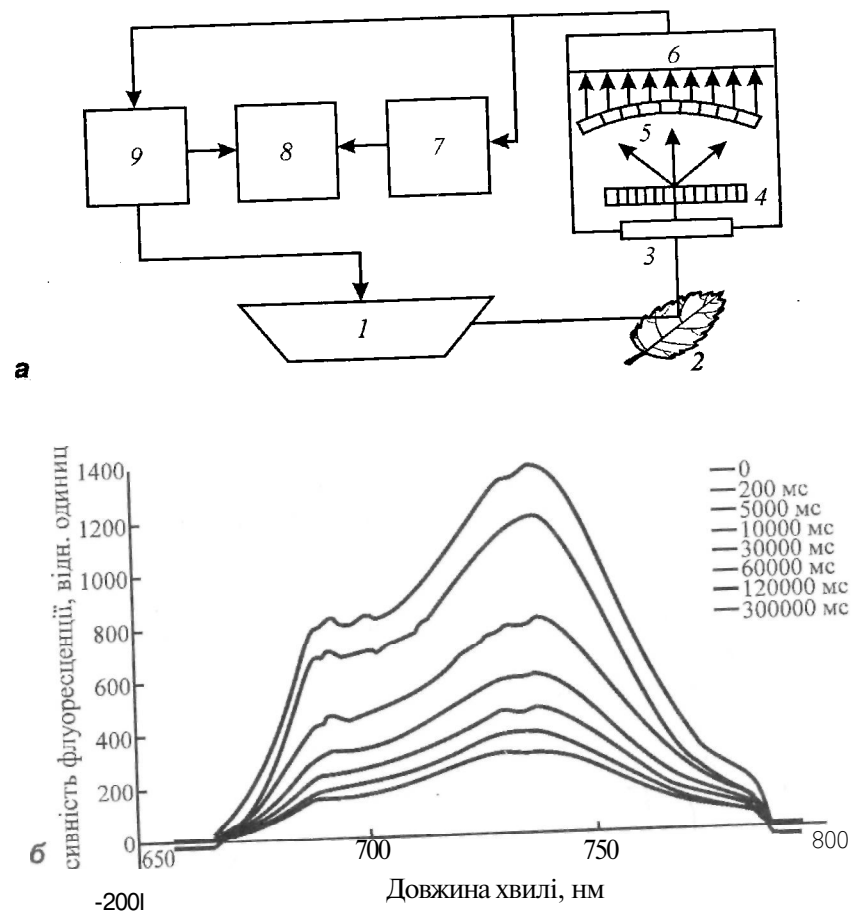


Рис. 9.13. Оптичний багатоканальний аналізатор: а - схема аналізатора: 1 - лазер ультрафіолетового діапазону, 2 - листок, 3 - вікно, 4 - дифракційна решітка, 5 - лінійка діодів, 6 - оптична багатоканальна система, 7 - підсилювач, 8 - система реєстрації, 9 - тригер; б - одночасно зареєстровані спектри випромінювання флуоресценції хлорофілу зеленого листка

Прилад, який реалізує метод імпульсної модуляційної флуориметрії, обладнаний світловим діодом, довжина хвилі випромінювання якого становить 655 нм, а вимірювальні імпульси генеруються з частотою від 600 Гц до 20 кГц та інтенсивністю $0,1 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ ФАР. Крім того,

флуориметр обладнаний галогенною лампою з фільтром, яку використовують для створення діючого (до $5000 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$) та насичуючого (до $15000 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$) випромінювання. Принцип дії амплітудно-модульованої флуориметрії полягає у збудженні флуоресценції серією світлових імпульсів. Інтенсивності цих імпульсів недостатньо, щоб викликати фотосинтез, але достатньо для стимулювання сигналу флуоресценції, що відповідає початковому рівню F_0 . Момент включення такого “вимірювального” імпульсу позначений літерою A для адаптованого до темряви зразка і літерою A' для адаптованого до світла зразка (рис. 9.14). Далі зразок освітлюють інтенсивним світловим імпульсом, який викликає “насичення” реакційних центрів та їхнього запирання. Закриті реакційні центри відновлюються і беруть участь у фотохімічних реакціях. У цьому разі інтенсивність флуоресценції збільшується до максимального рівня F_m для адаптованих у темряві зразків та до F_m' для зразків, що опромінюються діючим світлом (точки B і B' , рис. 9.14). Імпульси насичення, які повторюються через кожні 10 с, повністю ослаблюють первинний акцептор Q_A ФСII. Таким чином, ланцюг перенесення електронів між двома фотосистемами швидко переривається. Більше того, внаслідок дії насичуючого імпульсу фотохімічне гасіння флуоресценції сходиться нанівель, тоді як нефотохімічне гасіння продовжується.

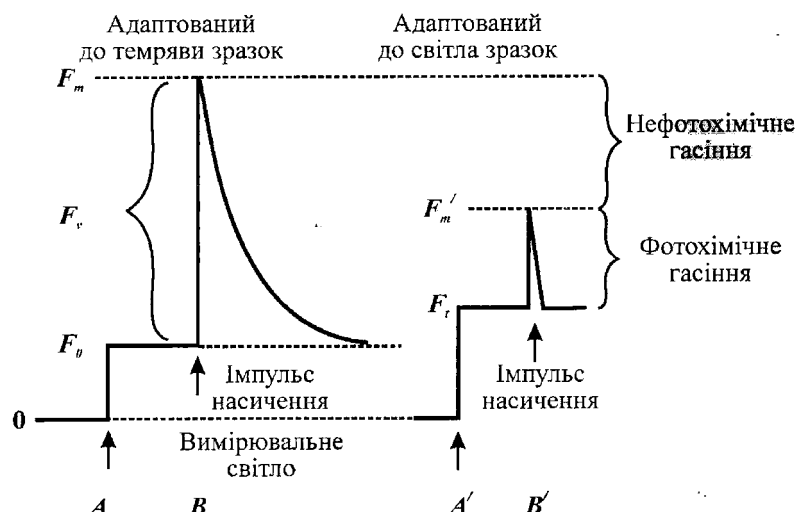


Рис. 9.14. Принцип амплітудно-модульованої флуориметрії: A та A' - моменти включення “вимірювального” імпульсу для адаптованих до темряви та до світла зразків відповідно, B та B' - моменти освітлення зразків імпульсом насичення

Флуоресцентні зображення листка було отримано за допомогою системи, яка містить як джерело збудження флуоресценції $Nd-YAG$ -лазер, що працює в режимі модульованої добротності. Лазерний промінь, збільшений за діаметром, опромінює листок. Випромінювання флуоресценції подається на систему флуоресцентних зображень, яка складається з інтерференційного фільтра, лінзи, інтенсифікатора зображень та відеокамери, зв'язаної з комп'ютером (рис. 9.15). Таким приладом можна реєструвати флуоресцентне поле листка по всій його поверхні та вимірювати профілі інтенсивності флуоресценції вздовж та впоперек листка.

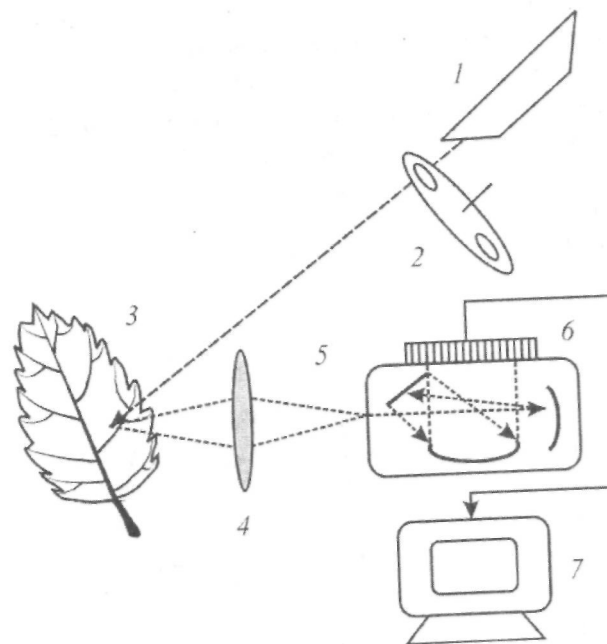


Рис. 9.15. Система флуоресцентних зображень: 1 – He:Ne-лазер, 2 – модулятор, 3 – листок, 4 – лінза, 5 – спектрометр, 6 – CCD-детектор, 7 – комп'ютер

Лазерний спектрофлуориметр для вимірювання флуоресценції рослинних покривів у режимі ближнього поля складається з лазера на барвниках як джерела збудження флуоресценції (джерелом накачування для цього лазера був ексимерний лазер $Xe-Cl$ з довжиною хвилі 308 нм), телескопа та багатоканального спектрального аналізатора. Випромінювання лазера на барвниках направляють на рослинний покрив, який

досліджують. Випромінювання флуоресценції надходить крізь телескоп на багатоканальний аналізатор, який обладнаний дифракційною решіткою і лінійкою детекторів.

Флуоресцентні індекси. Функції цих індексів можуть виконувати деякі флуоресцентні параметри, які використовуються для кількісної оцінки тих змін, що набуває рослина внаслідок стресових умов. Під час використання методу спектрофлуориметрії таким індексом може бути відношення $F(690)/F(740)$, де $F(690)$ та $F(740)$ – інтенсивність флуоресценції на довжинах хвиль 690 нм і 740 нм відповідно (рис. 9.16). При реєстрації індукції флуоресценції використовують індекс життєздатності $Rfd = f_d/f_s$, який вимірюють на двох довжинах хвиль: $Rfd(690)$ і $Rfd(740)$ та індекс адаптації до стресів $A_p = 1 - [Rfd(740)+1]/[Rfd(690)+1]$, де $f_d = f_m - f_s$ – зменшення флуоресценції, f_m – максимальна флуоресценція, f_s – стаціонарна флуоресценція (див. рис. 9.11).

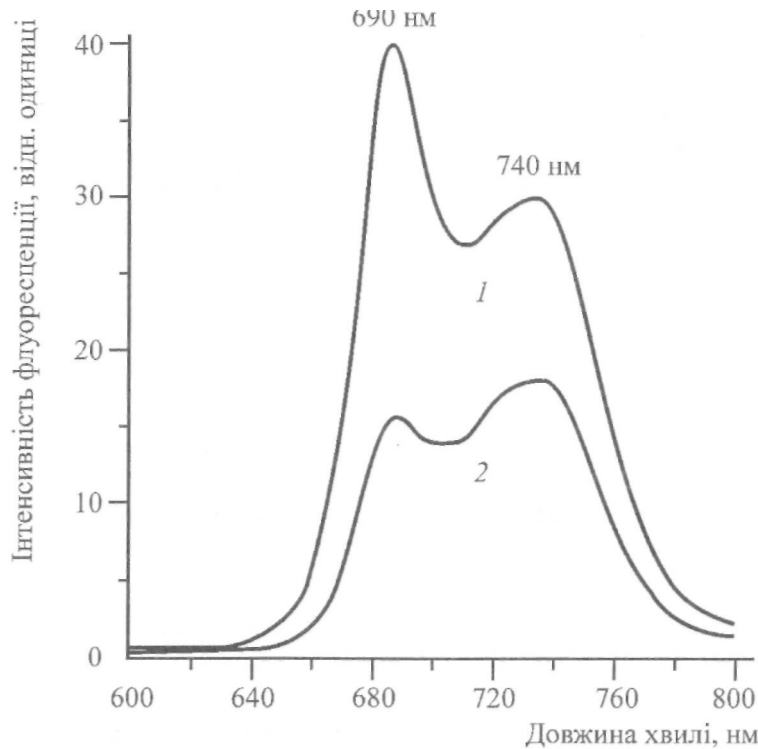


Рис. 9.16. Спектри випромінювання флуоресценції хлорофілу з максимумами при 690 нм та 740 нм: 1, 2 – верхня та нижня сторони листка відповідно

Фотосинтетичну активність адаптованих до темряви зразків оцінюють при реалізації РАМ-флуориметрії за допомогою *оптимального квантового виходу* $Y_{om} = F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$, де F_v/F_m – відношення змінної флуоресценції $F_v = F_m - F_0$ до максимальної флуоресценції F_m , що відповідає закритим реакційним центрам ФСII; F_0 – початкова флуоресценція, яка відповідає відкритим реакційним центрам фотосистеми II (ФСII). Крім того, є можливість визначення коефіцієнтів фотохімічного $qP = (F_m' - F)/(F_m' - F_0)$ і нефотохімічного $qN = (F_m - F_m')/(F_m - F_0)$ та $NPQ = (F_m - F_m')/F_m$ гасіння, адаптованих до темряви зразків, де F_m' – максимальна інтенсивність флуоресценції освітленого зразка, F – інтенсивність флуоресценції в певний момент часу.

Корисну інформацію можна також отримати і без темнотної адаптації зразка. Якщо освітлювати зразок світлом високої інтенсивності, реакційний центр ФСII бере участь у поглинанні світла, захопленні енергії та перенесенні електронів – усі ці процеси тривають певний час, протягом якого реакційний центр є “закритим”. Чим більше реакційних центрів закрито, тим менша ефективність фотосинтезу.

Для кількісної оцінки ефективності фотосинтезу використовують такий параметр, як *ефективний квантовий вихід* фотосинтезу $Y_{ef} = (F_m' - F)/F_m' = \Delta F/F_m'$ і *відносну швидкість електронного транспорту* $ETR = \Delta F/F_m' \cdot \Phi AP$, де ΦAP – швидкість потоку фотонів фотосинтетично активного випромінювання, яка вимірюється у $\mu\text{моль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$.

Важливими параметрами, що характеризують процес фотосинтезу, є *фотосинтетична ефективність*, що визначається як лінійна ділянка залежності відносної швидкості електронного транспорту $ETR = \text{від інтенсивності діючого світла } I$ (тут інформативним є нахил $\phi_{\text{макс}}$ залежності $ETR = f(I)$), а також *фотосинтетична здатність*, що відповідає максимальному значенню відносної швидкості електронного транспорту $ETR_{\text{макс}}$, або насиченню кривої $ETR = f(I)$. Типову світлову криву наведено на рис. 9.17. Тут 1, 2 – різні рівні насичення світлових кривих, що відповідають різним значенням фотосинтетичної здатності зразка, *A* – область між лінійною ділянкою кривої $ETR = f(I)$, екстрапольованою до перетину з рівнем насичення, та самою кривою, яка відповідає кількості поглинутого світла і яка може бути в принципі використана для фотосинтезу, але губиться через внутрішні процеси, що відбуваються у фотосинтетичному апараті; *B* – площа між двома кривими $ETR = f(I)$, зареєстрованими при оптимальних та надлишкових інтенсивностях світла, що відповідає втратам енергії за рахунок

фотоінгібування, *C* - площа, що відповідає зменшеній внаслідок фотоінгібування поглинутій світловій енергії.

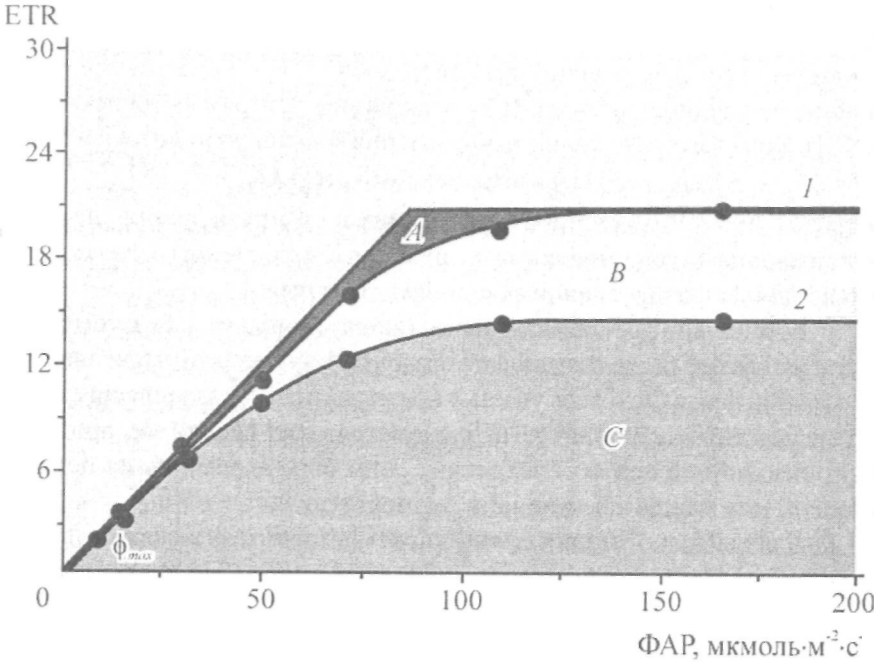


Рис. 9.17. Типова світлова крива (пояснення у тексті)

Вплив різних факторів на флуоресцентні властивості окремого листка. На форму спектра випромінювання флуоресценції листка впливають: вміст хлорофілу, фаза розвитку листка, бік та сегмент листка, його вік, ярус рослини, на якому листок знаходиться, механічні пошкодження, дегідратація, екстремальні температури, дефіцит азоту, сольовий дисбаланс, забруднення.

Флуоресцентні властивості рослинних покривів. Флуоресценція рослинних покривів у природних умовах дещо відрізняється від тієї, що спостерігається на рівні окремого листка. По-перше, слід відзначити неоднорідність розподілу хлорофілу серед рослин. Ця гетерогенність пов'язана з різним віком листка і, відповідно, з неоднаковою швидкістю фотосинтезу, концентрацією пігментів, залежністю фізіологічного стану рослин від умов природного освітлення, внесення агрохімічних препаратів, водних і температурних стресів, часу доби та пори року. Експеримен-

тальні дані свідчать про те, що спектр випромінювання флуоресценції характеризується зменшенням на 25 % максимуму в синій області спектра та майже повним пригніченням червоних максимумів при переході від окремого листка до рослинного покриву, якщо довжина хвилі збудження дорівнює 337 нм. У разі збудження на довжині хвилі 632 нм спостерігається інтенсивне зростання флуоресценції в червоній області спектра. Це можна пояснити тим, що ультрафіолетове випромінювання не проходить крізь епідерміс і не досягає мезофільних клітин.

Вплив різних факторів на флуоресценцію рослинного покриву. Метод флуоресцентної спектроскопії дає можливість реєструвати і аналізувати вплив різноманітних природних і антропогенних стресів на рослинні покриви, а саме: агрохімічних препаратів, зневоднення, механічних пошкоджень, температури, недостачі азоту, забруднення біосфери тощо.

9.3. ПЕРЕНОС ТЕПЛОТИ

9.3.1. Процеси тепловіддачі

Самочинний необоротний процес переносу теплоти, обумовлений градієнтом температури, називається *теплообміном*. Теплообмін, який здійснюється між поверхнею тіла та навколишнім середовищем, називається *тепловіддачею*. Для листка процеси тепловіддачі складаються в основному з теплового випромінювання, конвекції, теплопровідності та випаровування (транспірації).

9.3.2. Обмін через випромінювання

Інфрачервоне (або теплове) випромінювання утворюється будь-яким об'єктом, температура якого перевищує 0 К. Згідно із законом зміщення Віна довжина хвилі λ_{max} , на яку припадає максимум енергії в спектрі рівноважного випромінювання, обернено пропорційна абсолютній температурі T тіла, що випромінює:

$$\lambda_{max} = 2,9 \cdot 10^{-3} \cdot T^{-1} (м). \tag{9.12}$$

Оскільки температура довкілля становить близько 300 К, довжина хвилі λ_{max} наближається до 10 мкм. Понад 99 % випромінювання з боку довкілля має довжину хвилі близько 4 мкм, яке належить середній

інфрачервоній області спектра. Атмосферне випромінювання, обумовлене участю молекул води та двоокису вуглецю, займає область 5–13 мкм. Інтенсивність цього випромінювання залежить від концентрації атмосферних газів, пилу та хмарності. Таким чином, основний вклад у постачання листку інфрачервоного випромінювання здійснюється з боку довкілля (в першу чергу, земної поверхні) та атмосфери. Цей процес описується доданком $a_{лц}\sigma(T_A^4 + \epsilon_3 T_3^4)$ в рівнянні (9.7). Тут $a_{лц}$ – коефіцієнт поглинання листка в інфрачервоній області спектра, який становить 0,95–0,98.

Інфрачервоне (теплове) випромінювання також утворюється листком, температура якого становить також близько 300 К.

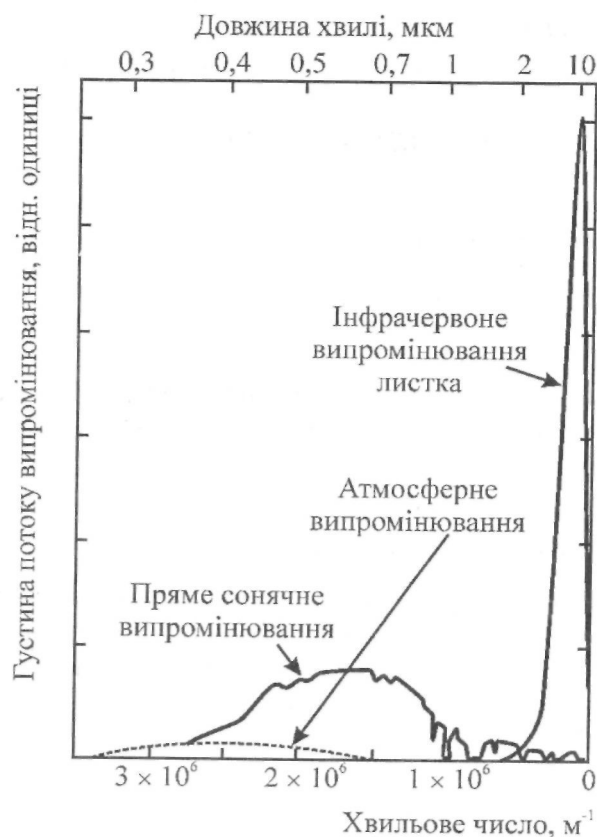


Рис. 9.18. Спектральний розподіл сонячного (прямого та дифузного) випромінювання та інфрачервоного випромінювання листка

На рис. 9.18 наведено спектральний розподіл сонячного (прямого та дифузного) випромінювання та інфрачервоного випромінювання листка. Якщо інтенсивність сонячного випромінювання дорівнює близько $840 \text{ Вт}\cdot\text{м}^{-2}$, то інтенсивність інфрачервоного випромінювання листка наближається до $900 \text{ Вт}\cdot\text{м}^{-2}$. Максимум інфрачервоного випромінювання листка припадає на довжину хвилі 10 мкм. Процес інфрачервоного випромінювання листка описується доданком $2\epsilon_{лц}\sigma T_{лц}^4$ у рівнянні (9.7). Тут $\epsilon_{лц}$ – випромінювальна здатність листка, яка становить $\epsilon_{лц} = 0,96$ (хоча може зменшуватися до значень $\epsilon_{лц} = 0,92$) [Gates, 1980]. Типові значення величин, що характеризують випромінювальний баланс (табл. 9.2), дають можливість оцінити внесок кожного з процесів у поглинання та інфрачервоне випромінювання листка.

Таблиця 9.2.

Типові значення величин, що характеризують випромінювальний баланс листка [Nobel, 1983]

Умови	$E_{с\downarrow}$, $\text{Вт}\cdot\text{м}^{-2}$	$a_{лц}(1+a_3)E_{с\downarrow}$, $\text{Вт}\cdot\text{м}^{-2}$	T_3 , $^{\circ}\text{C}$	T_A , $^{\circ}\text{C}$	$a_{лц}\sigma(T_A^4 + \epsilon_3 T_3^4)$, $\text{Вт}\cdot\text{м}^{-2}$	$T_{лц}$, $^{\circ}\text{C}$	$2\epsilon_{лц}\sigma T_{лц}^4$, $\text{Вт}\cdot\text{м}^{-2}$	R , $\text{Вт}\cdot\text{м}^{-2}$
Ясний день, рівень моря	840	605	20	-20	624	25	859	370
Ясний день, 2000 м	1050	756	20	-25	607	36	993	370
Срібlistий листок ($a=0,5$), 2000 м	1050	630	20	-25	607	26	867	370
Хмарна ніч, рівень моря	0	0	0	1	614	1	614	0
Ясна ніч, рівень моря	0	0	0	-20	530	-1	597	-67

Примітка. Умовні позначення: $E_{с\downarrow}$ – сумарна енергетична освітленість сонячним випромінюванням земної поверхні, $a_{лц}(1+a_3)E_{с\downarrow}$ – поглинуте сонячне випромінювання, T_3 – температура ґрунту, T_A – температура атмосфери, $a_{лц}\sigma(T_A^4 + \epsilon_3 T_3^4)$ – поглинуте інфрачервоне випромінювання, $T_{лц}$ – температура листка, $2\epsilon_{лц}\sigma T_{лц}^4$ – інфрачервоне випромінювання листка, R – сумарне випромінювання.

