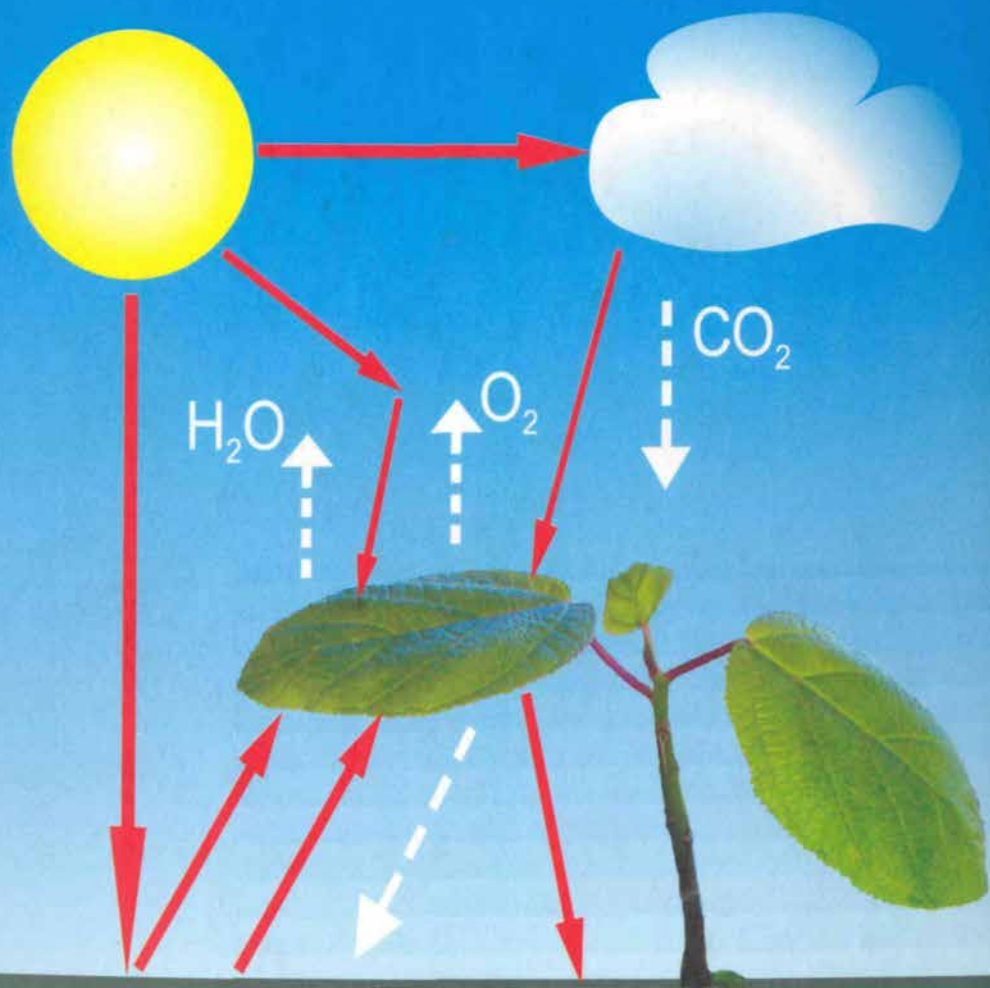


Ю.І. Посудін

БІОФІЗИКА РОСЛИН



НОВА КНИГА
ВИДАВНИЦТВО

• •

577.3(075)
28.571 73
63

1/11 3141 21.07.2003 .

:
,

: ,2004. 256

ISBN 966 7890 98 8

III-IV

28.571 73

© . . ,2004
© " ",2004

.....	8
.....	10
1.	10
1.1.	10
1.2.	10
1.3.	13
1.4.	15
1.5.	18
2.	20
2.1.	20
2.2.	21
2.2.1.	21
2.2.2.	24
2.2.3.	26
2.2.4.	26
2.3.	28
3.	31
3.1.	31
3.1.1.	31
3.1.2.	32
3.1.3.	32
3.1.4.	33
3.1.5.	34
3.2.	37
3.2.1.	37
3.2.2.	39
3.2.3.	41
3.2.4.	42
3.2.5.	46
3.3.	48
3.3.1.	48
3.3.2.	48
3.3.3.	50

ISBN 966 7890 98 8

3.3.4.	51
3.3.5.	52
3.3.6.	54
3.3.7.	55
3.3.8.	55
3.4.	57
4.	63
4.1.	63
4.1.1.	63
4.1.2.	63
4.1.3.	66
4.1.4.	69
4.1.5.	71
4.2.	73
5.	76
5.1.	76
5.2.	79
II.	81
6.	81
6.1.	81
6.2.	82
6.3.	84
6.4.	85
6.5.	88
6.6.	90
6.7.	92
6.7.1.	92
6.7.2.	93
6.7.3.	96
6.7.4.	97
6.7.5.	102
6.7.6.	103
6.7.7.	104
6.8.	106
6.8.1.	106

6.8.2.	108
6.8.3.	108
6.8.4.	112
6.8.5.	114
6.8.6.	115
6.8.7.	117
6.8.8.	117
6.9.	119
6.9.1.	119
6.9.2.	120
6.9.3.	123
7.	125
7.1.	125
7.1.1.	125
7.1.2.	126
7.1.3.	126
7.1.4.	128
7.1.5.	130
7.2.	132
7.2.1.	132
7.2.2.	133
7.3.	137
7.3.1.	137
7.3.2. Mac	144
7.3.3.	145
7.3.4.	147
7.4.	148
8.	151
9.	154
9.1.	154
9.1.1.	154
9.1.2.	158
9.2.	160
9.2.1.	160

9.2.2.	161	12.2.4.	225
9.2.3.	169	12.2.5.	227
9.3.	179	12.2.6.	228
9.3.1.	179	12.2.7.	229
9.3.2.	179	12.2.8.	230
9.3.3.	182	12.3.	232
9.3.4.	184	12.4.	234
9.3.5.	186	12.5.	235
9.3.6.	188		
9.4.	189		241
9.4.1.	189		
9.4.2.			248
	190		
10.	192		
10.1.	192		
10.1.1.	192		
10.1.2.	196		
10.1.3.	196		
10.1.4.	198		
10.1.5.			
	200		
10.1.6.	204		
11.	205		
11.1.	205		
11.2.	205		
11.3.	206		
11.4.	208		
12.	213		
12.1.	213		
12.1.1.	213		
12.1.2.	214		
12.1.3.	218		
12.2.	219		
12.2.1.	219		
12.2.2.	220		
12.2.3.	222		

III—IV

1.

1.1.

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

$$1,5 \cdot 10^3$$

(0,35 0,65) · 10³ [*Aeschynomene hispida*
Olea capensis (1,49 · 10³)].

1.2.

F ,

k

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

$$= \cdot * , \quad (1.3)$$

(* ²),

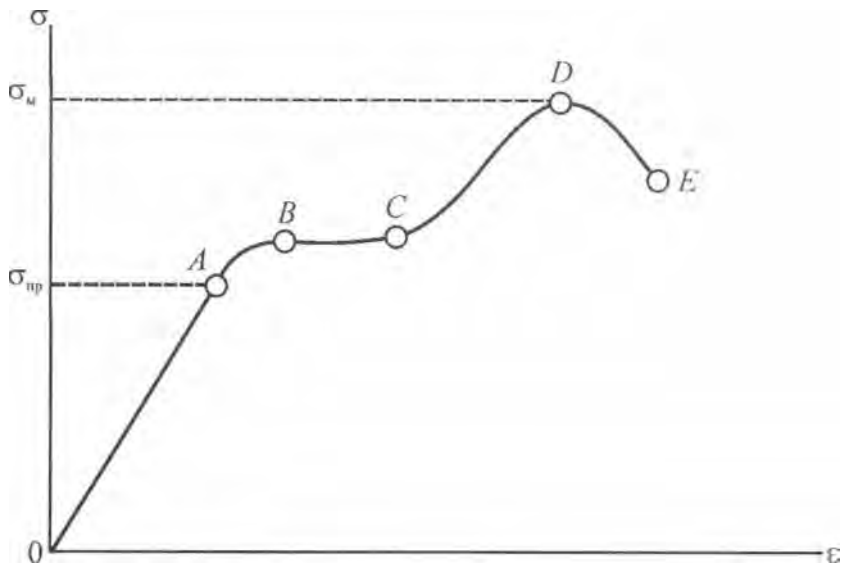
S :

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

$$\text{де } \varepsilon = \frac{\Delta l}{l}$$

(. 1.1).

; D ,



1.1.1.

()

()
 AV/V ()

()

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

$\frac{\Delta V}{V}$

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 :

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

0,45 0,49.

0,21 0,34,

1.3.

(1.2),

R,

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

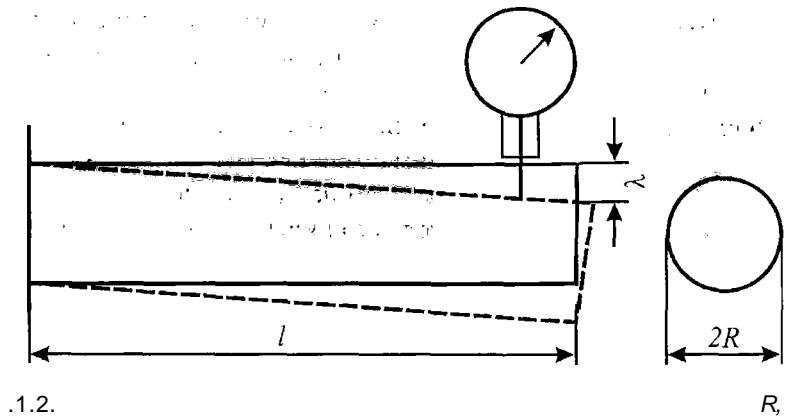
, $F = mg$, , m

(" , g ").

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

R_1 R_2

3 48.

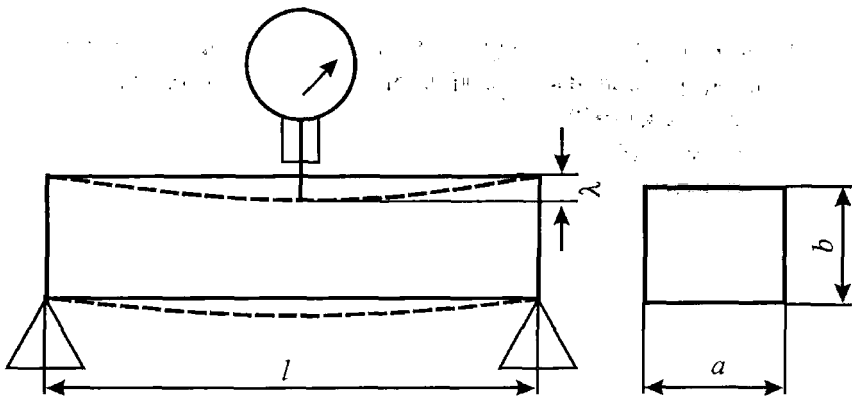


1.2.

(1.13)

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

, a i b , m , g , F = mg ,
(" ").



1.3.

10^8 , 5 %
Nitella 7⁸ [, 1973].

(0,35 1,93) 10^{10} Н М² [Haygreen, Bowyer, 1989].

$$a = b = 5 \cdot 10^{-2} \text{ м} = 0,05 \text{ м} = 5 \text{ см} \quad F = 6860 \text{ Н} \quad (1.9)$$

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

1.4.

(1.14)

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

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:

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

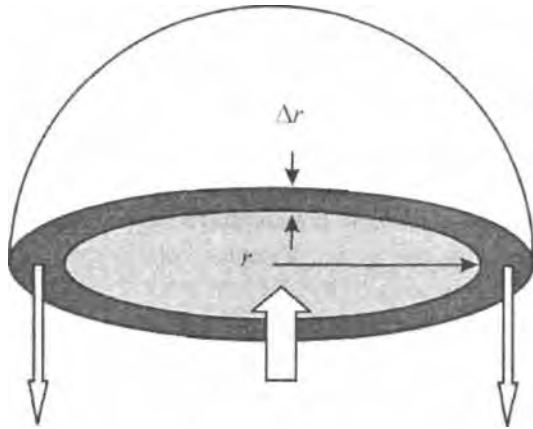


Рис. 1.4. Баланс сил, що діють на оболонку клітини сферичної форми радіусом r

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

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:

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

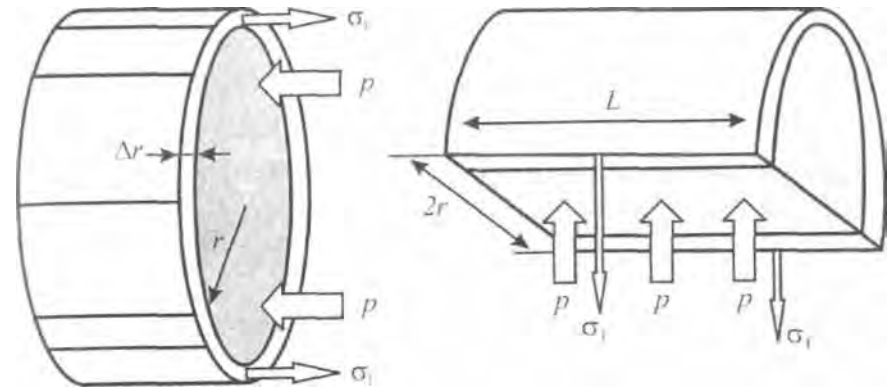


Рис. 1.5.

[Біологія, 1973].

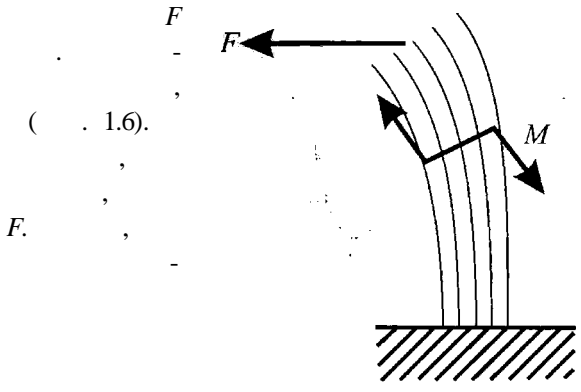
$$F = p \cdot 2rL.$$

звідки:

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

1.5.

(,)



(. 1.6).

F.

1.6.



8:11.

2,2

$2 \cdot 10^{10}$ "2,

$2,1 \cdot 10^{11}$

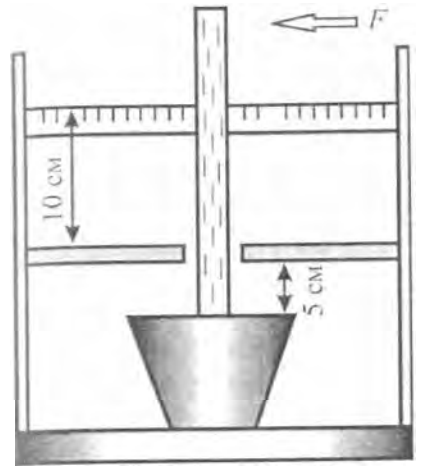
"2,

600 "3,

7800 "

(,)

[Nobel, 1981].



1.7.

Vincent, 1999]

[Hepworth,

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

F , h

(*Nicotiana tabacum* "Samsun")

1.7 [Hepworth, Vincent, 1999].

1. ?
2. ?
3. ?
4. ? ?
5. ? ?
6. ?
7. ? ?
8. ?

2.

2.1.

2.2.

2.2.1.

$$\frac{dN}{dt} = -DS \frac{\partial c}{\partial x}, \quad (2.1)$$

де N – кількість частинок речовини, S – площа перерізу, крізь який дифундує речовина, D – коефіцієнт дифузії, $\frac{\partial c}{\partial x}$ – концентраційний градієнт

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

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

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 $\frac{c_0}{2(\pi Dt)^{1/2}}$.

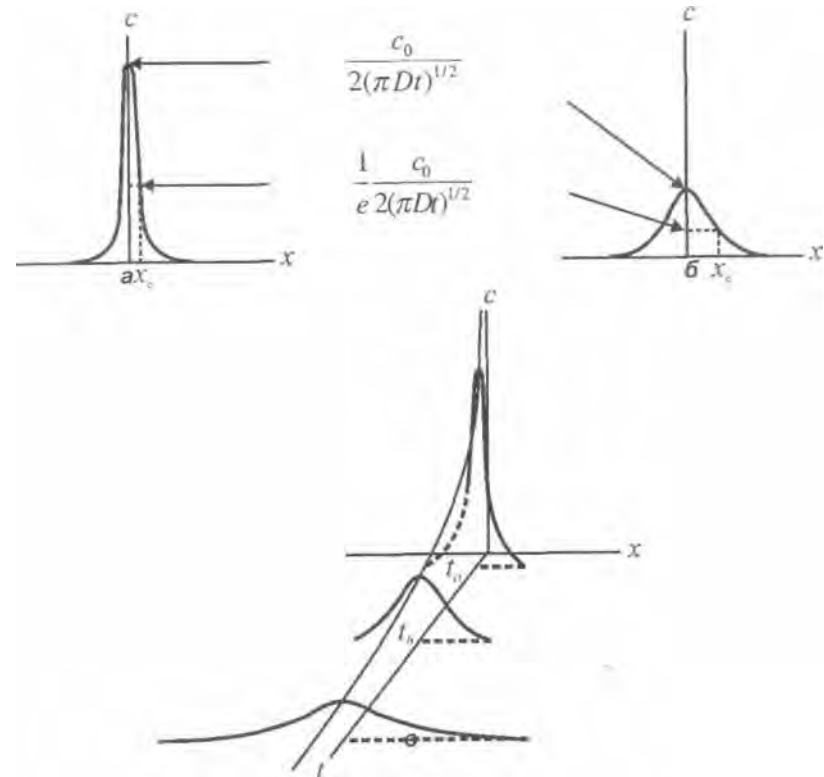
Для оцінки того, як далеко частинки речовини продифундують від початкової точки за час t , використовують відстань x_e , на якій концентрація зменшується до $1/e$ (або 37 %) вихідного значення. Концентрація спадає до 37 % від вихідної величини, коли показник ступеня при e в останньому рівнянні дорівнюватиме -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	$1,9 \cdot 10^{-5}$



2.1.

$= 0$

t_a
 t_b

Оцінимо, скільки часу потрібно малим іонам та молекулам у водному розчині, щоб продифундувати на 50 мкм – відстань, що дорівнює перерізу типової клітини листка. Використуємо типове 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 $t = x_c^2/4D = (1 \text{ м})^2/4 \cdot 10^{-9} \text{ м}^2 \cdot \text{с}^{-1} = 2,5 \cdot 10^8 \text{ с} \approx 8 \text{ років}$. Тобто, на великих відстанях

$$(2.1) \quad t = x_c^2/4D$$

2.2.2.

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

де c_i та c_e – концентрація речовини усередині клітини та зовні відповідно, а Δx – товщина плазмалеми. Через те, що мембрани як розчинники

$$(10^{14} \text{ м}^2 \cdot \text{с}^{-1} \cdot 10^{-10} \text{ м})$$

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

де $\frac{dN}{dt} > 0$, $DK/\Delta x$

*с¹.

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

F

$$N = N/V, \quad N = Vc_i$$

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

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

$$(D = 50)$$

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

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

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.

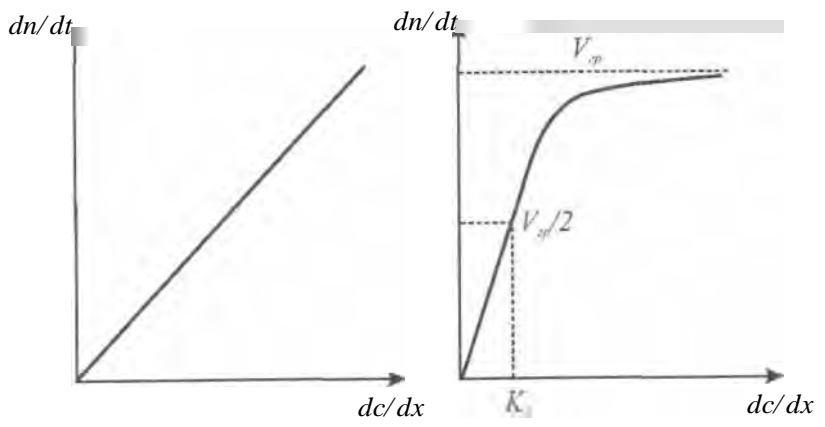
2.2.4. Полегшена дифузія

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

(2.2,).

(2.2,).

$$\frac{dn}{dt} = \frac{Vcp}{1 + K / \left(\frac{dc}{dx} \right)}. \tag{2.8}$$



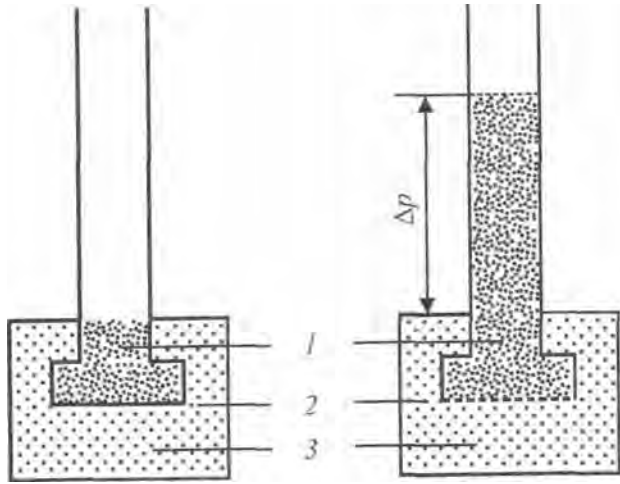
2.2.

()

2.3.

()

,
 ,
 ,
 ().



1
 2
 3

2.3.

; ; 1 ; 2 ;
 ;
 ,
 (. 2.3) -

95 % ; ,

()
 ().

0,3 1,2
 [, 2001].

1,0 2,6

$$P = RTC_A \quad (2.9)$$

R ($R = 8,31$) ,

450 ³ 300 ,
 — 1,12 ,

3.1.2.

Розв'язання. Оскільки питома теплота випаровування води дорівнює $22,6 \cdot 10^3$ Дж·кг⁻¹ при атмосферному тиску, теплота, що необхідна для перетворення у пару 1 г води, визначиться так:

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

Робота, що виконується системою, дорівнює:

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

Звідси зміна внутрішньої енергії становить:

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

3.1.4.

3.1.3.

$$U = U_n - U_{\kappa} = Q - A$$

1 671 3

$$Q = Q_n - Q_{\kappa} = Q_n - Q_{\kappa}$$

$$(Q_n)$$

$$< 0, \quad > 0,$$

$$AU = AU_n - AU_{\kappa} = Q_n - Q_{\kappa}$$

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

AU

$$AU = Q_{\pm}A.$$

(3.3)

(273 ° =),

:

$$dU = dQ_{\pm} dA.$$

(3.4)

= TS,

, S

$$dU = Q_{\pm}$$

()

AS.

dS

dQ/T:

$$dS > dQ/T.$$

(3.5)

$$dQ = 0,$$

$$dS > 0.$$

(3.6)

"="

">"

Q

3.1.5.

S.

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

де λ - питома теплота плавлення ($3,35 \cdot 10^5 \text{ Дж} \cdot \text{кг}^{-1}$),
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.

$U,$

$G.$

3.2.1.

H

5 /?

