**ТРАНСПИРАЦИЯ**

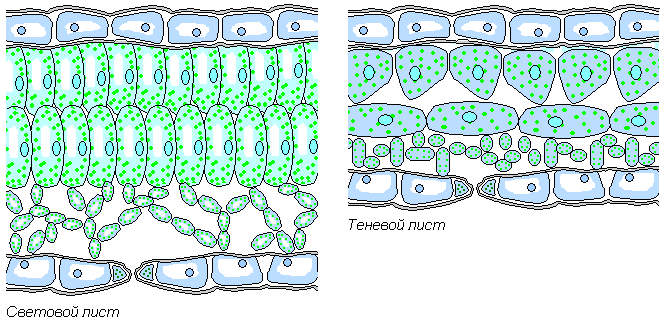
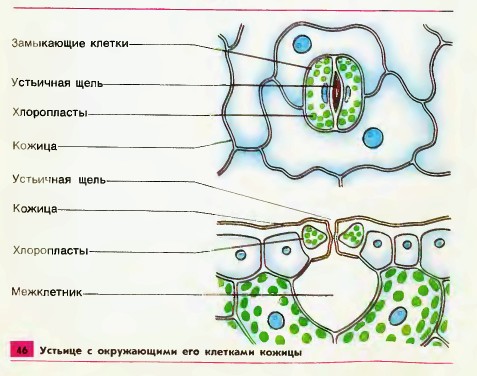
1 Лист как орган транспирации

2 Физиология устьичных движений

3 Количественные показатели транспирации

4 Влияние внешних факторов на интенсивность транспирации. Суточный ход транспирации

**Транспирация** – процесс движения [воды](https://ru.wikipedia.org/wiki/%D0%92%D0%BE%D0%B4%D0%B0) через растение и её [испарение](https://ru.wikipedia.org/wiki/%D0%98%D1%81%D0%BF%D0%B0%D1%80%D0%B5%D0%BD%D0%B8%D0%B5) через наружные органы растения, такие как [листья](https://ru.wikipedia.org/wiki/%D0%9B%D0%B8%D1%81%D1%82), [стебли](https://ru.wikipedia.org/wiki/%D0%A1%D1%82%D0%B5%D0%B1%D0%B5%D0%BB%D1%8C) и [цветы](https://ru.wikipedia.org/wiki/%D0%A6%D0%B2%D0%B5%D1%82%D0%BE%D0%BA). Вода необходима для жизнедеятельности растения, но только небольшая часть воды, поступающей через корни, используется непосредственно для нужд роста и [метаболизма](https://ru.wikipedia.org/wiki/%D0%9C%D0%B5%D1%82%D0%B0%D0%B1%D0%BE%D0%BB%D0%B8%D0%B7%D0%BC). Оставшиеся 99-99,5 % теряются через транспирацию.

**1 Лист как орган транспирации .** Основным органом транспирации является лист. Сверху и снизу лист покрыт эпидермой, состоящей из одного слоя тесно прилегающих одна к другой клеток. Наружные оболочки клеток покрыты кутикулой, которая препятствует испарению воды из внутренних тканей листа. В эпидерме расположены устьица. У деревьев устьица находятся только на нижней стороне листовой поверхности, у травянистых – на обоих. У большинства растений верхняя эпидерма имеет меньшее количество устьиц (20-100 на 1 мм2 поверхности), чем нижняя (40-400 на 1 мм2 поверхности). Это связано с меньшей тратой воды. Длина устьичной щели – 20-30, а ширина – 4-6 мкм. Обычно устьица занимают 1-2 % площади листа. Однако скорость диффузии водяного пара через устьица довольно велика, поэтому величина испарения с поверхности листа высока (50-70 % по сравнению с открытым водоемом).

Принято считать, что устьице – это щель между двумя замыкающими клетками. В состав устьичного аппарата входят также и примыкающие к ним эпидермальные клетки; они также принимают участие в устьичных движениях.

В замыкающих клетках имеются хлоропласты, которые отсутствуют в других клетках эпидермы. Важная особенность строения замыкающих клеток – неравномерные утолщения и эластичность их оболочек. Внутренняя оболочка клетки, примыкающая к щели устьица, утолщена, а наружная оболочка, противоположная щели, тонкая. По этой причине при увеличении тургора в замыкающих клетках их наружные оболочки растягиваются и выпячиваются, а толстые, направленные к щели, становятся вогнутыми. Устьичная щель увеличивается. Между нижней и верхней эпидермой находится мезофилл с системой межклетников и проводящими пучками. Межклетники увеличивают внутреннюю испаряющую поверхность листа в  
7-10 раз и связываются с окружающей средой через устьица.

Растения испаряют значительную часть поглощаемой воды. В испарении принимают участие три структуры:

1 Устьица – поры, через которые диффундирует вода, испаряющаяся с поверхности клеток (около 90 % от всей потерянной воды при открытых устьицах).

2 Кутикула – восковой слой, покрывающий эпидермис листьев и стеблей; через нее проходит вода, испаряющаяся с наружных оболочек клеток эпидермиса (около 10 %).