Приклад. Розрахувати випромінювальний баланс листка при таких параметрах: сумарна енергетична освітленість сонячним випромінюванням земної поверхні $E_{cl} = 840 \text{ Вт} \cdot \text{м}^{-2}$, коефіцієнт поглинання листка у видимій області спектра $a_{\lambda} = 0,6$, коефіцієнт поглинання листка в інфрачервоній області спектра $a_{\mu} = 0,96$, коефіцієнт відбивання земної поверхні $a_z = 0,20$, випромінювальна здатність листка в інфрачервоній області спектра $\varepsilon_{\lambda} = 0,96$, температура земної поверхні $T_z = 293 \text{ К}$, температура атмосфери $T_A = 253 \text{ К}$, температура листка $T_{\lambda} = 298 \text{ К}$.

Розв'язання. Поглинуте у видимій області спектра випромінювання дорівнює:

$$a_{\lambda}(1+a_z)E_{cl} = 0,6 \cdot (1 + 0,20) \cdot 840 \text{ Вт} \cdot \text{м}^{-2} = 605 \text{ Вт} \cdot \text{м}^{-2}.$$

Поглинуте в інфрачервоній області спектра випромінювання дорівнює:

$$a_{\mu}(\sigma T_A^4 + \varepsilon_z \sigma T_z^4) = 0,96 \cdot 5,67 \cdot 10^{-8} \text{ Вт} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{К}^{-4} [(293 \text{ К})^4 + (253 \text{ К})^4] = 624 \text{ Вт} \cdot \text{м}^{-2}.$$

Інфрачервоне випромінювання листка визначають за виразом:

$$2\varepsilon_{\lambda}\sigma T_{\lambda}^4 = 2 \cdot 0,96 \cdot 5,67 \cdot 10^{-8} \text{ Вт} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{К}^{-4} \cdot (298 \text{ К})^4 = 859 \text{ Вт} \cdot \text{м}^{-2}.$$

Звідси сумарне випромінювання становить:

$$R = 605 \text{ Вт} \cdot \text{м}^{-2} + 624 \text{ Вт} \cdot \text{м}^{-2} - 859 \text{ Вт} \cdot \text{м}^{-2} = 370 \text{ Вт} \cdot \text{м}^{-2}.$$

9.3.3. Обмін через конвекцію

Конвекція – перенесення теплоти в рідинах, газах або сипких середовищах потоками речовини. Є різні види конвекції залежно від причин, що її породжують. *Вільна конвекція* виникає в полі сили тяжіння через неоднорідності густини, які спричинюються різницею температур. Нагріта речовина під впливом архімедової сили переміщується відносно менш нагрітої речовини у напрямку, протилежному напрямку сили тяжіння. *Вимушена конвекція* викликається зовнішнім механічним впливом на середовище – наприклад, за рахунок вітру. Збільшення швидкості вітру викликає збільшення кількості теплоти, розсіяної завдяки вимушеній конвекції. Поблизу поверхні листка утворюється *граничний шар* повітря, в якому відбувається перехід від нерухомого повітря до повітряного потоку. Ефективна товщина граничного шару $d_{\text{сп}}$ залежить від швидкості вітру та розмірів листка [Nobel, 1983]:

$$\delta_{\text{сп}}(\text{мм}) = 4,0 \sqrt{\frac{L(\text{м})}{V(\text{м/с})}}, \quad (9.13)$$

де L – середній розмір листка, який вимірюють у напрямку вітру, V – швидкість вітру. Коефіцієнт 4,0 має розмірність $\text{м} \cdot \text{с}^{1/2}$. Залежність ефективної товщини граничного шару $\delta_{\text{сп}}$ від швидкості вітру та розмірів листка проілюстрована у табл. 9.3.

Таблиця 9.3.

Залежність ефективної товщини граничного шару d від швидкості вітру та розмірів листка

$L, \text{м}$	$v, \text{м} \cdot \text{с}^{-1}$						
	0,10	0,28	0,45	1,00	2,78	4,47	10,00
0,002	0,57	0,34	0,27	0,179	0,107	0,085	0,057
0,01	1,26	0,76	0,60	0,4	0,24	0,189	0,126
0,05	2,8	1,69	1,33	0,89	0,54	0,42	0,28
0,25	6,3	3,8	3,0	2,0	1,20	0,95	0,63
0,50	8,9	5,3	4,2	2,8	1,70	1,34	0,89

Приклад. Розрахувати товщину граничного шару для плоского листка довжиною 10 см, якщо температура листка $T_{\lambda} = 25^{\circ}\text{C}$, температура оточуючого повітря $T = 20^{\circ}\text{C}$, а швидкість вітру $0,8 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$.

Розв'язання. Підставляємо числові дані у рівняння (9.9):

$$\delta_{\text{сп}}(\text{мм}) = 4,0 \sqrt{\frac{L(\text{м})}{V(\text{м/с})}} = 4,0 \sqrt{\frac{0,10 \text{ м}}{0,8 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}}} = 1,4 \text{ мм}.$$

Для листків та рослинних продуктів циліндричної форми товщина граничного шару визначається за виразом:

$$\delta_{\text{сп}}(\text{мм}) = 5,8 \sqrt{\frac{D(\text{м})}{V(\text{м/с})}} \quad (9.14)$$

де D – діаметр циліндра.

Для визначення товщини граничного шару поблизу поверхні рослинних об'єктів сферичної форми доцільно використовувати такий вираз:

$$\delta_{zp}(\text{мм}) = 2,8 \sqrt{\frac{D(\text{м})}{V(\text{м/с})}} + \frac{0,25}{V(\text{м/с})}, \quad (9.15)$$

де D – діаметр сфери.

Для оцінки густини конвекційного потоку теплоти застосовують рівняння:

$$J_c = h_c(T_a - T_n) = k_l V^{0.5} L^{-0.5} (T_a - T_n), \quad (9.16)$$

де $h_c = k_l V^{0.5} L^{-0.5}$ – коефіцієнт конвекції, $k_l = 9,14 \text{ Вт} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-0.5} \cdot \text{°C}^{-1}$ – коефіцієнт пропорційності, $V (\text{м} \cdot \text{с}^{-1})$ – швидкість руху повітря вздовж поверхні листка (швидкість конвекційного потоку), $L(\text{м})$ – характеристичний розмір листка, T_a – температура листка, T_n – температура повітря.

9.3.4. Обмін через теплопровідність

Теплопровідність – перенесення тепла від більш нагрітих тіл до менш нагрітих, що призводить до вирівнювання температури. Тепловий потік J_Q , що проходить через одиницю площі подвійного граничного шару за одиницю часу та виноситься конвекційним потоком, залежить від коефіцієнта теплопровідності λ_n повітря (табл. 9.4) та градієнта температури $\frac{\partial T}{\partial x}$:

$$J_Q = -2\lambda_n \frac{\partial T}{\partial x} = 2\lambda_n \frac{(T_a - T_n)}{\delta_{zp}}, \quad (9.17)$$

де тепловий потік J_Q вимірюється у $\text{Вт} \cdot \text{м}^{-2}$. Тепловий потік вважається додатним, якщо теплота переноситься з листка у повітря, і від'ємним у протилежному разі.

Приклад. Визначити тепловий потік J_Q , обумовлений теплопровідністю, для плоского листка довжиною 10 см, якщо температура листка $T_a = 25 \text{ °C}$, температура оточуючого повітря $T_n = 20 \text{ °C}$, а товщина граничного шару дорівнює 1,4 мм.

Розв'язання. Підставимо числові дані у рівняння (9.13):

$$J_Q = 2\lambda_n \frac{(T_a - T_n)}{\delta_{zp}} = \frac{2 \cdot 0,0259 \text{ Вт} \cdot \text{м}^{-1} \cdot \text{°C} (25 \text{ °C} - 20 \text{ °C})}{1,4 \cdot 10^{-3} \text{ м}} = 190 \text{ Вт} \cdot \text{м}^{-2}.$$

Таблиця 9.4.

Значення коефіцієнта теплопровідності повітря

Коефіцієнт теплопровідності сухого повітря, $\text{Вт} \cdot \text{м}^{-1} \cdot \text{K}^{-1}$	Температура повітря, °C
0,0237	-10
0,0243	0
0,0250	10
0,0257	20
0,0264	30
0,0270	40
0,0277	50

Для рослинних об'єктів циліндричної форми радіусом r тепловий потік J , обумовлений теплопровідністю, визначається за виразом:

$$J_Q = \frac{\lambda_n (T_u - T_n)}{r \ln \left(\frac{r + \delta_{zp}}{r} \right)} \quad (9.18)$$

де T – температура поверхні циліндричного об'єкта, T_n – температура оточуючого повітря.

Для рослинних об'єктів сферичної форми радіусом r тепловий потік J_n , обумовлений теплопровідністю, визначається так:

$$J_Q = \frac{(r + \delta_{zp}) \lambda_n (T_{сф} - T_n)}{r \delta_{zp}}, \quad (9.19)$$

Де $T_{сф}$ – температура поверхні сферичного об'єкта.

9.3.5. Обмін через випаровування

Процес переносу маси (водяної пари) через випаровування було розглянуто у розділі 7.1 "Транспірація". Метою даного розділу є вивчення процесу переносу теплоти через випаровування. Відомо, що транспіраційний потік залежить від градієнта тиску, який існує між листком та оточуючим повітрям і являє собою рушійну силу:

$$J_m \approx e_a - e_n, \quad (9.20)$$

де e_a та e_n – тиск водяної пари в листку та повітрі відповідно.

З урахуванням опору, якого зазнає транспіраційний потік з боку листка (R_a) та граничного шару (R_n), можна записати таке рівняння:

$$J_m \approx \frac{e_a - e_n}{R_a + R_n}. \quad (9.21)$$

Слід відзначити, що внутрішній повітряний простір листка насичений (або майже насичений) водяною парою [Hopkins, 1999]. Отже, рівняння для транспіраційного потоку матиме такий вигляд:

$$J_m = \frac{E_a - rE_n}{R_a + R_n}, \quad (9.22)$$

де E_a та E_n – тиск насиченої пари у внутрішньому повітряному просторі листка та у зовнішньому повітрі відповідно, r – відносна вологість зовнішнього повітря (яка змінюється від 0 до 1,0).

Використовуючи рівняння (7.6), останній вираз можна перетворити так:

$$J_m = \frac{D(E_a - rE_n)}{\Delta z}, \quad (9.23)$$

де D – коефіцієнт дифузії, Δz – відстань, уздовж якої відбувається потік.

У процесі випаровування молекули рідини з найбільшою швидкістю і кінетичною енергією залишають поверхню листка, в результаті чого температура поверхні знижується. Отже, перенос маси внаслідок транспірації супроводжується переносом теплоти. Втрати теплоти через

пароутворення λE залежать від прихованої теплоти пароутворення λ (яка при 30 °C дорівнює для води $2,43 \cdot 10^6$ Дж·кг⁻¹) та швидкості транспірації E .

Типове значення енергії, необхідної для випаровування одиниці кількості води з поверхні листка при певній температурі, становить $E = 4$ ммоль·м⁻²·с⁻¹. Отже, транспіраційний потік, завдяки якому відбувається перенос теплоти на певну ефективну відстань Δz , можна визначити за таким виразом:

$$J_Q = \lambda E = \lambda \frac{D(E_a - rE_n)}{\Delta z}. \quad (9.24)$$

Приклад. Визначити приховану теплоту пароутворення λ води в кДж·моль⁻¹, якщо вона становить: а) $\lambda = 2,430 \cdot 10^6$ Дж·кг⁻¹ при температурі 30 °C; б) $\lambda = 2,501 \cdot 10^6$ Дж·кг⁻¹ при температурі 0 °C.

Розв'язання. Молярна маса води дорівнює сумі атомних мас атомів у молекулі, тобто $M = 2 \cdot 1,00797 + 1 \cdot 15,9994 = 18,0153$. Отже, один моль води (грам-моль, г-моль) дорівнює 18,0153 г. Приховану теплоту пароутворення у кДж·моль⁻¹ можна визначити за виразом:

$$\lambda (\text{кДж} \cdot \text{моль}^{-1}) = \lambda (\text{Дж} \cdot \text{кг}^{-1}) \cdot M.$$

Звідси, прихована теплота пароутворення при температурі 30 °C дорівнює $\lambda = 2,430 \cdot 10^6$ Дж·кг⁻¹ · 18,0153 · 10⁻³ кг = 43,78 кДж·моль⁻¹, а при температурі 0 °C $\lambda = 2,501 \cdot 10^6$ Дж·кг⁻¹ · 18,0153 · 10⁻³ кг = 45,06 кДж·моль⁻¹.

Приклад. Визначити транспіраційний потік через мезофільную тканину листка, якщо прихована теплота пароутворення при температурі 25 °C дорівнює $\lambda = 44,0$ кДж·моль⁻¹.

Розв'язання. Використовуємо формулу (9.24), в яку підставляємо числові значення:

$$J_Q = \lambda E = 44,0 \cdot 10^3 \text{ Дж} \cdot \text{моль}^{-1} \cdot 4 \cdot 10^{-3} \text{ моль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1} = 176 \text{ Вт} \cdot \text{м}^{-2}.$$

Повернемося до рівняння (9.21). Опір R_n , якого зазнає транспіраційний потік з боку граничного шару, залежить від розмірів листка A (уздовж напрямку повітряного потоку) і B (уперек напрямку повітряного потоку), а також від швидкості V поширення вітру [Gates, 1980]:

$$R_n = k_2 \frac{A^{0.3} B^{0.2}}{V^{0.5}}, \quad (9.25)$$

де $k_2 = 200$ с^{1/2}·м⁻¹.

Отже, рівняння, що характеризує **стаціонарний енергетичний баланс** листка, має такий вигляд:

$$Q_A = 2\epsilon_A \sigma T_A^4 + k_f V^{0.5} L^{-0.5} (T_a - T_n) + \lambda \frac{E_a - rE_n}{R_a + k_2 \left(\frac{A^{0.3} B^{0.2}}{V^{0.5}} \right)}, \quad (9.26)$$

де Q_A - поглинута листком енергія

9.3.6. Температура листка

Температура листка залежить від багатьох параметрів - випромінювання, що падає на листок, температури і відносної вологості оточуючого повітря, швидкості вітру, швидкості транспірації. Для фіксованих певних параметрів (розмір листка 0,05 м, внутрішній опір водному потоку $200 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$, температура повітря 30°C , відносна вологість 50 %) залежність температури листка від випромінювання, конвекції та транспірації можна подати у вигляді табл. 9.5.

Таблиця 9.5.

Температура листка при різних умовах [Gates, 1980]

R_i , $\text{Вт} \cdot \text{м}^{-2}$	Вплив лише R_n	Вплив $R_n + C$			Вплив $R_n + C + T$		
		$V=0,1$ $\text{м} \cdot \text{с}^{-1}$	$V=1,0$ $\text{м} \cdot \text{с}^{-1}$	$V=5,0$ $\text{м} \cdot \text{с}^{-1}$	$V=0,1$ $\text{м} \cdot \text{с}^{-1}$	$V=1,0$ $\text{м} \cdot \text{с}^{-1}$	$V=5,0$ $\text{м} \cdot \text{с}^{-1}$
419	20,0	27,0	28,7	29,4	23,7	26,0	27,8
698	60,0	41,0	34,6	32,3	34,1	31,3	30,7
977	89,2	55,0	40,5	35,1	44,5	36,8	34,4

Примітка. Умовні позначення: R - поглинуте випромінювання, R_n - пере-випромінювання, C - конвекція, G - транспірація, V - швидкість вітру.

Видно, що під впливом лише падаючого випромінювання температура листка зростає від 20°C до $89,2^\circ \text{C}$. Починаючи з інтенсивності випромінювання $698 \text{ Вт} \cdot \text{м}^{-2}$ конвекційні потоки зменшують температуру листка, причому рівень зменшення залежить від швидкості V вітру, а транспірація посилює процес охолодження листка.

9.4. ПРАКТИЧНІ ЗАСТОСУВАННЯ ПЕРЕНОСУ ТЕПЛОТИ

9.4.1. Термографія листка

Метод реєстрації температури листка називається *термографією*. Процеси транспірації та інфрачервоного випромінювання листка супроводжуються певними змінами температури його поверхні. Застосування чутливого в інфрачервоній області спектра сенсора, який поступово сканує цю поверхню, дає можливість проаналізувати просторовий розподіл температури листка з точністю до $0,07^\circ \text{C}$. Метод інфрачервоної термографії застосовується для дослідження процесів транспірації, впливу на ці процеси конвекційних потоків (рис. 9.19). Кожного року фермери, які вирощують фрукти, овочі та квіти, зазнають збитків від весняних заморозків на мільйони доларів. Застосування інфрачервоної термографії дозволяє визначити внутрішні та зовнішні фактори, які відповідають за температурні пошкодження рослинної продукції, досліджувати механізми охолодження та замерзання листка.

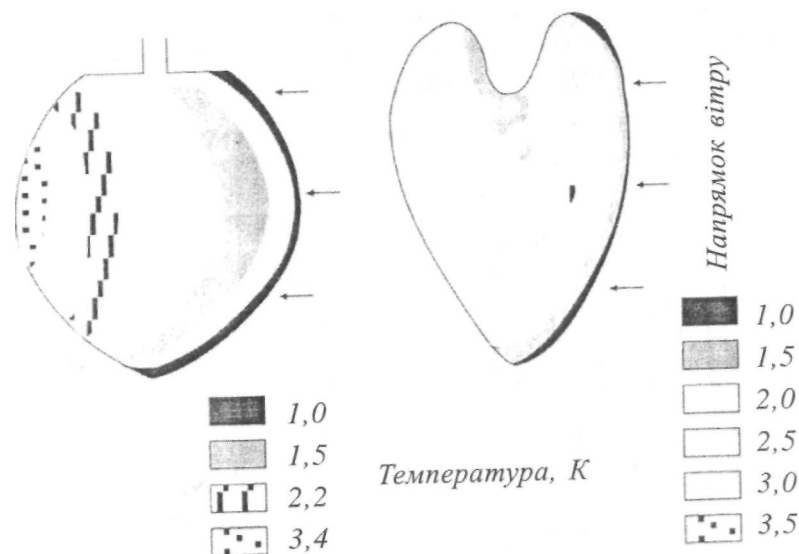


Рис. 9.19. Техніка інфрачервоної термографії, що застосовується для дослідження процесів транспірації та впливу на ці процеси конвекційних потоків

Важливою є проблема впливу на рослини патогенних організмів, які викликають загибель клітин, що супроводжується відповідною зміною температури. Термографія здатна виявити локальні області на поверхні листка, уражені інфекцією.

9.4.2. Дистанційне зондування на основі реєстрації теплового випромінювання

Теплове випромінювання рослинних покривів та земної поверхні здатне поширюватися крізь атмосферу завдяки так званім "вікнам прозорості" у спектрі пропускання атмосфери в інфрачервоній області спектра (рис. 9.20). Це теплове інфрачервоне випромінювання реєструється за допомогою техніки, схожої на багатоспектральне сканування, але в діапазоні 8-14 мкм. Характер зображення при цьому залежить від температури об'єкта та його випромінювальної здатності. Теплові сенсори, які встановлюються на авіаносіях, що зондують об'єкти на невеликих висотах, забезпечують високу роздільну здатність (близько метра), тоді як на супутниках теплові сенсори розділяють простори розмірами 700-900 м. Сучасні прилади теплового зондування спроможні реєструвати різницю температур близько 0,4 К. До недоліків слід віднести вплив метеорологічних умов на результати вимірювань; зондуванню ґрунту підлягає лише шар товщиною 2-4 см.

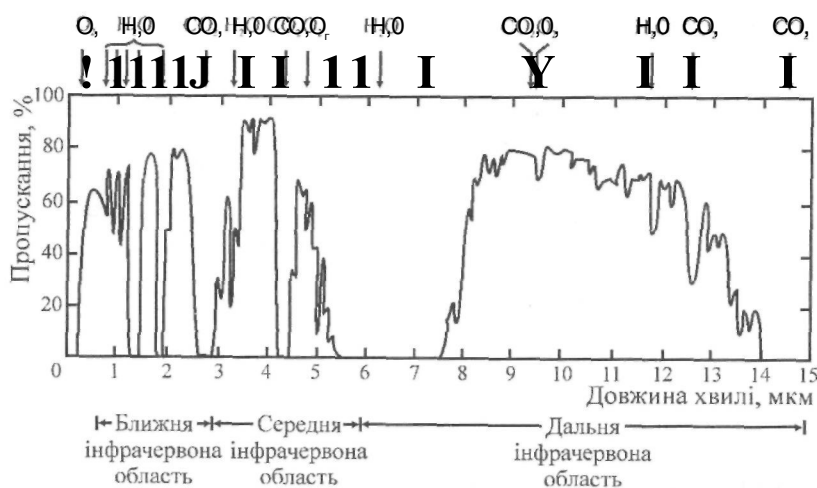


Рис. 9.20. "Вікна прозорості" у спектрі пропускання атмосфери в інфрачервоній області спектра

Дистанційне зондування на основі реєстрації теплового випромінювання знаходить застосування при оцінках розмірів, температури рослинних покривів та впливу на них зовнішніх факторів, вологості ґрунту, теплових аномалій, визначенні рівня теплового забруднення та стану поверхні водойм, льодових та сніжних масивів, вулканічної активності, дренажних структур, термічних індустриальних викидів. Широкого застосування набула техніка дистанційного зондування теплового інфрачервоного випромінювання для аналізу ландшафтних екологічних процесів – вимірювання вологості ґрунту та випаровування з його поверхні, вивчення характеристик теплового балансу та теплових потоків, оцінки теплообміну між лісовими масивами.

Контрольні запитання

1. Охарактеризувати основні природні випромінювання.
2. У чому полягає випромінювальний баланс листка?
3. Пояснити механізми відбивання оптичного випромінювання від поверхні листка.
4. Назвати відбивальні вегетаційні індекси.
5. Пояснити механізми флуоресценції хлорофілу зеленого листка.
6. Назвати флуоресцентні вегетаційні індекси.
7. Охарактеризувати основні методи флуоресцентної спектроскопії.
8. Назвати основні процеси тепловіддачі для листка.
9. Що таке термографія листка?
10. У чому полягає дистанційне зондування рослинних покривів на основі реєстрації теплового випромінювання?

10. ПЕРЕНОС ІМПУЛЬСУ

10.1. ГРАНИЧНИЙ ШАР

10.1.1. Характеристики ламінарного граничного шару

Енергія, яку поглинає рослина, витрачається на нагрівання, фотохімічні реакції та випаровування. Нагрівання рослини або її оточення відбувається за рахунок переносу теплоти через теплопровідність та конвекцію, випаровування, пов'язане з переносом водяної пари через транспірацію або двоокису вуглецю через фотосинтез. Перенос теплоти та маси забезпечується процесом молекулярної дифузії через тонкий шар повітря поблизу поверхні листка - так званий граничний шар. Характеристики цього граничного шару залежать від в'язких властивостей повітря та *переносу імпульсу* силами внутрішнього тертя (в'язкості).