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

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

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

(3.11) (3.12)

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

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

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

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

Плавлення льоду масою m при температурі T супроводжується зміною ентропії:

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

(3.5), :

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

, :

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

(= 0) (3.13) :

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

,

· (,),
·

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

, M

:

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

(3.15)

$$V = \left(\frac{\partial H}{\partial p} \right)_S,$$

283 303 ,

$$T = \left(\frac{\partial H}{\partial S} \right)_p = \left(\frac{\partial H}{\partial T} \right)_p.$$

0,01

1)

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

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):

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

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

$$= TS,$$

G,

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

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

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

3.2.2.

$$G = H - TS \quad (3.19)$$

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

$$G \quad (T=const)$$

(p=const).

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

$$(dT = 0)$$

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

$$(3.15),$$

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

$$dp = 0 \quad dG = 0.$$

dG

<> , [] []

речовин $\frac{[B]_{рієн}}{[A]_{рієн}}$ називають *сталю 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 $G \rightarrow G_{min}$; 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.

G



0,001 K 0,01 K 0,1 K K 10 K 100 K 1000 K

Відношення продукту реакції до реагенту

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

3.2.3.

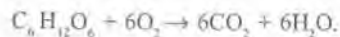
AG

$$= 1 \cdot 10^2 \quad , \quad = 7,0 \cdot 7=298 \quad ;$$

$$\Delta G_0 = -RT \ln \frac{[B]_{\text{рівн}}}{[A]_{\text{рівн}}} = -RT \ln K_p. \quad (3.26)$$

Це рівняння дозволяє, вимірюючи експериментально K_p , визначити величину ΔG_0 . 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 $\Delta G_0 = -2870$ Дж·моль⁻¹.

Розв'язання. Використаємо співвідношення (3.26):

$$\Delta G_0 = -RT \ln K_p,$$

де $R = 8,31$ Дж·моль⁻¹·К⁻¹.

Звідси:

$$\ln K_p = \frac{\Delta G_0}{-RT} = \frac{-2870 \text{ Дж} \cdot \text{моль}^{-1}}{-2478 \text{ Дж} \cdot \text{моль}^{-1}} = 1,158,$$

звідки:

$$K_p = 3,18.$$

3.2.4.

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

μ ,
 U, H, F, G

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

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

$$dG = dH - TdS.$$

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

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

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

dii

(,

:

)/

(G = μ).

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

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 “g” та “n” 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.

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

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 – кДж·моль⁻¹.

(2) : 1 (2)

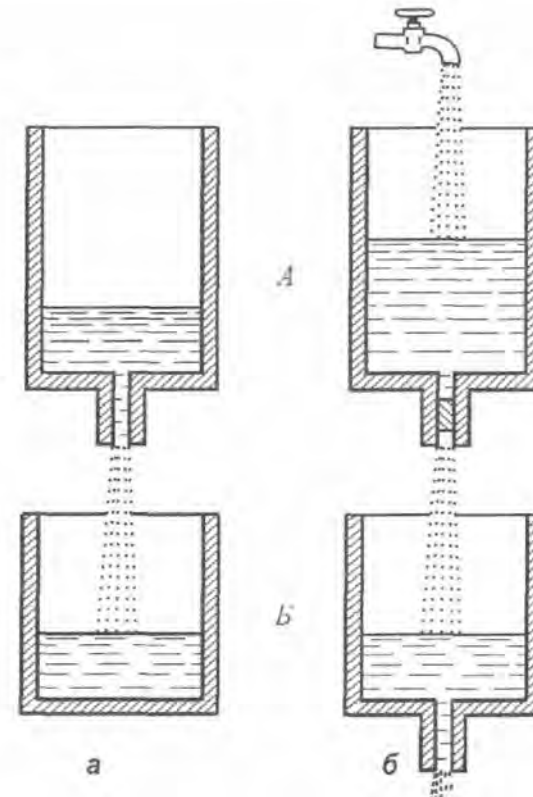
3.3.

3.1.

3.3.1.

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

3.3.2.



3.2, [, 1989].

3.2.

() [, 1989] ()

1.

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 ізолюваної 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 ізолюваних 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 ізолюваних 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.

$$(dS=0).$$

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.

$$(3.54)$$

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

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

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

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.

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 $d_{1c}Q > 0$, 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 $J_q = \frac{dQ}{dt}$, $L_q = -kS$, $F_q = \frac{dT}{ds}$, де $\frac{dQ}{dt}$ – потік тепла, k – коефіцієнт теплопровідності, S – площа, через яку переноситься тепло, $\frac{dT}{ds}$ – градієнт температури.

3.3.7.

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

Для двох спряжених потоків маємо:

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

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

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

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

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

або

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

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

- 1.
2. ?
- 3.
- 4.
- 5.
6. ?
7. ?
8. ?
- 9.

3.4.

3.3.3,

80 %

[Schroedinger, 1944],

$$S_{ex2} = (E/T)(1,12 + 0,4lg\gamma), \quad (3.76)$$

де γ – фактор, що характеризує загасання ФАР (для прямого сонячного випромінювання $\gamma = 1$, а для дифузного $\gamma = 2 \cdot 10^3$), $T \approx 5785$ К – температура поверхні Сонця.

Отже, вхідний потік ентропії згідно з останньою формулою становить: для прямого сонячного випромінювання $S_{ex2} = 155$ о. е., а для дифузного $S_{ex2} = 450$ о. е. Загальний вхідний потік ентропії з урахуванням попередніх міркувань може змінюватися в межах: $S_{ex} = S_{ex1} + S_{ex2} = (400-700) + (155-450) = 555-1150$ о. е.

Вихідний потік ентропії. Близько 5 % ФАР (тобто $5 \cdot 10^4$ Дж) витрачається на фотосинтез; решта енергії ($0,95 \cdot 10^4$ 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:

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

3 5

S S , S

[Ksenzhek and Volkov, 1998].

10^6

(). 10 20 %

($\approx 1,8$), ;

$$S_{ex} = 0,2 \cdot 10^6 / 300 = 667 \dots (3.75)$$

400 700 . . .

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

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

$$S_{np3} = 0,22 \cdot 0,8 \cdot 10^6 / 300 = 587 \quad (3.80)$$

$$O_2 + \frac{1}{2}O_2 + nh\nu > (1/6)C_6H_{12}120_e \quad (3.81)$$

1,8 еВ. Отже, вісім молів 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 молів води на кожний моль фіксованого двоокису вуглецю. Підставимо середнє значення 800 молів води на моль CO_2 або $1,44 \cdot 10^{-3}$ м³ води на 0,1 моль CO_2 та значення водного потенціалу $2 \cdot 10^3$ кДж·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 флоемі. Загальна енергія, що переноситься на довгі відстані в рослині, становить від $5 \cdot 10^3$ до 10^4 Дж. Припускаючи ефективність механізму флоемного 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.

$$S_{np6} = 2\ 20 \text{ . e.}$$

$$S_{\text{в}} = 30\ 300 \text{ . e.}$$

. 3.2.

3.2.

[Ksenzhek and Volkov, 1998]

Символ	Компонента балансу	Верхня межа	Нижня межа	Середнє геометричне значення	Фактор невизначеності
$S_{\text{вх}}$	Вхідний потік сонячного випромінювання	555	1150	800	1,4
$S_{\text{вих}}$	Вихідний потік сонячного випромінювання	3200	3600	3395	1,1
S_{np1}	Розсіювання в антені	530	670	595	1,1
S_{np2}	Фотосинтез	320	590	435	1,4
S_{np3}	Ксилемний транспорт	30	40	35	1,2
S_{np4}	Флоемний транспорт	50	300	122	2,5
S_{np5}	Мінеральне живлення	30	120	60	2,0
S_{np6}	Формування структур	2	20	6	3,2
S_{np7}	Пристосування	30	300	95	3,5
S_{np}	Загальна продукція ентропії	992	2040	1348	–
	Дефіцит ентропії	1653	410	1247	–

4.

4.1.

4.1.1.

()

()

() ;

()

()

4.1.2.

()

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 $d\mu_g = V dp$, 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:

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

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

$$p_{осм} = RTC_A. \quad (4.12)$$

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:

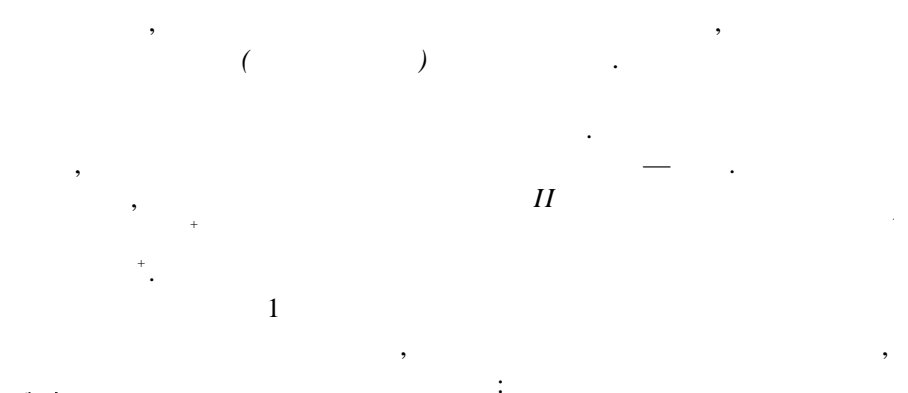
$$\Delta G = RT \ln \frac{C_{II}}{C_I}. \quad (4.13)$$

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.



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

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 $A_{en} = zF\phi$ по перенесенню заряджених частинок:

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

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

Умова рівноваги має вигляд:

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

звідки:

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

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

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

Для клітинної мембрани, яка розділяє зовнішнє (C_e) і внутрішнє (C_i) середовища, останній вираз можна переписати так:

$$\Delta\varphi = \varphi_e - \varphi_i = \frac{RT}{zF} \ln \frac{C_i}{C_e}. \quad (4.22)$$

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):

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

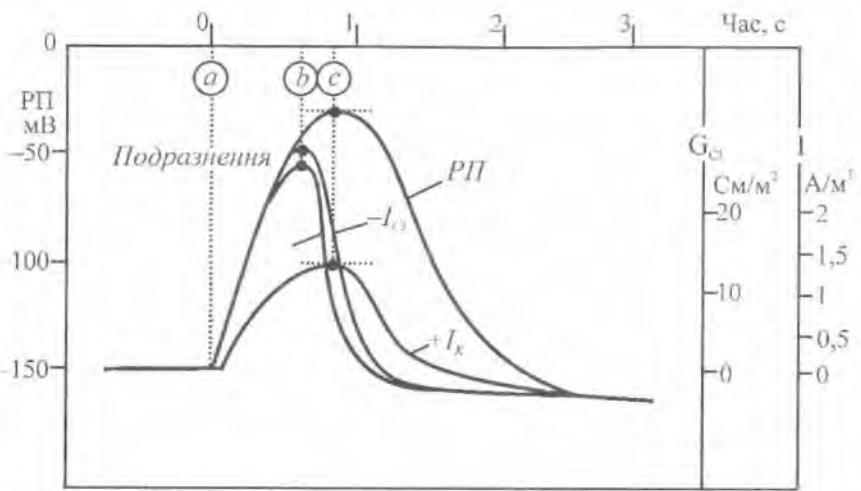
$$\Delta\varphi_{Na} = 25,3 \text{ мВ} \cdot \ln \frac{1}{10} = -58 \text{ мВ};$$

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

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 устанавлюється 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): точки *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.



4.1. ()

4.1.

[, 1984]

	1	10 20	4 40
<i>Mimosa</i>	0,5	20 30	
<i>Dionaea</i>	0,1 0,2	60 170	0,6

: 1) 170

0,2 1 ; 2)
; 3)

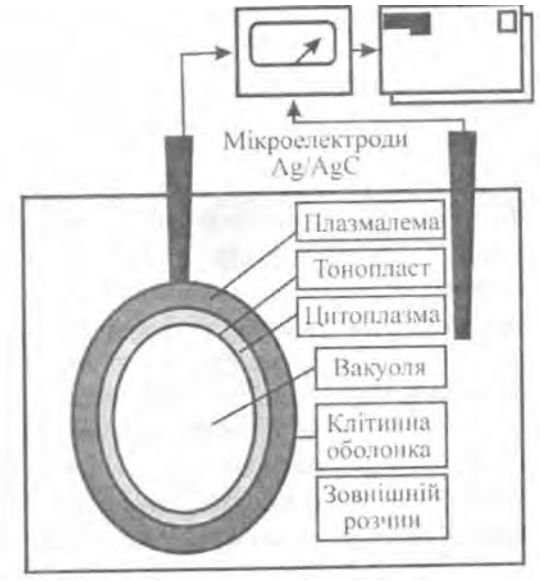
(); 4)

10 170 1.
. 4.1.

4.1.5.

1 2 20
(. 4.2)

10^{12}



. 4.2.

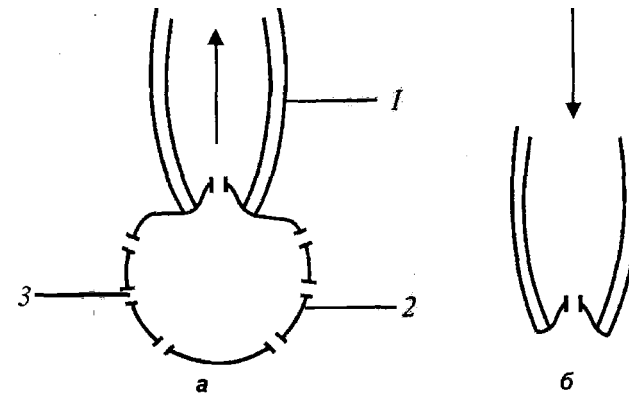
4.2.

4.2.

[McRobbie, 1970]

Об'єкт	Потенціал між вакуолею та зовнішнім розчином $E_{во}$	Потенціал між цитоплазмою та зовнішнім розчином $E_{цо}$	Потенціал між вакуолею та цитоплазмою $E_{ви}$
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>			

(4.3).



4.3.

1, 2, 3

4.2.

q

0,5 1

"patch"

$$q = C\Delta\phi.$$

(4.23)

"clamp"

[Taiz and Zeiger, 1998].

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:

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

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) $C_s = 0,5-1,3$ мкФ·см⁻²; опір (на одиницю площі) $R_s = 10^2-10^5$ 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:

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

0.1

- 1.
- 2.
- 3.
- 4.
- 5.
- 6.

?

?

?

5.

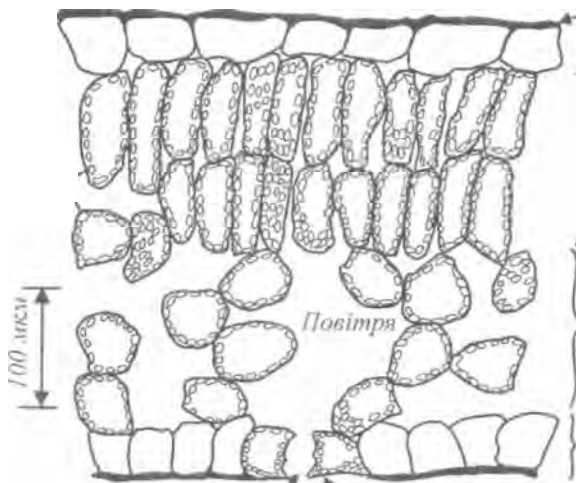
5.1.

5.1.

40x40x60

30x30x120

[Plant Ecophysiology, 1996; Posudin, 1998].



5.1.

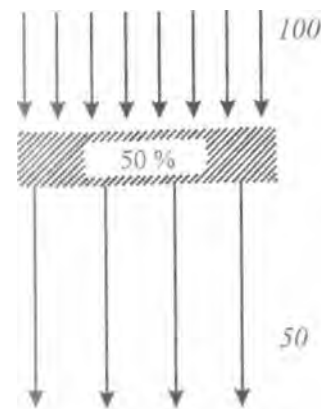
50 %

50 %

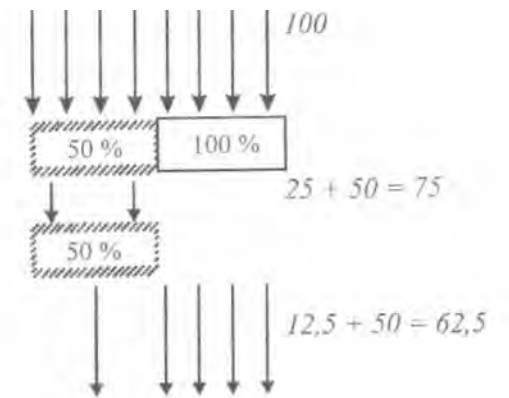
() 50 % 50 % = 25 %

100

: 25 % 50 + 100 % 50 = 62,5



5.2.



5.2.

6 10 %

% 40 %

5.3.

[Ustin et al., 1999].

15 %)

(400 700)

(

60 80 %

450

660

N

700
300 580
(700 —1,3),
10 %, 50 %

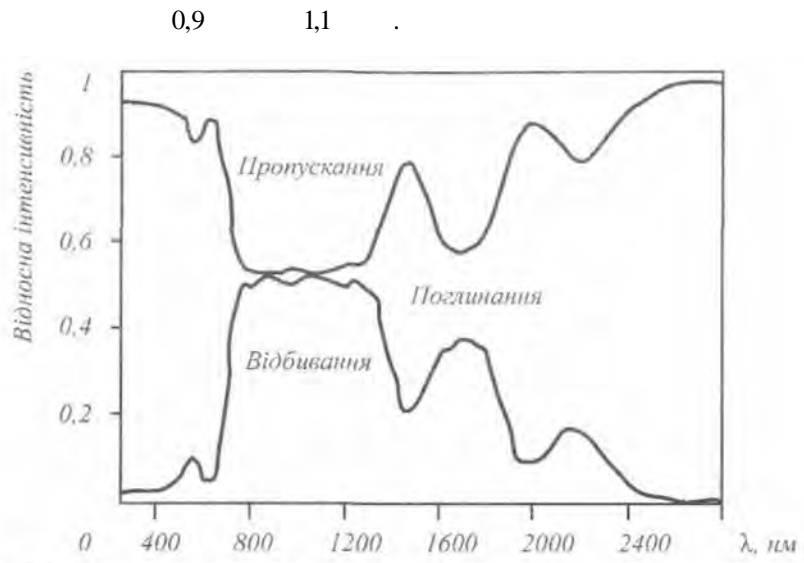


Рис. 5.3. Спектри поглинання, відбивання та пропускання рослинного листка

(1,3 2,5)

1,95 , 2,74 6,3

1,45 ,

1.

2. ?

3. ?

4. ?

II.

6.

[, 1959; , 1963; , 1975; Monteith and Unsworth, 1990; Campbell and Norman, 1998; Guyot, 1998; Jones, 2000].

6.1.

(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 розчинів ($\approx 10^{-9} \text{ м}^2 \cdot \text{с}^{-1}$).

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_w 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_w 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:

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

Якщо $a_w = 1$ для чистої води, то при додаванні розчинених речовин активність води зменшується, тому величина $\ln a_w$ 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:

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

Різниця хімічних потенціалів ($\mu_w - \mu_w^0$) 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 ($\mu_w - \mu_w^0$), то вода буде переходити в область з меншими значеннями ($\mu_w - \mu_w^0$). Цю різницю можна визначити з останнього рівняння:

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

$$\psi = \frac{\mu_s - \mu_s^0}{V_s} = p_{\text{осм}} - p. \quad (6.7)$$

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 *A*, *B* і *V*. Значення водного потенціалу становлять 0, –0,1, –0,2 та –0,3 МПа для судини та клітин *A*, *B*, *V* 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 *V*.

6.4.

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 $E_n = mgh = 2 \text{ кг} \cdot 9,806 \text{ кг} \cdot \text{м} \cdot \text{с}^{-2} \cdot 1 \text{ м} = 19,61$ Дж.

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

Потенціальна енергія одного моля дорівнює $(E_n/m) \cdot 0,018 = 0,18$ Дж·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:

$$\psi_s = -C\phi vRT, \quad (6.9)$$

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), ν – кількість іонів, що припадає на молекулу (наприклад, $\nu = 2$ для $NaCl$, $\nu = 3$ 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.

6.1.

RT

Температура T, K	Осмотичний потенціал ψ_s , МПа			
	RT ,	$C = 0,01$	$C = 0,10$	$C = 1,00$
	л·МПа·моль ⁻¹	моль·л ⁻¹	моль·л ⁻¹	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:

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

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:

$$\Psi = p / \rho_s, \quad (6.10)$$

де Ψ – водний потенціал, p – тиск, ρ_s – 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 $\rho_s = 10^3 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-3}$, 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):

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

Звідси тургорний потенціал визначиться так:

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

Ця величина відповідає 0,761 МПа.

6.2.

6.2.

[, 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 продиху при відносній вологості 95 %	-	-	-	-6,9	-6,9
Оточуюча атмосфера при відносній вологості 50 %	-	-	-	-94,1	-94,1

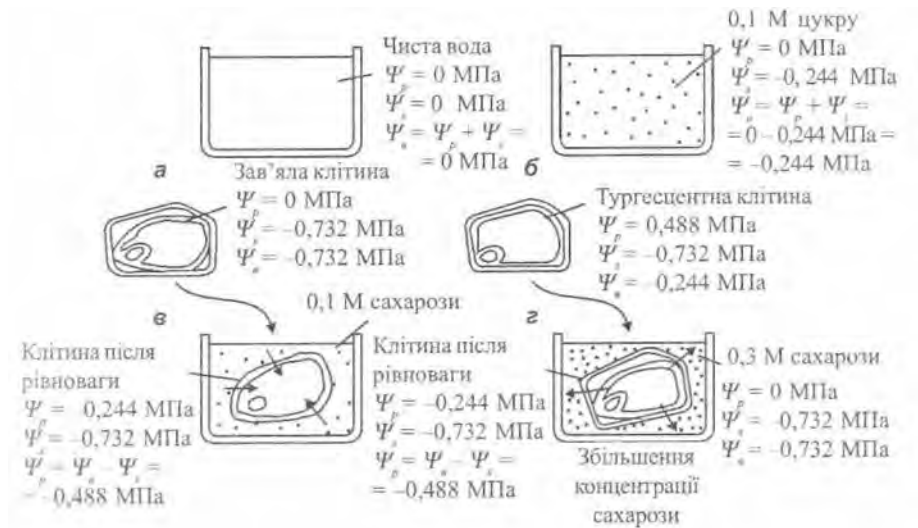
6.5.

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

$$= 0, \quad = 0, \\ = + *F = 0 (. 6.1,).$$

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).



6.1.

Зануримо що 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 $\Psi_{ек} = \Psi_{ер} = -0,244$ МПа (де $\Psi_{ек}$ – водний потенціал клітини, $\Psi_{ер}$ – 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 ($\Psi_{ер} = -0,732$ МПа) стане більш від’ємним порівняно з водним потенціалом клітини ($\Psi_{ек} = -0,244$ 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:

$$a_s = \frac{e}{E} \tag{6.12}$$

$$= 0, \tag{6.4} \tag{6.7},$$

$$\Psi_{ан} = \frac{RT}{V} \ln a_s = \frac{RT}{V} \ln \frac{e}{E} \tag{6.13}$$

(6.3).

6.3.