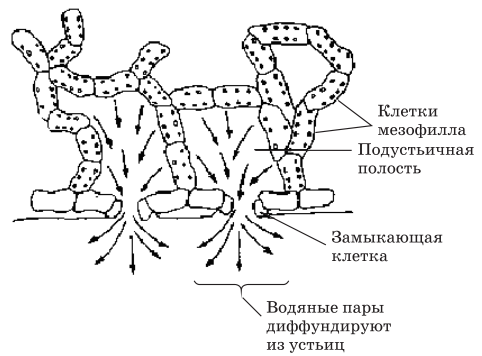
3 Чечевички, почки – обычно их роль в испарении воды очень мала, но у листопадных деревьев после сбрасывания листьев через них теряется основная масса воды.

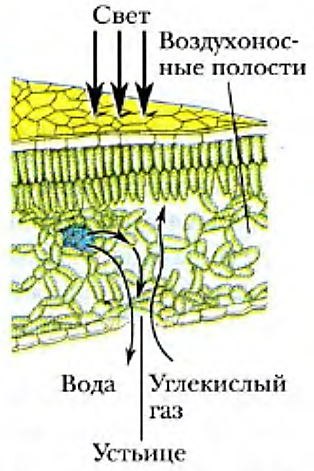
Следовательно, основную роль в испарении воды играют следующие виды транспирации:

• устьичная (испарение воды через устьица);

• кутикулярная (испарение воды с поверхности листа, покрытого кутикулой);

• перидермальная (через чечевички, стебель, почки).

Как правило, транспирацию подразделяют на устьичную и внеустьичную (кутикулярная, перидермальная).

Большая часть транспирационной воды испаряется с влажной поверхности клеток мезофилла в межклетники, а потом водяной пар через устьица диффундирует в окружающую среду.

При устьичной транспирации выделяют следующие фазы:

• испарение воды с поверхности влажных клеточных оболочек в межклетники;

• диффузия водяного пара через устьица;

• движение водяного пара с поверхности листа.

**2 Физиология устьичных движений**. Хотя транспирация – это испарение воды, она идет медленнее, чем испарение со свободной водной поверхности в тех же условиях. Доказательством является величина относительной транспирации. Относительная транспирация – это отношение интенсивности транспирации к скорости испарения с водной поверхности такой же площади, как и площадь листьев. Величина относительной транспирации колеблется от 0,01 до 1,0. Следовательно,  
транспирация – процесс, регулируемый самим растением. Термин «транспирация» введен для того, чтобы показать отличие этого физиологического процесса от физического процесса испарения воды.

По способности регулировать свой водный обмен растения делят на пойкилогидрические и гомойогидрические. Пойкилогидрическими (от греч. poikilos – различный, разнообразный и hydor – вода) называются растения, которые не могут сами регулировать свой водообмен. К этой группе относятся почвенные водоросли, лишайники, мхи, папоротники и некоторые покрытосеменные. Гомойогидрическими (от греч. homoios – сходный, одинаковый и hydor – вода) называются растения, которые регулируют свой водообмен. Гомойогидрическими являются покрытосеменные растения.

Различают два типа регуляции транспирации: устъичный и внеустъичный. Устьичная регуляция осуществляется с помощью открывания и закрывания устьиц. Закрывание устьиц наполовину мало влияет на интенсивность транспирации, что вытекает из закона Стефана (испарение с малых поверхностей (площади устьичной щели) пропорционально не их площади, а диаметру). Поэтому хотя устьица занимают 1-2% площади листа, транспирация достигает 50-70 % испарения с равной по величине водной поверхности и даже больше.

**Механизмы устьичных движений.** Состояние устьица зависит от количества воды в замыкающих клетках. Устьице открывается, если в замыкающие клетки поступает вода, что приводит к увеличению тургорного давления в этих клетках и к изменению их формы. Если из замыкающих клеток вода уходит, тургорное давление в них уменьшается, форма клеток изменяется и устьице закрывается.

Состояние устьиц на протяжении суток меняется. У большинства растений они открываются на рассвете, максимум своего открытия достигают утром, а к полудню устьичная щель начинает уменьшаться, закрывается она чаще всего перед заходом солнца.



Закрывание устьиц связано с отсутствием света, накоплением СО2 в процессе дыхания и фазой эндогенного ритма, а их открывание происходит в результате действия света и исчерпывания СО2 при фотосинтезе. В послеполуденные часы в результате эндогенных ритмов и снижения освещенности происходит частичное закрывание, после чего закрывание устьиц под влиянием эндогенного ритма, отсутствия света и накопления в процессе дыхания СО2 усиливается.

Суточные колебания потери воды сходны с движением устьиц. Поступление воды несколько отстает от транспирации из-за сопротивления, которое встречает вода на своем пути в растения. Вследствие этого в дневное время развивается некоторый дефицит, устраняемый ночью из-за продолжительного поступления воды.

В пасмурную погоду у растений умеренной зоны устьица открыты не так широко, как в ясную. При очень сухой погоде, открывшись утром, они быстро закрываются; вечером, когда жара спадает, они снова открываются. У суккулентов (кактусы, молочайные) устьица открываются только ночью.

Устьица открываются, когда в замыкающие клетки поступает вода, что приводит к увеличению тургорного давления в этих клетках и изменению их формы. Когда вода из замыкающихся клеток уходит, тургорное давление в них уменьшается, форма клеток изменяется и устьица закрываются.