Розглянемо граничний шар повітря уздовж гладкої поверхні, який утворюється під час руху повітряного потоку вздовж цієї поверхні. Якщо режим потоку *ламінарний* (шари повітря, що рухаються, не перемішуються), відбувається перенос імпульсу між індивідуальними молекулами. Дійсно, коли повітряний потік рухається над твердою поверхнею, його швидкість збільшується при віддаленні від поверхні, тобто виникає градієнт швидкості $\frac{\partial V}{\partial z}$ (рис. 10.1). Цей градієнт, який можна вважати у першому наближенні лінійним, виникає за рахунок сил тертя з поверхнею. Між шарами повітря, які переміщуються паралельно один одному з різними за модулем швидкостями, також виникають сили тертя. З боку шару, що рухається швидше, на шар, що рухається повільніше, діє прискорююча сила. І, навпаки, шари, що рухаються повільно, гальмують шари, що рухаються швидко. Сили тертя, що виникають при цьому, направлені паралельно поверхні шарів. Завдяки градієнту швидкості відбувається перенос імпульсу mV . Швидкість переносу імпульсу τ визначається за виразом:

$$\tau = \eta \frac{\partial V}{\partial z}, \quad (10.1)$$

де $\eta = \rho\nu$ - коефіцієнт динамічної в'язкості, ρ - середня густина повітря, ν - коефіцієнт кінематичної в'язкості. Потік імпульсу вважається додатним, якщо він направлений до твердої поверхні (див. рис. 10.1).

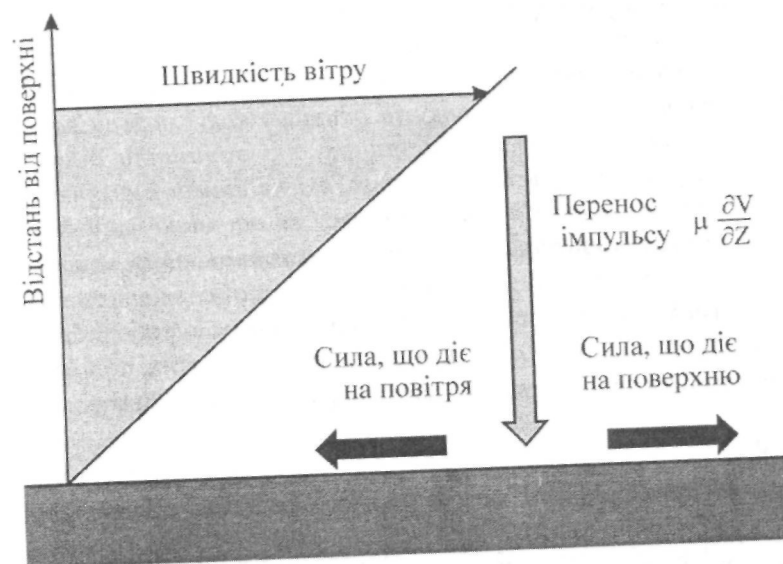


Рис. 10.1. Схема переносу імпульсу потоком повітря, що рухається, до стаціонарної поверхні.

Товщина граничного шару має певні розміри, які визначаються переходом ламінарного режиму течії у *турбулентний*, коли шари перемішуються. Режим течії характеризується *числом Рейнольдса*, що визначається за формулою:

$$Re = \frac{V \cdot \rho \cdot D}{\eta}, \quad (10.2)$$

де η - динамічна в'язкість повітря, ρ - густина повітря, D - реальний розмір системи (у випадку листка - відстань від краю). Перехід від ламінарної течії до турбулентної визначається за допомогою *граничного числа Рейнольдса* Re : якщо $Re < Re_{кр}$ течія ламінарна; при $Re > Re_{кр}$ течія турбулентна.

Розрахунки характеристик ламінарного граничного шару, зокрема його товщини, на поверхні тіл різної форми були проведені шляхом інтегрування рівнянь граничного шару [Prandtl, 1920]. Наближений метод розрахунків, запропонований Т. Карманом [Karman, 1954], можна сформулювати так: "Виділимо у потоці ділянку, обмежену сталою

поверхню довільної форми. Частинки потоку, що проходять через цю ділянку, змінюють свій імпульс. Відомо, що імпульс дорівнює добутку маси на швидкість. Збільшення імпульсу всіх частинок, що проходять через дану ділянку за одиницю часу, можна виразити як різницю між: імпульсом частинок, які залишили ділянку за одиницю часу, та імпульсом частинок, які надійшли в ділянку за ту ж саму одиницю часу. Ця зміна імпульсу за одиницю часу дорівнює силам інерції і повинна знаходитися у рівновазі із зовнішніми силами, що діють на поверхню ділянки або усередині неї". Ознайомитися з детальними розрахунками можна в роботі Еккерта і Дрейка (1961). Основні результати застосування цих положень до двовимірного потоку вздовж плоскої поверхні наведені нижче.

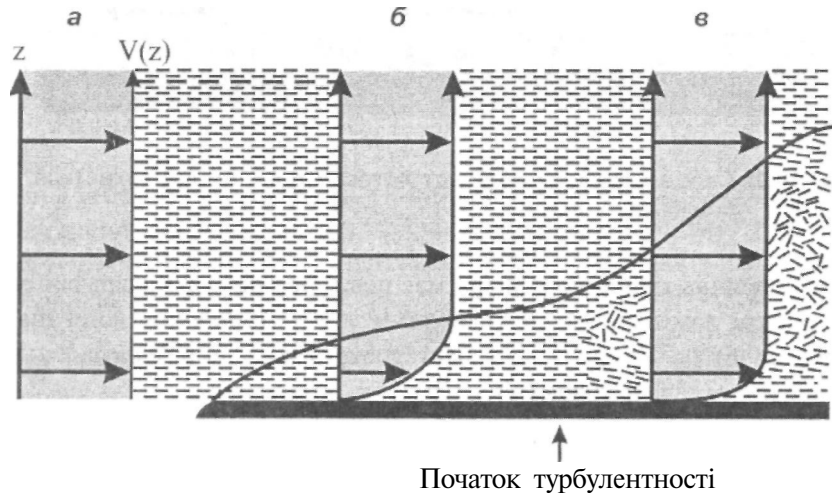


Рис. 10.2. Профілі швидкості повітряного потоку над плоскою поверхню: а - однорідний повітряний потік; б - ламінарний граничний шар; в - турбулентний граничний шар

Якщо розглянути однорідний повітряний потік (рис. 10.2, а), то при його проходженні над плоскою поверхню утворюється ламінарний граничний шар. Крива розподілу швидкості в цьому шарі спотворюється (рис. 10.2, б). У межах граничного шару швидкість потоку зростає від 0 до сталого, стаціонарного значення. Далі виникає турбулентний шар (рис. 10.2, в), в якому швидкість зростає швидше. Величина граничного

шару δ збільшується пропорційно кореню квадратному з відстані / від краю поверхні [Еккерт і Дрейк, 1961]:

$$\delta_{cp} = 4,64 \sqrt{\frac{\nu l}{V_{cm}}}, \quad (10.3)$$

де ν – кінематична в'язкість ($\nu = \eta/\rho$), l – відстань від краю поверхні, V_{cm} – стаціонарна швидкість.

Останній формулі доцільно надати безрозмірний вигляд:

$$\frac{\delta_{cp}}{l} = \frac{4,64}{\sqrt{V_{cm} l / \nu}} = \frac{4,64}{\sqrt{Re_l}}. \quad (10.4)$$

Нині використовують поняття *еквівалентної товщини граничного шару* δ' її визначають за допомогою методу, який наведено на 1 10 3 Прямокутник *abcd* дорівнює площі заштрихованої фігури, що ^{тм}ю тьсГкривою розподілу швидкостей, ординатою та асимптотою. СГ цього прямокутника - екв^{ентна} товщина ^а граничного шару.

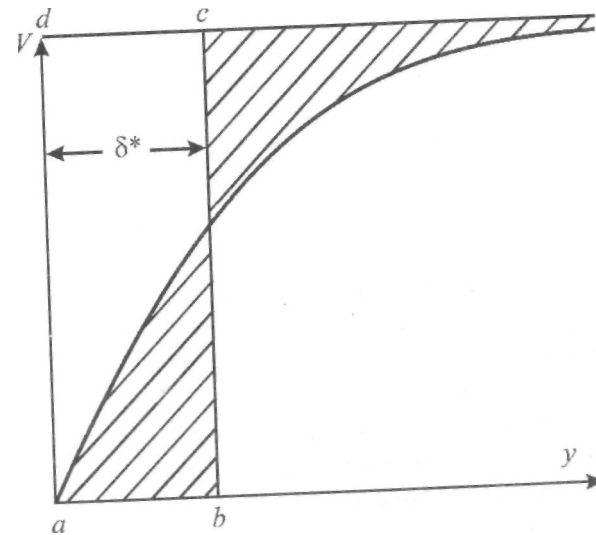


Рис. 10.3. Еквівалентна товщина граничного шару δ'_{cp} (пояснення у тексті)

10.1.2. Сили тертя

У випадку ламінарного граничного шару на поверхні, що обтікається повітряним потоком, виникає дотичне *напруження тертя*, яке викликається силами тертя. Це напруження дорівнює:

$$\tau = 0,332 \sqrt{\frac{\eta \rho V^3}{l}} = 0,332 \rho V^2 \frac{1}{\sqrt{Re_l}} \quad (10.5)$$

де $Re_l = lV\rho/\eta$.

Якщо довжина поверхні вздовж потоку дорівнює L , то середнє значення напруження тертя по всій поверхні становить:

$$\bar{\tau} = 0,664 \rho V^2 \frac{1}{\sqrt{Re}}, \quad (10.6)$$

де $Re = LV\rho/\eta$.

Використовуючи електричні аналогії, можна уявити, що переносу імпульсу протидіє певний опір. Якщо довжину шляху від шару повітря, який має швидкість V , до поверхні, де $V=0$, визначити як l , то напруження тертя буде дорівнювати:

$$\tau = \nu p V / l = p V / R_p \quad (10.7)$$

де R - опір переносу імпульсу, який визначається за таким рівнянням:

$$R = 1,5 (l / Fv)^{0,5} = 1,5 l^2 Re^{0,5}. \quad (10.8)$$

10.1.3. Опір форми

Якщо розмістити певне тіло у повітряному потоці, то перенос імпульсу відбудеться не лише завдяки силам тертя, що направлені паралельно поверхні шарів, та градієнту швидкості, що виникає при цьому, але через те, що у напрямку потоку виникає сила, яка називається *опором форми*. Ця сила обумовлена різними значеннями тиску з передньої та задньої сторони тіла при обтіканні його потоком, залежить від форми та орієнтації тіла. Якщо початковий імпульс тіла становить pV , а середня зміна швидкості - $V/2$, то швидкість, з якою потік зменшує свій імпульс, буде дорівнювати $pV - V/2 = 0,5pV^2$, а сила опору визначається як

$c_m 0,5 \rho V^2$, де c_m – коефіцієнт опору. На практиці враховують одночасно і опір форми, і силу поверхневого тертя шляхом введення коефіцієнта загального опору $c_{on} = \tau / S \cdot 0,5 \rho V^2$, де S – площа поверхні, що обтікається.

Для вивчення процесів переносу імпульсу на поверхні листка було застосовано моделі листка – так звані *репліки*, виконані з алюмінію [Thom, 1968]. Розміри репліки наведено на рис. 10.4, а залежність коефіцієнта загального опору $c_{on} = \tau / 2S \cdot 0,5 \rho V^2$ (тут враховано, що листок має дві поверхні). Видно, що опір мінімальний, коли репліка розташована вздовж повітряного потоку. Якщо застосувати електричні аналогії, то процес переносу імпульсу вздовж потоку описується опором $R_i = l / (V c_{on})$. Оскільки опір форми пропорційний V^2 , а опір завдяки силам поверхневого тертя – $V^{0,5}$, то коефіцієнт загального опору можна записати як $c_{on} = c_m + n V^{0,5}$, де n – стала.

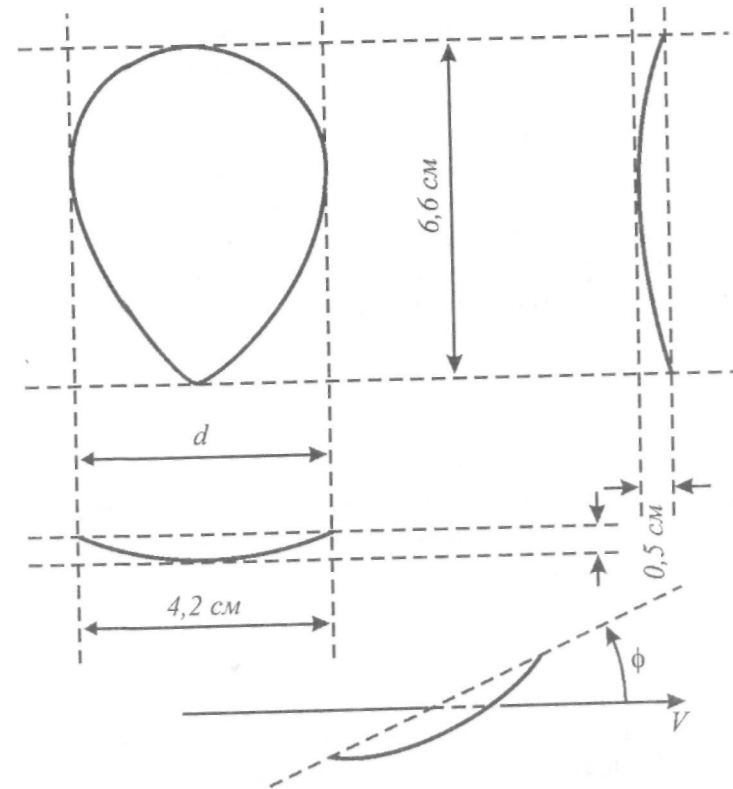


Рис. 10.4. Форма та розміри моделі листка

10.1.4. Опір рослинним частинкам

Сила опору, що діє на частинку (припустимо, що вона має сферичну форму) може бути розглянута з урахуванням певних можливих ситуацій, пов'язаних із співвідношенням між радіусом частинки та довжиною вільного пробігу l молекул газу, серед яких знаходиться частинка:

1. Радіус частинки r значно менший довжини вільного пробігу l молекул газу. В даному випадку частинка являє собою, порівняно з молекулами газу, гігантську молекулу, на яку діють дрібні молекули газу. Оскільки частинка рухається, різниця результуючих сил, що діють на передню та задню поверхні частинки, являє собою силу опору. Ця сила визначається за виразом:

$$F = \frac{4}{3} \pi n m_g \bar{v} r^2 V, \quad (10.9)$$

де n – кількість молекул газу, m_g – маса молекул газу, \bar{v} – середня швидкість молекул газу, V – швидкість руху частинки.

Отже, сила опору в даній ситуації пропорційна швидкості руху частинки та площі її поверхні.

2. Радіус частинки r перевищує довжину вільного пробігу λ молекул газу, але число Рейнольдса Re , що характеризує відносний рух частинки і молекул газу, мале, тобто $Re = 2rV/v < 0,1$. У цьому разі виникають сили внутрішнього тертя між частинкою і газом; для частинки сферичної форми радіусом r сила опору, обумовлена в'язкістю, визначається за законом Стокса:

$$F_h = 6\pi\eta rV, \quad (10.10)$$

де η – коефіцієнт внутрішнього тертя (в'язкість).

3. Радіус частинки r перевищує довжину вільного пробігу λ молекул газу, але $Re > 1$. У даній ситуації домінує опір форми, а сила опору визначається так:

$$F_{on} = c_{on} \cdot 0,5 \rho V^2 \cdot S, \quad (10.11)$$

де S – площа перерізу частинки, ρ – густина газу.

Залежність коефіцієнта загального опору c_{on} частинки діаметром d від числа Рейнольдса $Re_v = Vd/v$ наведено на рис. 10.5. Для малих значень Re_v , коефіцієнт c_{on} , який знаходять з рівнянь (10.10) та (10.11), цілком залежить від $(Re_v)^{-1}$:

$$c_{on} = \frac{6\pi\eta rV}{0,5V^2\pi r^2} = \frac{12\eta}{Vr} = \frac{24}{Re_v}. \quad (10.12)$$

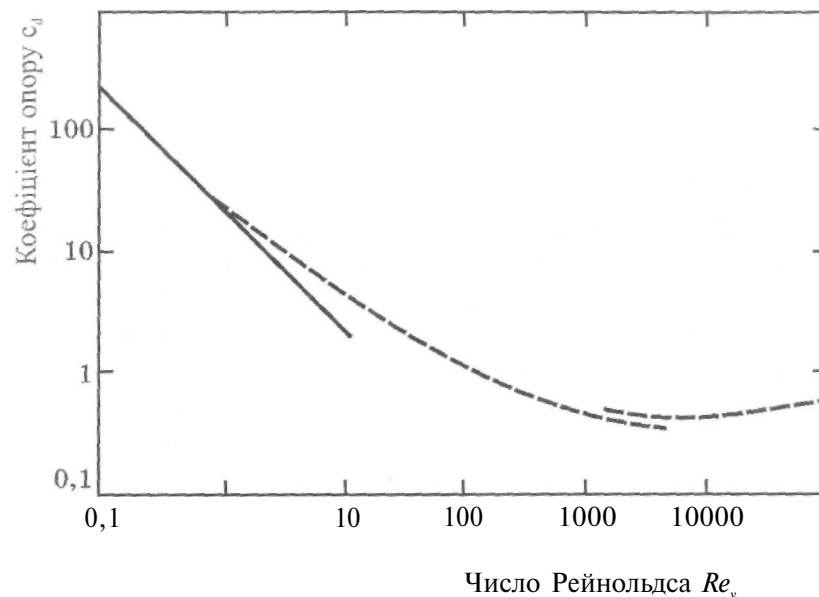


Рис. 10.5. Залежність коефіцієнта загального опору c_{on} частинки діаметром d від числа Рейнольдса $Re = Vd/v$.

Більш точний вираз, який відповідає реальній ситуації, було знайдено емпіричним шляхом:

$$c_{on} = (24/Re_v)(1 + 0,17 Re_v^{0,66}) \quad (10.13)$$

Для високих значень $Re_v > 10^3$, які відповідають турбулентному режиму, c_{on} є сталим, а сила опору пропорційна $\rho V^2 \cdot S$.

Приклад. Визначити силу опору для спори патогенного гриба *Helminthosporium maydis* циліндричної форми, якщо діаметр циліндра становить $d = 20$ мкм, густина $\rho = 1,2$ кг·м⁻³, коефіцієнт загального опору $c_{on} = 4$, число Рейнольдса $Re_v = 10$, швидкість вітру $V = 10$ м·с⁻¹.

Розв'язання. Використовуємо рівняння (10.11):

$$F_{on} = c_{on} \cdot 0,5 \rho V^2 \cdot S = 4 \cdot 0,5 \cdot 1,2 \text{ кг·м}^{-3} \cdot (10 \text{ м·с}^{-1})^2 \cdot \pi \cdot (20 \cdot 10^{-6} \text{ м})^2 / 4 = 0,75 \cdot 10^{-7} \text{ Н}.$$

10.1.5. Вертикальний профіль швидкості вітру поблизу земної поверхні

Швидкість вітру по всіх напрямках тривимірної системи координат складається з суми середньої швидкості \bar{V}_i та випадкових флуктуацій швидкості V_i' :

$$V_i = \bar{V}_i + V_i', \tag{10.14}$$

де $i = x, y, z$, причому $\bar{V}_i = 0$.

У природних умовах поблизу земної поверхні виникає турбулентний граничний шар. Розглянемо однорідну горизонтальну поверхню, достатньо велику для утворення добре розвиненого граничного шару. Припустимо, що повітряний потік поширюється лише у двох напрямках – горизонтальному і вертикальному.

Теорію для визначення профілю середньої швидкості вітру у турбулентному граничному шарі було розроблено Прандтлем [Prandtl, 1920]. Розглянемо основні положення цієї теорії. Прандтль провів аналогію між турбулентним та молекулярним рухами: довжина вільного пробігу в кінетичній теорії газів була співставлена з довжиною змішування l . Так, можна припустити, що флуктуації горизонтальної швидкості V' на рівні z відповідають надходженню частинки з нижнього $(z-l)$ рівня. Отже, флуктуації швидкості у горизонтальному напрямку визначаються рівнянням:

$$V' = V(z-l) - V(z) = -l \frac{\partial V}{\partial z}. \tag{10.15}$$

Ці флуктуації швидкості у горизонтальному напрямку пов'язані з флуктуаціями швидкості U' у вертикальному напрямку. Вертикальний потік імпульсу визначиться за рівнянням:

$$F = (\rho V) U', \tag{10.16}$$

де ρ – густина повітря.

Для великої кількості частинок повітря середній вертикальний потік імпульсу буде дорівнювати:

$$\bar{F} = \rho \overline{(V + V')(U + U')} = \rho (\bar{V}\bar{U} + \bar{V}U' + \bar{V}'\bar{U} + \overline{V'U'}). \tag{10.17}$$

Якщо висота над рівнем земної поверхні істотна, можна вважати, що $\bar{U} = 0$, $\bar{V}' = 0$, $\bar{U}' = 0$, звідки:

$$\bar{F} = \rho \overline{V'U'}. \tag{10.18}$$

Тут \bar{F} вимірюється у $(\text{кг} \cdot \text{м} \cdot \text{с}^{-1}) \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$.

Підставимо V' з рівняння (10.15) в останній вираз:

$$\rho \overline{V'U'} = -\rho l U' \frac{\partial U}{\partial z}. \tag{10.19}$$

Припускаючи, що флуктуації швидкості у всіх напрямках однакові

$$V' = U' = -l \frac{\partial V}{\partial z}, \tag{10.20}$$

можна отримати вираз:

$$\rho V'U' = -\rho l_m^2 \left(\frac{\partial U}{\partial z} \right)^2. \tag{10.21}$$

Прандтль також припустив, що флуктуації пропорційні відстані від земної поверхні:

$$l_m = kz, \tag{10.22}$$

де $k = 0,4 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$ – стала Кармана.

Це свідчить про те, що густина потоку імпульсу є величина стала. Звідси можна стверджувати, що напруження тертя, яке викликається внаслідок взаємодії вітру з землею поверхнею, становить:

$$\tau_0 = -\rho \overline{V'U'} = -\rho (V^*)^2, \tag{10.23}$$

де V^* – швидкість опору, параметр, який має розмірність швидкості і визначається за формулою:

$$V^* = \sqrt{\frac{\tau_0}{\rho}}. \tag{10.24}$$

Комбінуючи рівняння (10.21)-(10.24), можна отримати диференціальне рівняння, яке описує вертикальний профіль швидкості вітру:

$$\frac{\partial V}{\partial z} = \frac{V^*}{kz}, \quad (10.25)$$

яке після інтегрування дає вираз для логарифмічного профілю швидкості вітру у турбулентному граничному шарі:

$$V(z) = \frac{V^*}{0,4} \ln \frac{z}{z_0}, \quad (10.26)$$

де V^* - швидкість опору, стала величина для поверхневого шару атмосфери 50-100 м, z_0 - параметр шорсткості; z - висота; $0,4 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$ - стала Кармана.

Величини V та z_0 легко можна визначити експериментально з напівлогарифмічного графіка залежності швидкості вітру від висоти: перетин прямої залежності з осями координат дає числові значення цих параметрів (рис. 10.6). Значення параметра шорсткості для деяких природних поверхонь наведено у табл. 10.1.

Таблиця 10.1.