()
[Lambers et al, 1998]

	10 °	15 °	20 °	25 °	30 °
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/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):

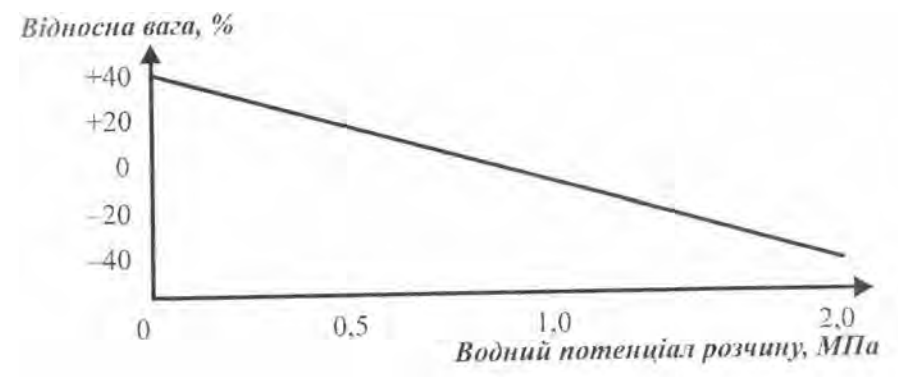
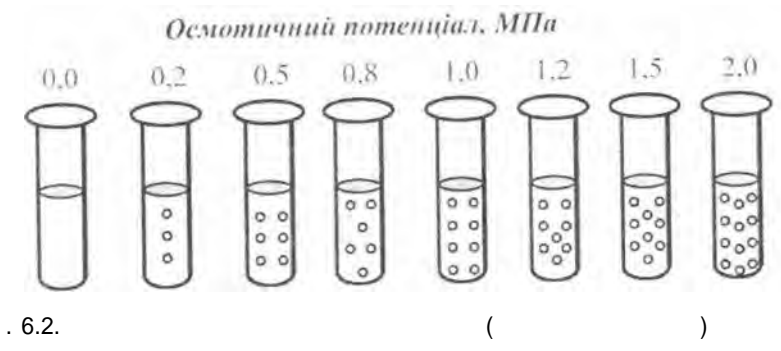
а)
$$\Psi_{\text{вп}} = \frac{8,31 \text{ Дж} \cdot \text{К} \cdot \text{моль}^{-1} \cdot 273 \text{ К}}{18 \cdot 10^{-6} \text{ м}^3 \cdot \text{моль}^{-1}} \cdot \ln 0,25 = -175 \cdot 10^6 \text{ Па} = -175 \text{ МПа}.$$

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

- 1.
2. ?
3. ?
4. ?
5. ?
6. ?
7. ?

6.7.

6.7.1.

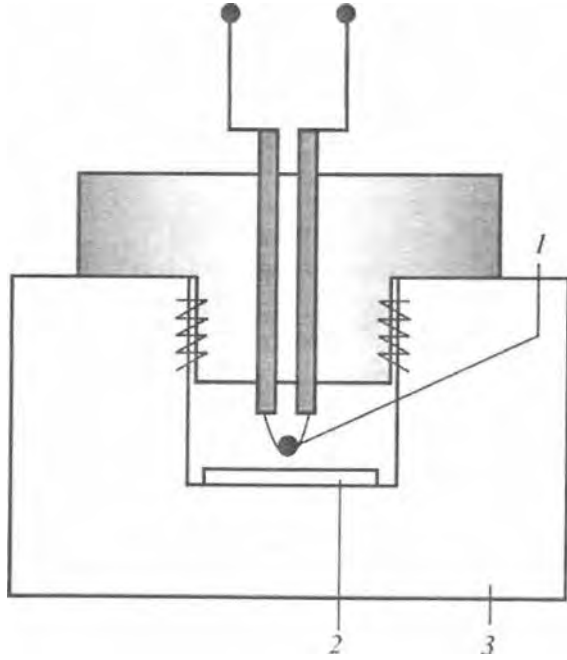


6.7.2.

(. 6.2)

()

(1)



6.4. : 1 ; 2 ;

(6.4).

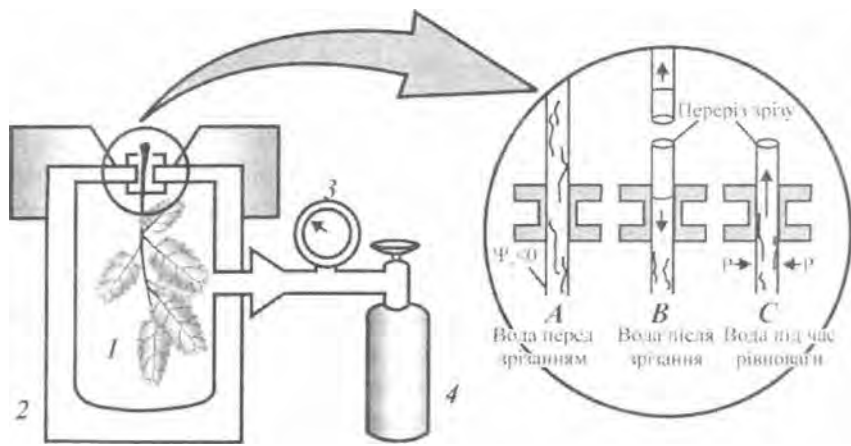
[Boyer and Knipling, 1965].

0,01

0,01 °
0,1

6.7.3.

[Scolander et al., 1965].



(6.5).

6.5.

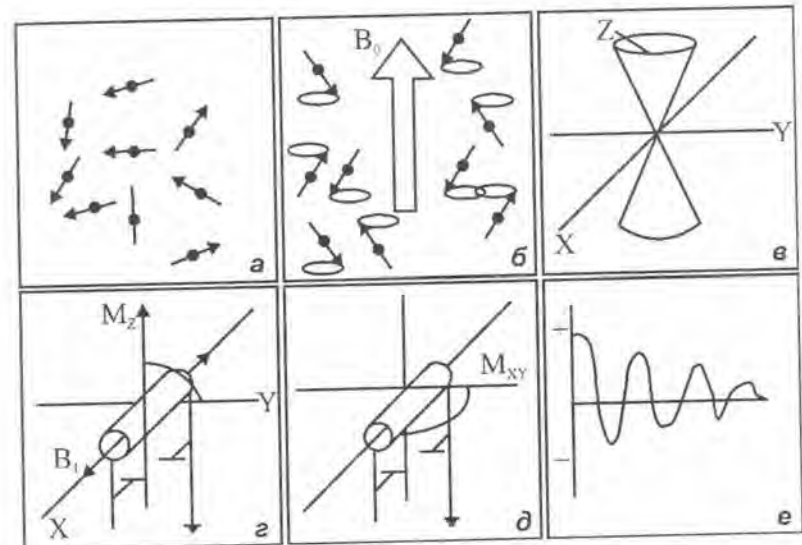
, 3

, 4

: 1

, 2

6.7.4.



6.6.

90°

/2

; e

()

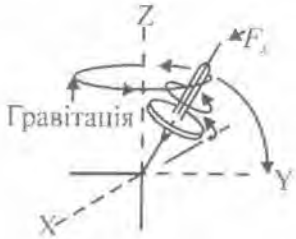
$$\begin{aligned} & (\quad 6.6, \quad) \\ & \mathbf{B}_0, \\ & (\quad 6.6, \quad) \end{aligned}$$

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

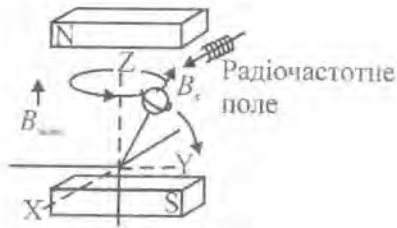
$$(\quad 6.6, \quad)$$

Fy

$$(\quad 6.7) .$$



6.7.



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:

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

де $N_{зб}$ 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:

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

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:

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

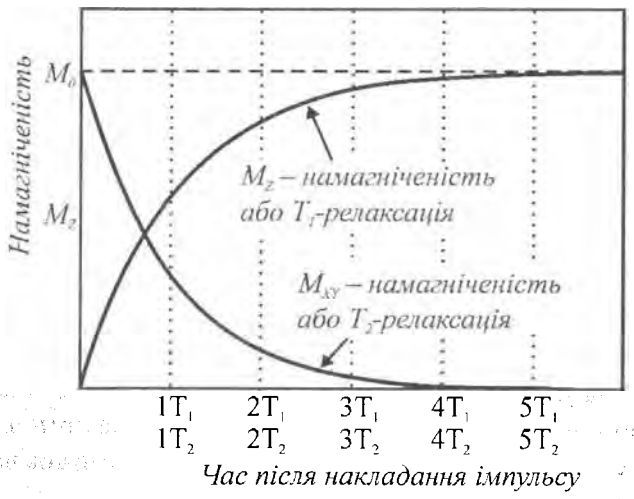


Рис. 6.8. Графік зміни величин векторів намагніченості M_z та M_{xy} з часом після вимкнення радіочастотного імпульсу

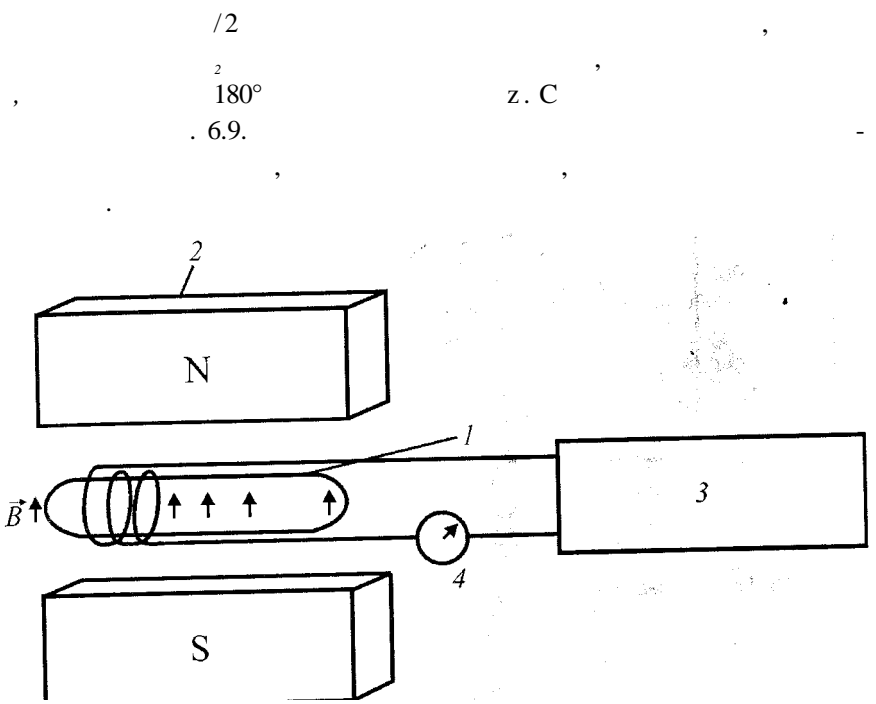


Рис. 6.9. Схема ЯМР-спектрометра: 1 – зразок, 2 – магніт, 3 – генератор, 4 – прилад

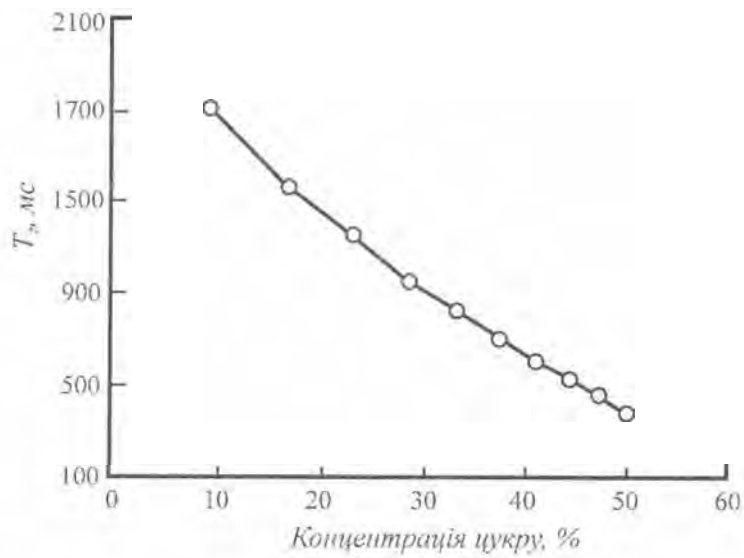


Рис. 6.10. Графік зменшення часу релаксації при додаванні у воду розчинника

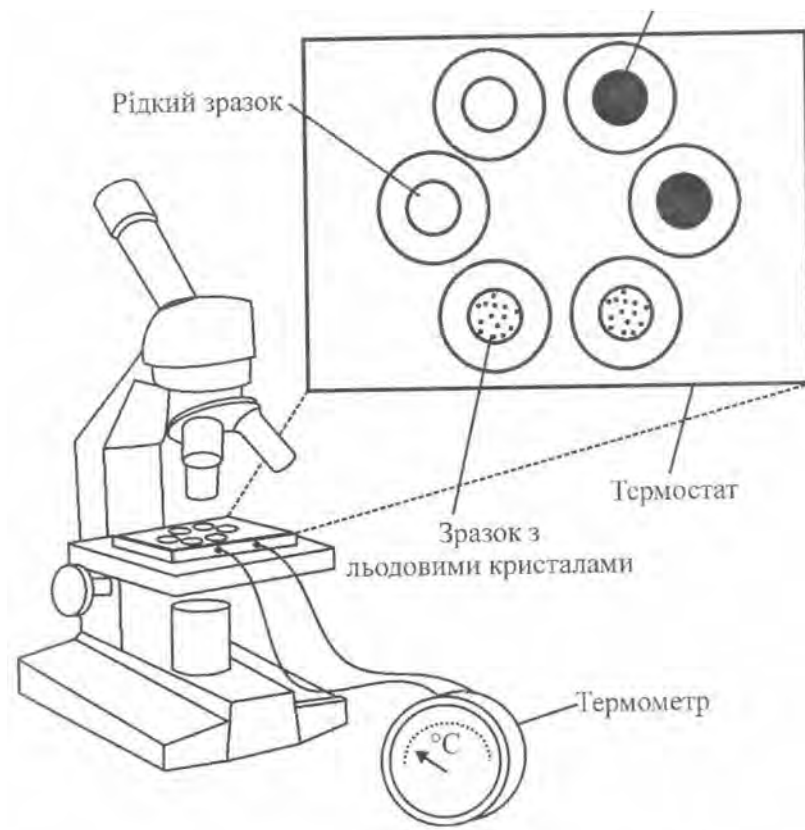
6.7.5.

1, 1, 1,86°, 0°, 1 (10⁹),

(. 6.11).

30° ,

(, = RTC_p R



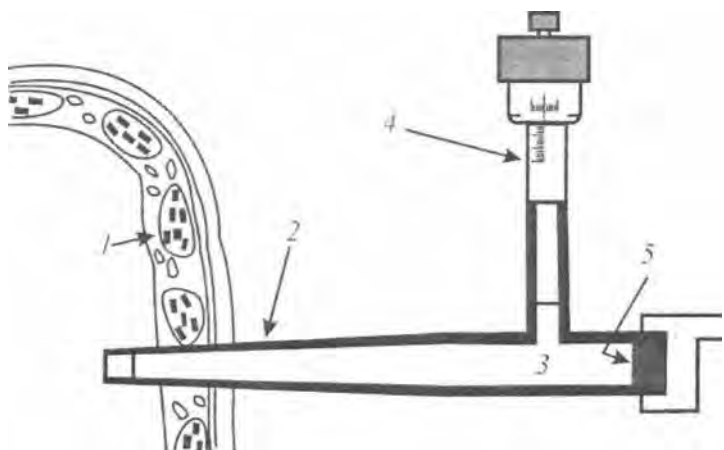
. 6.11.

6.7.6.

[Green and Stanton, 1967].

2 7 ,

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).



6.12. [Green and Stanton, 1967]: 1, 2, 3, 4, 5

де Δ_w – 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:

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

де p – тиск, що відповідає стану рівноваги в камері тиску, V_0 – початковий об'єм води, V_w – 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:

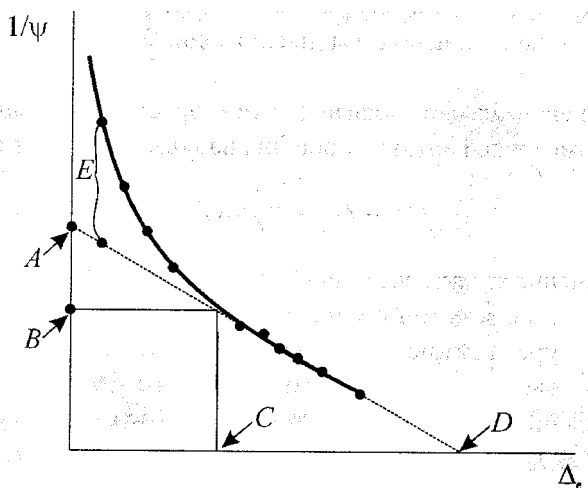
$$1/p = (V_0 - V_w)/(RTN - \Psi_s). \quad (6.21)$$

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 $(1/\Psi_s) = f(\Delta_w)$, 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

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

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.



6.13.

6.8.

6.8.1.

J_k

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

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:

$$J_s = L_{sa} \Delta\mu_a + L_{sp} \Delta\mu_p, \quad (6.24)$$

$$J_p = L_{pa} \Delta\mu_a + L_{pp} \Delta\mu_p, \quad (6.25)$$

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:

$$\Delta\mu_a = -\bar{V}_a \Delta p_{осм} + \bar{V}_a \Delta p, \quad (6.26)$$

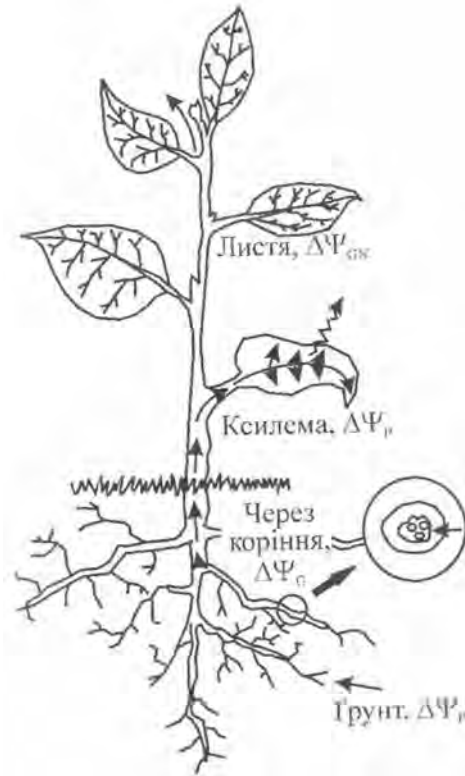
$$\Delta\mu_p = \Delta p_{осм} / \bar{c}_p + \bar{V}_p \Delta p, \quad (6.27)$$

де \bar{c}_p – середня концентрація розчиненої речовини.

Таким чином, зміни хімічних потенціалів $\Delta\mu_a$ 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



6.14.

(. 6.14).

$$J_s = \frac{r}{r} \Delta\Psi \quad (6.28)$$

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 $\Psi_z, \Psi_k, \Psi_p, \Psi_l, \Psi_a$ – водні потенціали ґрунту, коріння, рослини в цілому, листя та водяної пари в атмосфері відповідно.

6.15.

(1).

(2)

(0,02),

0,2

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.



6.15.

[Ksenzhek, Volkov, 1998]:

$$V_{ocm} = \frac{\varepsilon \varepsilon_0 \zeta}{\eta} E, \quad (6.30)$$

ne

$$(8,85 \cdot 10^{12} \text{ (} \cdot \text{)}, \quad 80),$$

().

6.8.4.

$1,38 \cdot 10^7$;

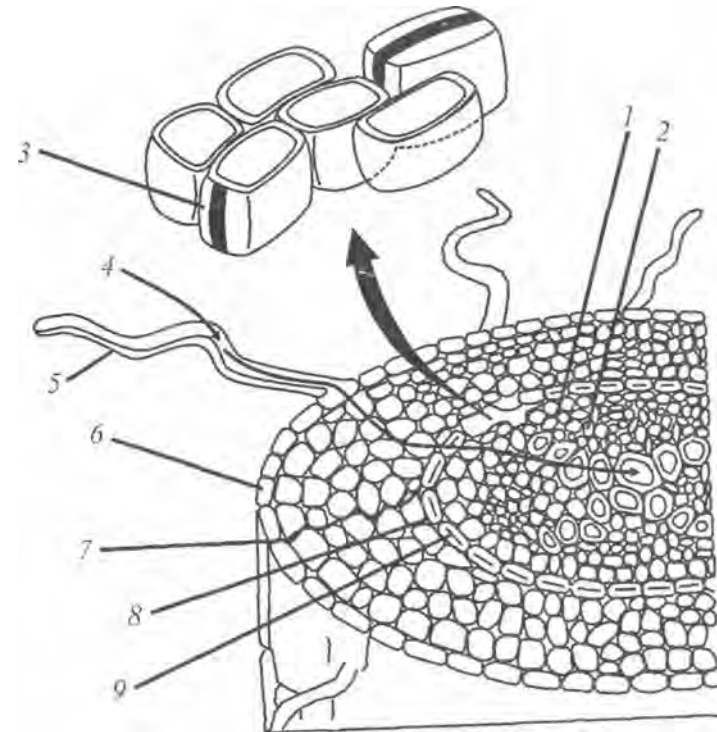
$1,4 \cdot 10^0$;

$631 \cdot 2$
60 %

[, 1989]: $232 \cdot 2$;

(. 6.16).

[Fensom, 1975; Spanner, 1975],



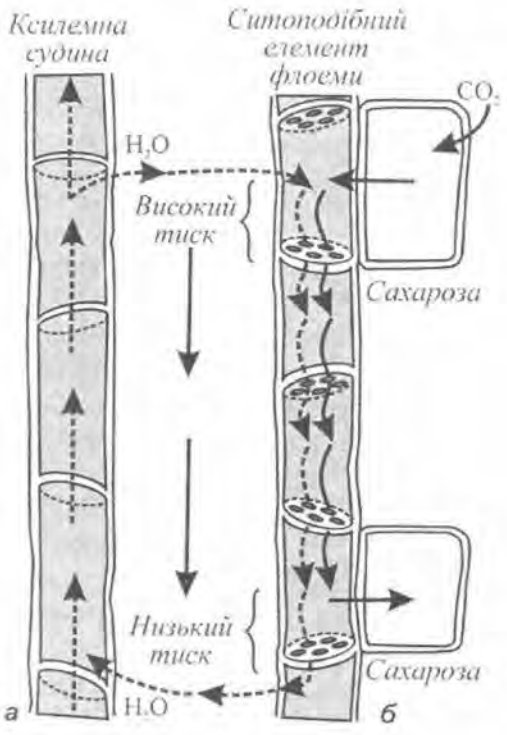
. 6.16.

7 4 , 8 , 5 , 9 , 1 , 2 3

$$= 20 \quad = 10^4 \quad " \quad V = 1,410^2 \quad .$$

[Dainty, 1963],

6.8.5.



10 500

6.17.

6.17,

6.8.6.

() ,
 () ,
 () ;

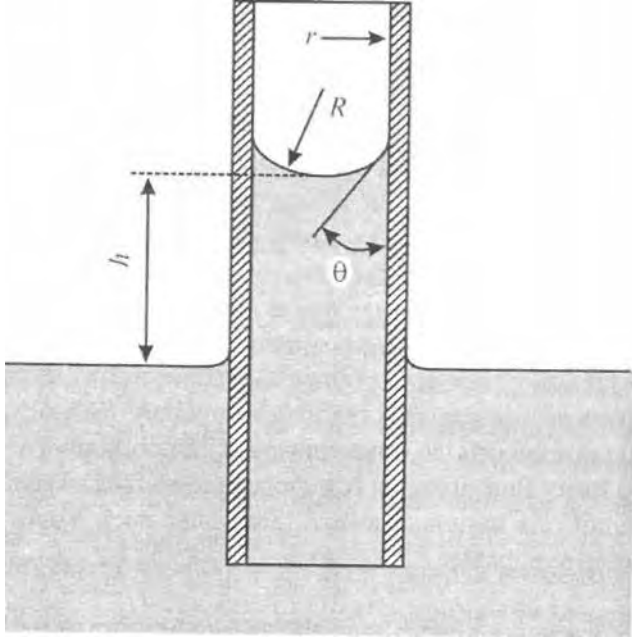
$$\frac{2\sigma}{R} = \rho gh, \quad (6.31)$$

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:

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



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

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.