Различают три типа реакций устьичного аппарата на условия среды: 1. *Гидропассивная реакция* – это закрывание устьичных щелей, вызванное тем, что окружающие паренхимные клетки переполнены водой и механически сдавливают замыкающие клетки. В результате сдавливания устьица не могут открыться и устьичная щель не образуется. Гидропассивные движения обычно наблюдаются после сильных поливов и могут служить причиной торможения процесса фотосинтеза. 2. *Гидроактивная* реакция открывания и закрывания – это движения, вызванные изменением в содержании воды в замыкающих клетках устьиц. 3. *Фотоактивная реакция*. Фотоактивные движения проявляются в открывании устьиц на свету и закрывании в темноте. Особенное значение имеют красные и синие лучи, которые наиболее эффективны в процессе фотосинтеза. Это имеет большое приспособительное значение, т.к. благодаря открытию устьиц на свету к хлоропластам диффундирует СО2, необходимый для фотосинтеза.

Существует несколько механизмов, влияющих на изменение тургорного давления в замыкающих клетках. Один из них был назван ***калиевым насосом***. Тургорное давление зависит от перераспределения ионов калия между замыкающими и примыкающими клетками эпидермы. В ответ на изменение внешних или внутренних условий на плазмалемме замыкающих клеток начинает работать Н+-помпа, откачивающая протоны из этих клеток в примыкающие. Это активный процесс, для которого поставщиком АТФ является дыхание. Вместо протонов в замыкающие клетки поступают ионы калия. В результате в этих клетках понижается водный потенциал и в них поступает вода. Доказательством выхода протонов из замыкающих клеток служит повышение величины pH при поступлении в эти клетки ионов калия. Источником протонов могут быть органические кислоты клеточного сока; при открывании устьиц их содержание увеличивается. Иногда протоны не выходят из замыкающих клеток, тогда вслед за калием в эти клетки поступают ионы хлора.

При выделении ионов калия из замыкающих клеток в примыкающие происходит повышение водного потенциала в замыкающих клетках, вода выделяется в примыкающие клетки, и устьица закрываются.

В XIX в. движения устьиц связывали с хорошо известной уже  
тогда реакцией превращения крахмала в глюкозо-1-фосфат: крахмал + Фн ↔ глюкозо-1-фосфат. Реакция обратима и катализируется крахмал-фосфорилазой, широко распространенной в листьях. Крахмал в отличие от глюкозо-1-фосфата не растворяется в воде, поэтому его концентрация но влияет на величину водного потенциала замыкающих клеток. Если крахмал превращается в глюкозо-фосфат, то уменьшается водный потенциал, вода поступает в замыкающие клетки, и устьице открывается. Если, наоборот, глюкозо-фосфат превращается в крахмал, то водный потенциал увеличивается и вода уходит из замыкающих клеток, устьице закрывается. Связь  
этой реакции с движениями устьиц получила название ***осмотического механизма***.

У некоторых растений, например у растущих в сухих местах суккулентов, снижение водного потенциала замыкающих клеток связано с накоплением в их вакуолях малата, образующегося в результате фотосинтеза. Малат может образоваться в результате следующих реакций: .

Карбоксилирование фосфоенолпирувата, являющегося продуктом гликолиза, происходит при участии ФЕП-карбоксилазы, которая активируется при увеличении pH до 7,2 и более, вызванном выходом протонов из замыкающих клеток. Закрывание устьиц происходит в результате обратного хода этих процессов. ФЕП может использоваться для синтеза крахмала.

Ширина устьичной щели зависит от тургора не только в замыкающих, но и в примыкающих клетках эпидермы. Если в примыкающих клетках много воды, например сразу после дождя, то они давят на замыкающие клетки, и устьице не может открыться. Поэтому в дождливую влажную погоду, несмотря на высокое тургорное давление в замыкающих клетках, устьице остается закрытым. В условиях засухи первыми теряют воду примыкающие клетки. Их объем уменьшается. В результате их давление на замыкающие клетки исчезает, и устьице открывается. Однако затем оно все-таки закрывается, так как за примыкающими теряют тургор и сами за-  
мыкающие клетки. Этот механизм открывания устьиц получил название ***гидродинамического***.

Вероятно, гидродинамический механизм работает, когда нарушается поступление воды в листовую пластинку. Например, если корни переносят в питательный раствор с пониженной температурой или перерезают черешок листа, уже через несколько секунд увеличивается ширина устьичной щели.

Наличие хлоропластов в замыкающих клетках позволило говорить о ***фотосинтетическом механизме*** устьичных движений. Поскольку в замыкающих клетках хлоропласта мелкие и хуже дифференцированы, чем в клетках мезофилла, то предположили, что в них фотосинтез идет медленно, следовательно, образуется мало АТФ. В этих условиях должны возникнуть конкурентные отношения за АТФ: если в межклетниках много СО2, она используется для его восстановления, калиевые каналы не работают, и устьице закрывается; если СО2 мало, то АТФ используется для работы калиевых насосов, устьице открывается. Конкурентные отношения – это  
один из тонких регуляторных механизмов, участвующих во многих процессах саморегуляции. Доказательством того, что для открывания и закрывания устьиц необходима АТФ, является тот факт, что вещества, ингибирующие дыхание, тормозят движения устьиц.