Значення параметра шорсткості для деяких природних поверхонь

Тип поверхні	$z_0, \text{м}$	Тип поверхні	$z_0, \text{м}$
Водна поверхня	$2 \cdot 10^{-3} - 6 \cdot 10^{-3}$	Лід	10^{-5}
Рівна пустеля	$3 \cdot 10^{-4}$	Засніжена поверхня	$2 \cdot 10^{-3}$
Голий ґрунт	$5 \cdot 10^{-3} - 2 \cdot 10^{-2}$	Хвойний ліс	1,1
Оброблений ґрунт	$2 \cdot 10^{-3} - 6 \cdot 10^{-3}$	Люцерна	$3 \cdot 10^{-2}$
Коротка трава висотою 1 см	10^{-3}	Картопляне поле висотою 60 см	$4 \cdot 10^{-2}$
Густа трава висотою 10 см	$2,3 \cdot 10^{-2}$	Бавовна висотою 1,3 м	$1,3 \cdot 10^{-1}$
Густа трава висотою 50 см	$9 \cdot 10^{-2}$	Цитрусовий сад	$3 \cdot 10^{-1} - 4 \cdot 10^{-1}$
Пшениця висотою 1 м	$10^{-1} - 1,6 \cdot 10^{-1}$	Села, невеликі міста	$4 \cdot 10^{-1} - 5 \cdot 10^{-1}$
Лука висотою 50 см	$5 \cdot 10^{-2} - 7 \cdot 10^{-2}$	Місто	1,75-3,2

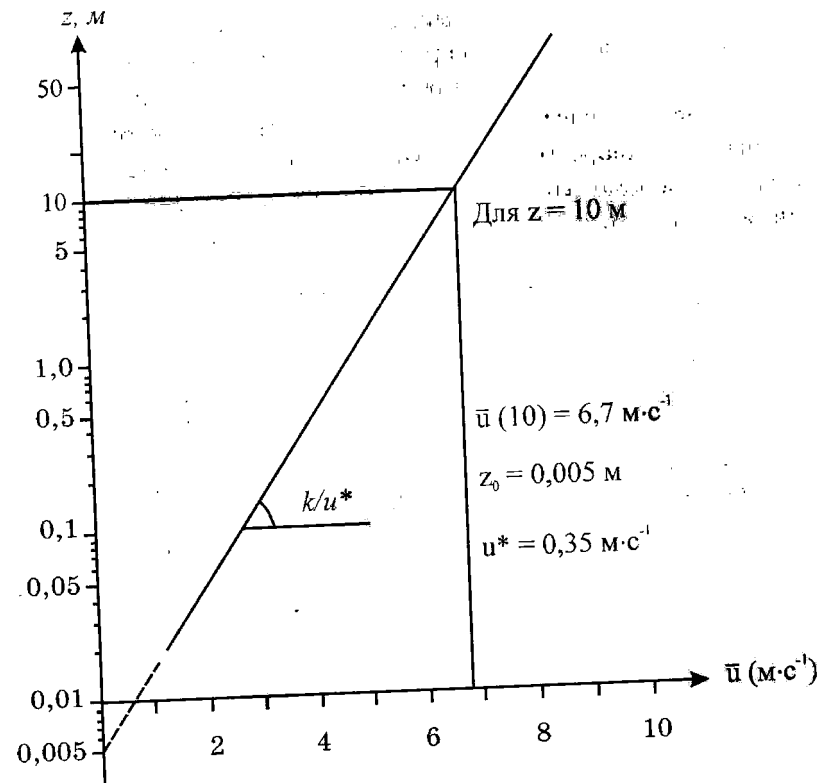


Рис. 10.6. Вертикальний профіль швидкості вітру поблизу земної поверхні у напівлогарифмічній системі координат

Якщо земна поверхня покрита рослинним покривом висотою h , можна припустити, що нульовий рівень підійметься на висоту $d < h$. Тоді рівняння вертикального профілю набуде такого вигляду:

$$V(z) = \frac{V^*}{0,4} \ln \frac{z-d}{z_0} \quad (10.27)$$

де d - зміщення нульової поверхні.

Рівняння (10.26) вірно за умови, що $z \geq z_0 - d$. Величина параметра V^* пропорційна швидкості вітру на висоті z ; крім того, вона залежить від тертя повітряного потоку об поверхню. Параметр шорсткості z_0 має розмірність довжини, але його не слід інтерпретувати як вимірювану

11. ПЕРЕНОС ЕЛЕКТРИКИ

11.1. ЗБУДЛИВІСТЬ РОСЛИННИХ КЛІТИН

Загальною рисою рослин є *збудливість* - здатність рослинних клітин, тканин та органів змінювати свій стан та реагувати на зовнішні подразники. Рослина утворює електрохімічні сигнали - потенціали дії, які спроможні поширюватися (подібно до нервових імпульсів) по рослинному організму. Ці потенціали є носіями інформації у внутрішньо- та зовнішньоклітинному просторі щодо змін у навколишньому середовищі рослини [Byrne and Schultz, 1988].

Реакції рослинних тканин та органів на зовнішні подразнення можуть бути локальними або поширюватися на великі відстані вздовж усієї рослини завдяки плазмодесмам - найдрібнішим цитоплазматичним тяжам, які проходять крізь отвори у клітинних оболонках і з'єднують протопласти сусідніх клітин. Координація внутрішніх процесів рослини та їхнього балансу з навколишнім середовищем здійснюється внаслідок збудливості рослинних клітин. Збудження, що викликається зовнішніми фізичними та хімічними подразниками, переноситься по рослині. Швидкість поширення цього збудження залежить від багатьох факторів: світловий та водний режими, температура, обробка агрохімічними препаратами (гербіцидами, солями, стимуляторами росту тощо), механічні пошкодження, електромагнітні та гравітаційні поля, травмування з боку комах та тварин.

11.2. ГЕНЕРАЦІЯ ТА ПОШИРЕННЯ ПОТЕНЦІАЛІВ ДІЇ

Генерація та поширення потенціалів дії та електричних імпульсів здійснюється від кореневої системи до верхівки і навпаки як відгук на зовнішні фактори. Серед рослин, в яких зареєстровано потенціали дії, можна відзначити бобові, помідори, огірки, картоплю, гречку. Амплітуда потенціалів дії, які вимірювалися у рослин, становить 5-80 мВ та істотно залежить від типу зовнішнього стимулу. Швидкість поширення електричних сигналів знаходиться в діапазоні 0,05-20 см·с⁻¹. Можливим шляхом, по якому здійснюється поширення потенціалів дії, може бути система ситоподібних трубок флоєми, які являють собою нерозривний ланцюг плазматичних мембран. Специфічність електричного сигналу, який використовується рослиною для передачі інформації, досягається

фізичну величину. Цей параметр визначається емпірично шляхом Визначення швидкості вітру на різних висотах та екстраполяції прямої залежності $\ln(z-d) = f[V(z)]$ в область $V(z) = 0$. Перетин цієї прямої з оссю ординат дає значення $\ln z_0$. Для однорідних сільськогосподарських тідь параметр шорсткості z_0 і зміщення нульової поверхні d можна визначити за допомогою висоти h рослинного покриву. Для поля середньої устини рослин можна використовувати співвідношення:

$$z_0 = 0,1h; d = 0,65 h. \quad (10.28)$$

Приклад. Чому дорівнює швидкість тертя, якщо швидкість вітру на висоті 2 м над картопляним полем висотою 60 см становить 4 м·с⁻¹, а зміщення нульової поверхні дорівнює 1,2 м?

Розв'язання. З табл. 10.1 знаходимо величину параметра шорсткості $z_0 = 0,04$ м. Підставляємо числові дані у рівняння (10.27):

$$V(z) = \frac{V^*}{0,4} \ln \frac{2,6-1,2}{0,04} = \frac{V^*}{0,4} \ln 35 = V^* \cdot 8,9 = 4 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}.$$

Звідки:

$$V^* = \frac{4 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}}{8,9} = 0,45 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$$

10.1.6. Аеродинамічний опір

Потік імпульсу, що викликається градієнтом горизонтального імпульсу в одиниці об'єму, можна переписати в термінах електричних аналогій:

$$\tau = \frac{\rho(V_2 - V_1)}{R}, \quad (10.29)$$

Де R - аеродинамічний опір, який визначається за виразом:

$$\frac{V(z)}{(V^*)^2} = \frac{\ln[(z-d)/z_0]}{kV^*} = \frac{\ln[(z-d)/z_0]}{k^2V(z)}, \quad (10.30)$$

де $V(z)$ - швидкість вітру на висоті z .

завдяки змінам у часі та просторі таких параметрів, як амплітуда імпульсу, його тривалість, поляризація, швидкість поширення.

11.3. ВИМІРЮВАННЯ ПОТЕНЦІАЛІВ ДІЇ

В електрохімічних методах використовують здатність окислювально-відновних реакцій протікати не тільки при безпосередньому контакті, але й при їхньому просторовому розділенні. Розглянемо відновник Red_1 та окислювач Ox_2 , які знаходяться в різних судинах. Якщо в розчині ввести металеві електроди і замкнути ланцюг зовнішнім провідником, а розчини з'єднати сольовим містком (рис. 11.1), то відновник буде віддавати електрони першому електроду E_1 і окислюватися ($Red_1 \rightarrow Ox_1$). Електрони на зовнішньому ланцюгу перейдуть до другого електрода E_2 , який передасть їх окислювачу. Останній відновиться ($Ox_2 \rightarrow Red_2$). Таким чином, відбувається реакція:

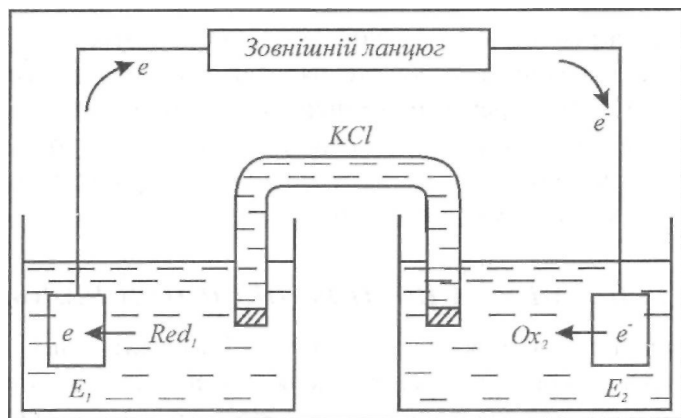
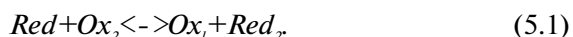


Рис. 11.1. Принцип дії електрохімічних методів (пояснення в тексті)

Процес супроводжується переносом електронів по зовнішньому ланцюгу та іонів - по внутрішньому. Якщо зовнішній ланцюг не пропускати електрони, то таку електрохімічну комірку можна використати для вимірювання потенціалу.

Один з електродів має реагувати на зміну концентрації речовини, що визначається. Цей електрод називають *індикаторним* або *робочим*. Щоб

він не реагував з компонентами речовини, його виготовляють із благородних металів (Hg , Pt , Au) або інертних матеріалів (наприклад, графіту).

Другий електрод називають *електродом порівняння*; він служить як точка відліку для параметра, що вимірюється індикаторним електродом. Зазвичай використовують хлоросрібні ($AgCl$) або каломельні (Hg_2Cl_2) електроди. Зовнішній вигляд електрода порівняння наведено на рис. 11.2.

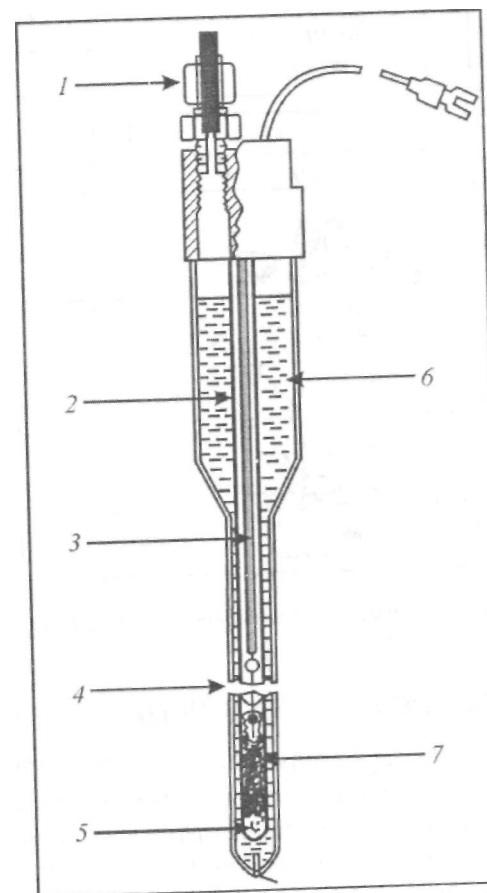


Рис. 11.2. Зовнішній вигляд електрода порівняння: 1 - втулка, 2 - скляна трубка, 3 - електрод, 4 - стопор, 5 - бавовняний стопор, 6 - розчин електроліту, 7 - колонка хлориду срібла

Типову схему приладу для вимірювання потенціалів спокою та дії наведено на рис. 11.3. Індикаторний електрод ($Ag/AgCl$ або Hg_2Cl_2), який

знаходиться у контакті з рослиною, надсилає сигнал до електрометра з високим (200 ТОм) вхідним опором. Електрометр зв'язаний з комп'ютером обробки та аналізу сигналів. Опорний електрод має контакт з основою рослини.

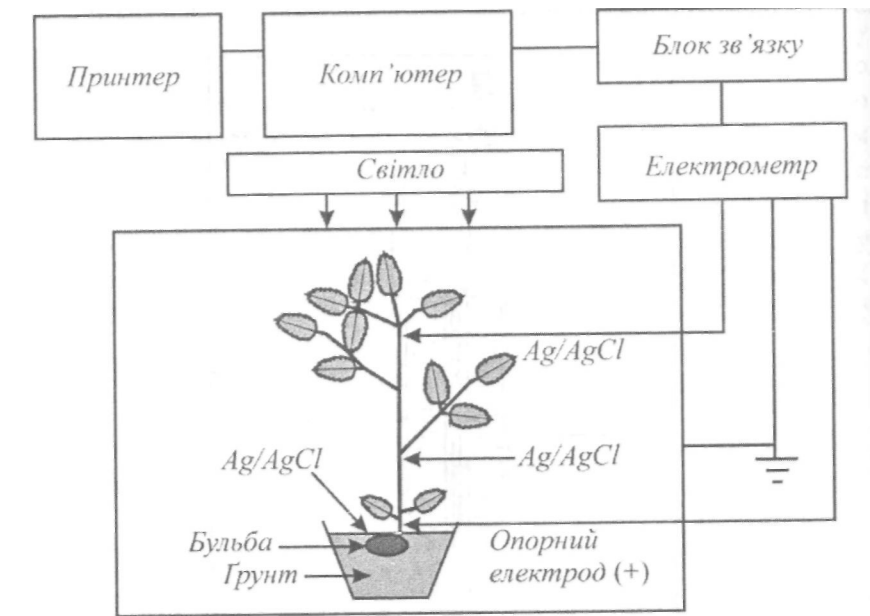


Рис. 11.3. Типова схема приладу для вимірювання потенціалів спокою та дії

11.4. РЕАКЦІЯ РОСЛИНИ НА ЗОВНІШНІ ПОДРАЗНЕННЯ

Вплив освітлення. Електричні сигнали генеруються в клітинах зелених рослин. Під час вмикання або вимикання світла сигнали генеруються лише у фотосинтетичних клітинах. Але було встановлено [Лютіте, Хігінботам, 1984], що при роботі з тканинами, що складаються із зелених та незелених клітин, існує електричний зв'язок між цими клітинами: якщо збуджувати зелену клітину, електричний потенціал можна зареєструвати в незеленій клітині.

Вплив температури. Реакцію рослини (помідора) на температурний стимул, прикладений до верхнього листка, наведено на рис. 11.4. Потенціал дії реєстрували на різних ділянках рослини - від верхівки до коріння. Було обрано такі режими експерименту: *A* - стимул - полум'я,

прикладене до верхівки; індикаторний електрод прикладений до черешка, якщо опорний електрод занурений у ґрунт; *B* - стимул - нагрітий метал, прикладений до верхівки, каломельний індикаторний електрод прикладений до черешка; *C*-використання двох індикаторних електродів, розміщених на черешку на відстані 28 ММ; *D* - індикаторний електрод прикладений до стеблини, опорний електрод занурений у ґрунт; *E* - порівняння сигналів, що реєструються на черешку та стеблині; *F* - порівняння сигналів на коріннях, які занурені у воду або розчин (2 мМ) аспірину; стимул прикладний до верхівки, реєстрація сигналів на черешку.

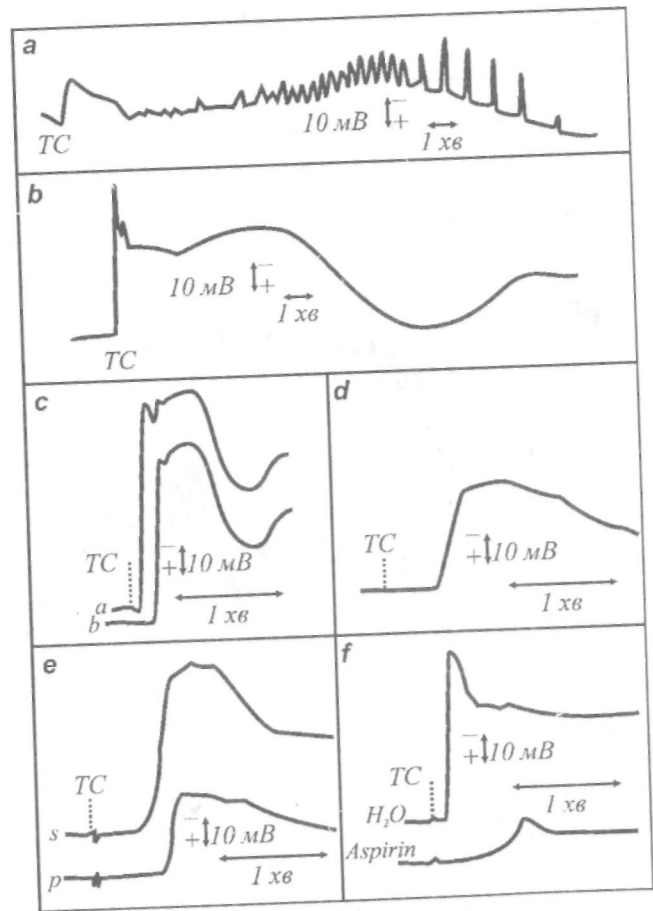


Рис. 11.4. Реєстрація потенціалу дії у відповідь на температурний стимул на різних ділянках рослини (пояснення в тексті)

Електричний шок. Результати вимірювання електричних потенціалів, індукованих прикладеним електричним полем амплітудою 10 В, наведено на рис. 11.5. Швидкість поширення сигналу вздовж ситоподібних трубок у напрямку до основи рослини становить 3-5 см·с⁻¹.

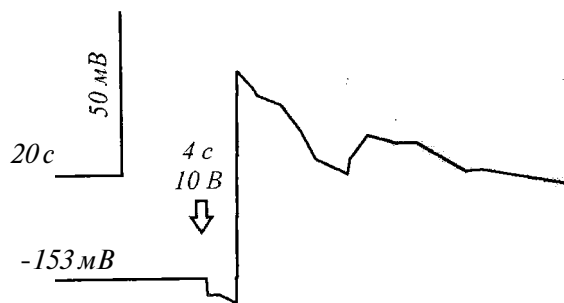


Рис. 11.5. Реєстрація електричних потенціалів, індукованих електричним полем амплітудою 10 В

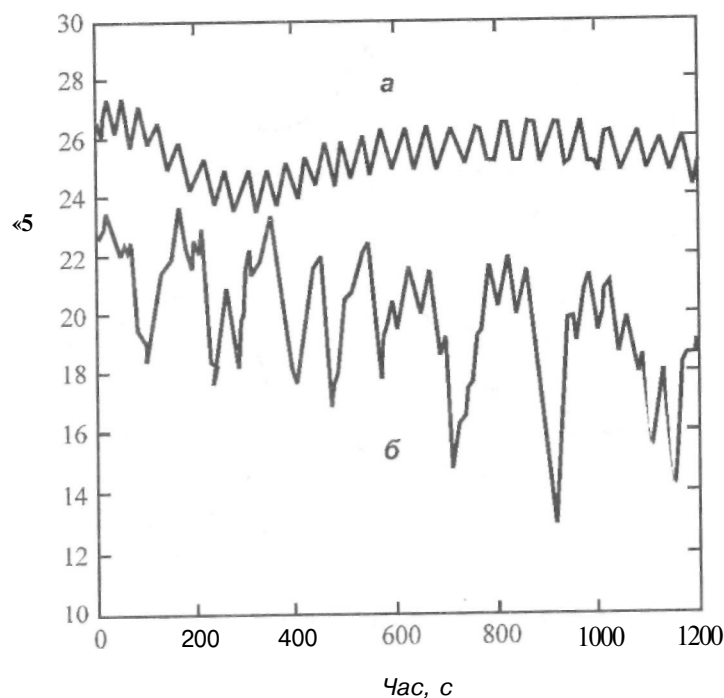


Рис. 11.6. Різниця потенціалів між електродами, зануреними у стеблину картоплі внаслідок обприскування: а - 0,3 мл дистильованої води вологого ґрунту; б - 50 мл дистильованої води сухого ґрунту

Вплив хімічних стимулів. Обробка листя картоплі водним розчином пентахлорофенолу з подальшим вимірюванням електричних потенціалів на відстані 9 см на стеблині рослини свідчить про монотонне зменшення протягом однієї години амплітуди потенціалу від 30 мВ до 0 ± 3 мВ. Швидкість поширення сигналу при цьому дорівнювала 0,05 см·с⁻¹.

Зміна водного режиму. Якщо рослина росте у достатньо вологому ґрунті, подальше додавання води не змінює параметри потенціалу спокою. Але якщо рослина росте у сухому ґрунті, додавання води або водне обприскування різко збільшують амплітуду потенціалу до 7 ± 2 мВ протягом 20-30 хв. (рис. 11.6).

Вплив комах. Результати зміни параметрів електричних потенціалів, що вимірювалися на стеблині, внаслідок розміщення на листках колорадських жуків наведено на рис. 11.7. Сигнал поширюється від верхівки до бульби.

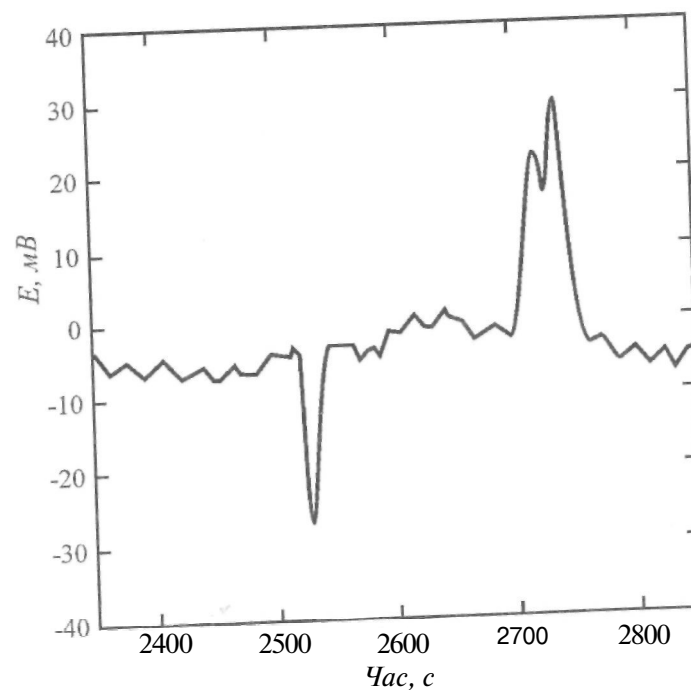


Рис. 11.7. Поява дзеркального відображення різниці потенціалів між електродами у відповідь на розміщення на листках картоплі колорадських жуків

Таким чином, рослина здійснює обмін інформацією за допомогою електричних сигналів у відповідь на зміну різноманітних параметрів навколишнього середовища.

Контрольні запитання

1. Що таке збудливість рослинних клітин?
2. У чому полягає суть електрохімічних методів вимірювання потенціалів спокою та дії?
3. Як реагує рослина на зовнішні подразнення?