6.18.

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

$$\frac{dp}{dx}$$

$$2^4 = 16$$

$$(S = \pi r^2)$$

6.8.8.

250 * ')

6.9.

6.9.1.

[Miinch, 1930],

()

(. 6.17).

()

2 10⁶ [, 1973].

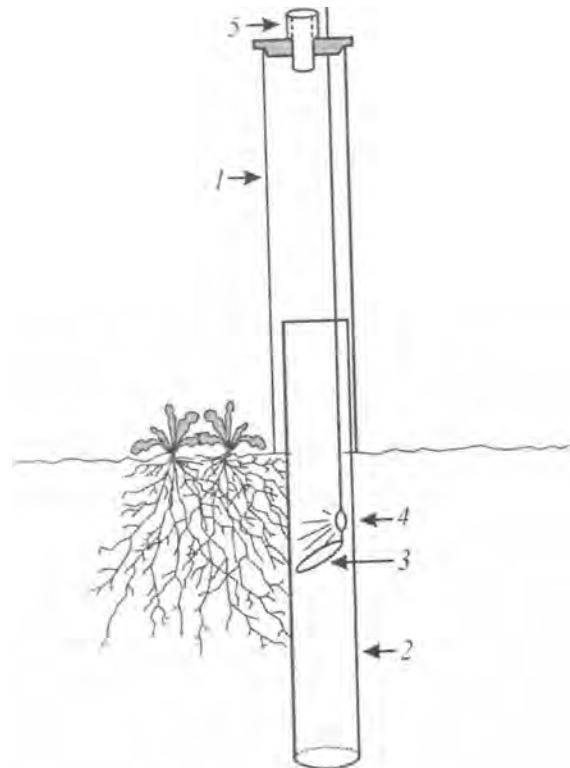
[Fensom, 1975; Spanner, 1975]

(. 6.8.4

").

I ,

[, , 1984].



(
rhizos
tron
)

. 6.19.

()

[Bôhm, 1979].

(7)

(2)

(3),

(4),

(5)

(. 6.19).

70 ,

in situ,

[Tweel and Schalk, 1981].

20 30

(10^{ms} "is)

70

()

in situ [Rogers and Bottomley, 1987].

6.9.2.

XIX

(Sachs,

1860, [Hopkins, 1999]),

30 35

.6.4.

6.4.

[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

(

)

6.7 "

in vivo

in situ;

(N, , N0),
(,),

6.9.3.

Mac

90 %
 10^{10} 10^8

30

90 %

0,2 0,5

Beta vulgaris.

10

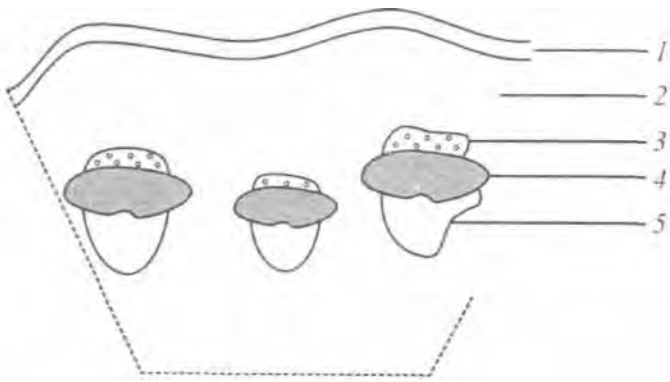
$^{14}CO_2$

7.

7.1.

7.1.1.

(6.20).



6.20.

(^{14}C)

vulgaris: 1

; 2

; 3

; 4

Beta
; 5

1.

?

2.

?

3.

?

4.

?

5.

6.

?

7.

8.

9.

32,7

1

5 %

90 %

(5.1).

70 %

CO_2

[Hopkins, 1999].

90 95 %

Pay :

$$e = N E, \quad (7.1)$$

$$N = nj(n_e + n),$$

0,5

$$1000 (55,5) \\ 55,5 / (55,5 + 0,5) = 0,991.$$

1 %

0,5

0,5

12 °

7.1.3.

_____ :

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

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

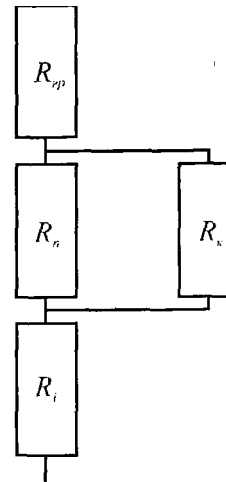
Повітря та гази рухаються уздовж концентраційних градієнтів, від високих концентрацій до низьких. Завдяки цьому двоокис вуглецю проходить з оточуючого повітря усередину листка, а водяна пара і кисень

$$D = 1,47 \cdot 10^{-5} \text{ м}^2 \cdot \text{с}^{-1} \quad 20^\circ \text{C} \quad 2,57 \cdot 10^5 \text{ м}^2 \cdot \text{с}^{-1}$$

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

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

R.



.7.1.

$$R = \frac{1}{\frac{1}{R_a} + \frac{1}{R_k}} + R_i$$

$$V/R = V(R_a + R_k) + V R_i$$

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_g (верхня поверхня) та R_n (нижня поверхня), з'єднаних паралельно. Отже, загальний опір листка буде визначатися так:

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

де для визначення R_g 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:

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

АС

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

. 7.1.

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 $l/r = const$, то можна отримати рівняння, відоме як "закон діаметра":

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

З урахуванням того, що $l/r = const$ або $r = const/l$, 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 проліхів.

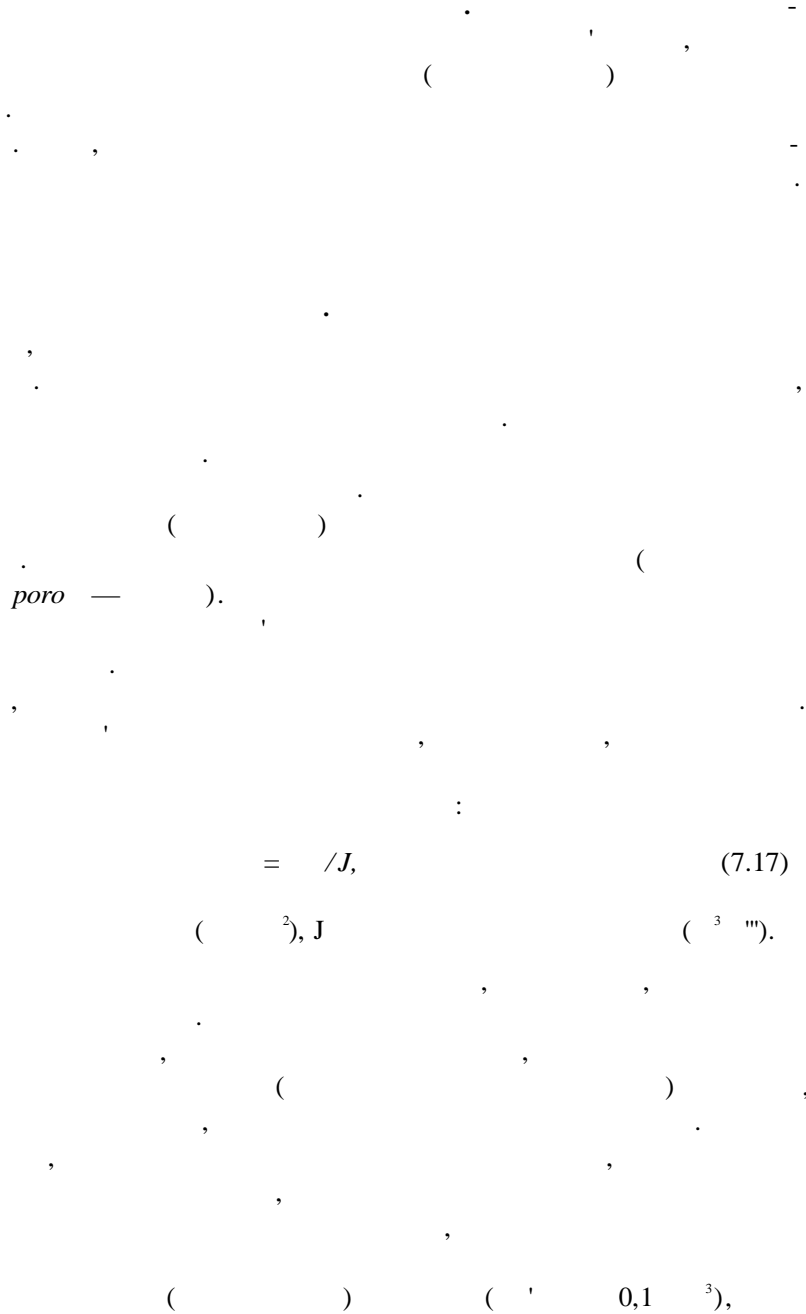
7.2.



[Beadle et al., 1986].

7.2.1.

7.2.2.



$$= \dots /J, \quad (7.17)$$

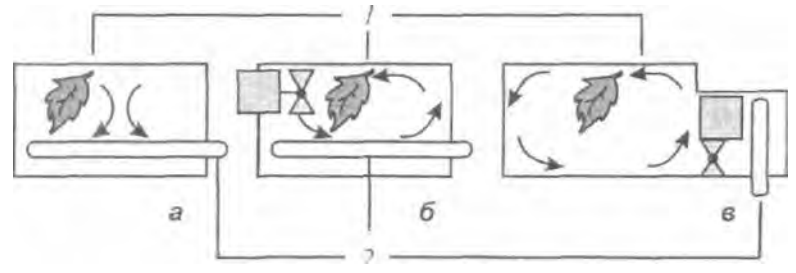
$$(\dots)^2, J \quad (\dots^3 \dots)$$

$$(\dots)$$

$$(\dots) \quad (\dots 0,1^3),$$

$$R_n = \frac{\Delta t}{\text{tg} \alpha} - R_0, \quad (7.18)$$

Δt , R_0 , $\text{tg} \alpha$

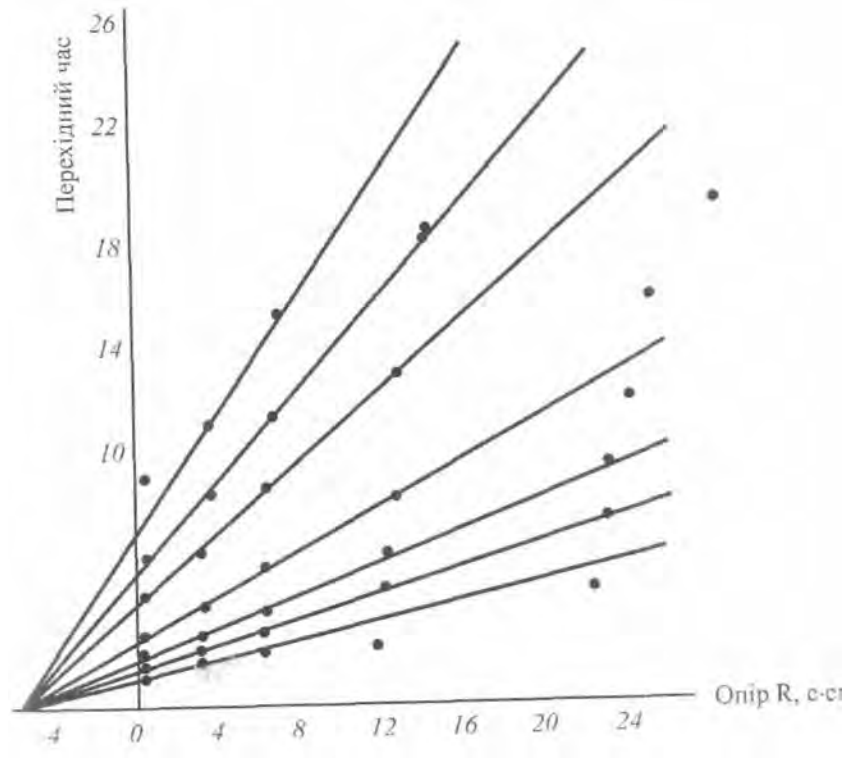


7.2.

; 1, 2

(7.2,),
(7.2,)
(7.2,).

(, 20 30 %)



7.3.

()

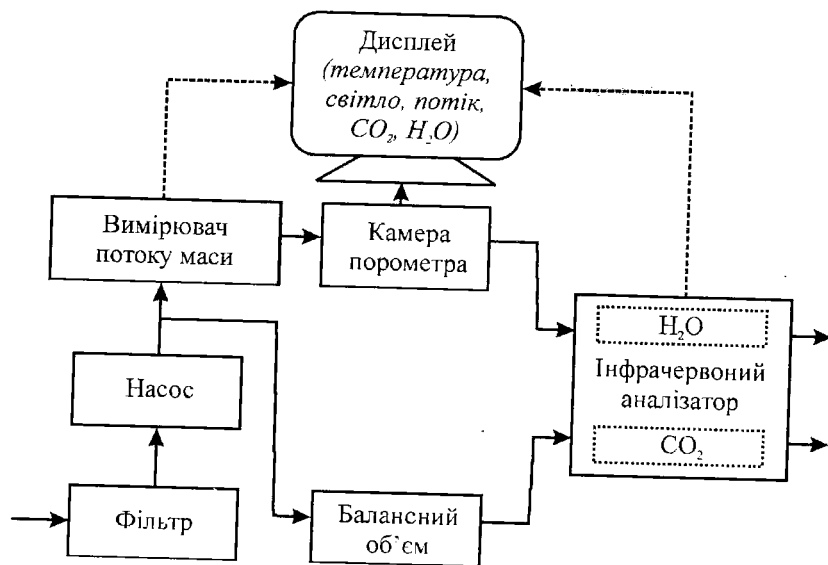


Рис. 7.4. Схема порометра нульового балансу

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 установаження 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 АСИМІЛЯЦІ CO_2

7.3.1. Інфрачервоні газові аналізатори

Принцип дії інфрачервоного газового аналізатора полягає в реалізації здатності асиметричних молекул (до яких відноситься CO_2) поглинати інфрачервоне випромінювання на певних довжинах хвиль. Основні смуги поглинання CO_2 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 CO_2 , 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 CO_2 -обміну поверхнею листка площею 10 см² (відомо, що рівень CO_2 в атмосфері становить 340 мкмоль·моль⁻¹) [Long and Hallgren, 1986; Instrumentation..., 1986; Field and Mooney, 1990].

7.5.

600 800 °

250

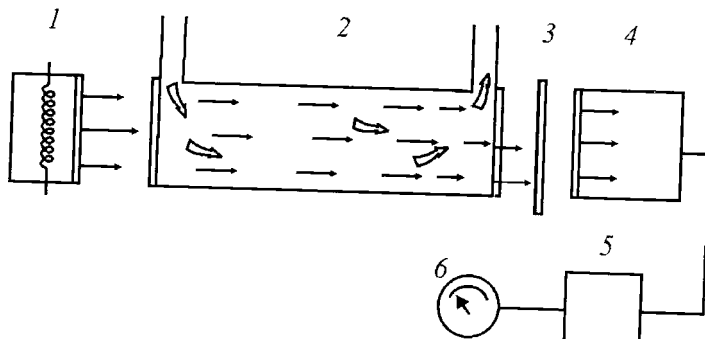
1

1)

(4,25)

(7.6)

(7.7).



7.5.

1
4

, 5

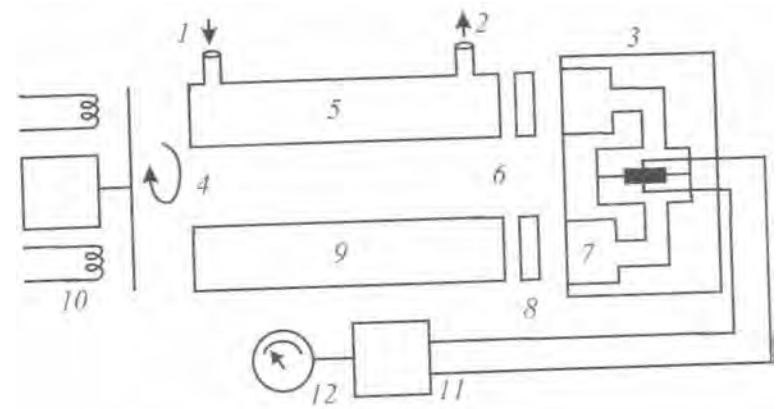
, 6

, 2

O₂

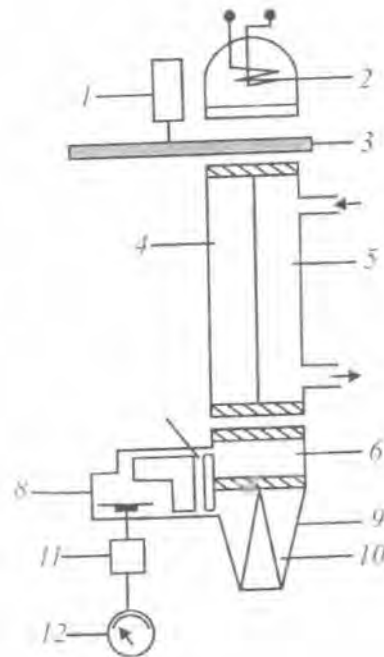
()

2



7.6.

: 1 , 2
, 4 , 5 , 8
, 6 , 7 , 10
9 , 11 , 12



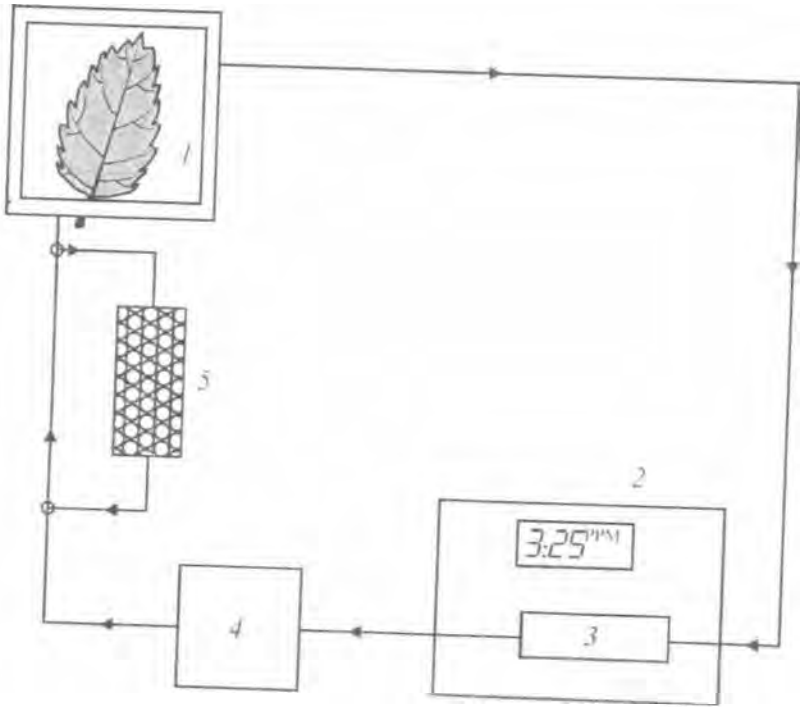
7.7.

: 1 , 2
, 4 , 5 , 6
8 , 7 , 9
10 , 11 , 12

CO₂ (7.8).

$$A = \frac{C_1 - C_2}{(t_1 - t_2) \cdot 10^3} \cdot \frac{V}{22,4} \cdot \frac{p}{101,325} \cdot \frac{273,13}{T \cdot S}, \quad (7.20)$$

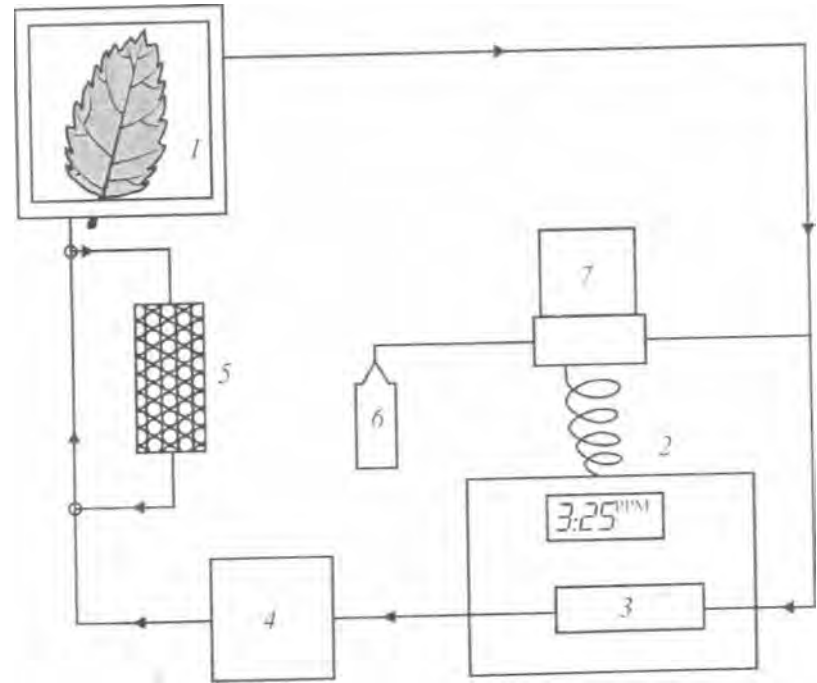
де C_1 та C_2 – молярні частки CO₂ (мкмоль·моль⁻¹) у системі в моменти часу t_1 та t_2 відповідно, V – загальний об'єм системи (мл), S – площа поверхні листка (м²), 22,4 мл – об'єм, що займає 1 ммоль CO₂ при стандартних умовах ($p=101,325$ кПа, $T=273,13$ К).



7.8. 2
5 : 1 (), 3 , 4 ;

CO₂,

O₂,
(7.9).

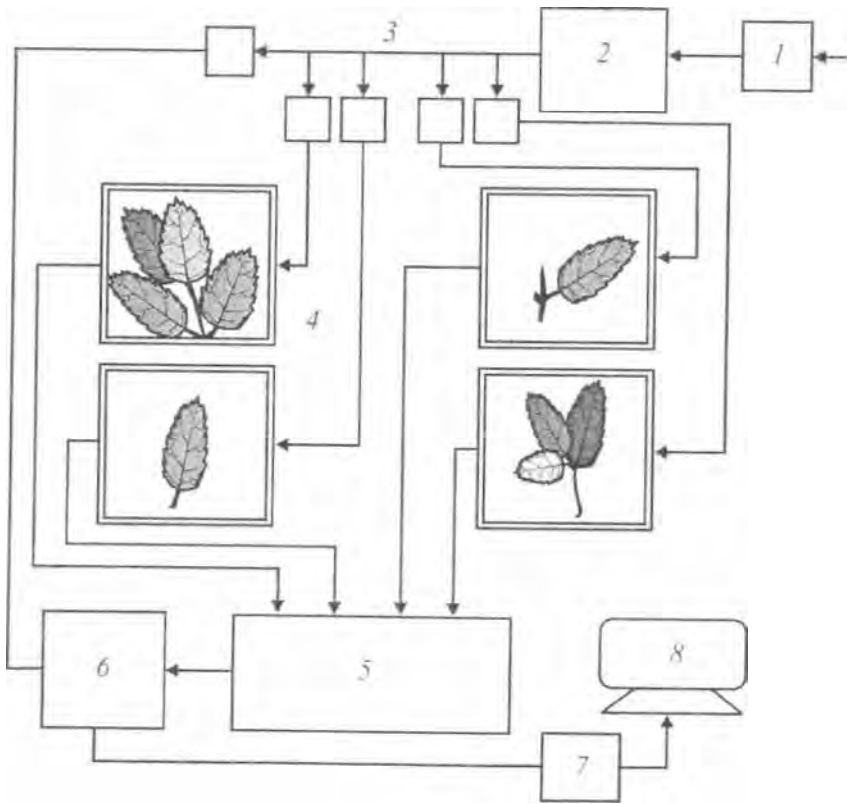


7.9. 2
5 : 7 (), 3 , 4 ;
, 7

(&) () (. 7.10).

$$A = \frac{f(C_{ex} - C_{mix})}{S}, \quad (7.21)$$

f , (').