Итак, одна и та же функция – движение устьиц – осуществляется с помощью разных механизмов. С подобным явлением мы уже встречались при знакомстве с транспортом веществ через мембраны. Использование разных механизмов для выполнения одной функции – один из главных принципов организации и функционирования клетки, который, используя кибернетические термины, можно назвать принципом надежности: если один механизм не может работать, то работает другой – функция продолжает осуществляться. Кроме того, из сочетания различных механизмов можно построить много разных систем, а многообразие всегда ведет к лучшему приспособлению.

Разные механизмы взаимодействуют друг с другом. Взаимодействие фотосинтетического механизма и калиевых насосов видно из приведенного выше объяснения. Известно, что активность крахмал-фосфорилазы зависит от величины pH. Во время работы калиевых насосов из замыкающих клеток уходят протоны, что вызывает увеличение pH и, следовательно, приводит к активации этого фермента. В результате крахмал превращается в глюкозо-фосфат, понижается водный потенциал, вода поступает в замыкающие клетки, и устьице открывается. Следовательно, в данном случае взаимодействуют калиевые насосы и осмотический механизм устьичных движений.

Изучение движения устьиц за малые промежутки времени – минуты – показало, что в ответ на освещение устьице сначала открывается, потом закрывается, опять открывается и т.д. Происходит так называемая осцилляция. Как это можно объяснить? В ответ на освещение начинается фотосинтез в замыкающих клетках и концентрация СО2 в межклетниках падает, поэтому устьице открывается. Увеличение устьичной щели уменьшает сопротивление диффузии СО2, его концентрация в межклетниках увеличивается, и устьице закрывается.

Внеустьичиая регуляция транспирации – это, прежде всего, уменьшение испарения воды в межклетники, которое осуществляется с помощью нескольких механизмов. Первый механизм связан с обезвоживанием стенок клеток мезофилла, с поверхности которых идет испарение. Этот механизм назвали ***механизмом начинающегося подсушивания***. Если в лист приходит меньше воды, то клеточные стенки хлоренхимьг начинают подсыхать. Если воды мало, водные мениски в капиллярах между фибриллами целлюлозы становятся вогнутыми, что увеличивает силы поверхностного натяжения, и испарение идет медленнее.

Второй механизм связан со ***способностью цитоплазмы связывать воду***. На его существование указывает тот факт, что при одной и той же степени открытости устьиц интенсивность транспирации может сильно меняться. Крахмал может превратиться в глюкозо-1-фосфат не только в замыкающих клетках устьиц, но и в клетках хлоренхимы. В результате произойдет уменьшение водного потенциала этих клеток, а значит, и транспирации.

Может ***изменяться толщина кутикулы***, покрывающей листья. Увеличение ее толщины уменьшает транспирацию с поверхности листьев. Наблюдения с помощью электронного микроскопа показали, что в кутикуле могут образовываться трещины, увеличивающие кутикулярную транспирацию. Кроме того, кутикула обладает интересным свойством: при подсыхании наружных стенок клеток эпидермы слои кутикулы плотнее придвигаются друг к другу, и испарение воды уменьшается. При увеличении оводненности эпидермы кутикула набухает, разрыхляется и кутикулярная транспирация увеличивается. Таким образом, скорость кутикулярной транспирации может регулироваться оводненностью листовой пластинки. По ночам при более сильном набухании кутикулы кутикулярная транспирация идет быстрее, чем днем. Эти механизмы уменьшения интенсивности транспирации выгодны тем, что не влияют на поглощение углекислого газа.

У некоторых растений существуют свои ***специфические механизмы*** внеустьичной регуляции транспирации. Например, у некоторых злаков, когда транспирация превышает поступление воды, листовые пластинки свертываются в трубку вдоль средней жилки. Свертывание уменьшает интенсивность транспирации на 10-20%. У банана при сильном водном дефиците обе половинки листа складываются. В результате между ними повышается относительная влажность воздуха и транспирация уменьшается. Складывание листьев объясняется изменением тургорного давления в гиподерме.

Поскольку количество воды, теряемой растением, зависит не только от интенсивности транспирации, но и от общей испаряющей поверхности побега или всего растения, то при недостатке воды растение может терять листья. Например, у сахарного тростника в условиях засухи на побеге может остаться только один лист.

Листопад у деревьев умеренной зоны – это приспособление к зимней засухе. Зимой из-за низкой температуры почвы корни плохо дышат, поэтому плохо поглощают соли, и в результате вода медленно поступает в растение. Однако листопадные деревья встречаются и в тропиках, и в пустынях, где эти деревья теряют листья в начале сухого сезона.

Существует ли связь между устьичной и внеустьичной регуляцией транспирации? Когда устьица только начинают открываться, интенсивность транспирации растет почти линейно. Однако когда устьица широко открыты, дальнейшее увеличение щели не влияет заметно на интенсивность транспирации. Следовательно, при максимально открытых устьицах регулирует скорость транспирации только внеустьичный механизм; при закрытых устьицах уменьшение кутикулярной транспирации происходит тоже за счет внеустьичной регуляции.

Участие разных механизмов в регуляции транспирации у растений разных видов неодинаково. У оливковых деревьев главную роль в регуляции играет устьичный механизм, у хлопчатника преобладает внеустьичный. У растений умеренной зоны внеустьичное регулирование транспирации выражено меньше: без закрывания  
устьиц транспирация может быть уменьшена на 30 %.