12. ВПЛИВ ЗОВНІШНІХ ФАКТОРІВ НА РОСЛИНИ

12.1. ВПЛИВ ГРАВІТАЦІЇ НА РОСЛИНИ

12.1.1. Гравітаксис водоростей

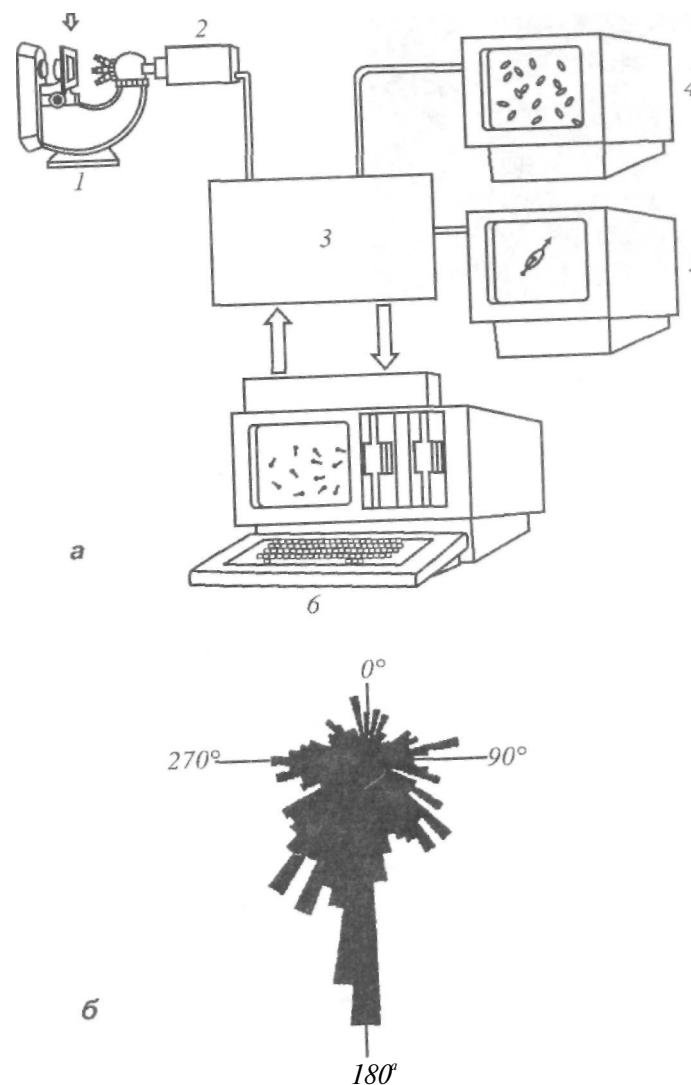
Вертикальна міграція водоростей являє собою поведінковий механізм пошуків оптимального з точки зору їхнього росту та репродукції положення у водному середовищі. Фотосинтетичні та нефотосинтетичні мікроорганізми використовують світло як зовнішній стимул: при низьких рівнях освітлення вони демонструють позитивний фототаксис, прямуючи до водної поверхні з тим, щоб отримати достатнє для життєдіяльності сонячне випромінювання. Але при високих інтенсивностях сонячного випромінювання вони використовують негативний фототаксис, прямуючи у глибину з тим, щоб запобігти руйнуючій дії цього випромінювання. Фотоорієнтація не має місця у темряві, але є на значних глибинах, де світла не вистачає. В цьому разі водні організми використовують гравітацію як зовнішній фактор для вертикальної орієнтації.

Гравітаційне поле Землі є важливим зовнішнім фактором для організмів, що пересуваються у водному середовищі. Таку спроможність організмів орієнтувати напрямок свого руху відносно гравітаційного поля називають *гравітаксисом*. Гравітаксис спостерігається у таких водоростей, як *Euglena gracilis*, *Chlamydomonas nivalis*, *Cryptomonas*, *Peridinium gatunense* та *P.faeroense*, *Amphidinium catereia*, *Prorocentrum micans*, *Dunaliella salina*. Напрямок гравітаційної орієнтації організмів залежить від виду та віку водорості. Так, *Peridinium faeroense* та молода популяція *Euglena gracilis* виявляють позитивний гравітаксис (рух від водної поверхні), в той час як *Chlamydomonas nivalis*, *Peridinium gatunense*, *Amphidinium catereia*, *Prorocentrum micans* та старим популяціям *Euglena gracilis* притаманний негативний гравітаксис (рух до водної поверхні). Рівень гравітаційної орієнтації водоростей визначається віком культури та часом доби, наявністю важких металів у середовищі, впливом сонячного, зокрема, ультрафіолетового випромінювання. Таким чином, гравітаксис є важливим екологічним фактором, який дозволяє водним організмам знаходити кращі умови існування.

Щодо механізмів гравітаксису водоростей, то тут існує дві гіпотези. Згідно з першою гіпотезою пасивної переорієнтації, гравітаксис є чисто фізичним явищем, яке пояснюється нерівномірним розподілом маси в клітині [Brinkmann, 1968]. Важка частина клітини утворює обертаючий момент, який установлює клітину у вертикальне положення; завдяки дії джгутикового апарата клітина прямує до водної поверхні. Але ця гіпотеза не підтверджується результатами останніх досліджень. Так, гравітаксис *Euglena gracilis* інгібується ультрафіолетовим випромінюванням, тоді як швидкість руху залишається незмінною [Häder and Liu, 1990]. Перша гіпотеза не спроможна пояснити, чому молодим популяціям *Euglena gracilis* притаманний позитивний гравітаксис, тоді як старим - негативний. Не пояснюється також реверсія гравітаксису під впливом важких металів. Експерименти, що були проведені у космосі, свідчать про те, що гравітаксис водоростей залежить від рівня гравітації, але не від магнітного чи електричного поля Землі. Отже, була запропонована друга гіпотеза [Lebert and Häder, 1996], згідно з якою гравітаксис є активний фізіологічний процес, в основі якого лежить різниця густини тіла клітини ($1,05 \text{ г-мл}^{-1}$) та середовища ($1,00 \text{ г-мл}^{-1}$), в якому вона знаходиться. Внаслідок седиментації тіло клітини утворює тиск на клітинну мембрану, що призводить до її зміщення на 1 нм та активізації чутливих до гравітації іонних каналів. На користь цієї гіпотези свідчать результати застосування специфічних препаратів - інгібітора механочутливих каналів гадолінію, іонофору A23187 та ванадату, які навіть при незначних концентраціях пригнічують гравітаксис, тоді як рухливість клітин залишається незмінною. Крім того, ці результати дають можливість допустити участь у механізмі гравіорієнтації електричних потенціалів, що виникають на цитоплазматичній мембрані. Типову схему спостереження та оцінки гравітаксису водоростей наведено на рис. 12.1

12.1.2. Гравітропізм рослин

Визначення гравітропазму. Ростову реакцію рослин, яка виклика вигин або скривлення її певної частини у бік зовнішнього стимулу, називають *тропізмом*. Якщо рух направлений до стимулу, має місце *позитивний тропізм*; якщо в протилежний бік - *негативний тропізм*. Коли зовнішнім стимулом є гравітаційна сила, то реакція рослини на неї називається *гравітропізмом*. Рослина, покладена в горизонтальне положення (рис. 12.2), направляє паросток догори {негативний



1. Гравітаксис водоростей: а - типова схема спостереження та оцінки гравітаксису водоростей (1 - мікроскоп; 2 - відеокамера, 3 - система обробки інформації; 4 - монітор спостереження за популяцією; 5 - монітор спостереження за окремою клітиною; 6 - комп'ютер). б - гістограма кутового розподілу клітин зеленої водорості, *Dunaliella salina* під час гравітаксису (кількість клітин 1336; середня швидкість 2536 мкм/с; рівень гравітаксису 0,352; напрямок гравітаксису $192,89^\circ$)

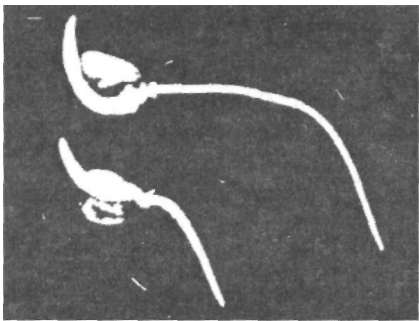


Рис. 12.2. Реакція рослини на гравітаційну силу: позитивний гравітропізм кореня та негативний - паростка

гравітропізм), а корінь - донизу (позитивний гравітропізм). Такі органи рослини, як столони, ризоми, бокові гілки, що ростуть під прямим кутом до напрямку дії гравітаційної сили, демонструють *діагравітропізм*, а органи, напрямок росту яких знаходиться в інтервалі 0-90° до вертикалі, - *плагіогравітропізм*. Якщо органи не чутливі до гравітації, їх називають *агравітропними*. Типові гравітропні відгуки стебла та коріння рослин наведено нарис. 12.3.

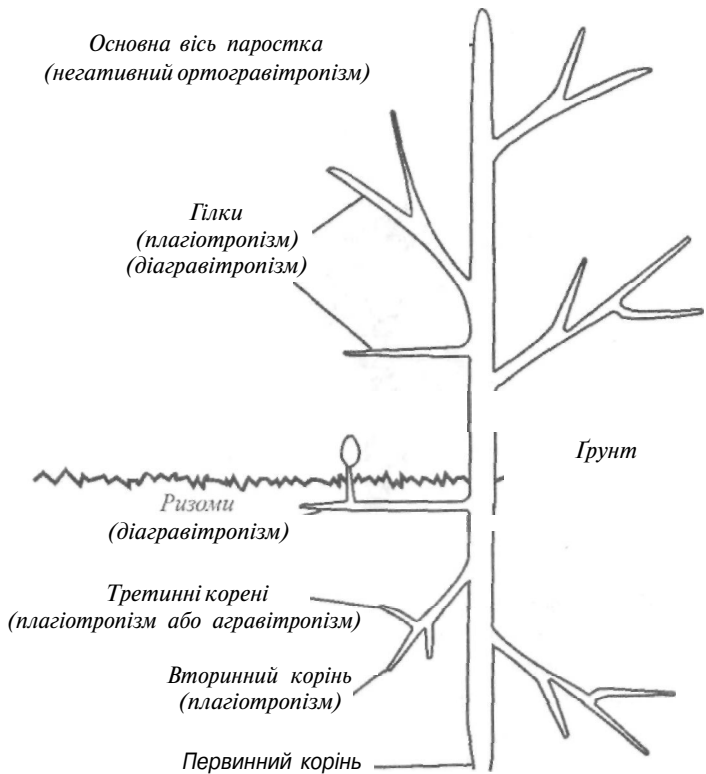


Рис. 12.3. Типові гравітропні відгуки стебла та коріння рослини

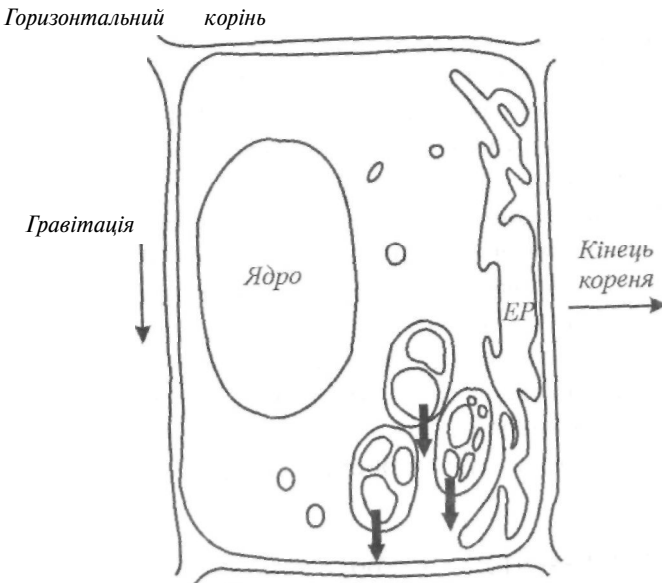
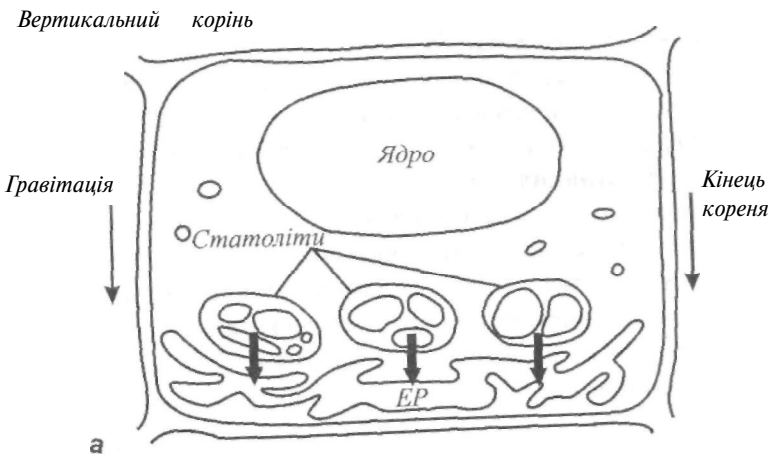


Рис 12 4 Схематичне пояснення механізму гравірецепції. а - однорідний тиск статолітів на ендоплазматичний ретикулум при вертикальній орієнтації коріння; б - перерозподіл статолітів при горизонтальній орієнтації коріння, що обумовлює неоднорідний тиск статолітів на ендоплазматичний ретикулум *ЕР*

Гравірецепція. На відміну від інших зовнішніх стимулів гравітація існує завжди і не змінюється за величиною. Крім того, гравітацію не можна увімкнути чи вимкнути; вона не характеризується наявністю градієнтів. Клітини на верхніх ділянках стебла чи кореня підлягають дії такої ж гравітаційної сили, що і на нижніх ділянках. Отже, такий зовнішній стимул, як гравітацію, можна реєструвати тільки завдяки руху певних рослинних чи клітинних структур - руху, внаслідок якого утворюється асиметрія в клітині, що призводить до виникнення тиску. У 1900 р. Хаберленд та Немек (цит. по [Weevers, 1949]) на основі ретельних цитологічних досліджень прийшли до висновку, що функції чутливих до гравітації органів у рослині виконують зерна крохмалю - так званих *статолітів*. Згідно з сучасними уявленнями механізм сприймання гравітаційної сили відбувається за рахунок осідання *амілопластів* - пластид, що містять зерна крохмалю (від 1 до 8) і розміщені у мембрані. Ці амілопласти, які мають певну масу і густину, рухаються по в'язкій цитоплазмі; при зміні положення рослини вони переміщуються донизу і затримуються біля клітинних стінок. Внаслідок свого накопичення вони створюють тиск на плазматичну мембрану або ендоплазматичний ретикулум (рис. 12.4). Рух рецепторів гравітації сприяє активації певних ферментів, що регулюють гормонний метаболізм. Внаслідок переміщення пластид утворюється градієнт ростових речовин, які забезпечують ріст паростка або кореня.

Вимірювання гравітронізму. В більшості експериментів використовується гравітаційне прискорення на рівні 1 g чи менше, що досягається орієнтуванням органа (колеоптиля чи кореня) у положенні, що відрізняється від вертикального. Гравітаційна сила пропорційна синусу кута нахилу органа відносно вертикалі. Якщо потрібно звести нанівець вплив гравітаційного поля, застосовують *кліностати* - прилади, які забезпечують обертальний рух рослинного об'єкта, або проводять *космічні досліді*, в яких досягають стану невагомості.

12.1.3. Тигмонаетичні рухи рослин

Настичні рухи виникають у відповідь на будь-які зовнішні фактори - дотик, пошкодження, механічну вібрацію, світло, хімічні речовини, на які рослина реагує швидкими рухами. Напрямок настичних рухів не залежить від напрямку стимулу. *Тигмонастичними* називаються рухи, що викликаються дотиком; такі рухи характерні,

наприклад, для добре відомої рослини мімоза соромлива (*Mimosa pudica*), яка згортає листки (а інколи - і все листя) протягом декількох секунд у відповідь на дотик. Такі швидкі рухи у мімози можуть бути використані для захисту проти комах та інших тварин, протидії суховіям з метою збереження води у посушливих районах, де вона мешкає. Зовнішній механічний стимул, що сприймається сенсорними клітинами черешка, перетворюється в електричний сигнал, який швидко поширюється по тканині, доки не досягне локомоторних клітин листової подушечки поблизу основи листка, які негайно змінюють свій об'єм. Мабуть, рух органів у мімози визначається зміною тургорного тиску в цих клітинах. Зміна їхнього об'єму призводить до виділення з них іонів калію та таніноподібних речовин з клітини. Тигмонастичними можна вважати й рухи, які демонструють у відповідь на дотик комахоїдні рослини - наприклад, венерина мухоловка *Dionaea muscipula*. Вважається, що швидке закривання листків рослини пов'язане з незворотним розтягуванням клітин та зміною підкислення клітинних стінок [Рейвн и др., 1990]. До тигмонастичних рухів слід віднести й *закручування вусиків*, за допомогою яких деякі рослини (*Passiflora coerulea*, *Pisum sativum*) здатні підтримувати себе у просторі. Вусики під час свого росту виконують кругові рухи з тим, щоб збільшити ймовірність контакту з потенційною опорою, внаслідок чого вони змінюють швидкість та напрямок росту так, щоб зачепитися за опору та підтягнути рослину. Якщо погладити нижню сторону вусика гороху *Pisum sativum* скляною паличкою, клітини нижньої сторони починають стискуватися, а клітини верхньої-розтягуватися, після чого всі клітини розтягуються, але клітини верхньої сторони розтягуються швидше. Очевидно, в регуляції зміни розмірів клітин беруть участь такі гормони, як ауксин, що стимулює ріст, та етилен, який збільшує проникність мембрани; збільшення етилену в клітинах нижньої сторони супроводжується втратою розчинених речовин з вакуолі, що викликає стискування клітин.

12.2. ФОТОБІОЛОГІЧНІ РЕАКЦІЇ РОСЛИН

12.2.1. Класифікація фотобіологічних реакцій рослин

Рослині для розвитку потрібні сонячне світло, двоокис вуглецю, вода та поживні речовини, завдяки яким відбуваються *розвиток* рослини -

якісні зміни в структурі і функціональній активності рослини та її частин (клітин, тканин та органів) у процесі життєвого циклу рослини, а також *Diem* рослини - незворотне збільшення розмірів рослин або її органів, зумовлене новоутворенням клітин, органів або їх окремих елементів. Для багатьох процесів росту та розвитку рослини найважливішим зовнішнім фактором є світло. Під впливом сонячного випромінювання відбуваються *фотобіологічні реакції* - фізичні або хімічні зміни в рослинних системах. Усі фотобіологічні реакції можна поділити на чотири основні групи [Конев и Вологовский, 1979]:

1. *Енергетичні* - реакції, в ході яких світлова енергія внаслідок синтезу нових органічних молекул трансформується в хімічну. Прикладом цих реакцій може бути фотосинтез.

2. *Інформаційні* - реакції, при яких світло є керуючим сигналом, що викликає через спеціалізовані механізми утворення фотопродуктів та забезпечує інформацію щодо навколишнього середовища. До інформаційних можна віднести фоторух, фотоморфогенез, фототропізм, фотоперіодизм.

3. *Біосинтетичні* - реакції, при яких у складному ланцюзі послідовних етапів синтезу органічних молекул є окремі фотохімічні стадії, що протікають лише під впливом світла. До цих реакцій відносяться біосинтез хлорофілу, індукція синтезу пігментів та вітамінів.

4. *Деструктивно-модифікуючі* - реакції, пов'язані з пошкодженням світлом молекул біологічного субстрату, що призводить до летальних або мутаційних наслідків. До цього типу реакцій відносяться фотосенсибілізація, фотореактивація, відгук біологічних систем на ультрафіолетове випромінювання.

Розглянемо деякі важливі для вищих та нижчих рослин фотобіологічні реакції.

12.2.2. Фотосинтез

Основними функціональними одиницями, що забезпечують фотосинтетичну активність рослин і водоростей, є фотосистеми *ФСІ* і *ФСІІ*, які містять близько 250-400 молекул пігментів. Ці пігменти здатні поглинати кванти світла, але лише одна молекула хлорофілу даної фотосистеми спроможна перетворювати поглинуту енергію для фотохімічних реакцій. Ця молекула хлорофілу називається *реакційним центром* фотосистеми, тоді як інші - *антенами*. Після поглинання кванта світла антенними пігментами поглинута енергія переноситься до

реакційних центрів фотосистем, що супроводжується збудженням молекули хлорофілу *P* і переходом електронів на більш високий енергетичний рівень. Молекула P_{680}^* у збудженому стані переносить електрони акцептору - феофітину *Фф*, після чого - первинному хіноновому акцептору Q_A і вторинному хіноновому акцептору Q_B . Далі електрони послідовно передаються на пул молекул пластохінона ПХ, що переносить через ліпідну фазу мембрани електрони і протони, залізо-сірчаний білок FeS_R , цитохром *f* і пластоціанін *P*. Електрони переходять по електронно-транспортному ланцюгу до *ФСІ*, де енергія світла передає електрони від молекули хлорофіла P_{700} до електронного акцептора P_{430} після чого відбувається подальше перенесення електронів через ферредоксин *Fd* до кофермента НАДФ (рис. 12.5).

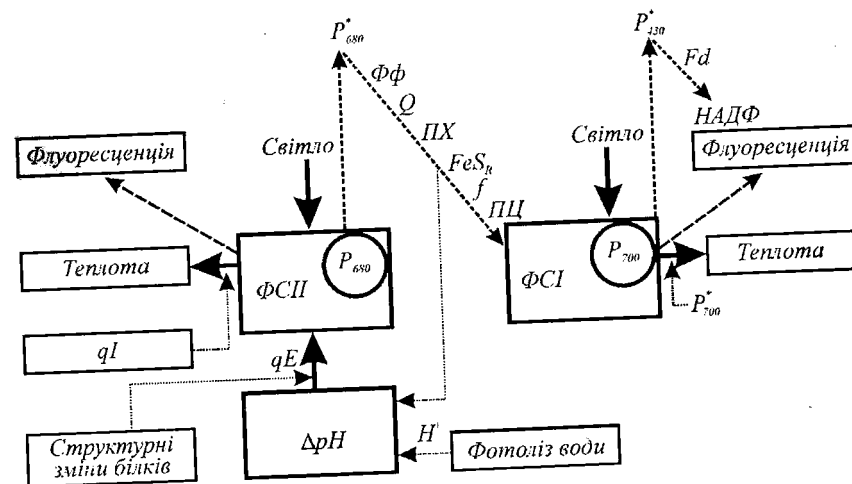


Рис. 12.5. Схема, що ілюструє процеси перетворення енергії у флуоресценцію і тепло під час нециклічного транспортування електронів

Крім того, поглинута енергія може бути звільнена у вигляді теплоти або витрачена на такий випромінювальний процес, як флуоресценція. При звичайних температурах флуоресценція хлорофілу походить від пігментів антени *ФСІІ*; вклад *ФСІ* у флуоресценцію хлорофілу має місце лише в довгохвильовій частині спектра (740 нм). Змінна флуоресценція в основному походить від *ФСІІ*, а перенесення збудження до *ФСІ* можна

трактувати як додатковий конкуруючий шлях дезбудження *ФСП*. Під час функціонування фотосинтетичного апарата випромінювання флуоресценції хлорофілу *a* становить 2-5 % поглинутої енергії і залежить від типу хлоропласта, віку, фізіологічного стану рослини, стресових умов, інтенсивності та довжини хвилі збуджуючого випромінювання.

Перехід електронів уздовж електронно-транспортного ланцюга супроводжується зменшенням (*гасінням*) флуоресценції хлорофілу. Це зменшення відбувається завдяки окисленню акцептора, який являє собою комплекс феофітину і хінонів. Якщо акцептор окислюється завдяки перенесенню електронів до НАДФ і, врешті-решт, до СО₂, флуоресценція зменшується. Такий процес називається "*фотохімічним гасінням*". Характеризується цей процес коефіцієнтом фотохімічного гасіння *qP*. У той же час існують інші механізми гасіння нехімічної природи або "*нефотохімічного гасіння*", які характеризуються коефіцієнтом нефотохімічного гасіння *qN*. Основними з процесів гасіння є залежне від енергії гасіння, пов'язане з індукованим протонним градієнтом крізь тилакоїдну мембрану, та гасіння, пов'язане з фотоінгібуванням, що викликається надлишковим опромінюванням. Отже, флуоресценція є комплементарним процесом по відношенню до фотохімічних та теплових процесів: вихід флуоресценції тим більший, чим менші розтрати енергії на фотохімічні реакції або теплоту.

12.2.3. Фоторух водоростей

Рух або зміна руху організмів, що викликаються світлом, називається *фоторухом*. Фоторух є результатом *фоторегуляції руху* – сукупності елементарних процесів, індукованих світловим стимулом, а саме: фоторецепції, сенсорного перетворення світлового стимулу в фізіологічний сигнал, який керує роботою рухового апарата, що реалізує фотоорієнтацію організму. Світло – це важливий зовнішній фактор, який завдяки фоторуху використовується рухливими організмами (в першу чергу – водоростями) для пошуків оптимальних умов існування.

Фоторецепція. Розглянемо основні механізми фоторецепції водоростей [Посудин, 1989; Масюк и Посудин, 1991].