. 7.10.

1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8



. 7.11.

0₂, O₂, H, CO₂, K

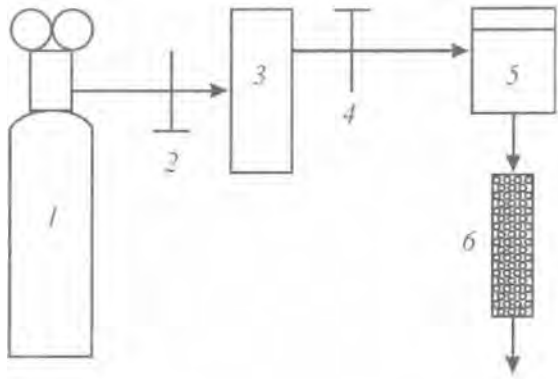
60).

$^{14}O_2$

0_7

$^{12}O_2$

7.14.



7.14.

6

$^{14}O_2$, $^{12}O_2$

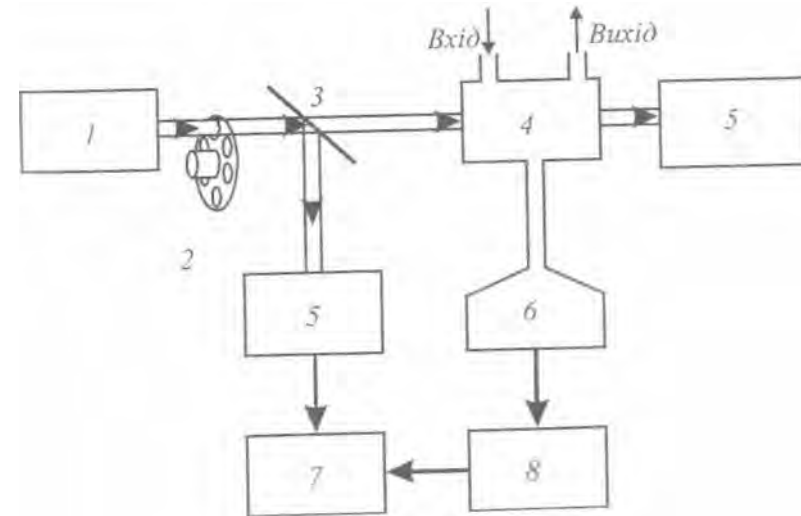
: 1

7.3.4.

()

7.15 [Sheeny, 1985].

7.16.



7.15.

7

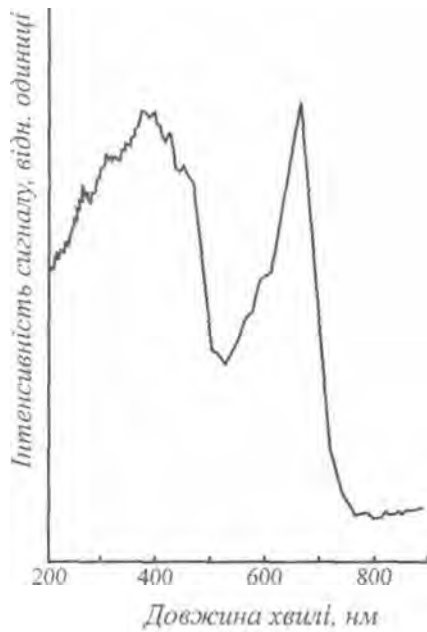
, 8

, 4

, 5

: 1

, 2



7.16.

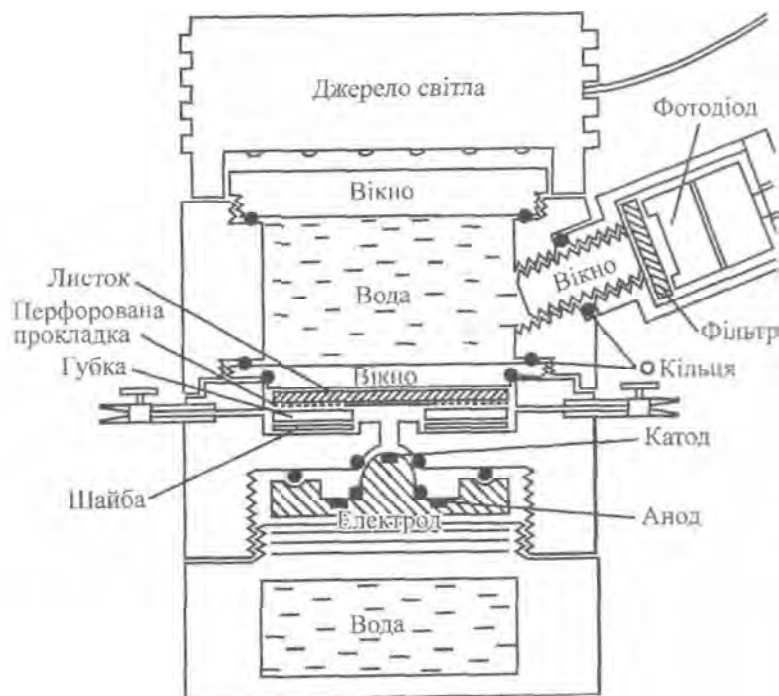
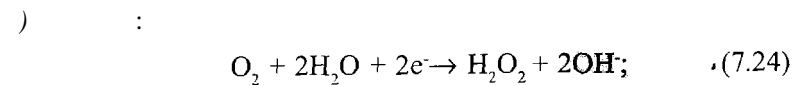
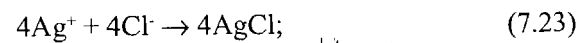
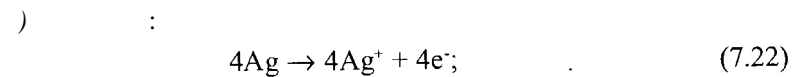
7.4.

[Walker, 1987],

(7.17).

8

12,5 25



7.17.

(7.18),

0,6 0,7

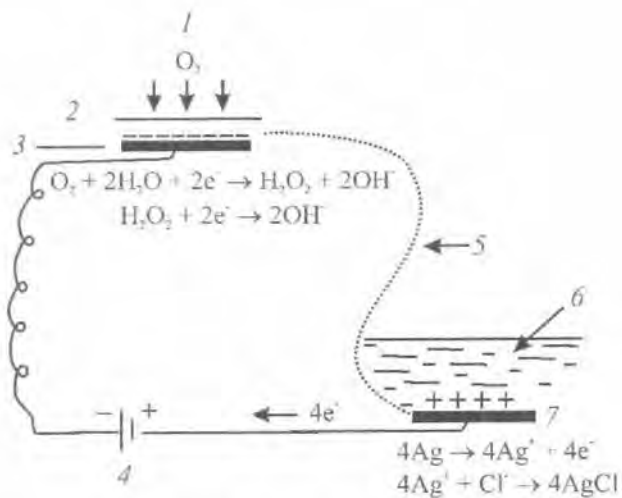


Рис. 7.18. Замкнутий електричний ланцюг, що складається на кисневому електроді: 1 – система постачання кисню, 2 – мембрана, 3 – катод, 4 – джерело живлення, 5 – KCl-місток, 6 – KCl-розчин, 7 – анод

10⁸

O₂

1. ?
2. ?
3. .
4. ?
5. ?
6. ?
7. .
8. ?
9. .

8.

1 ()
 10⁵ 10⁷
 0,005 0,25 ;
 0,5 ; 5 ;
 1 ;
 10⁴–10⁵ м³; 7500 м³;
 290 м³.
 [, 2000; 2003].
 m

$$F_{zp} = mg = V\rho g, \quad (8.1)$$

яка направлена донизу, і архімедова сила:

$$F_0 = m_0g = V\rho_0g, \quad (8.2)$$

яка направлена догори і чисельно дорівнює вазі m_0g рідини, що виштовхнута частинкою. Тут V – об'єм частинки. Результуюча сила дорівнює:

$$F_s = F_{zp} - F_0 = V\rho g - V\rho_0g = Vg(\rho - \rho_0). \quad (8.3)$$

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 $Re = 2rV/v < 0,1$ (тут V – швидкість руху частинки, v – 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:

$$V_{sed} = Vg(\rho - \rho_0)/6\pi\eta r = \frac{4}{3}\pi r^2 g(\rho - \rho_0)/6\pi\eta r = \frac{2}{9} g(\rho - \rho_0) r^2/\eta. \quad (8.5)$$

б) $r > \lambda$, але $Re = 2rV/v > 1$. 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:

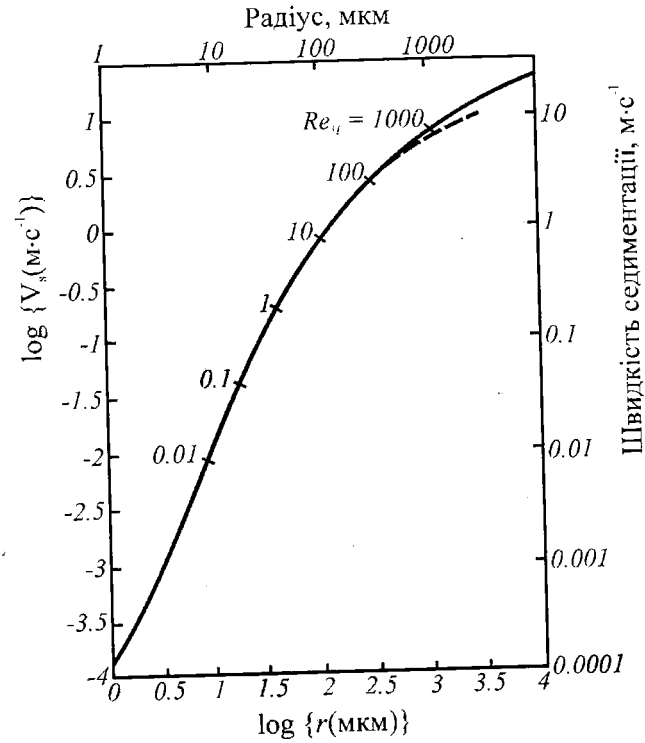
$$V^2 = 8rg\rho/3\rho_0 c_{on}. \quad (8.8)$$

Звідси швидкість седиментації частинки становить:

$$V_{sed} = 2g\rho r^2/9\rho_0 v, \quad (8.9)$$

де v – кінематична в'язкість.

Залежність швидкості седиментації для рослинних частинок від радіуса r та числа Рейнольдса Re_u при густині частинки $\rho = 10^3 \text{ кг}\cdot\text{м}^{-3}$ наведено на рис. 8.1. Видно, що для значень $Re_u < 0,1$ ($r = 30 \text{ мкм}$ та $V_{sed} = 0,1 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$) виконується закон Стокса.



8.1. r R $= 10^3 \cdot \text{м}^{-3}$

- 1.
2. ?
- 3.
4. ?

9.

9.1.

9.1.1.

6,96 · 10⁸ , 1,991 · 10³⁰ .
 (64 %), (32 %) , (4 %).
 2 · 10⁷ ° , 6 000 ° .

5,5 · 10²⁴ ; 1,5 · 10¹⁸ ,
 6 000 .

200 5 000 ; 500 .

(200 400) , (400 700) -
 (700) .
 5 % , 35 % 60 %

. 9.1. ,
 -
 -
 6 000 -

0,5 ;

() ,
) .
 ()
 () ,

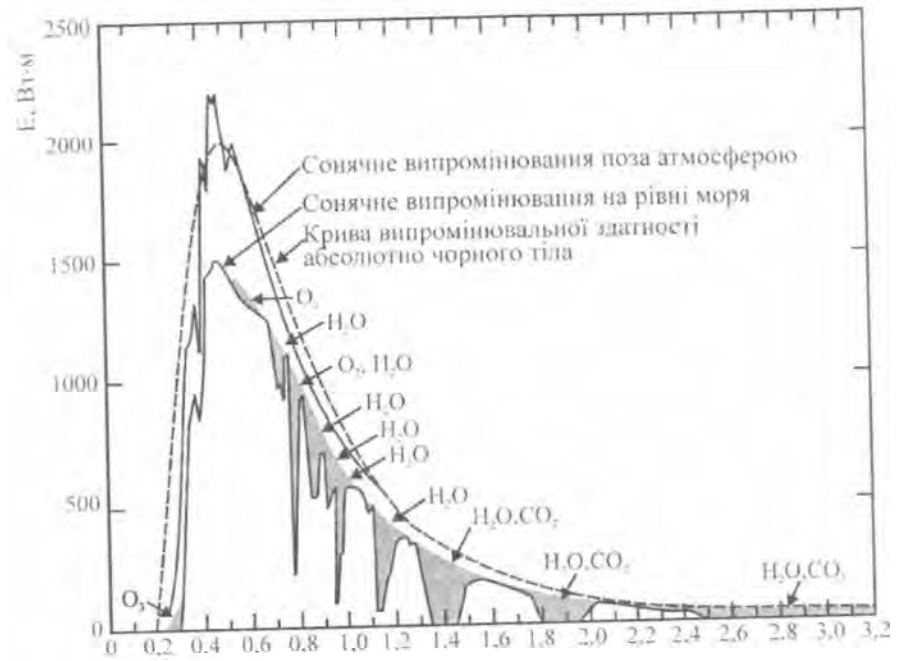


Рис. 9.1. Спектр сонячного випромінювання поза атмосферою та на земній поверхні

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:

$$E_{C\downarrow} = E_c \cos\theta + E_{д\downarrow}, \tag{9.1}$$

де $E_{C\downarrow}$ – сумарна енергетична освітленість сонячним випромінюванням земної поверхні, $E_c \cos\theta$ та $E_{д\downarrow}$ – енергетична освітленість земної поверхні прямим та дифузним сонячним випромінюванням відповідно.

Середні значення сумарної енергетичної освітленості та за рахунок дифузного сонячного випромінювання становлять: $E_{C\downarrow} = 900 \text{ Вт}\cdot\text{м}^{-2}$; $E_{д\downarrow} = 200 \text{ Вт}\cdot\text{м}^{-2}$ (чисте небо); $E_{C\downarrow} = 800 \text{ Вт}\cdot\text{м}^{-2}$; $E_{д\downarrow} = 350 \text{ Вт}\cdot\text{м}^{-2}$ (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 $M = \epsilon \sigma T^4$. Для оцінки випромінювальної здатності ясного неба зручно використовувати емпіричні формули; перша з них має вигляд:

$$\epsilon_n = 1,72(e/T_n)^{1,7}, \quad (9.3)$$

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:

$$\epsilon_n = 9,2 \cdot 10^{-6} T_n^2. \quad (9.4)$$

Випромінювальна здатність хмарного неба оцінюється за виразом:

$$\epsilon_x = (1 - 0,84c)\epsilon_n + 0,84c, \quad (9.5)$$

де c – частка неба, покритого хмарами.

Коли $c = 0$ (ясне небо), $\epsilon_x = \epsilon_n$; коли $c = 1$ (небо повністю покрите хмарами), $\epsilon_x = 0,84 + 0,16\epsilon_n$.

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):

$$\epsilon_n = 9,2 \cdot 10^{-6} T_n^2 = 9,2 \cdot 10^{-6} (20 + 273,16)^2 = 0,79.$$

Звідси енергетична світність ясного неба становитиме:

$$M = \epsilon \sigma T^4 = 0,79 \cdot 419 \text{ Вт}\cdot\text{м}^{-2} = 331 \text{ Вт}\cdot\text{м}^{-2}.$$

Випромінювання земної поверхні. Енергетична світність земної поверхні визначається за виразом:

$$M_{з\uparrow} = \epsilon \sigma T_з^4, \quad (9.6)$$

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 $M_з = 371 \text{ Вт}\cdot\text{м}^{-2}$.

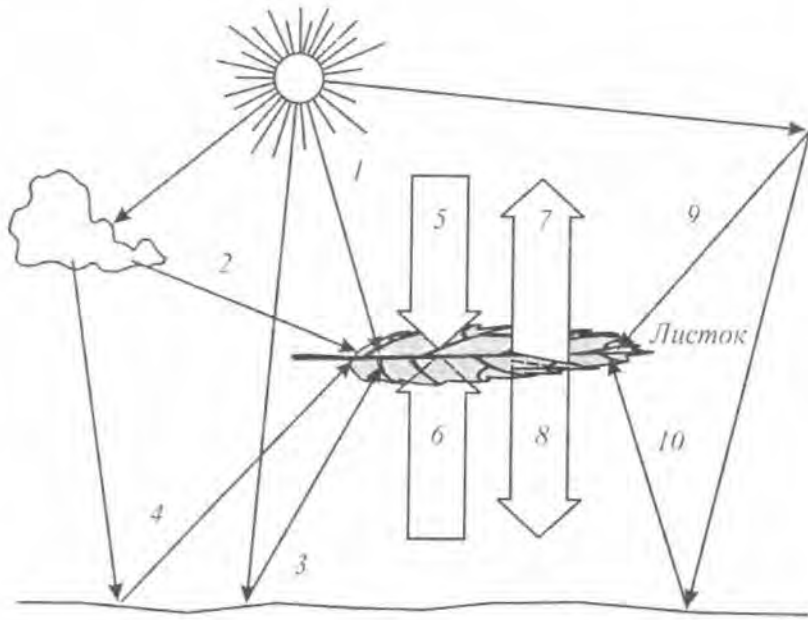
Приклад. Визначити енергетичну світність вологого ґрунту, якщо температура повітря дорівнює 20°C .

Розв'язання. Використовуючи дані табл. 8.3 ($\epsilon = 0,97$ для вологого ґрунту) та формулу (8.25), знаходимо енергетичну світність вологого ґрунту:

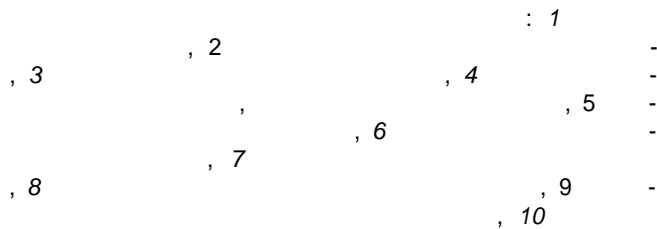
$$M_{з\uparrow} = \epsilon \sigma T_з^4 = 0,97 \cdot 5,670 \cdot 10^{-8} \text{ Вт}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{К}^4 \cdot [(20 + 273,16)\text{K}]^4 = 406 \text{ Вт}\cdot\text{м}^{-2}.$$

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 ($\varepsilon_3 \sigma T_3^4$).



9.2.



(9.1).

Таблиця 9.1.

Значення альbedo a і випромінювальної здатності ε природних поверхонь

Тип поверхні	Додаткові характеристики	Альbedo a	Випромінювальна здатність ε
Вода	малі кути zenіту	0,03–0,10	0,92–0,90
	великі кути zenіту	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 ($\varepsilon_{\text{л}} \sigma T_{\text{л}}^4$), перевипромінювання атмосферного випромінювання $(1 - \varepsilon_{\text{л}})(a_{\text{лч}} \sigma T_A^4)$ та випромінювання земної поверхні $(1 - \varepsilon_{\text{л}})(a_{\text{лч}} \varepsilon_3 \sigma T_3^4)$.

Тут: E_{c1} – сумарна енергетична освітленість сонячним (прямим та дифузним) випромінюванням поверхні листка, a_3 – альbedo земної поверхні, a_l – коефіцієнт поглинання листка, τ_l – коефіцієнт пропускання листка, a_{lq} – поглинальна здатність листка, яка характеризує частку падаючого випромінювання, що поглинається листком, σ – стала Стефана-Больцмана, T_A – температура атмосфери, ε_3 – випромінювальна здатність ґрунту, T_3 – температура ґрунту.

Якщо врахувати реальні значення параметрів, що характеризують випромінювальний баланс листка, а саме: $a_3 = 0,15$, $a_l = \tau_l = 0,2$, $\varepsilon_3 = 0,95$, $\varepsilon_l = 0,97$, то рівняння випромінювального балансу листка можна подати у вигляді:

$$E_l = E_{c1}(1 + a_l) + a_{lq}\sigma(T_A^4 + \varepsilon_3 T_3^4) - 2\varepsilon_l \sigma T_l^4. \quad (9.7)$$

9.2.

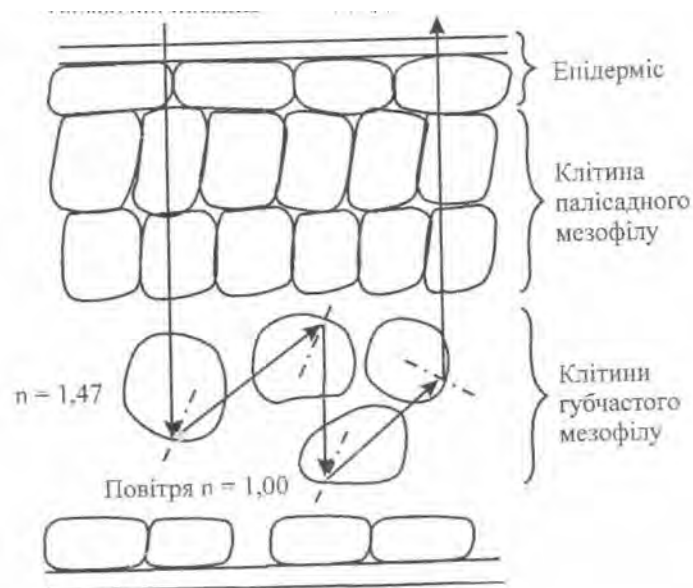
9.2.1.

9.2.2.

[Willstatter and Stoli, 1928]

1,5,
41,8°.

(. 9.3).



. 9.3.

9.6.