**3 Количественные показатели транспирации.** Количество воды, затраченное растением на обра­зование 1 г сухой массы, получило название **транспи­рационного коэффициента**, а обратная величина, т.е. количество граммов сухой массы, образовавшейся при испарении 1 л воды, называется **продуктивностью транспирации**. Транспирационный коэффициент у боль­шинства растений колеблется от 200 и до 1000. Напри­мер, у ели в среднем он равен 230, сосны – 300, бере­зы – 320, дуба – 350. У некоторых тропических рас­тений он меньше, а продуктивность транспирации, наоборот, выше, чем у растений умеренной зоны. Транспирационный коэффициент зависит от климатических и почвенных условий и от вида растений (например, у просовидных злаков он относительно низок). Зная транспирационный коэффициент, можно приблизительно вычислять поливные нормы для орошаемых культур в разных почвенно-климатических условиях и рационализировать приемы орошения. Транспирационный коэффициент уменьшается с улучшением условий питания, увлажнения, с повышением плодородия почвы и уровня агротехники. Величину, обратную транспирационному коэффициенту, называют *продуктивностью* [транспирации](http://bse.sci-lib.com/article111792.html).

Под **экономностью транспирации**, или быстротой расхода воды, подразумевается отношение количества испаренной воды за 1 ч к общему количеству ее в растении, выраженное в %.

Отношение интенсивности транспирации к интен­сивности испарения со свободной водной поверхности носит название **относительной транспирации**. Она всегда меньше единицы, Т.е. транспирация происхо­дит медленнее, чем испарение с поверхности чистой воды при тех же условиях.

Широко используется термин **эвапотранспирация**, под которой понимается сумма транспирационных потерь всеми растениями сообщества плюс физическое испарение (эвапорация) с поверхности почвы и растений, в част­ности со стволов и ветвей деревьев. Для лесных площа­дей центральных районов европейской части России в среднем транспирация древостоя составляет 50–60 % эвапотранспирации, напочвенного покрова – 15–25 %, испарение с поверхности почвы и растений – 25–35 %.

Интенсивность транспирации – весьма изменчи­вый показатель*.* Она меняется в зависимости от сезо­на, от различного сочетания почвенно-экологических и метеорологических факторов. У древесных растений листья верхних ярусов транспирируют, как правило, с большей интенсивностью, чем средние и нижние. Тем не менее, необходимо отметить наличие видовой спе­цифики интенсивности транспирации у различных видов древесных растений. Видовые особенности это­го процесса связаны, прежде всего, с количеством, размером и строением устьиц. Хвойные растения име­ют погруженные устьица, прикрытые в переднем дворике восковыми зернами. Это создает дополнитель­ные трудности для диффузии паров и уменьшает ее примерно на одну треть.

**4 Влияние внешних факторов на интенсивность транспирации. Суточный ход транспирации.**

Главным фактором, регулирующим транспирацию, является свет. С интенсивностью солнечной радиации хорошо коррелируют температура и влажность среды. Во время максимальной освещенности наблюдается и максимальная интенсивность транспирации. Ночью транспирация в 10 раз меньше, чем днем. Солнечная радиация служит источником энергии, затрачиваемой на транспирацию. Лист, поглощая свет, использует на фотосинтез 1–2 %, максимум 5 %, а остальная энергия тратится на испарение воды. Это прямое действие света на транспирацию. Однако свет играет и иную роль, как мы уже отмечали, влияя на открытие и закрытие устьиц.

Важным фактором является концентрация СО2. При определенной концентрации СО2 в воздухе устьица в темноте закрыты, но при снижении концентрации открываются. При этом не имеет значения, с какой стороны эпидермы возникает нехватка СО2.

Температура влияет прежде всего на скорость открывания устьиц. При температуре ниже 5 °С устьица открываются очень медленно и не полностью, а при отрицательных температурах (от 0 до -5 °С) остаются закрытыми. При температурах выше оптимальных они также открываются не полностью, но у некоторых видов ширина устьичных щелей при высокой температуре (40-45 °С) может снова достигать максимальной величины. Влияние температуры на движение устьиц происходит через влияние на скорость фотосинтеза и дыхания и на соотношение  
этих процессов. При высокой температуре интенсивность дыхания выше интенсивности фотосинтеза, в результате в межклетниках накапливается СО2 и устьица закрываются. При температурах, оптимальных для фотосинтеза, в межклетниках мало СО2 и устьица открыты.

Малая интенсивность света, недостаток воды, высокая температура снижают интенсивность фотосинтеза и повышают интенсивность дыхания, увеличивают концентрацию СО2 в замыкающих клетках, что и вызывает закрывание устьиц. Высокая  
влажность около корней в почве, излишек калия способствуют открыванию устьиц.

Очень важным внешним фактором, влияющим на интенсивность транспирации, является *доступность воды корням растений.* При недостатке воды в почве интенсивность транспирации древесных растений за­метно снижается. На затопленной почве этот процесс, несмотря на обилие воды, также снижен у деревьев при­мерно в 1,5–2 раза. На первое место здесь выходит плохая аэрация почвы, которая вызывает ряд неже­лательных изменений в метаболизме корней, а затем и надземных частей древесных растений. Снижается транспирация и при сильном охлаждении почвы в свя­зи с резким уменьшением скорости поглощения воды. Засоление почвы также снижает транспирационные по­тери растений вследствие отсутствия надлежащего гра­диента сосущих сил между почвенным раствором и клет­ками поглощающих корневых окончаний. Отсюда можно сделать следующий важный вывод: недостаток или избыток воды, засоление или холодная почва действуют на интенсивность транспирации не сами по себе, а через их влияние на поглощение воды корневыми системами.