Періодичне освітлення та затінювання стигмою фоторецептора. В процесі обертання клітини навколо своєї поздовжньої осі виникає амплітудна модуляція світла, що потрапляє на фоторецептор. Величина модуляції залежить від напрямку руху клітини відносно напрямку

поширення стимулюючого світла. Роль модулятора виконує специфічна органела – стигма. Модуляційний механізм притаманний представникам *Euglenophyceae*.

Дихроїчний механізм. У його основі лежить анізотропія поглинання світла дипольними фоторецепторними молекулами, що орієнтовані певним чином відносно поздовжньої осі клітини. Максимальне поглинання світла відбувається під час руху клітини паралельно напрямку поширення світла. Дію такого механізму знайдено у евгленофітової водорості *Euglena gracilis*, для якої не виключається поєднання модуляційного та дихроїчного механізмів.

Хвильоводний механізм. Передбачається поширення бокового світла, перпендикулярного поздовжній осі клітини, через спарені тилакоїди, розташовані перпендикулярно до площини пігментованого шару стигми та поздовжньої осі клітини. Ці тилакоїди, що мають високий показник заломлення відносно проміжків між ними, утворюють специфічний світловід для світла, що поширюється. Такий механізм знайдений у криптофітових водоростей *Chroomonas* Hansgh та *Cryptomonas* Ehr.

Оцелоїдний механізм. Фоторецепція відбувається завдяки спеціалізованій органелі – оцелоїду, який являє собою своєрідну фокусуючу систему. Світло, що потрапляє на оцелоїд, фокусується кристалевим тілом на ламелярному шарі ретиноїдного тіла. Подібний механізм притаманний представникам динофітових водоростей із родини *Warnowiaceae*.

Інтерференційний механізм. Стигма, яка складається з кількох пігментованих та непігментованих шарів та, можливо, розташована під фоторецептором, виконує функції багатошарової чвертьхвильової пластини. Внаслідок відбивання світла від кожного шару має місце інтерференція світла; якщо товщина шарів та проміжків між ними дорівнює чверті довжини світлової хвилі, відбувається підсилення світла, що потрапляє на фоторецептор. Такий механізм спостерігається у представників *Chlorophyceae*, *Prasinophyceae* та у деяких видів *Dinophyceae*.

Дифракційний механізм. У багатьох зелених водоростей стигма містить лише один шар пігментованих глобул. Передбачається, що пігментовані глобули стигми являють собою періодичну структуру, яка виконує функції дифракційної решітки. Під час взаємодії світла з такою структурою відбувається дифракція світла, що супроводжується

утворенням дифракційних максимумів. Інтенсивність та просторове положення цих максимумів залежать від геометрії періодичної структури, кута падіння світла на неї та довжини світлової хвилі. Залежно від збігу дифракційного максимуму з місцезнаходженням рецептора змінюється величина світлового сигналу, що потрапляє на фоторецептор.

Будова деяких фоторецепторних систем водоростей пояснюється нарис. 12.6.

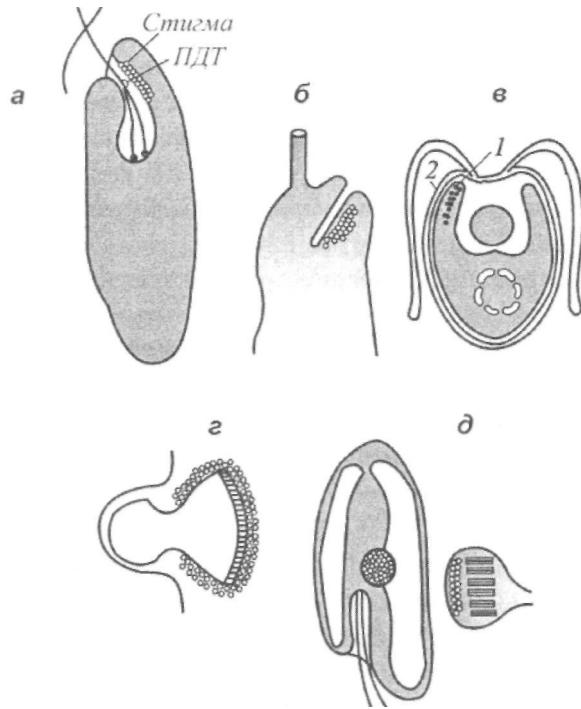


Рис. 12.6. Будова деяких фоторецепторних систем водоростей: а - стигма та параджгутикове тіло евглєнофітової водорості *Euglena gracilis*; б - параджгутиковий виступ у жовто-зелених водоростей β - стигма (7) та здогадний рецептор (2) зелених водоростей; г - рецептор криптофітових водоростей; д - оцелоїд (родина *Warnowiaceae*)

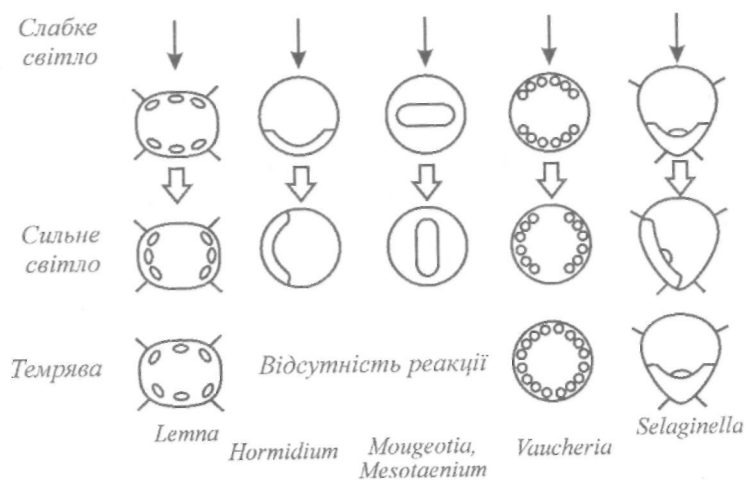
Сенсорне перетворення. Після поглинання фоторецептором кванта світла має місце низка подій, яка призводить до перетворення

світлового стимулу в фізіологічний сигнал, який керує роботою рухового апарата водорості - так званого сенсорного перетворення. Є багато методологічних та експериментальних прийомів, що ставлять своєю метою освітлення основних етапів сенсорного перетворення - це застосування специфічних метаболічних препаратів (іонів хімічних елементів, блокаторів кальцієвих каналів, іонофорів, іонотропних препаратів тощо). На жаль, до цього часу проблема з'ясування проходження світлового сигналу від фоторецептора до рухового апарата являє собою своєрідну "чорну скриньку", оскільки багато аспектів цієї проблеми поки що не розв'язано.

12.2.4. Фоторух хлоропластів

Індукований світлом рух хлоропластів у клітині здійснюється так: по-перше, хлоропласти можуть брати участь у загальному русі цитоплазми (поступальному, обертальному, циркуляційному); при цьому світло, впливаючи на частину цитоплазми, викликає зміну швидкості її руху, тоді як просторове взаємне розташування хлоропластів залишається незмінним. Така світлозалежна реакція хлоропластів називається *фотодінезом*. По-друге, хлоропласти здатні переорієнтовуватися в межах клітини; результуючий розподіл їх пов'язаний з характером поглинання світла клітиною, яке визначається напрямком поширення світла. Така реакція отримала назву *фотоорієнтації* хлоропластів. Якщо в першому випадку стимулом є величина інтенсивності світла, то в другому - напрямок поширення світла.

Фотодінез демонструють хлоропласти *Elodea* та *Vallisneria*. Зміна швидкості потоку цитоплазми в епідермальних клітинах *Elodea* та мезофільних і епідермальних клітинах *Vallisneria* під впливом світла викликає переміщення хлоропластів. Існує гіпотеза, згідно з якою світло керує активацією актиноподібних мікрофіламентів та зміною рівня АТФ. Індуковане синім світлом збільшення окислювального фосфорилювання завдяки флавінам вважається відповідальним за зміну пасивної рухливості цитоплазми при низькій швидкості потоків. При середній швидкості починається конкуренція з боку фотосинтезу; при великій швидкості, коли фотосинтез досягає насичення, має місце надлишок АТФ за рахунок циклічного фосфорилювання, який разом з індукованим світлом окисленням АТФ призводить до активації актоміозину. На користь цієї гіпотези свідчать експерименти з застосуванням роз'єднувачів або інгібіторів фотосинтетичного електронного потоку.



ис. 12.7. Типи фотоорієнтації хлоропластів

Щодо орієнтації хлоропластів, то тут слід виділити такі варіанти: під впливом бокового низькоінтенсивного освітлення хлоропласти переміщуються до стінок клітини і розташовуються перпендикулярно до напрямку поширення світла (*еністрофізм*); при збільшенні інтенсивності світла хлоропласти орієнтуються уздовж бокових стінок клітин за напрямком поширення світла (*парастрофізм*). У темряві хлоропласти орієнтуються хаотично (*анострофізм*). Схематично ці типи орієнтації хлоропластів наведено на рис. 12.7. На характер орієнтації хлоропластів впливають розсіювання та поглинання світла усередині клітини, що викликають появу світлових градієнтів; "лінзові" ефекти, які призводять до фокусування світла. Одним з основних (але далеко не простих) аспектів проблеми фоторуху хлоропластів є визначення структури, пігментного складу та місцезнаходження фоторецептора. Деякі організми (*Lemna*, *Vallisneria*, *Vaucheria*, *Mesotaenium*, *Selaginella*, *Mougeotia*, *Hormidium*, *Spirodela*) демонструють реакцію хлоропластів на синє світло, рецепторами якого можуть бути флавопротеїди. Рух хлоропластів при опромінюванні інтенсивним червоним світлом можна спостерігати у *Selaginella* та *Vallisneria*, а під впливом низькоінтенсивного червоного світла - у *Hormidium*. Здійснюють рецепцію червоного світла фотосинтетичні пігменти, про що свідчать експерименти з препаратами, які впливають на фотосинтез.

Реакцію на червоне світло демонструють хлоропласти *Mesotaenium* та *Mougeotia*; фоторецепторним пігментом у даному випадку є фітохром. Слід відзначити також і різноманіття розташування фоторецепторів - вони можуть знаходитися не лише в хлоропластах, а також у цитоплазмі або плазматичній мембрані.

12.2.5. Фотоморфогенез

До цього типу фотобіологічних реакцій можна віднести всю сукупність контрольованих світлом процесів, пов'язаних з розвитком та ростом рослини, причому реакції рослини не характеризуються орієнтованою відносно світла направленістю, а світловий стимул не має просторової направленості та періодичності.

Фотоморфогенетичними реакціями можна вважати проростання насіння, видовження стебла, формування листя, розвиток хлоропластів тощо.

Більшість фотоморфогенетичних реакцій рослин відбувається завдяки участі трьох типів фоторецепторів - фітохрому, криптохрому - рецептора синього та ультрафіолетового УФ-А (320-400 нм) випромінювання. *Фітохром* складається з білкової частини та хромофора - лінійного тетрапіролу (фітохромобіліну), що поглинає світло. Фітохром може існувати у двох різних формах, які можуть перетворюватися одна в одну: P (фізіологічно неактивна форма, що поглинає червоне світло) та $P_{\text{ак}}$ (фізіологічно активна форма, що поглинає дальнє червоне світло). Коли молекула P поглинає фотон червоного світла з довжиною 660 нм, вона перетворюється у $P_{\text{ак}}$; якщо молекула $P_{\text{ак}}$ поглинає фотон дальнього червоного світла з довжиною 730 нм, вона перетворюється у P . Такі переходи під впливом світла називаються *фотоконверсіями*. Участь фітохрому в морфогенетичних процесах підтверджують досліді по оборотній стимуляції та інгібуванню морфогенетичних процесів червоним (660 нм) та дальнім червоним (730 нм) світлом. Фітохром локалізований у мембранах рослини; основним механізмом дії фітохрому слід вважати регуляцію функцій мембран за рахунок конформаційних змін фітохрому, що впливають на проникність мембрани, з якою він зв'язаний, на активний транспорт іонів через мембрану та активність фітогормонів і білків, зв'язаних з мембраною. *Криптохром* відповідає за поглинання світла в синій (400-500 нм) та ультрафіолетовій УФ-А областях спектра; функції його можуть виконувати флавіни або каротиноїди. Складається криптохром з білка, зв'язаного з двома хромофорами. Спектр дії

криптохрому займає область 390-480 нм з максимумом при 450 нм. Криптохром відповідає за інгібування видовження стебла, розвиток листя, фотоперіодичне цвітіння тощо.

12.2.6. Фототропізм

Індукований світлом рух частини фіксованого рослинного організму називається *фототропізмом*. Ця фотобіологічна реакція являє собою відгук рослини на градієнт світла. Такі градієнти можуть утворюватися за рахунок поглинання або розсіювання світла, яке проходить через рослинний орган. Розрізняють *позитивні* (рух до джерела світла) та *негативні* (від джерела) фототропізм. Для верхівок паростків характерним є позитивний фототропізм, тоді як для коріння - негативний. Якщо, наприклад, колеоптіль вівса освітити світлом низької інтенсивності з одного боку, або світлом різної інтенсивності з різних боків, то цей орган вигинається у сторону більш яскравого світла. Типовий спектр дії фототропізму (рис. 12.8) характеризується максимумами у видимій області спектра при 420 нм, 450 нм та 475 нм; крім того, є максимум при 370 нм в ультрафіолетовій області спектра. Таким чином, спектр дії фототропізму свідчить про те, що лише синє світло та частина ультрафіолетового випромінювання викликають утворення вигинів.

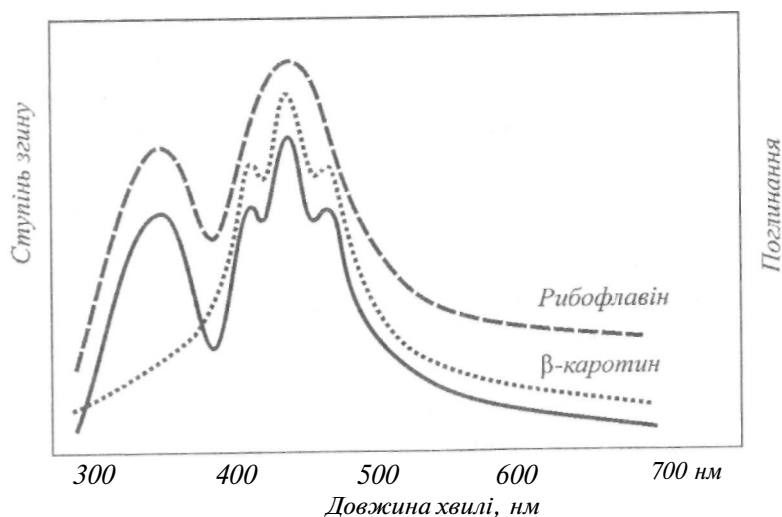


Рис. 12.8. Типовий спектр дії фототропізму

Імовірними хромофорами, що відповідають за фототропічні реакції, є каротиноїди та флавіни (або флавопротеїни), про що свідчить збіг спектра дії фототропізму зі спектрами поглинання цих пігментів.

Слід зауважити, що питання щодо природи хромофорів ще далеко від остаточного розв'язання. Фототропічні вигини рослинного органа пов'язані з асиметричним розподілом у цьому органі *ауксину* - фізіологічно активної речовини, яка утворюється в клітинах рослини і регулює процеси росту. Світло викликає вигин органа, впливаючи на латеральний розподіл ауксину. Різниця в концентрації ауксину обумовлює, в свою чергу, неоднакову швидкість росту органа з двох сторін, що й призводить до вигину.

Механізм дії ауксину пов'язаний з двома факторами [Гелстон и др., 1983] - розтяжністю клітинних оболонок та тургорним тиском клітинної рідини, що діє на цю оболонку. Ауксин викликає збільшення поздовжніх розмірів клітин, що обумовлено спіральним розташуванням целюлозних мікрофібрил у клітинній оболонці та тим, що ауксин збільшує розтяжність цієї оболонки. Таке індуковане ауксином збільшення пластичної розтяжності клітинної оболонки спостерігається лише в живих клітинах. Є гіпотеза, що для забезпечення відносного сковзання целюлозних ланцюгів необхідно розірвати поперечні зв'язки між молекулами целюлози; ці функції виконує поки ще невідомий фермент, активність якого залежить від рівня рН внутрішньоклітинного середовища. Коли під впливом ауксину, присутнього в клітині, іони водню накачуються в клітинну оболонку, фермент активізується і руйнує поперечні зв'язки; целюлозні ланцюги звільняються та отримують можливість ковзати один відносно одного. Таке ковзання відбувається під впливом тургорного тиску клітинної рідини, що призводить до розтягування оболонки та збільшення розмірів клітини.

12.2.7. Фотоперіодизм

Ритмічні зміни різноманітних морфологічних, біохімічних та фізіологічних властивостей і функцій організмів під впливом чергування та тривалості світлових і темнових інтервалів називаються *фотоперіодизмом*.

Згідно з фотоперіодичними реакціями рослини можна поділити на три групи: *рослини короткого дня* (зацвітання та плодоношення настають при скороченні дня до 8-12 год.); *рослини довгого дня* (той же ефект досягається подовженням дня до 16-20 год.) та *нейтральні*

рослини (в яких зміна дня не спричиняє помітних змін протягом життєвого циклу). До групи короткого дня відносяться бавовник, кофе, полуниця, просо, рис, соя, тютюн, цукрова тростина; до групи довгого дня – жито, льон, люпин, овес, пшениця, редиска, цукровий буряк, шпинат, ячмінь; представниками нейтральних рослин є горох, гречка, соняшник.

Від фотоперіоду залежать такі процеси, як цвітіння, спокій бруньок, скидання листя, проростання насіння, формування цибулин та бульб тощо. Характер фотоперіодичної реакції пов'язаний з географічним походженням рослини і сформувався протягом еволюції. Відсутність точних даних щодо спектрів дії фотоперіодизму не дозволяє сказати щось певне відносно природи фоторецептора, який відповідає за фотоперіодичну реакцію. Серед існуючих гіпотез [Гродзинский, 1972; Конев и Волотовский, 1979] слід відзначити *фітохромну* (яка пов'язує фотобіологічну реакцію з фотоперетворюваннями фітохрому), *гормональну* (фотобіологічний ефект викликається утворенням особливого гормону флоригену), *гіпомезу ендогенних ритмів* (що базується на взаємодії біологічних та астрономічних годинників), *інгібіторну гіпомезу* (що припускає утворення в рослині при несприятливих фотоперіодичних умовах особливих інгібіторів цвітіння). Жодна з цих гіпотез поки що не спроможна пояснити всю складність та різноманіття фотоперіодичних реакцій рослин.

12.2.8. Фотосенсибілізація

Явище фотосенсибілізації. У 1900 р. Оскар Рааб вивчав вплив дії світла та акридинових барвників на життєдіяльність найпростіших (*Paramecium*). Він помітив, що ні світло окремо, ні барвник не впливали на інфузорії, тоді як сумісна дія цих двох факторів призводила до їхньої загибелі. Явище *фотосенсибілізації* – це процеси, при яких світлова енергія, поглинута молекулами, що мають хромофори (сенсibilізатори), передається іншим молекулам, неспроможним самостійно поглинати світло.

Це явище поширене у природі – відомо, що деякі дикорослі рослини містять сильнодіючі хімічні сполуки; тварини, які поїдають ці рослини, стають чутливими до світла в непігментованих ділянках шкіри, особливо навколо очей, рота, вух та копит, де волосяний покрив рідкий. Основні симптоми – свербіж, виникнення пухирців розміром з горошину (які лопаються), кон'юнктивіт, стоматит, гарячковий стан, запальний процес (навіть у мозку), збудження або пригнічення. Тварина починає тертися, вносить інфекцію і може загинути через 8-10 год.

Основні механізми фотосенсибілізації. Можна виділити процеси, які характеризують взаємодію світла, сенсibilізатора та біологічного субстрату, а саме: поглинання світла молекулою сенсibilізатора та перехід її у збуджений стан; інтерконверсія у триплетний стан; перенос енергії триплетного стану сенсibilізатора до триплетного стану кисню; перенос енергії триплетного стану сенсibilізатора до молекули субстрату з утворенням радикалів. Реактивні властивості синглетного кисню і хімічних радикалів спричиняють певні зміни молекул субстрату.

Основні типи фотосенсибілізації Всі захворювання, викликані фотосенсибілізацією, можна поділити на три класи.

Первинна фоточутливість. У ролі хімічних сполук, які підвищують чутливість тварин до світла (фотосенсибілізаторів), виступають *гіперіцин* та *фагопірин*. Гіперіцин – червоний пігмент, що міститься у листках, стеблинах та квітках представників родини *Guttiferae*, зокрема: *Hypericum perforatum* (звіробій), *H. crispum*, *H. pulchrum*, *H. leucoptycodes*, *H. maculatum*. Загальна назва захворювань – *гіперіцизм*. Тварини, які поїдають рослини, що містять гіперіцин, стають чутливими до світла. Зазвичай під вплив гіперіцину потрапляють вівці, коні, велика рогата худоба. Хоча кози й свині також можуть потрапити під фотосенсибілізуючу дію гіперіцину. У овець, які поїдають *Hypericum perforatum*, симптоми не проявляються, коли вони знаходяться у темному приміщенні. Але на світлі тварини проявляють фоточутливість, що триває кілька тижнів. Цікавим є факт, що багато комах не наближаються до рослин, які містять гіперіцини. Винятком є бджола *Chrysolina gemellata*, що живиться нектаром *Hypericum perforatum*. Але вона не відвідує інші рослини, контролюючи таким чином утворення гіперіцину на певних ареалах.

Фагопіризм викликається спорідненим гіперіцину рослинним пігментом *фагопірином*, який присутній у представників *Fagopyrum* (*F. esculentum* або *Polygonum fagopyrum*) – гречки посівної. Фагопірин також має фотосенсибілізуючий вплив на свиней, худобу, курчат. Можливі захворювання овець, свиней, коней (які поїдають на сонці гречку, просо, шведську конюшину) на шкірну екзантему, яка відсутня на пігментованих ділянках тіла; у овець, коней і великої рогатої худоби з білими мітками виникають дерматити, стоматити, а також опіки на місцях, позбавлених пігментації.

Фоточутливість, пов'язана з порушенням синтезу пігментів. Серед захворювань цього типу слід виділити *природжену порфірію*, що викликається ендогенними порфірінами – *уропорфірином* та

копропорфірином. Перший виділяється у сечу, а другий відкладається в кістках та зубах (звідки походить ще одна назва захворювання -*рожеві зуби*). Є гіпотеза, згідно з якою ці порфірини виникають внаслідок порушення синтезу протопорфірину, який є часткою молекули гемоглобіну. Але в цілому походження порфірії невідоме.

Гепатогенна фоточутливість. Слід звернути увагу на фотосенсибілізуючі властивості *філоеритрину* - порфірину, одержаного з хлорофілу за допомогою бактерій, що є в кишечнику різних тварин, за рахунок вилучення фітольної групи, що перешкоджає проходженню хлорофілу через клітинні мембрани. У нормальному стані організм травоядних позбавляється від філоеритрину за допомогою жовчі; коли ж тварина поїдає деякі трави, що блокують жовчний протік, філоеритрин потрапляє у кров і шкірний покрив. У цьому разі він починає діяти як сенсибілізатор при опромінюванні тварини видимим або ультрафіолетовим світлом. Шкірний покрив набуває жовтого забарвлення, набрякає. Філоеритрин може бути виділений із крові хворих тварин і кристалізований. При ін'єкції його тваринам, які поїдали зелений корм, філоеритрин викликає симптоми жовтяниці. При з'їданні деяких зелених кормів тварина стає чутливою до світлового впливу.

Серед рослин, які викликають захворювання тварин, можна відзначити представників роду *Tribolus* (звідси назва хвороби - *триболізм*) зокрема *T. terrestris* та *T. ubis* (родина *Zygophyllaceae*); деякі види *Lippia*: *L. rhenanni*, *L. pretoriensis* (родина *Verbenaceae*); трави *Pannicum*; *P. laevifolium* та *P. coloratum* (родина *Graeminae*). У наших широтах фотосенсибілізацію викликають конюшина (*Trifolium L.*) та сухоребрик високий (*Sysimbrium altissimum L.*).

Запобігання хвороб - зміна пасовищ, утримання худоби в затемнених місцях.