500 750

b, a ; 0,75 1,35

() ; 1,35 2,50

1,95

2,20

0,75 1,35

550

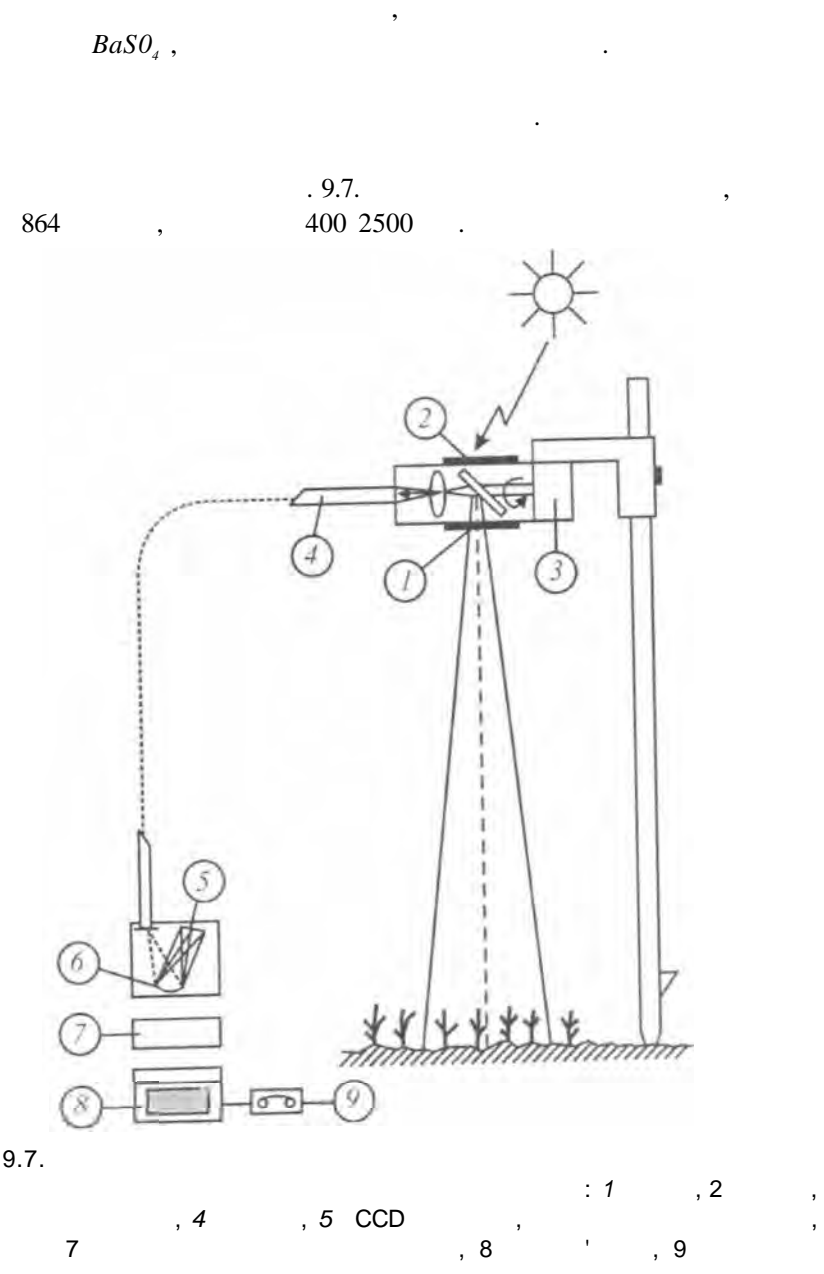
1,45

1,65

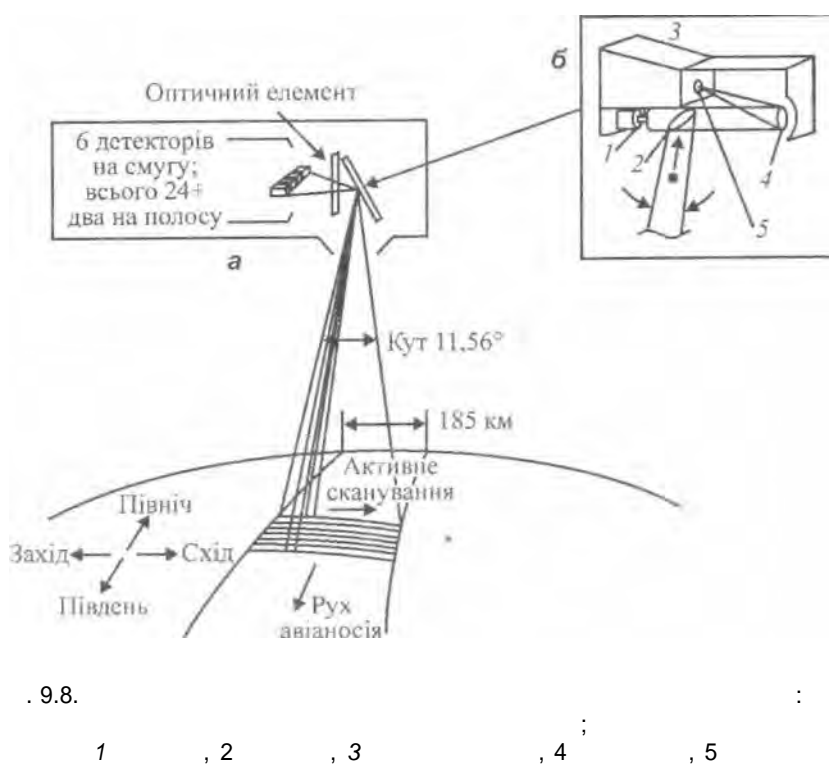


9.6.

() [, 1998,2000,2003].



(0,3 14).
 (0,2), ()
 0,01).
 10 , 60
 185 .
 . 9.8.



. 9.8.
 1 , 2 , 3 , 4 , 5

RVI

(*NIR*)
 (*RED*):

$$RVI = NIR / RED. \quad (9.9)$$

NIR 750 1359 *RED* 600 700

NDVI

$$NDVI = (NIR - RED) / (NIR + RED). \quad (9.10)$$

PVI,

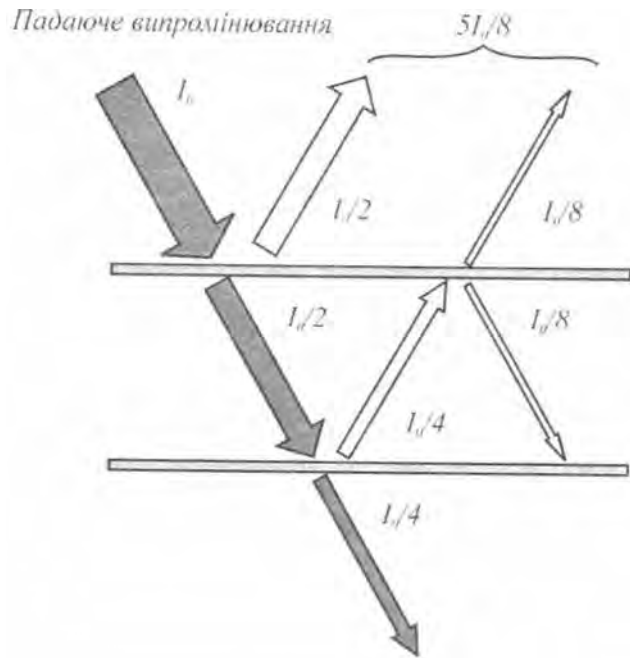
$$PVI = (aNIR - RED + b) / (1 + a^2)^{0.5}, \quad (9.11)$$

(,)
 ()
), ()
). ,)
 ,)
 ()

50 %

(. 9.9).
50 %

9.2.3.



[Techniques..., 1986].

. 9.9.

(), 685 690 ().

2 5 %

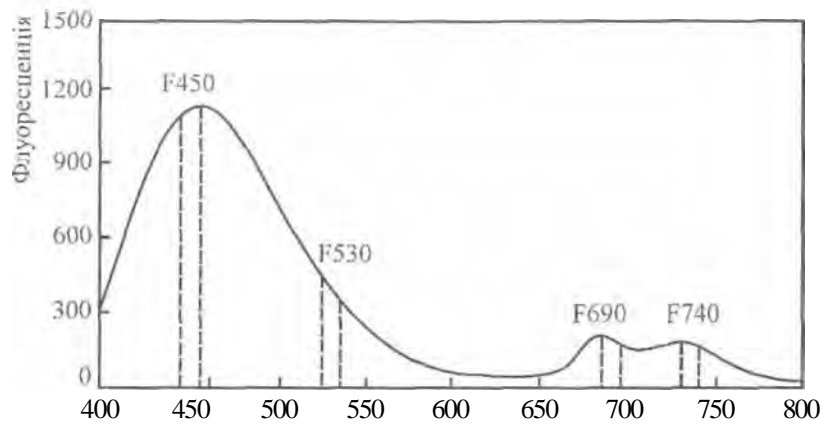
440 450

520 530 (

(), (,).

(. 9.10).

(512).



. 9.10.

[Kautsky, Hirsch, 1931].

15 20

(

100 500

/^

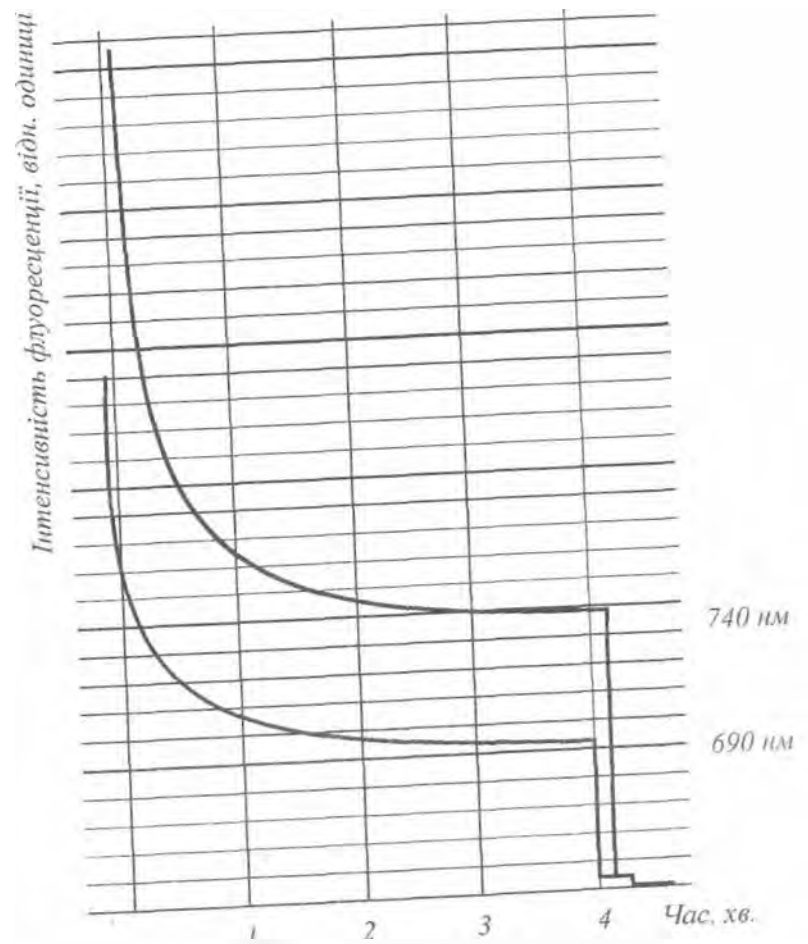
3 5

II II

. 9.11,

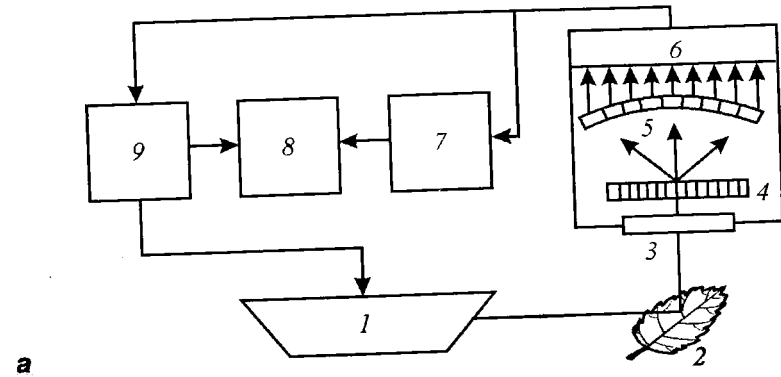
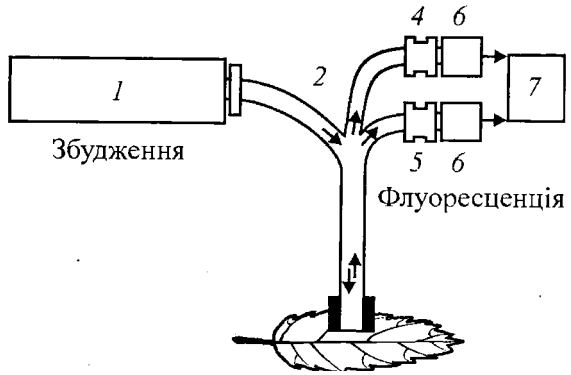
. 9.12.

()



. 9.13.

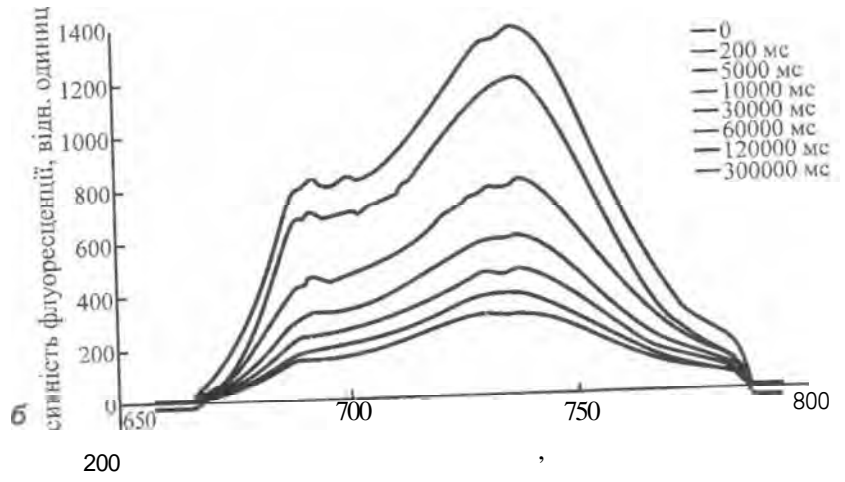
. 9.11.



9.12. 7, 4, 690, 5, 740, 6, 2

Pulse Amplitude Modulation [Shreiber et al., 1986]

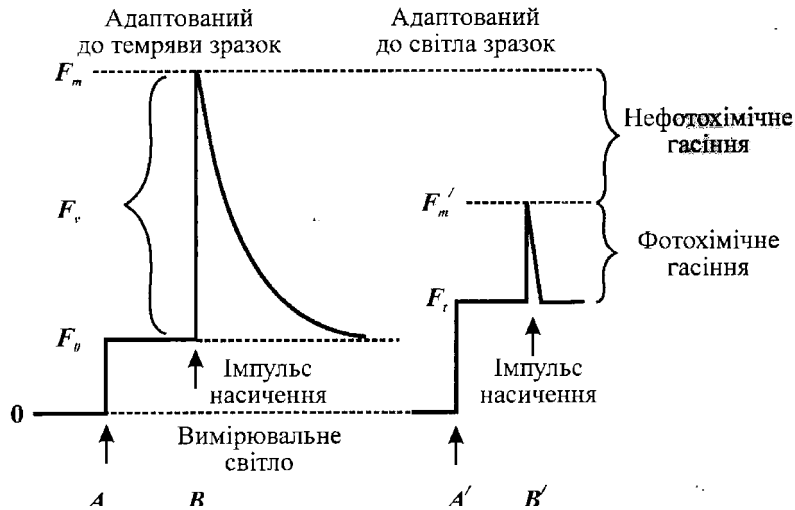
F_o
 F_M
 qQ
 qP
 qN



9.13. 1, 7, 5, 8, 6, 2, 3, 4, 9

600, 655, 20, 0,1, 2*

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 сходить нанівець, тоді як нефотохімічне гасіння продовжується.



9.14.

, Bra B'

Nd YAG

(9.15).

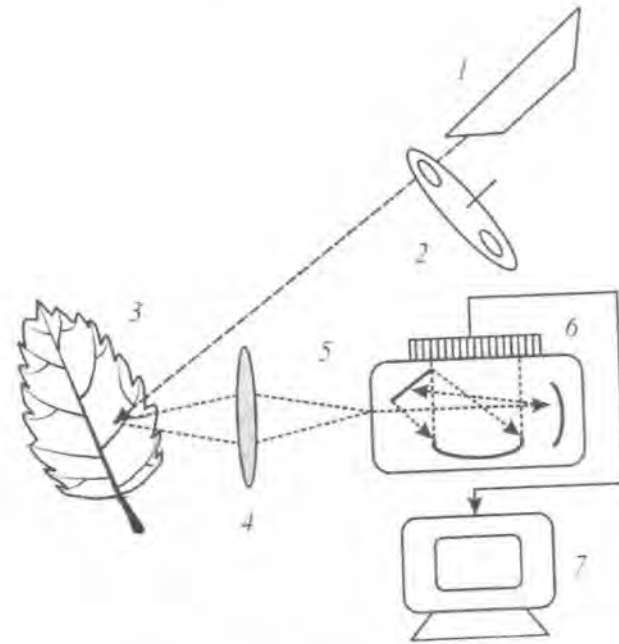


Рис. 9.15. Система флуоресцентних зображень: 1 – He:Ne-лазер, 2 – модулятор, 3 – листок, 4 – лінза, 5 – спектрометр, 6 – CCD-детектор, 7 – комп'ютер

Cl

308),

досліджують. Випромінювання флуоресценції надходить крізь телескоп на багатоканальний аналізатор, який обладнаний дифракційною решіткою і лінійною 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).

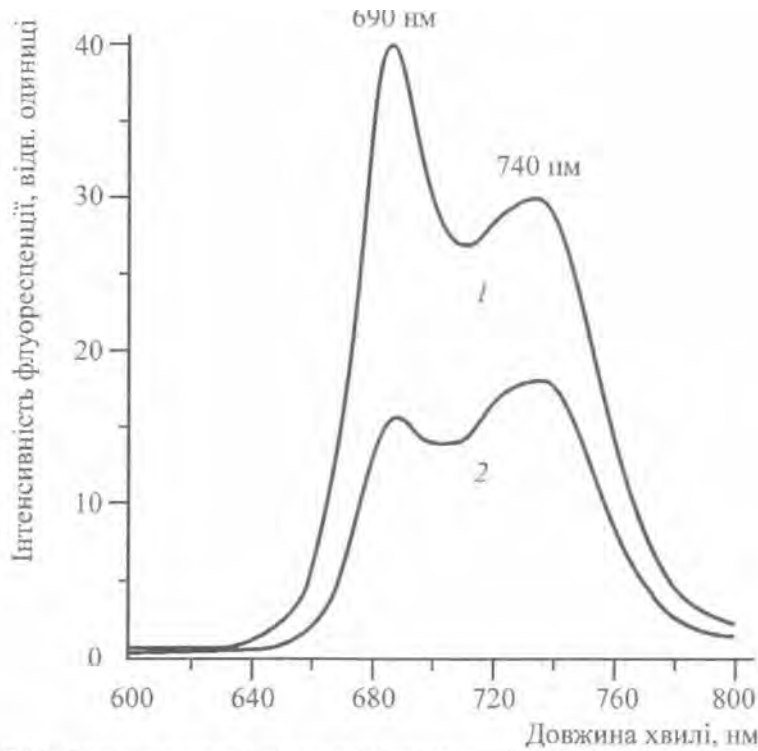


Рис. 9.16. Спектри випромінювання флуоресценції хлорофілу з максимумами при 690 нм та 740 нм: 1, 2 – верхня та нижня сторони листка відповідно

Фотосинтетичну активність адаптованих до темряви зразків оцінюють при реалізації РАМ-флуориметрії за допомогою *оптимального квантового виходу* $Y_{opt} = F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$, 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 темної 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 $ETR = f(I)$, а також *фотосинтетична здатність*, що відповідає максимальному значенню відносної швидкості електронного транспорту ETR_{max} , 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

25 %

337

632

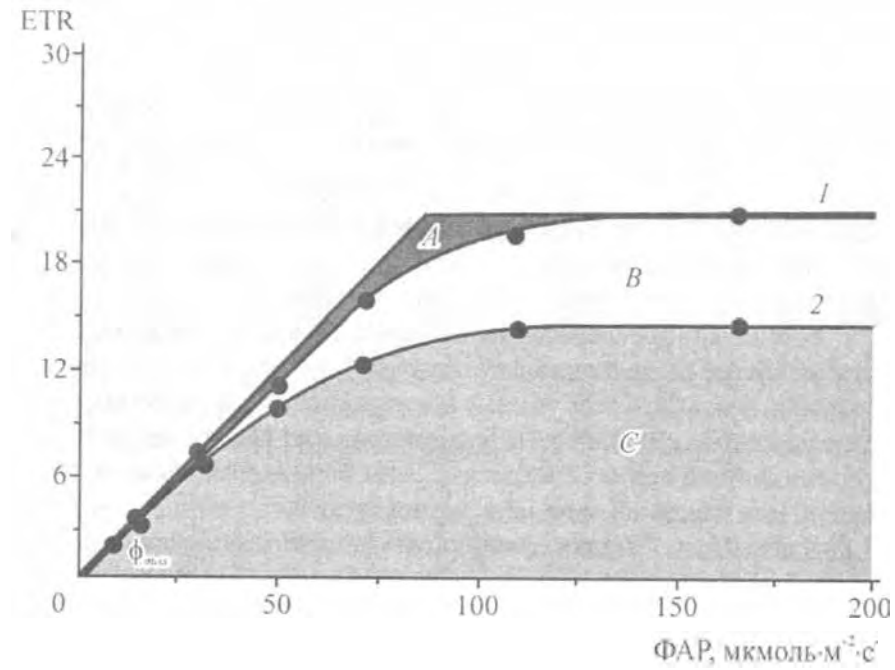
9.3.

9.3.1.

9.3.2.

$$\lambda_{max} = 2,9 \cdot 10^{-3} \cdot T^{-1} (m). \quad (9.12)$$

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



9.17.

()

()

()

0

інфрачервої 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 $a_{лл}\sigma(T_A^4 + \epsilon_3 T_3^4)$ в рівнянні (9.7). Тут $a_{лл}$ – коефіцієнт поглинання листка в інфрачервої області спектра, який становить 0,95–0,98.

Інфрачервоне (теплове) випромінювання також утворюється листком, температура якого становить також близько 300 К.



9.18.

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 $2\epsilon_{лл}\sigma T_{лл}^4$ у рівнянні (9.7). Тут $\epsilon_{лл}$ – випромінювальна здатність листка, яка становить $\epsilon_{лл} = 0,96$ (хоча може зменшуватися до значень $\epsilon_{лл} = 0,92$) [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	$E_{Cл}$, Вт·м ⁻²	$a_{лл}(1+a_3)E_{Cл}$, Вт·м ⁻²	T_3 , °C	T_A , °C	$a_{лл}\sigma(T_A^4 + \epsilon_3 T_3^4)$, Вт·м ⁻²	$T_{лл}$, °C	$2\epsilon_{лл}\sigma T_{лл}^4$, Вт·м ⁻²	R , Вт·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: $E_{Cл}$ – сумарна енергетична освітленість сонячним випромінюванням земної поверхні, $a_{лл}(1+a_3)E_{Cл}$ – поглинуте сонячне випромінювання, T_3 – температура ґрунту, T_A – температура атмосфери, $a_{лл}\sigma(T_A^4 + \epsilon_3 T_3^4)$ – поглинуте інфрачервоне випромінювання, $T_{лл}$ – температура листка, $2\epsilon_{лл}\sigma T_{лл}^4$ – 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 $a_n = 0,6$, коефіцієнт поглинання листка в інфрачервоній області спектра $a_m = 0,96$, коефіцієнт відбивання земної поверхні $a_z = 0,20$, випромінювальна здатність листка в інфрачервоній області спектра $\epsilon_n = 0,96$, температура земної поверхні $T_z = 293 \text{ К}$, температура атмосфери $T_a = 253 \text{ К}$, температура листка $T_l = 298 \text{ К}$.