Как физический процесс (испарение) транспирация зависит от дефицита насыщения воздуха водяными парами, температуры, ветра, величины испаряющей поверхности и др.

Потеря воды в условиях, когда солнечная радиация отсутствует, как раз и обусловлена дефицитом насыщения воздуха водяными парами.

Интенсивность транспирации в какой-то мере зависит от наличия ветра. Появление ветра приводит к увеличению транспирации. Однако прямой зависимости между скоростью ветра и величиной транспирации не наблюдается, так как испарение происходит из межклетников, защищаемых от ветра.

Интенсивность транспирации зависит от условий минерального питания. У растений при недостатке азота, фосфора и калия интенсивность транспирации максимальна. Почти такая же интенсивность у растений, получивших калий и фосфор, но при дефиците азота.

Резко уменьшается транспирация при полных сбалансированных минеральных удобрениях. Чем лучше питание, тем ниже транспирация. Увеличение транспирации может свидетельствовать о нарушении минерального питания.

При изменении солнечной радиации, температуры, влажности воздуха дневной ход интенсивности транспирации выглядит следующим образом: слабая в утренние часы транспирация быстро увеличивается по мере восхода солнца, увеличения температуры и уменьшения влажности воздуха, достигает максимума около полудня, затем быстро падает к заходу солнца.

Однако такой дневной ход наблюдается не всегда. В некоторых случаях, несмотря на интенсивную освещенность и высокую температуру, в полдень транспирация уменьшается, и отмечаются двухвершинные кривые. Нужно отметить, что кривые дневного хода транспирации очень разнообразны, что обусловлено тремя факторами: внешние условия данного дня, условия предыдущих дней и наследственность. Взаимодействие этих факторов и определяет реальную интенсивность транспирации.

Растения выработали в процессе эволюции различные приспособления для уменьшения транспирации: восковой налет на поверхности листьев и плодов, погружение устьиц в мезофилл, развитие волосков (опушенность), редукция листовой поверхности.

Сильно уменьшать транспирацию нельзя, так как она определяет подъем воды по растению, поддерживает постоянной температуру растения и т.д.

*Внутренние факторы, влияющие на транспирацию*. **Общая площадь листьев** значительно влияет на потерю воды отдельными растениями. Растения с большой листовой поверхностью обычно транспирируют больше, чем растения с малой поверхностью. Однако при удалении с дерева половины листьев не обязательно пропорционально сократится интенсивность транспирации.

Некоторые виды древесных растений, например креозотовый куст, сбрасывают большую часть листьев при водном стрессе, значительно сокращая транспирирующую поверхность. Это происходит также и у некоторых мезофитных видов, например у конского каштана и даже у тюльпанного дерева. Скручивание и свертывание завядающих листьев также уменьшает открытую поверхность и повышает сопротивление диффузии водяного пара, особенно если большинство устьиц находится на внутренней поверхности скрученного листа.

Имеются большие различия в транспирации на единицу листовой поверхности среди разных видов. Однако эти различия могут быть обманчивыми, потому что неодинаковая общая площадь листьев может компенсировать разницу в интенсивности на единицу листовой поверхности. Например, интенсивность транспирации на единицу листовой поверхности сосны ладанной ниже, чем у некоторых лиственных пород, но общая поверхность листвы одного сеянца сосны настолько больше, что потеря воды на один сеянец оказывается также больше. Таким образом, одно дерево сосны ладанной может терять за день столько же воды, сколько и дерево лиственной породы с кроной сходного размера.

**Отношение** **корни/побеги**, или, точнее, **поглощающей поверхности к транспирирующей** имеет большее значение, чем одна только площадь листовой поверхности, так как если поглощение отстает от транспирации, то возникает водный дефицит, устьица закрываются и транспирация уменьшается. Например, интенсивность транспирации на единицу листовой поверхности у сеянцев дуба красного и сосны ладанной, растущих на влажной почве, повышалась с увеличением отношения сухого веса корней к поверхности листьев. У сеянцев клена сахарного с большой поверхностью листьев развивался более сильный водный стресс, чем у сеянцев после частичной дефолиации. Деревья с обширной, сильно разветвленной корневой системой гораздо лучше переносили засуху, чем деревья с поверхностной или слабо разветвленной корневой системой.

Потеря корней во время выкопки сеянцев – серьезная проблема, потому что наиболее обычной причиной гибели пересаживаемых сеянцев является засыхание из-за отсутствия эффективной поглощающей поверхности. Подрезка и «скручивание» сеянцев в грядках проводится для создания компактной, сильно разветвленной корневой системы, которую можно выкопать с минимальным повреждением. По сообщениям, выживаемость сеянцев дугласии и сосны желтой, пересаженных в районе с засушливым летом, повышалась при хорошо развитой корневой системе и большой величине отношения корни / побеги. Установлено, что подрезка саженцев сосны болотной до длины 12,5 см уменьшала отпад после пересадки. На практике обычно применяется обрезка надземной массы пересаживаемых деревьев и кустарников для того, чтобы скомпенсировать потерю корней в процессе пересадки. Однако сокращение транспирирующей поверхности уменьшает и фотосинтезирующую поверхность, что нежелательно. Исключение составляют случаи, когда сохранение содержания воды важнее потери фотосинтетической способности.