12.3. ВПЛИВ ТЕМПЕРАТУРИ НА РОСЛИНИ

Термоперіодизм. Залежність росту рослини від добових змін температури називається *термоперіодизмом*. Ростові процеси рослин залежать від географічної зони, в якій вони знаходяться, і визначаються такими характерними температурами [Мусієнко, 2001]: *мінімальною*, при якій ріст рослини починається, *оптимальною*, яка є найбільш сприятливою для росту, та *максимальною*, при якій ріст припиняється. Для *теплолюбних* рослин мінімальна температура перевищує 10 °C, а

оптимальна знаходиться в межах 30-40 °C; для *холодостійких* мінімальна температура знаходиться в межах 0-5 °C, а оптимальна - в межах 25-31 °C. Максимальна температура для більшості рослин знаходиться в інтервалі 35-45 °C.

Вплив температури на фотосинтез. Різні види рослин демонструють залежність фотосинтетичної активності від температури; максимум цієї залежності знаходиться в області 20-30 °C, хоча мешканці більш спекотливих районів характеризуються більш високою оптимальною областю. Крім того, рослинам притаманна здатність акліматизуватися до певних температурних режимів. При високих температурах форма кривої залежності фотосинтетичної активності рослин від температури визначається тривалістю дії температурного фактора, який викликає інактивацію фотосинтетичної системи. Але температура, при якій відбувається інактивація, залежить від виду рослин: так, вона становить 42 °C для *Atriplex sabulosa* (мешканця холодних прибережних зон) та 50 °C для *Tidestromia oblongifolia* (що росте в пустелі). Вважається, що такі процеси, як електронний транспорт фотосистеми *ФСІ* та активність ЯДДФ-редуктази, майже не залежать від короточасних впливів високих температур. У той же час проникність мембран, темнове дихання та карбоксилазна активність чутливі до високих температур.

Яровизація. Сезонні зміни температури є основним фактором, який впливає на цвітіння рослин (особливо злакових). Наприклад, озимі злаки вимагають впливу низьких (від -1 до +10 °C) температур протягом кількох місяців. Процес індукції цвітіння під впливом понижених температур називають *яровизацією* або *верналізацією* (від лат. *vernalis* - весняний). Багаторічні рослини (наприклад, фруктові дерева) також вимагають щорічного впливу понижених температур для цвітіння. Насіння витримують довгий час перед його пророщуванням при низькій температурі; цей процес називається *стратифікацією*. Ефективність стратифікації підвищується, якщо насіння вологе.

Стан спокою та опадання листя. Вплив низьких температур або фотоперіоду може викликати вихід рослини чи насіння зі стану спокою, який характеризується зупинкою росту рослини (або її органів) та насіння. Температура відіграє також важливу роль у процесі опадання листя.

Високотемпературні стреси. Найпоширенішою реакцією рослини на високі температури є синтез *білків теплового шоку (БТШ)* - специфічних поліпептидів, відсутніх у нормі в рослині. Хоча функції *БТШ*

з'ясовані недостатньо, вважається, що їх синтез пов'язаний з індукцією термотолерантності рослин у відповідь на короточасні впливи високотемпературних стресів. Високі температури викликають руйнування клітин та тканин, що супроводжується порушенням мембранної цілісності та відповідним витоком іонів. Слід відзначити здатність багатьох рослин адаптуватися до високих температур.

Низькотемпературні стреси. Є два типи пошкоджень, що викликаються в рослині низькими температурами. Перший тип притаманний рослинам тропічних або субтропічних зон (таких як рис, бобові, кукурудза, помідор): низькі (менші ніж 10 °C) температури викликають в'янення або припинення росту, інгібування репродуктивних функцій і навіть загибель всієї рослини. Якщо вплив низької температури короточасний, рослина може повернутися у норму. Другий тип пошкодження викликається замерзанням води в рослинних тканинах. У багатьох рослин тканини можуть загинути при температурах від -1 до -3 °C. Механізм дії низьких температур при охолодженні пов'язаний з руйнуванням клітинних мембран, проникність яких змінюється, внаслідок чого спостерігається витік внутрішньоклітинного середовища. Під час замерзання всередині клітини утворюються кристали льоду, що призводить до механічного руйнування мембран. Крім того, оскільки лід має менший хімічний потенціал, ніж вода, замерзання зовнішньоклітинного середовища викликає усування води з клітини з відповідною дегідратацією останньої.

12.4. ВПЛИВ ВОДНИХ СТРЕСІВ НА РОСЛИНИ

Повені. Близько 6 % наземних екосистем затоплюються водою, через що утворюються заболочені зони. Найбільш шкідливою для рослин ситуацією, пов'язаною з затопленням ґрунту, є низький парціальний тиск кисню в седиментах. Коріння в умовах недостатку кисню (гіпоксії) або його відсутності приречене на перехід від аеробного дихання до анаеробного. Внаслідок цього спостерігається зменшення рівня синтезу аеробних білків та утворення близько 20 анаеробних білків. Ці білки характеризуються підвищеною гліколітичною та ферментативною активністю, яка призводить до окислення цитоплазми та утворення токсичних продуктів - таких, наприклад, як етанол. Відбуваються анатомічні перебудови в рослині, зокрема збільшення пористості рослинних органів, завдяки чому коріння забезпечується киснем з атмосфери. В умовах затоплення кілька сантиметрів поверхневого шару ґрунту знаходяться в аеробних умовах, через

що коренева система рослини починає розвиватися саме в цьому поверхневому шарі. Надзвичайно висока пористість додаткового коріння дозволяє йому проникати в седименти, здійснюючи аеробне дихання. Незважаючи на те, що рослини мають метаболічну, анатомічну та морфологічну адаптацію до умов затоплення, не всі вони можуть протистояти повеням. Оскільки в зонах затоплення знаходяться найчастіше сільськогосподарські угіддя, урожай яких страждає від надлишку води, проблема вивчення молекулярних механізмів адаптації рослин до анаеробних умов являє собою актуальну задачу.

Посухи. Комбінація недостатнього постачання води в результаті низького рівня опадів або слабкого накопичення води у ґрунті та збільшення швидкості втрат води через випаровування викликає водний стрес, який призводить до порушення процесів життєдіяльності рослинного організму та зменшення продуктивності. Серед короточасних реакцій рослини на водний дефіцит слід відмітити зменшення провідності продихів та фотосинтетичної активності, зміну провідності мембран та іонного транспорту. До довготривалих реакцій можна віднести збільшення швидкості синтезу специфічних нуклеїнових кислот та білків, підвищення накопичення проліну та бетаїну, зменшення фотосинтетичної ферментативної активності, інгібування загального росту рослини, зменшення росту та поділу клітин, пригнічування пророщування насіння, зменшення росту коріння, прискорення цвітіння в однорічних та інгібування - у багаторічних рослин, ініціацію опадання квітів, зменшення життєздатності пилку [Jones, 2000].

Рослини, що розвиваються в умовах достатнього водопостачання, називаються *гідрофітами*; мешканці посушливих районів називаються *ксерофітами*; проміжне положення займають *мезофіти*. Серед основних механізмів пристосування рослин до умов водного дефіциту можна виділити скорочення ростового або репродуктивного циклу, збереження води за рахунок зменшення площі листя, закриття продихів, підвищення кутикулярного опору, обмеження поглинання сонячного випромінювання, екстенсивний розвиток кореневої системи.

12.5. ВПЛИВ ВІТРУ НА РОСЛИНИ

Параметри вітру. Рух повітря відносно земної поверхні називається *вітром*. Основні параметри вітру - швидкість, напрямок і поривчастість. *Швидкість вітру* вимірюється в м/с, хоча можуть застосовуватися такі одиниці, як вузол або км/г (табл. 12.1).

Таблиця 12.1.

Зв'язок між одиницями швидкості вітру

$\frac{1}{\text{м-с}}$	вузол	$\frac{1}{\text{км-с}^{-1}}$
1,000	1,943	3,600
0,515	1,000	1,853
0,278	0,540	1,000

Швидкість вітру оцінюється за допомогою шкали Бофорта (табл. 12.2).

Таблиця 12.2.

Шкала Бофорта

Бал	Характеристика	$\frac{1}{\text{м}^* \text{с}^{-1}}$	вузол	$\frac{1}{\text{км}^* \text{с}^{-1}}$
0	Безвітря	0,0-0,2	< 1	< 1
1	Легкий вітерець	0,3-1,5	1-3	1-5
2	Легкий бриз	1,6-3,3	4-6	6-11
3	М'який бриз	3,4-5,4	7-10	12-19
4	Помірний бриз	5,5-7,9	11-16	20-28
5	Свіжий бриз	8,0-10,7	17-21	29-38
6	Сильний бриз	10,8-13,8	22-27	39-49
7	Близький до штормового вітер	13,9-17,1	28-33	50-61
8	Штормовий вітер	17,2-20,7	34-40	62-74
9	Сильний штормовий вітер	20,8-24,4	41-47	75-88
10	Шторм	24,5-28,4	48-55	89-102
11	Шалений шторм	28,5-32,6	56-63	103-117
12	Ураган	>32,7	>64	> 118

Напрямок вітру визначають відносно сторін світу і позначають або в румбах (всього їх 16): північний, північно-східний, східний тощо або в поділках: одна поділка містить 5° або 10° залежно від необхідної точності вимірювань.

Поривчастість вітру-це стрибкоподібні підсилення і послаблення швидкості ΔV вітру; $\Delta V = \pm 3$ м/с при $V = 5-10$ м/с; $\Delta V = \pm 5-7$ м/с при $V = 11-15$ м/с.

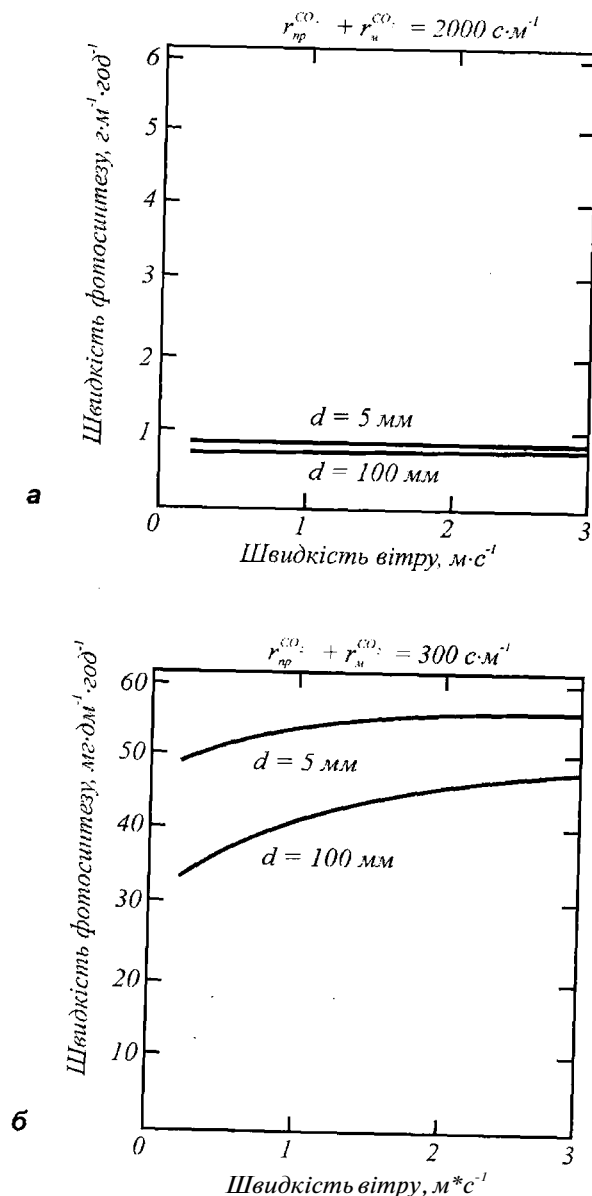
Вплив вітру на транспірацію. Збільшення швидкості вітру викликає зменшення опору граничного шару (див. рівняння (10.3)), що призводить до збільшення швидкості випаровування. Однак, якщо температура листка істотно перевищує температуру оточуючого повітря (наприклад, внаслідок дії інтенсивного випромінювання при помірно закритих продихах), збільшення швидкості вітру може викликати зменшення випаровування через те, що збільшення втрат теплоти зменшує температуру листка та тиск водяної пари в листку. Таким чином, результуюче зменшення рушійної сили, що викликає транспірацію, може перевищувати зменшення опору граничного шару. Опір продихів може здійснювати вплив на транспірацію, коли опір граничного шару невисокий; при великих значеннях цього опору вплив продихів на транспірацію незначний.

Вплив вітру на фотосинтез. У термінах електричних аналогій швидкість фотосинтезу можна описати рівнянням [Gaastra, 1959]:

$$F = \frac{[CO_2]_1 - [CO_2]_2}{r_{zp}^{CO_2} + r_{np}^{CO_2} + r_m^{CO_2}},$$

де $r_{zp}^{CO_2}$, $r_{np}^{CO_2}$ та $r_m^{CO_2}$ - опори граничного шару, продихів та мезофілу відповідно, $[CO_2]_1$ та $[CO_2]_2$ - концентрації двоокису вуглецю в оточуючому повітрі та в листку відповідно.

Використання вентиляційних потоків, при яких опір граничного шару зводиться нанівець, дає можливість оцінити суму опорів $r_{np}^{CO_2} + r_m^{CO_2}$. Графіки розрахунків, наведені на рис. 12.9, свідчать про те, що швидкість фотосинтезу залежить від швидкості вітру, величин опорів продихів і мезофілу та площі поверхні листка.



Швидкість росту. Під час аналізу росту рослин використовують такі індекси, як *швидкість відносного росту* (ШВР), яка визначається відношенням швидкості збільшення ваги рослини до одиниці ваги ($\text{ШВР} = \frac{1}{P} \cdot \frac{dP}{dt}$), *швидкість сумарної асиміляції* (ШСА), яка визначається відношенням швидкості збільшення ваги рослини до одиниці площі листка ($\text{ШСА} = \frac{1}{S} \cdot \frac{dP}{dt}$) та *відношення площі листка до ваги листка* ($\text{ВПВ} = \frac{S}{P}$). Експерименти з використанням повітряних потоків у тунелі дозволяли вимірювати всі ці індекси під впливом різних швидкостей вітру. Результати свідчать про наявність оптимальної з точки зору росту рослини (виросливали *Brassica napus* на піщаному ґрунті) швидкості вітру ($0,7 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$); при швидкості вітру близько $4,0 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ спостерігається зменшення всіх індексів. У той же час вплив вітру на ріст рослин (*Brassica napus*, *Hordeum vulgare*, *Pisum sativum*), які вирощували в культуральних розчинах, був незначний. Таку різницю у результатах, що спостерігалися, можна пояснити різними швидкостями транспірації для рослин, що вирощувалися у піску та розчині. Рослина, що росте у піску, зазнає помітного гідравлічного опору в ґрунті, тоді як в умовах вирощування у розчині опір виникає лише всередині рослини. На ріст рослини впливають як швидкість вітру, так і вологість ґрунту (табл. 12.3).

Таблиця 12.3.

Вплив швидкості вітру та вологості ґрунту на ріст *Robinia pseudoacacia* (Satoo, 1948, цит. по [Grace, 1977])

Параметр	Вітер 3,5 мс"	Немає вітру	Вітер 3,5 мс"	Немає вітру
Вологість ґрунту, %	80	80	40	40
Вага стебла, г	368	688	118	358
Вага коріння, г	69	111	23	67
Висота, мм	144	258	43	156
Діаметр стебла, мм	2,02	2,27	1,41	1,85
Довжина коріння, мм	231	296	124	244

Рис. 12.9. Залежність швидкості фотосинтезу під час інтенсивного освітлення від швидкості вітру: а - для високих значень опорів проридів та мезофілу; б- для низьких значень опорів проридів та мезофілу. Тут d - розмір листка.

Серед інших ефектів, що викликаються вітром, слід відзначити недорозвиненість рослини, механічні деформації та пошкодження, полягання угідь, просторове поширення пилку, насіння, пестицидів та забруднювачів.

Ерозія ґрунту. Руйнівний вплив на родючий ґрунтовий покрив і підстильні породи таких зовнішніх факторів, як вітер і вода, які призводять до переміщення і перевідкладення продуктів руйнування, називається *ерозією ґрунтів* (від латинського *erosio* - роз'їдати, вигризати). Ерозія, яка супроводжується руйнуванням поверхні землі, формуванням долин річок, схилів, межиріч, називається *природною (геологічною)*. На цей тип ерозії впливають такі фактори, як вітер, вода, температурні коливання, біологічні процеси. Під час вітрової ерозії відбувається перенос найдрібніших частинок ґрунту, що містять найважливіші для родючості компоненти - гумус, хімічні речовини. Крім того, цей процес супроводжується оголенням коріння одних та засипанням інших рослин. Розвиток ерозії пов'язаний також з рельєфом місцевості, стійкістю ґрунту до змиву та розмиву, рівнем покриття схилів лісовою або трав'янистою рослинністю.

Прискорена (антропогенна) ерозія викликається одночасним впливом вирубки лісів, надінтенсивним тваринництвом і неправильним використанням ґрунтів під сільськогосподарські потреби. Оранка, сінокіс та збирання врожаю, робота сільськогосподарських машин, меліорація земель, знищення лісів, надмірне розорювання території, безконтрольний випас худоби сприяють прискореній ерозії. Шар ґрунту, що руйнується при нормальній ерозії протягом сторіч, при антропогенній знищується за дуже короткі проміжки часу (швидкість антропогенної ерозії може бути в 100 разів більша, ніж швидкість природної). Ерозія завдає великої шкоди сільському господарству, оскільки під дією стічних дощових і талих вод по схилу змивається і переноситься верхня, найбільш родюча частина ґрунту. В результаті ерозії на значних площах руйнуються цінні сільськогосподарські угіддя; різко зменшуються гумусові ресурси, вміст азоту, фосфору і калію в ґрунті, що впливає на його родючість; замулюються ріки, канали та водні джерела, зростає розчленування території ярами, погіршується її гідрологічний режим. Аналіз матеріалів ґрунтового обстеження, виконаного "Укрземпроектом", показує, що за останні 20 років кількість ерозійних ґрунтів в Україні збільшилась у різних регіонах на 3-26 %; площа ерозійних чорноземів звичайних збільшилась на 15-26%.

ДОДАТОК

Фізичні сталі

Символ	Назва	Величина і одиниці
c	Швидкість світла у вакуумі	$2,99792458 \cdot 10^8 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$
N_A	Число Авогадро	$6,0221367(36) \cdot 10^{23} \text{ (моль)}^{-1}$
$R=N_A \cdot k$	Універсальна газова стала	$8,3145510(70) \text{ Дж} \cdot \text{моль}^{-1} \cdot \text{К}^{-1}$; $8,314 \cdot 10^{-3} \text{ л} \cdot \text{МПа} \cdot \text{моль}^{-1} \cdot \text{К}^{-1}$
$k = R/N_A$	Стала Больцмана	$1,380658(12) \cdot 10^{-23} \text{ Дж} \cdot \text{К}^{-1}$
kT	Стала Больцмана · температура	0,0235 еВ при 0 °С 0,0253 еВ при 20 °С
RT	Універсальна газова стала · температура	$2,271 \cdot 10^3 \text{ Дж} \cdot \text{моль}^{-1}$ при 0 °С; $2,437 \cdot 10^3 \text{ Дж} \cdot \text{моль}^{-1}$ при 20 °С.
e	Елементарний заряд	$1,60217733(49) \cdot 10^{-19} \text{ Кл}$
ϵ_0	Електрична стала	$8,854187817 \cdot 10^{-12} \text{ Кл}^2 \cdot \text{Н}^{-1} \cdot \text{м}^{-2}$
μ_0	Магнітна стала	$12,5663761410^{-7} \text{ Н} \cdot \text{А}^{-2}$
$F = N_A \cdot e$	Число Фарадея	$9,64846 \cdot 10^4 \text{ Кл} \cdot \text{моль}^{-1}$
RT/F		25,3 мВ при 20 °С
$2,303RT/F$		58,2 мВ при 20 °С
h	Стала Планка	$6,626075(40) \cdot 10^{-34} \text{ Дж} \cdot \text{с}$
$\hbar = h/2\pi$	Стала Планка	$1,05457266(63) \cdot 10^{-34} \text{ Дж} \cdot \text{с}$
σ	Стала Стефана – Больцмана	$5,67051(19) \cdot 10^{-8} \text{ Вт} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{К}^{-4}$
B	Стала в законі зміщення Віна	$0,002897756 \text{ м} \cdot \text{К}$

Множники і префікси для творення кратних і часткових величин

Множник	Префікс	Позначення	Множник	Префікс	Позначення
10^8	екса	Е	10^{-1}	деци	д
10^{15}	пета	П	10^{-2}	санти	с
10^{12}	тера	Т	10^{-3}	мілі	м
10^9	гіга	Г	10^{-6}	мікро	мк
10^6	мега	М	10^{-9}	нано	н
10^3	кіло	к	10^{-12}	піко	п
10^2	гекто	г	10^{-15}	фемто	ф
10^1	дека	д	10^{-18}	атто	а

Механіка

Величина	Одиниця вимірювання	Розмірність	Зв'язок між одиницями в різних системах
Робота A , енергія E	Джоуль (Дж)	$\text{кг} \cdot \text{м}^2 \cdot \text{с}^{-2}$	1 Дж = 10^7 ерг
Потужність N	Ват (Вт)	$\text{кг} \cdot \text{м}^2 \cdot \text{с}^{-3}$	1 Вт = 1 Дж·с ⁻¹ ; 1 к.с. = 735,5 Вт
Сила F	Ньютон (Н)	$\text{кг} \cdot \text{м} \cdot \text{с}^{-2}$	1 Н = 1 Дж·м ⁻¹ ; 1 Н = 10^5 дін
Тиск p	Паскаль (Па)	$\text{кг} \cdot \text{м}^{-1} \cdot \text{с}^{-2}$	1 Па = 1 Н·м ⁻² ; 1 Па = $9,87 \cdot 10^{-6}$ атм; 1 Па = $7,5 \cdot 10^{-3}$ мм рт. ст.; 1 атм = $1,013 \cdot 10^5$ Па; 1 мм рт. ст. = 133 Па; 1 Па = 10^{-5} бар; 1 бар = 10^5 Па; 1 мбар = 100 Па; 1 тор = 133 Па; 1 гПа = 100 Па; 1 Н·м ⁻² = $1,02 \cdot 10^{-7}$ кг·мм ⁻² ; 1 кг·мм ⁻² = $0,98 \cdot 10^7$ Н·м ⁻² ; 1 кг·мм ⁻² = 10^2 кг·см ⁻² ; 1 кг·см ⁻² = $0,98 \cdot 10^5$ Н·м ⁻² ; 1 атм = 14,696 psi; 1 psi = 1 lb/in ² ; 1 Н/м ² = $0,145 \cdot 1$ lb/in ² ; 1 кг·м ⁻³ = 10^{-3} г·см ⁻³ ; 1 г·см ⁻³ = 10^3 кг·м ⁻³

Густина ρ $\text{кг} \cdot \text{м}^{-3}$ $\text{кг} \cdot \text{м}^{-3}$

Величина	Одиниця вимірювання	Розмірність	Зв'язок між одиницями в різних системах
Температура t°	Кількість градусів Цельсія $^\circ\text{C}$		$^\circ\text{C} = \text{K} - 273,15$ $\text{K} = ^\circ\text{C} + 273,15$ $^\circ\text{C} = (^\circ\text{F} - 32) \cdot 5/9$ $^\circ\text{F} = 9/5^\circ\text{C} + 32$ $\text{K} = (^\circ\text{F} - 32) \cdot 5/9 + 273,15$ $^\circ\text{F} = (\text{K} - 273,15) \cdot 9/5 + 32$
Теплота Q	Джоуль (Дж)	$\text{кг} \cdot \text{м}^2 \cdot \text{с}^{-2}$	1 Дж = 0,2389 кал; 1 кал = 4,186 Дж; 1 Дж = 10^7 ерг; 1 ерг = 10^{-7} Дж
Ентальпія H	кДж·моль ⁻¹	$10^3 \cdot \text{кг} \cdot \text{м}^2 \cdot \text{с}^{-2} \cdot \text{моль}^{-1}$	
Ентропія S	Дж·К ⁻¹	$\text{кг} \cdot \text{м}^2 \cdot \text{с}^{-2} \cdot \text{K}^{-1}$	
Теплоємність C	Дж·К ⁻¹	$\text{кг} \cdot \text{м}^2 \cdot \text{с}^{-2} \cdot \text{K}^{-1}$	
Питома теплоємність c	Дж·кг ⁻¹ ·К ⁻¹	$\text{м}^2 \cdot \text{с}^{-2} \cdot \text{K}^{-1}$	
Молярна питома теплоємність C/n	Дж·моль ⁻¹ ·К ⁻¹		
Коефіцієнт теплопровідності λ	Вт·м ⁻¹ ·К ⁻¹	$\text{кг} \cdot \text{м} \cdot \text{с}^{-3} \cdot \text{K}^{-1}$	
Коефіцієнт температуропровідності χ	м ² ·с ⁻¹		
В'язкість η	Па·с	$\text{кг} \cdot \text{м}^{-1} \cdot \text{с}^{-1}$	1 пуаз = 0,1 Па·с