Розв'язання. Поглинуте у видимій області спектра випромінювання дорівнює:

$$a_n(1+a_z)E_{cl} = 0,6 \cdot (1 + 0,20) \cdot 840 \text{ Вт}\cdot\text{м}^2 = 605 \text{ Вт}\cdot\text{м}^2.$$

Поглинуте в інфрачервоній області спектра випромінювання дорівнює:

$$a_m(\sigma T_a^4 + \epsilon_n \sigma T_l^4) = 0,96 \cdot 5,67 \cdot 10^{-8} \text{ Вт}\cdot\text{м}^2\cdot\text{К}^4 [(293 \text{ К})^4 + (253 \text{ К})^4] = 624 \text{ Вт}\cdot\text{м}^2.$$

Інфрачервоне випромінювання листка визначають за виразом:

$$2\epsilon_n \sigma T_l^4 = 2 \cdot 0,96 \cdot 5,67 \cdot 10^{-8} \text{ Вт}\cdot\text{м}^2\cdot\text{К}^4 \cdot (298 \text{ К})^4 = 859 \text{ Вт}\cdot\text{м}^2.$$

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_{sp} залежить від швидкості вітру та розмірів листка [Nobel, 1983]:

$$\delta_{sp}(\text{мм}) = 4,0 \sqrt{\frac{L(\text{м})}{V(\text{м}/\text{с})}}, \quad (9.13)$$

L , V
 $4,0$ $^{1/2}$
 δ
 $9.3.$
9.3.
 d

$L, \text{м}$	$\delta_{sp}, \text{мм}$						
	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

10 , $T_1 = 25^\circ$, $= 20^\circ$,
 $0,8$ $^{1/2}$

(9.9):

$$\delta_{sp}(\text{мм}) = 4,0 \sqrt{\frac{L(\text{м})}{V(\text{м}/\text{с})}} = 4,0 \sqrt{\frac{0,10 \text{ м}}{0,8 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}}} = 1,4 \text{ мм}.$$

$$\delta_{sp}(\text{мм}) = 5,8 \sqrt{\frac{D(\text{м})}{V(\text{м}/\text{с})}} \quad (9.14)$$

D

$$\delta_{\text{сп}}(\text{мм}) = 2,8 \sqrt{\frac{D(\text{м})}{V(\text{м/с})}} + \frac{0,25}{V(\text{м/с})}, \quad (9.15)$$

де D – діаметр сфери.

Для оцінки густини конвекційного потоку теплоти застосовують рівняння:

$$J_c = h_c(T_a - T_n) = k_1 V^{0,5} L^{-0,5} (T_a - T_n), \quad (9.16)$$

де $h_c = k_1 V^{0,5} L^{-0,5}$ – коефіцієнт конвекції, $k_1 = 9,14 \text{ Вт} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-0,5} \cdot \text{°C}^{-1}$ – 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 $\frac{\partial T}{\partial x}$:

$$J_Q = -2\lambda_n \frac{\partial T}{\partial x} = 2\lambda_n \frac{(T_a - T_n)}{\delta_{\text{сп}}}, \quad (9.17)$$

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):

$$J_Q = 2\lambda_n \frac{(T_a - T_n)}{\delta_{\text{сп}}} = \frac{2 \cdot 0,0259 \text{ Вт} \cdot \text{м}^{-1} \cdot \text{°C} (25 \text{ °C} - 20 \text{ °C})}{1,4 \cdot 10^{-3} \text{ м}} = 190 \text{ Вт} \cdot \text{м}^{-2}.$$

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

J_Q

$$J_Q = \frac{\lambda_n (T_n - T_a)}{r \ln \left(\frac{r + \delta_{\text{сп}}}{r} \right)} \quad (9.18)$$

J_Q

$$J_Q = \frac{(r + \delta_{\text{сп}}) \lambda_n (T_{\text{сп}} - T_n)}{r \delta_{\text{сп}}}, \quad (9.19)$$

T

9.3.5.

$$7.1 \text{ " (")}$$

$$J_m \approx e_a - e_n, \quad (9.20)$$

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:

$$J_m \approx \frac{e_a - e_n}{R_a + R_n}. \quad (9.21)$$

() [Hopkins, 1999].

$$J_m = \frac{E_a - rE_n}{R_a + R_n}, \quad (9.22)$$

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.

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:

$$\lambda (\text{кДж·моль}^{-1}) = \lambda (\text{Дж·кг}^{-1}) \cdot M.$$

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 мезофілну 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:

$$J_Q = \lambda E = 44,0 \cdot 10^3 \text{ Дж·моль}^{-1} \cdot 4 \cdot 10^{-3} \text{ моль·м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1} = 176 \text{ Вт·м}^{-2}.$$

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 (упоперек 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:

$$Q_A = 2\varepsilon_s \sigma T_{fl}^4 + k_1 V^{0.5} L^{-0.5} (T_A - T_n) + \lambda \frac{E_s - rE_n}{R_s + k_2 \left(\frac{A^{0.3} B^{0.2}}{V^{0.5}} \right)}, \quad (9.26)$$

Q_A

9.3.6.

200 °, (0,05 , 30 ° , 50 %)

9.5.

9.5.

[Gates, 1980]

R_i , Вт·м ⁻²	Вплив лише R_n	Вплив R_n+C			Вплив R_n+C+T		
		$V=0,1$ м·с ⁻¹	$V=1,0$ м·с ⁻¹	$V=5,0$ м·с ⁻¹	$V=0,1$ м·с ⁻¹	$V=1,0$ м·с ⁻¹	$V=5,0$ м·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

: R , R_n , V

698 20 ° 89,2 °

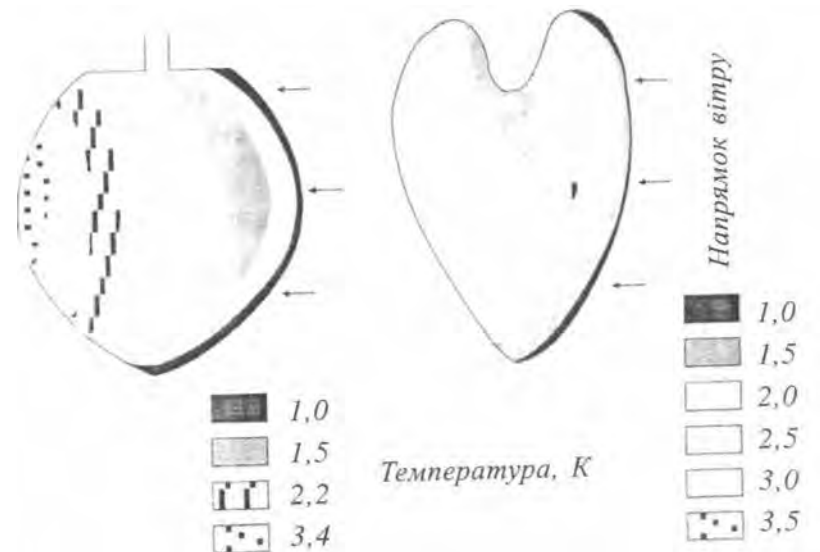
V

9.4.

9.4.1.

0,07 °

(9.19).



9.19.

9.4.2.

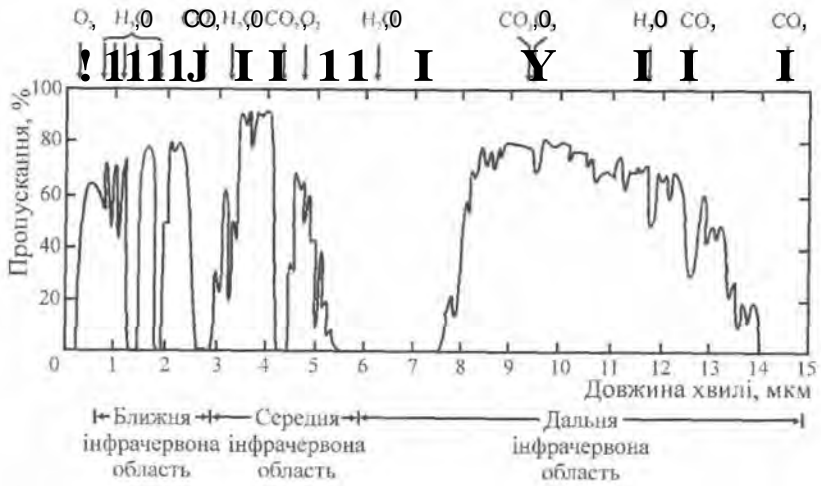
(. 9.20).

8 14

), 700 900

0,4

2 4



. 9.20. "

- 1.
- 2.
- 3.
- 4.
- 5.
- 6.
- 7.
- 8.
- 9.
- 10.

?

?

?

10.

10.1.

10.1.1.



(') .

(

),

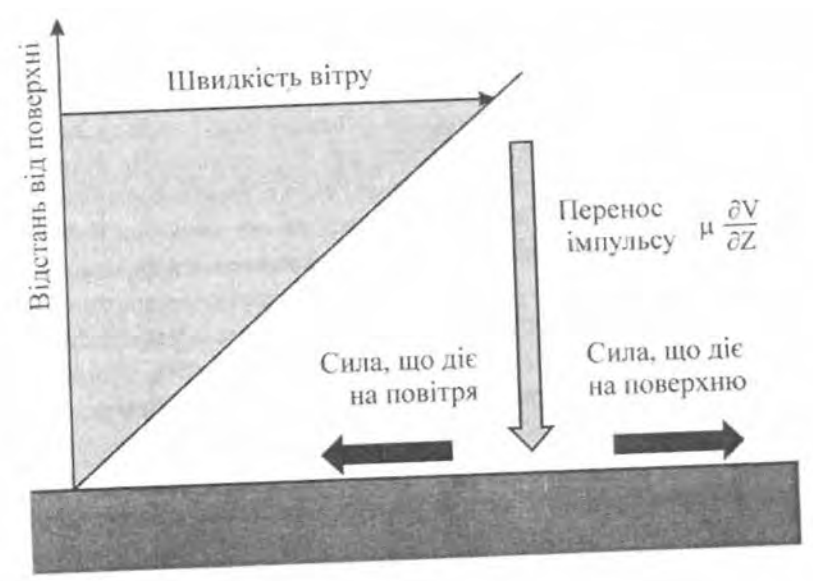
$$\frac{\partial V}{\partial z} \quad (10.1).$$

. 1,

$m V.$

$$\tau = \eta \frac{\partial V}{\partial z}, \quad (10.1)$$

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).



10.1.

$$Re = \frac{V \cdot \rho \cdot D}{\eta} \quad (10.2)$$

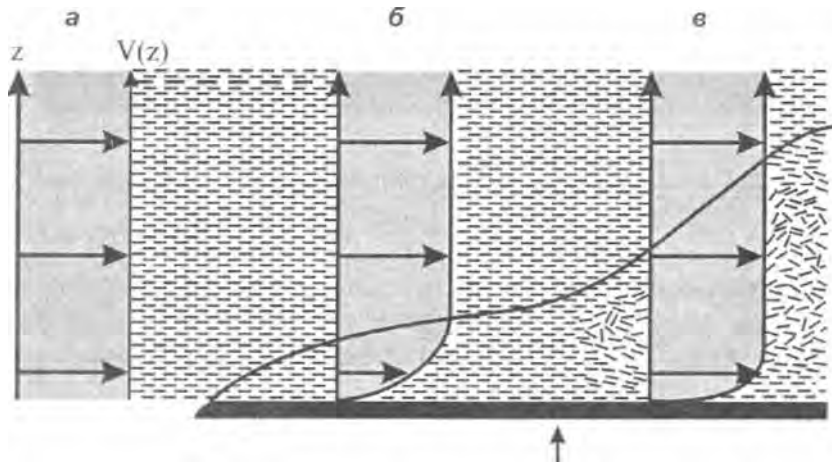
, D

$Re :$ $Re < Re$; $Re > Re$

[Prandtl, 1920].

[Karman, 1954],

(1961).



10.2.

(10.2,)

(10.2,)
0
(10.2,)

[, 1961]:

$$\delta_{sp} = 4,64 \sqrt{\frac{\nu l}{V_{cm}}} \quad (10.3)$$

де ν – кінематична в'язкість ($\nu = \eta/\rho$), l – відстань від краю поверхні, V_{cm} – стаціонарна швидкість.
Останній формулі доцільно надати безрозмірний вигляд:

$$\frac{\delta_{sp}}{l} = \frac{4,64}{\sqrt{V_{cm} l / \nu}} = \frac{4,64}{\sqrt{Re_l}} \quad (10.4)$$

1 10 3
TM

abcd

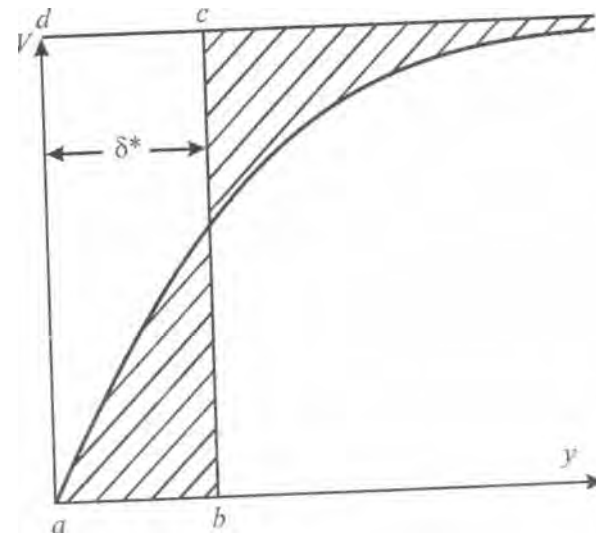


Рис. 10.3. Еквівалентна товщина граничного шару δ_{sp}^* (пояснення у тексті)

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:

$$F = \frac{4}{3} \pi n m_p \bar{v} r^2 V, \quad (10.9)$$

де n – кількість молекул газу, m_p – 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:

$$F_b = 6\pi\eta rV, \quad (10.10)$$

де η – коефіцієнт внутрішнього тертя (в'язкість).

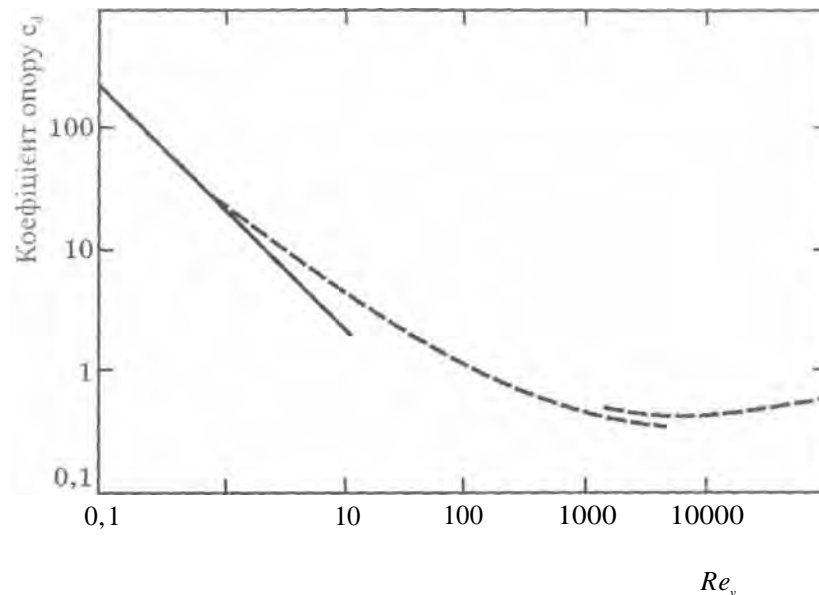
3. Радіус частинки r перевищує довжину вільного пробігу λ молекул газу, але $Re > 1$. У даній ситуації домінує опір форми, а сила опору визначається так:

$$F_{on} = c_{on} \cdot 0,5\rho V^2 \cdot S, \quad (10.11)$$

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 $(Re_v)^{-1}$:

$$c_{on} = \frac{6\pi\nu\rho rV}{0,5V^2\pi r^2} = \frac{12\nu}{Vr} = \frac{24}{Re_v}. \quad (10.12)$$



10.5.

$$Re = Vd/v.$$

$$c_{on} = (24/Re_v)(1 + 0,17 Re_v^{0,66}) \quad (10.13)$$

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):

$$F_{on} = c_{on} \cdot 0,5\rho V^2 \cdot S = 4 \cdot 0,5 \cdot 1,2 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-3} \cdot (10 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1})^2 \cdot \pi \cdot (20 \cdot 10^{-6} \text{ м})^2 / 4 = 0,75 \cdot 10^{-7} \text{ Н}.$$

10.1.5.

$$\bar{F} = \rho \overline{(\bar{V} + V')(\bar{U} + U')} = \rho(\bar{V}\bar{U} + \bar{V}U' + \bar{V}'\bar{U} + \bar{V}'U'). \quad (10.17)$$

Якщо висота над рівнем земної поверхні істотна, можна вважати, що $\bar{U} = 0$, $\bar{V}' = 0$, $\bar{U}' = 0$, звідки:

$$\bar{F} = \rho \overline{V'U'}. \quad (10.18)$$

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:

$$\rho \overline{V'U'} = -\rho l U' \frac{\partial U}{\partial z}. \quad (10.19)$$

Припускаючи, що флуктуації швидкості у всіх напрямках однакові

$$V' = U' = -l \frac{\partial V}{\partial z}, \quad (10.20)$$

можна отримати вираз:

$$\rho V'U' = -\rho l_m^2 \left(\frac{\partial U}{\partial z} \right)^2. \quad (10.21)$$

Прандтль також припустив, що флуктуації пропорційні відстані від земної поверхні:

$$l_m = kz, \quad (10.22)$$

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 земною поверхнею, становить:

$$\tau_0 = -\rho \overline{V'U'} = -\rho (V^*)^2, \quad (10.23)$$

де V^* – швидкість опору, параметр, який має розмірність швидкості і визначається за формулою:

$$V^* = \sqrt{\frac{\tau_0}{\rho}}. \quad (10.24)$$

$$V_i = \bar{V}_i + V'_i, \quad (10.14)$$

де $i = x, y, z$, причому $\bar{V}_i = 0$.

[Prandtl,

1920].

$$V(z-l)$$

$$V' = V(z-l) - V(z) = -l \frac{\partial V}{\partial z}, \quad (10.15)$$

U'

$$F = (\rho V) U', \quad (10.16)$$

ρ

(10.21) (10.24),

$$\frac{\partial V}{\partial z} = \frac{V^*}{kz}, \quad (10.25)$$

$$V(z) = \frac{V^*}{0,4} \ln \frac{z}{z_0}, \quad (10.26)$$

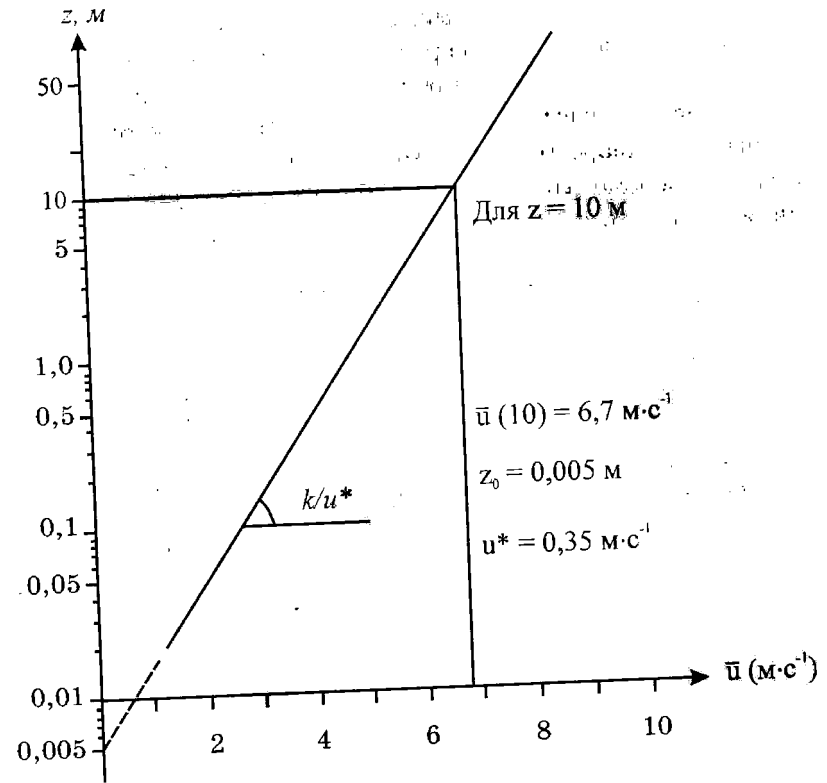
V^* 50 100 , z_0 ; z ; 0,4

V z_g

(. 10.6).

. 10.1.

10.1.



. 10.6.

h ,

$d < h$.

$$V(z) = \frac{V^*}{0,4} \ln \frac{z-d}{z_0} \quad (10.27)$$

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

Тип поверхні	$z_0, м$	Тип поверхні	$z_0, м$
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

11.

11.1.

$$\ln \left(\frac{z-d}{z_0} \right) = f[V(z)] \quad V(z) = 0.$$

$$z_0 = 0,1h; d = 0,65h. \quad (10.28)$$

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):

$$V(z) = \frac{V^*}{0,4} \ln \frac{2,6-1,2}{0,04} = \frac{V^*}{0,4} \ln 35 = V^* \cdot 8,9 = 4 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}.$$

$$V^* = \frac{4 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}}{8,9} = 0,45 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$$

10.1.6.

$$\tau = \frac{\rho(V_2 - V_1)}{R}, \quad (10.29)$$

$$\frac{V(z)}{(V^*)^2} = \frac{\ln[(z-d)/z_0]}{kV^*} = \frac{\ln[(z-d)/z_0]}{k^2V(z)}, \quad (10.30)$$

11.2.

[Byrne and Schultz, 1988].

(Hg, Pt, Au)

(,)

11.3.

Red₁

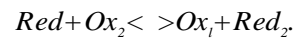
2

(. 11.1),

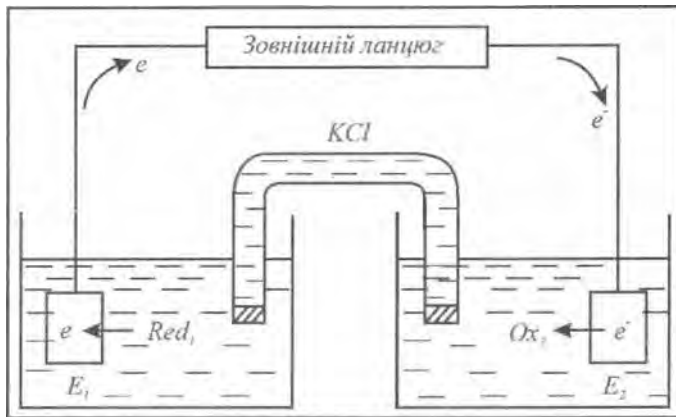
E₁

(Red > Ox₁).

(Red₂ → Ox₂).



(5.1)



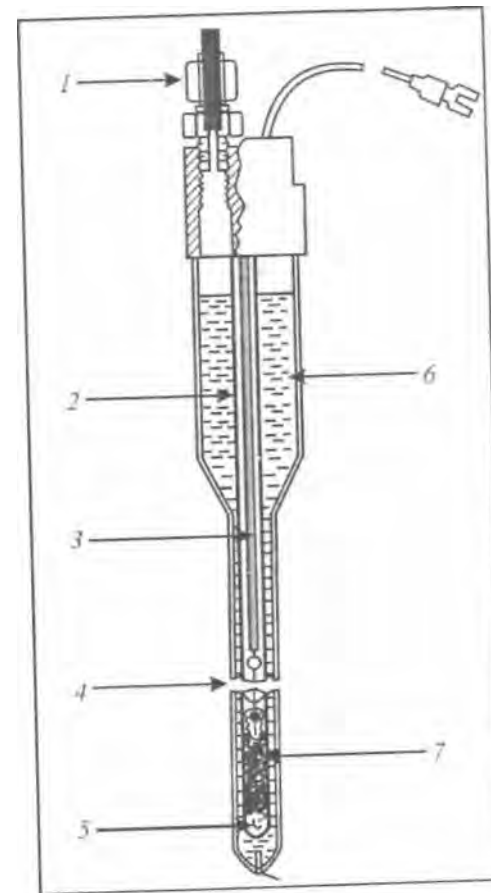
. 11.1.