**Размер и форма листьев** влияют на интенсивность транспирации на единицу поверхности. Кроме того, небольшие, глубоко рассеченные листья и сложные листья с маленькими листочками обычно бывают холоднее, чем крупные листья, так как их более тонкие пограничные слои способствуют более быстрому переносу тепла. В спокойном воздухе широкие листья значительно теплее хвои сосны, подвергающейся действию такой же падающей радиации.

**Ориентация листьев.** Большинство листьев растет таким образом, чтобы располагаться более или менее перпендикулярно наиболее яркому свету, проникающему к ним. Это хорошо заметно у покрывающих стены лиан и у одиночных деревьев, на наружной поверхности которых имеется сплошная мозаика листьев, четко расположенных так, чтобы поглощать как можно больше света. С другой стороны, листья дуба гладкого, а также хвоя сеянцев сосны болотной в травянистой фазе располагаются вертикально. Такая ориентация, очевидно, уменьшает поглощение энергии и понижает температуру листьев в полдень, что в свою очередь может сократить потерю воды, хотя еще не было доказано, что такое необычное расположение листьев действительно имеет жизненно важное значение. Иглы большинства сосен располагаются пучками и затеняют друг друга, что понижает фотосинтез, а возможно, и транспирацию. Опускание и скручивание, характерные для вялых листьев, также уменьшают количество получаемой радиации. Завядание служит признаком водного стресса, но оно способствует сокращению дальнейшей потери воды, достаточному, вероятно, для продления жизни. По сообщениям, вызываемые ветром изменения ориентации листьев сосны кедровой сильно понижают фотосинтез.

**Поверхность листьев.** Мы уже упоминали о значении кутикулы и воска для увеличения сопротивления потере воды через эпидерму. Суммарное действие плотного покрова из волосков, имеющегося у некоторых типов листьев, является менее определенным. Следовало бы ожидать, что опушение будет уменьшать выделение водяного пара в подвижный воздух. Однако, живые волоски могут усиливать транспирацию вследствие увеличения испаряющей поверхности.

Альбедо, или отражательная способность, поверхности листьев существенно влияет на их температуру. Растительность обычно отражает 15–25 % падающей радиации. Листья пустынных растений обычно отражают света больше, чем листья растений менее освещаемых местообитаний. Белые, густо опушенные листья пустынных кустарников отражают приблизительно вдвое больше радиации, чем зеленые неопушенные листья.

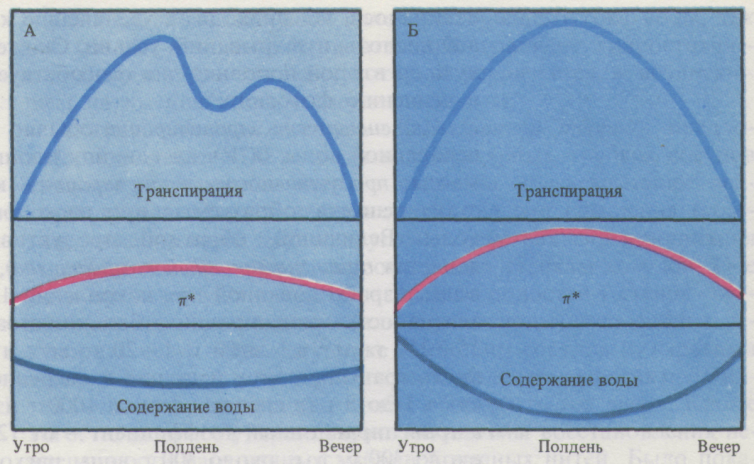
**Размер устьичных отверстий** регулируется тургором замыкающих клеток, увеличиваясь с повышением тургора и уменьшаясь с его понижением. Устьичные реакции изменяются в зависимости от возраста растений и условий внешней среды. Известно, что устьица чутко реагируют на интенсивность света, концентрацию СО2 и водный стресс, но на их ответную реакцию влияет предшествующая ситуация. При старении листьев их устьица становятся менее чувствительными и полуденное устьичное сопротивление может увеличиться в несколько раз, так как они не открываются полностью.

*Группы древесных растений по интенсивности транспирации.*По интенсивности транспирации наиболее рас­пространенные в лесной зоне древесные растения разделяются на три группы: сильнотранспирирующие (400–500 мг/г сырой массы в час и более); среднетранспирирующие (300–400 мг/г · ч); слаботранспирирующие (до 200 мг/г · ч)

|  |  |  |
| --- | --- | --- |
| сильнотранспирирующие | среднетранспирирующие | слаботранспирирующие |
| береза повислая  осина  ясень обыкновенный  липа мелколистная  тополь канадский  лох узколистный | дуб черешчатый  клен остролистный  клен американский  ясень зеленый  вяз мелколистный  рябина обыкновенная | сосна обыкновенная  сосна сибирская  лиственница сибирская  ель обыкновенная  пихта сибирская |

Несмотря на видовую специфичность транспира­ции, общий расход воды насаждениями разных пород, например хвойными и лиственными лесами, может быть близким. Это обусловлено большей облиственно­стью крон хвойных деревьев.