Електрика і магнетизм

Величина	Одиниця вимірювання	Розмірність	Зв'язок між одиницями в різних системах
Електричний заряд q	Кулон (Кл)	$\text{кг}^{1/2} \cdot \text{м}^{3/2} \cdot \text{с}^{-1}$	1 Кл = 1 А·с
Електрична індукція D	Кл·м	$\text{А} \cdot \text{с} \cdot \text{м}^{-2}$	
Потенціал ϕ , напруга U ,	Вольт (В)	$\text{кг} \cdot \text{м}^2 \cdot \text{А}^{-1} \cdot \text{с}^{-3}$	1 В = 1 Дж·Кл ⁻¹
ЕРС \mathcal{E}			
Струм I	Ампер (А)	А	1 А = 1 Кл·с ⁻¹
Густина струму j	$\text{А} \cdot \text{м}^{-2}$	$\text{А} \cdot \text{м}^{-2}$	
Електроємність C	Фарада (Ф)	$\text{кг}^{-1} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{А}^2 \cdot \text{с}^4$	1 Ф = 1 Кл·В ⁻¹
Електричний дипольний момент p	Кл·м	$\text{А} \cdot \text{с} \cdot \text{м}$	
Напруженість електричного поля E	$\text{В} \cdot \text{м}^{-1}$	$\text{кг} \cdot \text{м} \cdot \text{А}^{-1} \cdot \text{с}^{-3}$	
Опір R	Ом (Ом)	$\text{кг} \cdot \text{м}^2 \cdot \text{А}^{-2} \cdot \text{с}^{-3}$	1 В·м ⁻¹ = 1 Н·Кл ⁻¹
Питомий електричний опір ρ	Ом·м	$\text{кг} \cdot \text{м}^3 \cdot \text{А}^{-2} \cdot \text{с}^{-3}$	
Магнітний потік Φ	Вебер (Вб)	$\text{кг} \cdot \text{м}^2 \cdot \text{А}^{-1} \cdot \text{с}^{-2}$	
Магнітна індукція B	Тесла (Тл)	$\text{кг} \cdot \text{А}^{-1} \cdot \text{с}^{-2}$	1 Тл = 1 Вб·м ⁻² 1 Тл = 10 ⁴ Гс 1 Гс = 10 ⁻⁴ Тл
Напруженість магнітного поля H	$\text{А} \cdot \text{м}^{-1}$	$\text{А} \cdot \text{м}^{-1}$	
Індуктивність L	Генрі (Гн)	$\text{кг} \cdot \text{м}^2 \cdot \text{А}^{-2} \cdot \text{с}^{-2}$	

Оптика

Величина	Одиниця вимірювання	Розмірність	Зв'язок між одиницями в різних системах
Довжина світлової хвилі λ	м	м	1 м = 10 ⁶ мкм; 1 мкм = 10 ⁻⁶ м; 1 м = 10 ⁹ нм; 1 нм = 10 ⁻⁹ м; 1 м = 10 ¹⁰ Å; 1 Å = 10 ⁻¹⁰ м
Хвильове число σ	м ⁻¹	м ⁻¹	1 м ⁻¹ = 10 ⁻² см ⁻¹ ; 1 см ⁻¹ = 10 ² м ⁻¹
Енергія одного кванта E	(1,240/λ) еВ		1 еВ = 1,60210·10 ⁻¹⁹ Дж
Енергія моля квантів E	ейнштейн	ейнштейн	1 ейнштейн = 12·10 ⁷ Дж

Енергетичні та світлові величини

Енергетична величина	Одиниця вимірювання	Світлова величина	Одиниця вимірювання
Потік випромінювання Φ_e	Ват (Вт)	Світловий потік Φ_c	Люмен (лм)
Сила випромінювання I_e	Ват на стерadian (Вт·ср ⁻¹)	Сила світла I_c	Кандела (кд)=(лм·ср ⁻¹)
Енергетична яскравість L_e	Ват на стерadian – квадратний метр (Вт·ср ⁻¹ ·м ⁻²)	Яскравість L_c	Кандела на квадратний метр (кд·м ⁻²)
Енергетична освітленість E_e	Ват на квадратний метр (Вт·м ⁻²)	Освітленість E_c	Люкс (лк) = (лм·м ⁻²)
Енергетична світність M_e	Ват на квадратний метр (Вт·м ⁻²)	Світність M_c	Люмен на квадратний метр (лм·м ⁻²)
Густина потоку падаючих фотонів, I_ϕ	мкмоль·м ⁻² ·с ⁻¹		

Зв'язок між одиницями енергетичних та світлових величин

<p><i>Потік випромінювання</i></p> <p>1 Вт = 0,27 лм ($\lambda = 400$ нм)</p> <p>= 25,9 лм ($\lambda = 450$ нм)</p> <p>= 220,0 лм ($\lambda = 500$ нм)</p> <p>= 679,0 лм ($\lambda = 550$ нм)</p> <p>= 683,0 лм ($\lambda = 555$ нм)</p> <p>= 430,0 лм ($\lambda = 600$ нм)</p> <p>= 73,0 лм ($\lambda = 650$ нм)</p> <p>= 2,78 лм ($\lambda = 700$ нм)</p>	<p><i>Світловий потік</i></p> <p>1 лм = $1,464 \cdot 10^{-3}$ Вт ($\lambda = 555$ нм)</p> <p>1 лм·с = $1,464 \cdot 10^{-3}$ Дж ($\lambda = 555$ нм)</p>
<p><i>Енергетична освітленість</i></p> <p>1 Вт·см⁻² = $1 \cdot 10^4$ Вт·м⁻² = $6,83 \cdot 10^6$ лк</p> <p>($\lambda = 555$ нм)</p>	<p><i>Яскравість</i></p> <p>1 лм·ср⁻¹·м⁻² = $1 \cdot 10^{-4}$ лм·ср⁻¹·см⁻²</p>
<p><i>Сила випромінювання</i></p> <p>1 Вт·ср⁻¹ = 683 кд ($\lambda = 555$ нм)</p>	<p><i>Сила світла</i></p> <p>1 лм·ср⁻¹ = $1,464 \cdot 10^{-3}$ Вт·ср⁻¹</p> <p>($\lambda = 555$ нм)</p>

Зв'язок між градусами, хвилинами, секундами і радіанами

$$1^\circ = 0,01745 \text{ радіана} = 1,745 \cdot 10^{-2} \text{ радіана}$$

$$1' = 0,00029 \text{ радіана} = 2,9 \cdot 10^{-4} \text{ радіана}$$

$$1'' = 0,0000048 = 4,8 \cdot 10^{-6} \text{ радіана}$$

Деякі числа, що часто зустрічаються

$$\pi = 3,141593$$

$$e = 2,718282$$

Грецький алфавіт

Α α	альфа	Ι ι	йота	Ρ ρ	ро
Β β	бета	Κ κ	капа	Σ σ	сігма
Γ γ	гамма	Λ λ	ламбда	Τ τ	тау
Δ δ	дельта	Μ μ	мю	Υ υ	юпсілон, іпсілон
Ε ε	епсілон	Ν ν	ню	Ω ω	омега
Φ φ	фі	Ο ο	омікрон	Ξ ξ	ксі
Χ χ	хі	Π π	пі	Ψ ψ	псі
Η η	ета	Θ θ, ϑ	тета	Ζ ζ	дзета

Латинський алфавіт

A a	а	J j	йот	S s	ес
B b	бе	K k	ка	T t	те
C c	це	L l	ель	U u	у
D d	де	M m	ем	V v	ве
E e	е	N n	ен	W w	дубль-ве
F f	еф	O o	о	X x	ікс
G g	ге (же)	P p	пе	Y y	ігрек
H h	аш	Q q	ку	Z z	зет
I i	і	R r	ер		

Список літератури

1. *Біофізика*: Підручник/П. Г. Костюк, В. Л. Зима, І. С. Магура та ін.// За ред. П. Г. Костюка.-К.: Обереги, 2001.-544 с.
2. Гродзинский Д. М. *Биофизика растений*. -К.: Наук, думка, 1972.-253 с.
3. Гэлстон А., Девис П., Сэттер Р. *Жизнь зеленого растения*: Пер. с англ.-М.: Мир, 1983.-552 с.
4. Конев С. В., Вологовский И. Д. *Фотобиология*. -Минск: Изд-во Белорус, ун-та, 1979.-377 с.
5. Люттге У., Хигинботам Н. *Передвижение веществ в растениях*. Пер. с англ./ Под ред. Ю. Я. Мазеля, П. В. Мельникова и Э. Е. Хавкина.-М.: Колос, 1984.-108 с.
6. Масюк Н. П., Посудин Ю. И. Фоторецепторные системы монадных водорослей. Метод, рекомендации / УСХА, 1991.-61 с.
7. Мусієнко М. М. *Фізіологія рослин*. -Лі.: Фітосоціоцентр, 2001.-392 с
8. Нерпин С. В., Чудновский А. Ф. *Энерго- и массообмен в системе растение-почва-воздух*. - Л.: Гидрометеиздат, 1975.-358 с.
9. Нобел П. *Физиология растительной клетки*. -М.: Мир, 1973.-287 с.
10. *Основы агрофизики*/ Вершинин П. В., Мельникова М. К., Мичурин Б. Н. и др. Под ред. А. Ф. Иоффе и И. Б. Ревута.-М.: Гос. изд-во физ.-мат. литературы, 1959.-903 с.
11. Полевой В. В. *Физиология растений*. -ЪЛ.: Высш. шк., 1989.—464 с.
12. Посудин Ю. И. *Лазерная фотобиология*. -К.: Вища школа, 1989.-246 с.
13. Посудін Ю. І. *Фізика і біофізика навколишнього середовища*. -К.: Світ, 2000.-303 с
14. Посудін Ю. І. *Методи вимірювання параметрів навколишнього середовища*. -К.: Світ, 2003.-285 с
15. Посудін Ю. І. *Спектроскопічний моніторинг агрофери*-К.: Урожай, 1998.-127 с
16. Посудін Ю. І. *Фізика з основами біофізики*. -К.: Світ, 2003.-400 с.
17. Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. *Современная ботаника*. -М.: Мир, 1990.-344 с.
18. Чудновский А. Ф. *Что такое агрофизика*. -М.; Л.: Физматгиз, 1963. -86 с.
19. Эккерт Э. Р., Дрейк Р. М. *Теория тепло- и массообмена*. Пер. с англ./Под ред. А. В. Лыкова.-М.;Л.: Госэнергоиздат, 1961.-680 с.
20. Beadle C. L., Ludlow M. M., Honeysett J. L. Water relations. In: *Techniques in Bioproductivity and Photosynthesis*. 2-d edition, J. Coombs, D. O. Hall, S. P. Long, J. M. O. Scurlock.
21. Bôhm W. *Ecological studies: Methods for studying root systems*. Springer Verlag: New York, 1979.-188 p.
22. Boyer J. S., Knipling E. B. Isopiestic technique for measuring leaf water potentials with a thermocouple psychrometer// *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 1965.-V.54.-P1044-1051.
23. Brinkmann K. Keine Geotaxis bei *Euglena* II *Z. Pflanzenphysiol*, 59: P. 12-16.
24. Byrne J. H., Schultz S. G. *An Introduction to Membrane Transport and Bioelectricity*. Raven Press: New York, 1988.-232 p.
25. Campbell G. S., Norman J. M. *Environmental Biophysics*. 2nd ed. Springer: New York, 1998.-286 p.
26. Cruiziat P. États et flux hydriques chez les végétaux supérieurs. In: *Le développement des végétaux- Aspects théoretiques et synthétiques*. H. Le Guyader, ed. Masson, Paris, 1987.-P. 153-171.
27. Dainty J. Water relations of plant cells// *Adv. Bot. Res.*, 1963.-V.1.-P.279-326.
28. Fensom D. S. Possible mechanisms of phloem transport: Other possible mechanisms// *Enc. Plant Physiol*, 1975.—V.1.-P.354-366.
29. Field C. B., Mooney H. A. Measuring photosynthesis under field conditions: past and present approaches. In: *Measurement Techniques in Plant Science*. Ya. Hashimoto, H. Nonami, P. J. Kramer, B. R. Strain, eds. Academic Press: San Diego-NY-Boston-London-Sydney-Tokyo-Toronto, 1990.-P. 185-201.
30. Gaastra P. Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature, and stomatal diffusion resistance// *Mededelingen van de Landbouwhoogeschool de Wageningen*,—1959.—V.59—PA—68.
31. Gates D. M. *Biophysical Ecology*. Springer-Verlag: New York-Heidelberg-Berlin, 1980.-611 p.

32. Grace J. *Plant Response to Wind*. Academic Press, London-New York-San Francisco, 1977.-204 p.
33. Green P. B., Stanton R. W. Turgor pressure: Direct manometric measurement in cells of *Nitellall Science*, 1967.-V. 155.-P. 1675-1676.
34. Guyot G. *Physics of the Environment and Climate*. John Wiley & Sons, Inc.: New York, 1998.-632 p.
35. Häder D.-P, Liu S.-M. Motility and Gravitactic orientation of the Flagellate, *Euglena gracilis*, Impaired by Artificial and Solar UV-B Radiation// *Curr. Microbiol*, 1990.-V.21.-P.161-168.
36. Haygreen J. G., Bowyer J. L. *Forest products and wood science*. Iowa State University, Ames, 1989.-500 p.
37. Hepworth D. G., Vincent J. F. V. The growth response of the stems of genetically modified tobacco plants (*Nicotiana tabacum* "Samsun") to flexular stimulation // *Annals of Botany*, 1999.-V83.-P.39^13.
38. Hopkins W. G. *Introduction to Plant Physiology*. 2nd ed. John Wiley & Sons, Inc.: New York, 1999.-512 p.
39. *Instrumentation for Environmental Physiology*. Cambridge Univ. Press: Cambridge, 1985.-242 p.
40. Jones H. G. *Plants and Microclimate. A Quantitative Approach to Environmental Plant Physiology*. Cambridge University Press, 2000.-428 p.
41. Kaneko T., Takatsuji M. Development of a compact mass spectrometer for analysis of gases during plant metabolism. In: *Measurement Techniques in Plant Science*. Ya. Hashimoto, H. Nonami, P. J. Kramer, B. R. Strain, eds. 1990. Academic Press, San Diego-NY-Boston-London-Sydney-Tokyo-Toronto.-P 277-290.
42. Karman T. *Aerodynamics, Selected Topics in the Light of Their Theoretical Development*. New York: Cornell University Press, 1954.
43. Kautsky H, Hirsch A. Neue Versuche zur Kohlenstoffassimilation// *I Naturwissenschaften*, 1931.V.19.-P. 964.
44. Kondepudi D., Prigogine I. *Modern Thermodynamics: From Heat Engines to Dissipative Structures*. John Wiley & Sons, Inc.: New York, 1998.^186 p.
45. Ksenzhek O. S., Volkov A. G. *Plant Energetics*. Academic Press: San Diego, 1998.-416 p.
46. Kumar R., Silva L. Light ray tracing through a leaf cross-section// *Appl. Opt.*, 1973.-V.12.-P.2950-2954.
47. Lambers H., Chapin III F/S/. Pons T. L. *Plant Physiological Ecology*. Springer: New York, 1998.-540 p.
48. Lebert M., Häder D.-P. How *Euglena* tells up from down// *Nature*, 1996.-V.379.-P.590.
49. Long S. P., Hallgren J.-E. Measurement of CO₂ assimilation by plants in the field and the laboratory. In: *Techniques in Bioproductivity and Photosynthesis*. 2-d edition, J. Coombs, D. O. Hall, S. P. Long, J. M. O. Scurlock, eds. 1986, Pergamon Press: Oxford-NY-Toronto-Sydney-Frankfurt.-298 p.
50. McRobbie E. A. C. The active transport of ions in plant cells// *Quart. Rev. Biophys*, 1970.-V3.-P.251-294.
51. Montheith J. L., Unsworth M. *Principles of Environmental Physics*. 2nd ed. Edward Arnold: London, 1990.-291 p.
52. Munch E. *Die Stoffbewegungen in der Pflanze*. Jena: Gustav Fischer, 1930.
53. Nilsen E. T., Orcutt D. M. *The Physiology of Plants under Stress*. John Wiley & Sons, Inc.: New York, 1996.-687 p.
54. Nobel P. S. *Biophysical Plant Physiology and Ecology*. W. H. Freeman and Company: San Francisco, 1983.-608 p.
55. Pearsy R. W. *Plant Physiological Ecology: Field Methods and Instrumentation*. Chapman and Hall Ltd.: New York, 1989.-457 p.
56. *Plant Ecophysiology*. M. N. V Prasad, ed. John Wiley & Sons, Inc.: New York, 1996.-542 p.
57. Posudin Yu. I. *Lasers in Agriculture*. Science Publishers, Inc. Enfield: New Hampshire, 1998.-188 p.
58. Prandtl L. Über Fliissigkeitsbewegung bei sehr kleiner Reibung// *NACA report TN 9*, Jul. 1920.-12 p.
59. Rogers H. H., Bottomley P. A. *In situ* nuclear magnetic resonance imaging of roots: influence of soil type, ferromagnetic particle content, and soil water// *Agron. J.*, 1987.-V79.-P957-965.
60. Scholander P. F., Hammel H. T., Bradstreet E. D. Sap pressure in vascular plants// *Science*, 1965.-V148.-P.339-346.
61. Schreiber U., Schliva U., Bilger W. Continuous recording of photochemical and uon-photochemical chlorophyll fluorescence quenching with a new type of modulation fluorometer// *Photosynthetic Research*, 1986.-V10.-P.51-62.
62. Schroedinger E. *What is Life*. Cambridge University Press, 1944.

63. Sheehy J. F. Radiation. In: *Instrumentation for Environmental Physiology*. Cambridge University Press: Cambridge-London-NY-New Rochelle-Melbourne-Sydney, 1985.-P.5-28.

64. Sinclair T. R., Schreiber R. M., Schreiber M. M. Reflectance and internal structure of leaves from several crops during a growing season// *Agronomy J.*, 1971.-V.63.-P.864-868.

65. Spanner D. C Electroosmotic flow// *Enc. Plant Physiol.*, 1975.-V.1.-P.301-327.

66. Taiz L., Zeiger E. *Plant Physiology*. Sinauer Associates, Inc. Publ.: Sunderland, Massachusetts, 1998.-792 p.

67. *Techniques in Bioproductivity and Photosynthesis*. Pergamon Press: Oxford, 1986.-298 p.

68. Thorn A. S. The exchange of momentum, mass and heat between an artificial leaf and airflow in wind-tunnel// *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, 1968.-V.94.-P.44-55.

69. Tweel P. A. van den, Schalk B. The horizontally perforated soil system: a new root observation method// *Plant and Soil*, 1981.-V.59.-P. 163-165.

70. Ustin S. L., Smith M. O., Jacquemoud S., Verstraete M. M., Govaerts Y.M. Geobotany: Vegetation mapping for Earth sciences. In: *Remote Sensing of the Earth Sciences: Manual of Remote Sensing*, A. N. Rencz, ed. John Wiley&Sons, New York, 1999, V3, P. 189-248.

71. Walker D. *The use of oxygen electrode and fluorescence probes in simple measurements of photosynthesis*. University of Sheffield, 1987.-145 p.

72. Weevers T *Fifty Years of Plant Physiology*. Waltham, Mass: Chronica Botanica, 1949.

73. Willstater R., Stoll A. *Investigations on Chlorophyll*. Science Press, London, 1928.

74. Woodward R I., Sheehy J. E. *Principles and Measurements in Environmental Biology*. Butterworths: London, 1983.-263 p.

Нові книги від "НОВА КНИГА"

Технічні науки

Вийшли з друку:

Бондаренко А. А. та ін. Збірник завдань розрахунково-графічних робіт з теоретичної механіки (навчальний посібник для студентів вищих технічних навчальних закладів III—IV рівнів акредитації)

Ладанюк А. П. Основи системного аналізу (навчальний посібник для студентів вищих навчальних закладів спеціальностей напрямку "Автоматизація та комп'ютерно-інтегровані технології")

Шестеренко Б. Є. Системи електроспоживання та електропостачання промислових підприємств (підручник для студентів і магістрантів електроенергетичних спеціальностей вищих навчальних закладів ІІІ-ІV рівнів акредитації)

Готуються до видання:

Мазуренко О. Г. та ін. Трансформатори та електричні машини (навчальний посібник з дисципліни "Електротехніка" для студентів неелектротехнічних спеціальностей вищих навчальних закладів II—IV рівнів акредитації)

Бондаренко А. А. та ін. Основи теоретичної механіки і опору матеріалів (навчальний посібник для студентів немеханічних спеціальностей напрямку "Інженерна механіка" вищих навчальних закладів III—IV рівнів акредитації)

Харчова та переробна промисловість

Вийшли з друку:

Мирончук В. Г. та ін. Розрахунки обладнання підприємств переробної і харчової промисловості (навчальний посібник для студентів вищих навчальних закладів II—IV рівнів акредитації спеціальностей напрямку "Інженерна механіка")

Готуються до видання:

Соколенке А. І. та ін. Моделювання процесів пакування (підручник для студентів вищих навчальних закладів, які навчаються за спеціальністю "Машини і технологія пакування" напряму "Інженерна механіка")

Мирончук В. Г. та ін. Обладнання підприємств переробної і харчової промисловості (навчальний посібник для студентів вищих навчальних закладів спеціальностей напряму "Інженерна механіка")

Клименко М. М. та ін. Технологічне проектування м'ясожирових підприємств м'ясної промисловості (навчальний посібник для студентів вищих навчальних закладів спеціальностей напряму "Харчова технологія та інженерія")

Домарецький В. А. та /«. Технологія екстрактів, концентратів і напоїв рослинного походження (підручник для студентів вищих навчальних закладів)

Сільськогосподарська тематика

Вийшли з друку:

Карнаухов О. І. та ін. Загальна та біонеорганічна хімія (підручник для студентів вищих навчальних закладів сільськогосподарських спеціальностей)

Дурст Л., Виттман М. Кормление сельскохозяйственных животных (навчальний посібник для аграрних вищих навчальних закладів)

Посудін Ю. І. Біофізика рослин (підручник для студентів біологічних, екологічних та сільськогосподарських спеціальностей вищих навчальних закладів III—IV рівнів акредитації)

Підручник

Посудін Юрій Іванович

БІОФІЗИКА РОСЛИН

Українською мовою

Редактор *І. В. Сикотюк*
Комп'ютерна верстка *Л. В. Слободянюк*

Свідоцтво ДК № 103

Підписано до друку 25.08.04. Гарнітура Times New Roman
Формат 60х90_{1/16}. Папір офсетний. Друк офсетний.
Ум. друк. арк. 16. Обл.-вид. арк. 17.2. Наклад 500 прим. Зам. № 115

Видавництво "Нова Книга"
21009, м. Вінниця, вул. Стеценка, 46/85
тел. (0432) 52-34-80, 52-34-81
E-mail: newbookl@vinnitsa.com
www.novaknyha.com.ua

Віддруковано з готових діапозитивів
у ВАТ «Вінницька обласна друкарня»
21050, м. Вінниця, вул. Київська, 4.
Тел.: (0432) 35-56-12, 55-42-53, факс: (0432) 52-01-78.
E-mail: vinprint@svitonline.com