***Суточные колебания транспирации.*** Периодичность суточного хода транспирации наблюдается у всех растений, но кривые, отражающие фактическую транспирацию, сильно отличаются у разных видов и в неодинаковых погодных условиях. У деревьев, теневыносливых растений, многих злаков и т.д. *(гидростабильные виды)* с совершенной регуляцией устьичной транспирации испарение воды достигает макси­мума до установления максимума дневной температуры. В по­луденные часы транспирация падает и вновь может увеличи­ваться в предвечерние часы при снижении температуры воздуха. Такой ход транспирации приводит к незначительным суточным изменениям осмотического давления и содержания воды в листьях. У видов, способных переносить резкие измене­ния содержания воды в клетках в течение дня *(гидролабuльные виды),* наблюдается одно вершинный суточный ход транспира­ции с максимумом в полуденные часы. В обоих случаях ночью транспирация минимальна.

Колебания интенсивности транспирации отражают измене­ния степени открытия устьиц в течение суток. Закрывание усть­иц в полдень может быть связано как с увеличением уровня СО2 в листьях при повышении температуры воздуха (из-за уси­ления дыхания и фотодыхания), так и с возможным водным дефицитом, возникающим в тканях при высокой температуре, низкой влажности воздуха и особенно в ветреную погоду. Это приводит к увеличению концентрации абсцизовой кислоты и закрыванию устьиц. Снижение температуры воздуха во второй половине дня способствует открыванию устьиц и усилению фотосинтеза.

***Эвапотранспирация.*** В полевых опытах и агрономической практике для оценки эффективности использования воды определяют *коэффициент водопотребления* (эвапотранспирационный коэффициент), кото­рый рассчитывают как отношение эвапотранспирации к создан­ной биомассе или хозяйственно полезному урожаю.

Эвапотранспирацию можно рассчитать балансовым способом. Она равняется разности в содержании влаги в метровом слое почвы в начале и конце вегетации плюс приход воды с осадками и поливом.

Параллельные определения суммарного водопотребления и транспирации сельскохозяйственных растений показали, что доля транспирационного расхода влаги в суммарном водопотреблении за период посев – уборка полевых культур составляет на низкоплодородных полях 19–23 %, на хорошо удобряемых участках – 32–45 %.

Коэффициент водопотребления в значительной степени зави­сит от почвенно-климатических факторов. В засушливые годы он выше, чем в более влажные. Так, во влажные годы коэф­фициент водопотребления основных зерновых культур составлял 400–600, а в засушливые поднимался до 2000–2500. Установле­но, что коэффициент водопотребления повышается примерно в 2 раза для одних и тех же чистых линий селекционных сортов разных полевых культур по мере продвижения с запада на вос­ток, из влажного климата в сухой. Это объясняется тем, что в засушливых условиях усиление эвапотранспирации не сопровож­дается увеличением продуктивности растений, чаще она снижается, поэтому эффективность использования воды уменьшается.

Другим метеорологическим фактором, значительно влияющим на эффективность использования воды сельскохозяйственными культурами, является температура. С повышением температуры эвапотранспирация усиливается; рост растений и накопление ими сухого вещества находятся в более сложной зависимости от температуры, которая выражается одновершинной кривой. При­чем температурный оптимум для ассимиляционных процессов у разных видов растений различный. Поэтому температурная зави­симость эффективности использования воды определяется видо­выми особенностями растений. Так, выращивание сельскохозяй­ственных культур прохладного и жаркого климата в теплицах при температуре 10–13 ◦С и около 27 ◦С показало, что яровая рожь в прохладной теплице имела коэффициент водопотребления 423, а при 27 ◦С – 875, теплолюбивое сорго – соответствен­но 1236 и 223. Прохладный воздух снижает эвапотранспирацию, но у теплолюбивых культур вызывает также резкое подавление ассимиляционных процессов.

Мощным факто­ром снижения коэффициента водопотребления является повыше­ние плодородия почвы. В многочисленных вегетационных и поле­вых опытах доказано, что внесение удобрений не только повышает урожай, но и снижает затраты воды на создание едини­цы продукции, так как расход воды на эвапотранспирацию воз­растает незначительно.

Снижение коэффициента водопотребления происходит не только при внесении удобрений, но и в случае любого изменения условий произрастания растений, со­провождающегося повыше­нием урожая, в том числе и улучшения обеспечения их водой. Поддержание влаж­ности почвы орошаемого пастбища в Подмосковье на уровне 80–85 % ПВ способ­ствует повышению урожай­ности зеленой массы до 71,5 т/га, без орошения по­лучают около 48,0 т/га. При этом коэффициент водопо­требления соответственно составляет 95 и 156 м3/т.

Приведенные данные свидетельствуют, что водопотребление и урожайность связаны нелинейной зависимостью. Графически эта взаимосвязь выражается кривой с насыщением. При некотором достаточно высоком уровне урожайности ее рост уже не сопровождался повышением водопотребления, так как испарение в посеве или насаждении приближается к испаре­нию со свободной водной поверхности.

По многочисленным данным, повышение водопотребления прекращается по достижении урожайности кукурузы 10,0–11,0 т/га, озимой пшеницы – 5,2–6,0, картофеля – 42–46, яблок – 30–33, винограда – 25–27 т/га. Получение таких урожаев возможно только при высоком уровне агротехники.