()

{AgCl}

(Hg₂Cl₂)

. 11.2.



. 11.2.

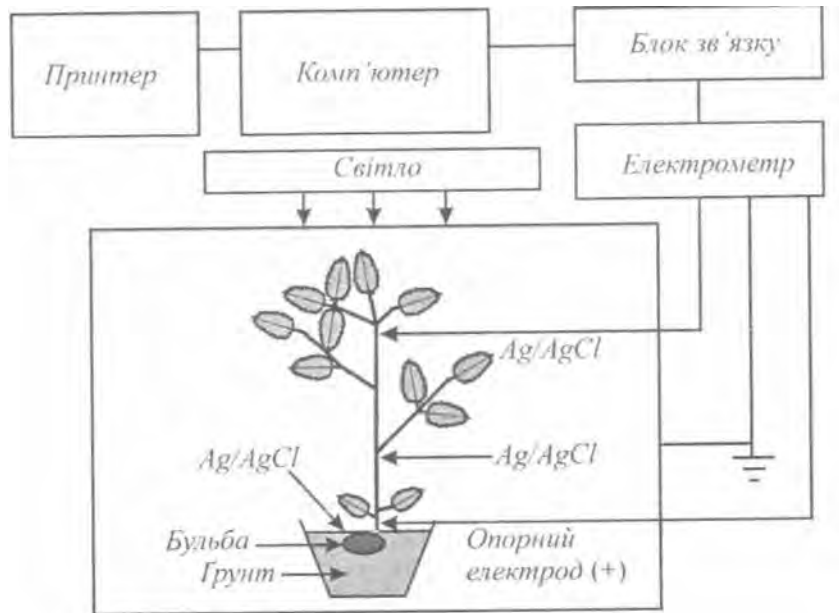
: 1 , 2

, 4 , 5 , 6 , 7

. 11.3.

(Ag/AgCl Hg₂Cl₂),

(200)



11.3.

11.4.

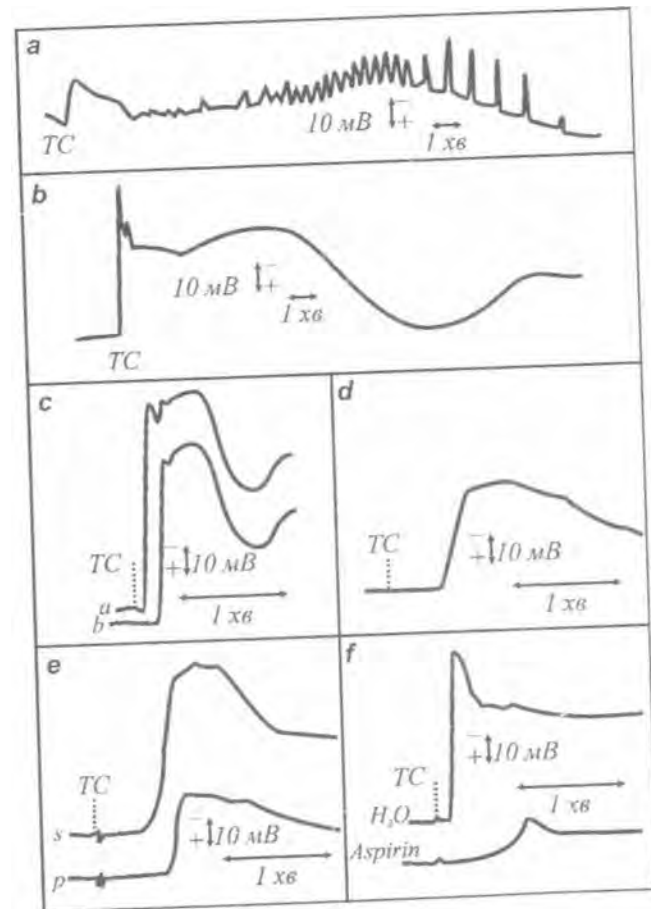
[, 1984],

()

11.4.

28 MM; D

; F
(2)

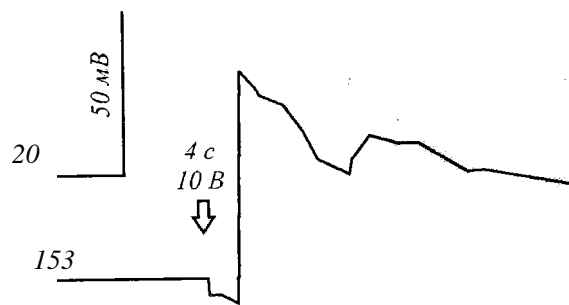


11.4.

()

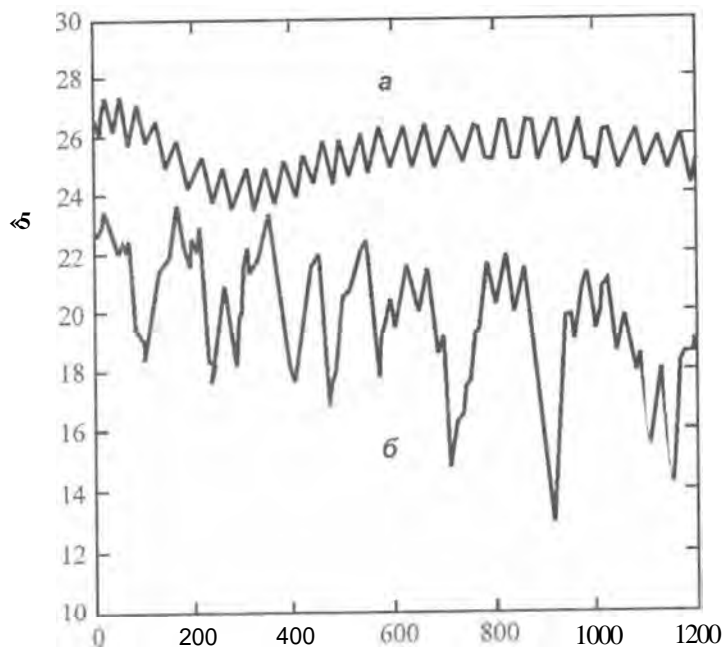
10 , . 11.5.

3 5 !.



. 11.5.

10



. 11.6.

; 50

: 0,3

9

30 0 ± 3
0,05 !.

7 ± 2

20 30 . (. 11.6).

. 11.7.

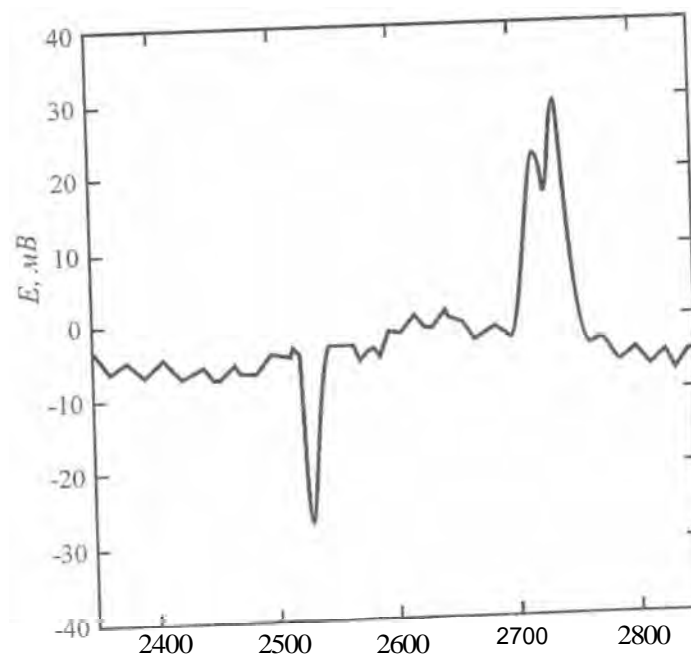


Рис. 11.7. Поява дзеркального відображення різниці потенціалів між електродами у відповідь на розміщення на листках картоплі колорадських жуків

12.

12.1.

12.1.1.

- 1. ?
- 2. ?
- 3. ?

Euglena gracilis,
Chlamydomonas nivalis, *Cryptomonas*, *Peridinium gatunense*
P.faeroense, *Amphidinium caterea*, *Prorocentrum micans*, *Dunaliella*
salina.

, *Peridinium faeroense*
Euglena gracilis (
), *Chlamydomonas nivalis*, *Peridinium gatunense*,
Amphidinium caterea, *Prorocentrum micans*
Euglena gracilis (
).

[Brinkmann, 1968].

Euglena gracilis

[Häder and Liu, 1990].

gracilis

Euglena

[Lebert and Häder, 1996],

(1,05 "b)

(1,00 'l),

1

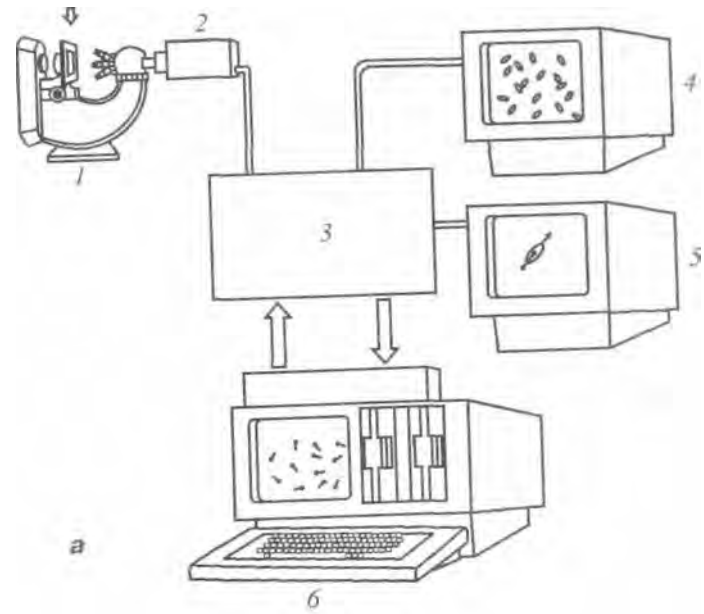
23187

. 12.1

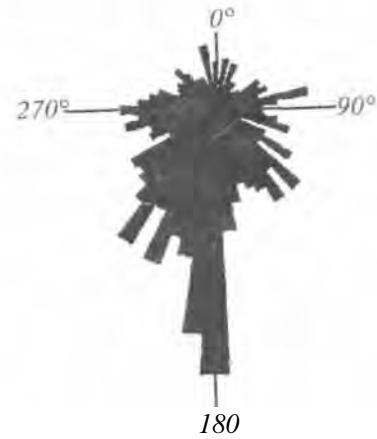
12.1.2.

(. 12.2),

f



a



b

1.

(1 ; 2 , 3

; 4

5

seine
2536 / ;
192,89°

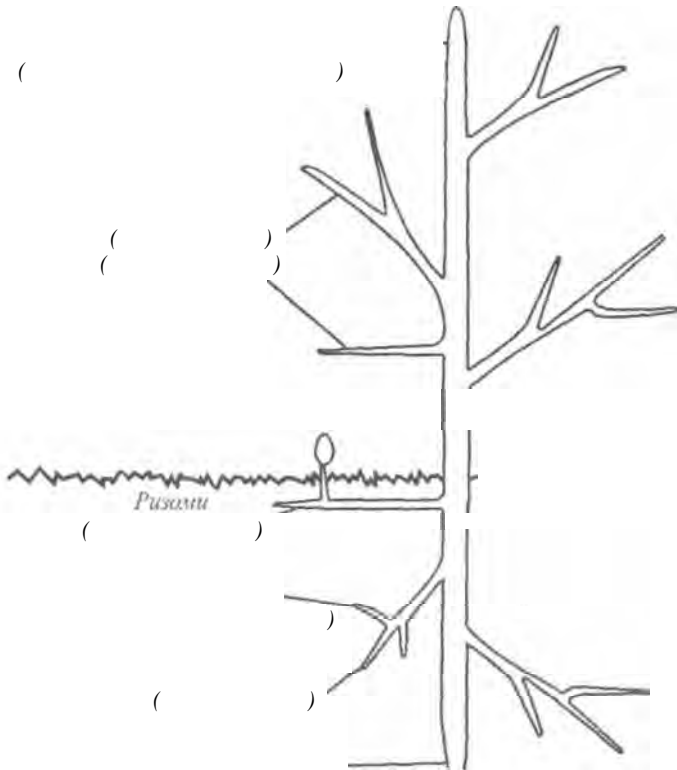
(1336;
0,352;

; , Dunaniella



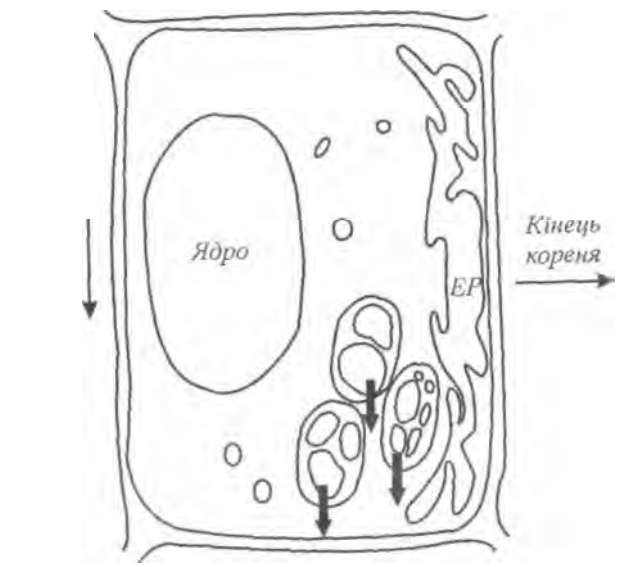
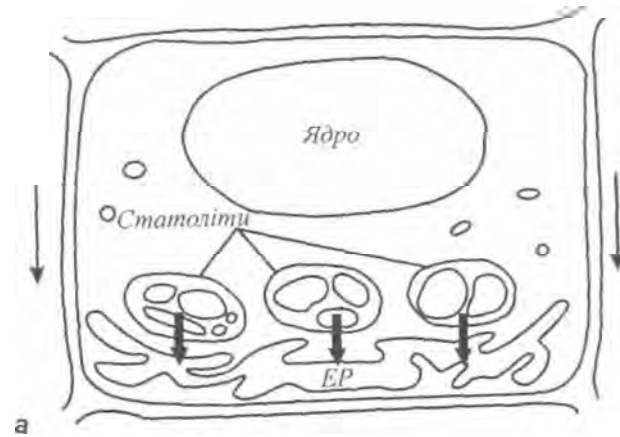
12.2.

12.3.



12.3.

0 90°



12 4

(*Mimosa pudica*),

()

1900

[Weevers, 1949]

(1 8)

Dionaea muscipula.

., 1990].

[

(*Passiflora coerulea*, *Pisum*

sativum)

(. 12.4).

Pisum sativum

1 g

()

12.2.

I

12.1.3.

12.2.1.

(
Diem)

P_{680}^* y

Q

Q_B

FeS_R

f

P_{700}

430

[, 1979]:

1.

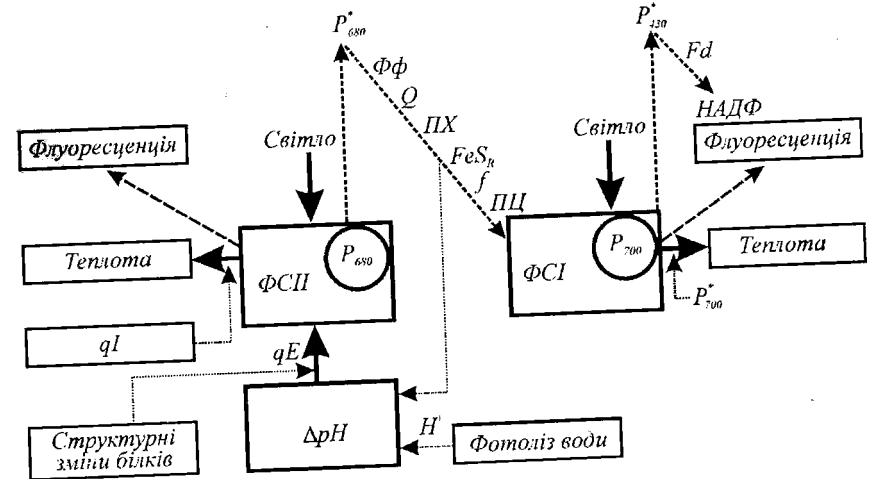
2.

3.

4.

Fd

(. 12.5).



. 12.5.

12.2.2.

250 400

(740).

2.5 %

()

qP.

qN.

12.2.3.

[, 1989; , 1991].

Euglenophyceae.

Euglena gracilis,

Cryptomonas Ehr.

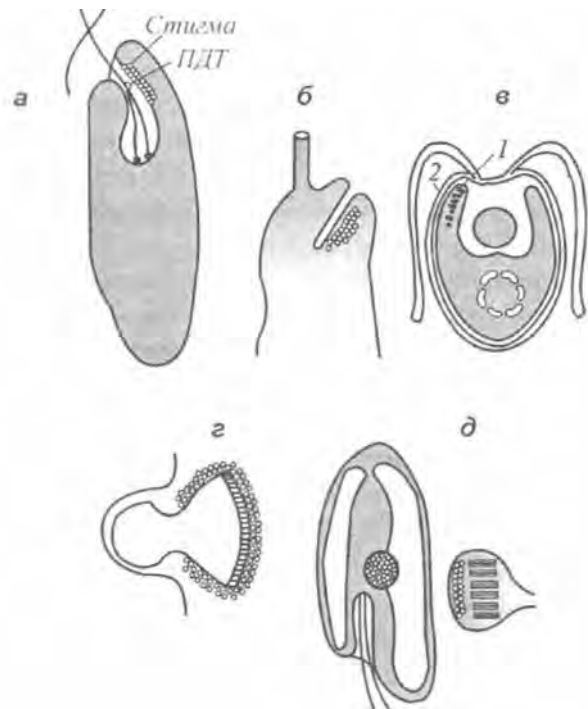
Chroomonas Hansgh

Warnowiaceae.

Dinophyceae.

Chlorophyceae, Prasinophyceae

12.6.



12.2.4.

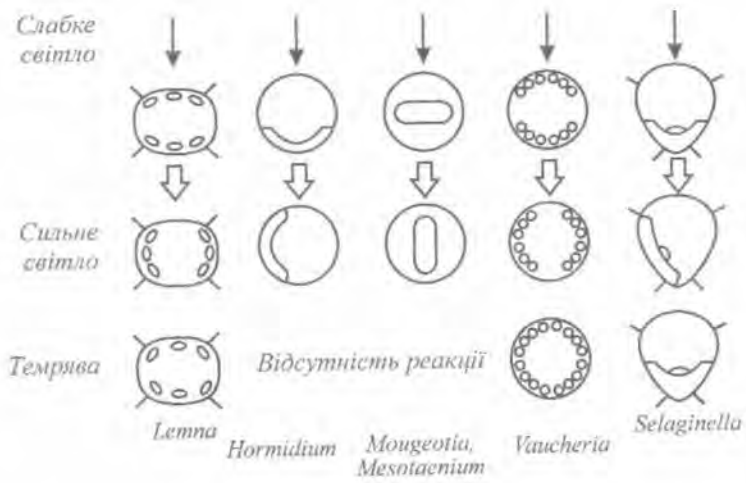
12.6.

Euglena gracilis;
(7)

(2)

(Warnowiaceae)

Elodea *Vallisneria*.
Elodea
Vallisneria



ис. 12.7. Типи фотоорієнтації хлоропластів

Mougeotia;

Mesotaenium

12.2.5.

(320 400)

() ,

() ;

: () () .

() .

660 ,

() .

; 730 ,

. 12.7.

730 ,

; " "

(

(660)

(730)

(*Lemna*, *Vallisneria*, *Vaucheria*, *Mesotaenium*, *Selaginella*, *Mougeotia*, *Hormidium*, *Spirodela*)

Selaginella *Vallisneria*, *Hormidium*.

(400 500)

390 480

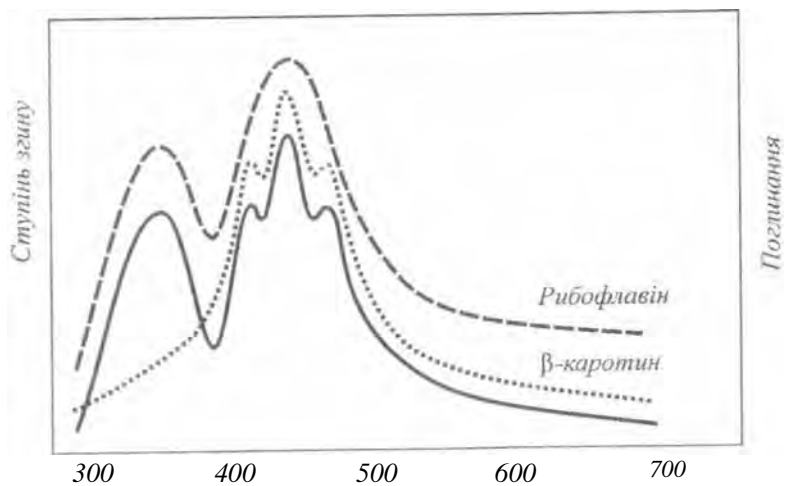
450

12.2.6.

() ()

(. 12.8)

420 , 450 475 ; 370



. 12.8.

12.2.7.

(8 12 .); (16 20 .)

().

[, 1972; , 1979]

(), (),

(), ().

12.2.8.

. 1900 .

{Paramecium).

(),

8 10 .

(),

Guttiferae, :Hypericum

perforatum (), H.crispum, H.pulchrum, H.leucoptycodes,

H.maculatum.

Hypericum perforatum,

Chrysolina gemellata,

Hypericum perforatum.

Fagopyrum

(F.esculentum Poligonum fagopyrum)

); (10°)

1

[Jones, 2000].

12.4.

6 %

()

20

12.5.

/ ,
/ (. 12.1).

12.1.

1		1
1,000	1,943	3.600
0,515	1,000	1,853
0,278	0,540	1,000

(. 12.2).

12.2.

		* 1		* 1
0		0,0 0,2	<1	<1
1		0,3 1,5	1 3	1 5
2		1,6 3,3	4 6	6 11
3		3,4 5,4	7 10	12 19
4		5,5 7,9	11 16	20 28
5		8,0 10,7	17 21	29 38
6		10,8 13,8	22 27	39 49
7		13,9 17,1	28 33	50 61
8		17,2 20,7	34 40	62 74
9		20,8 24,4	41 47	75 88
10		24,5 28,4	48 55	89 102
11		28,5 32,6	56 63	103 117
12		>32,7	>64	> 118

(16): , 5° 10° ,

$$V = 11 \ 15 \ / \ . \quad V = \pm 3 \ / \quad V = 5 \ 10 \ / \ ; \ AV = \pm 5 \ 7 \ /$$

(. (10.3)),

(,),

[Gaastra, 1959]:

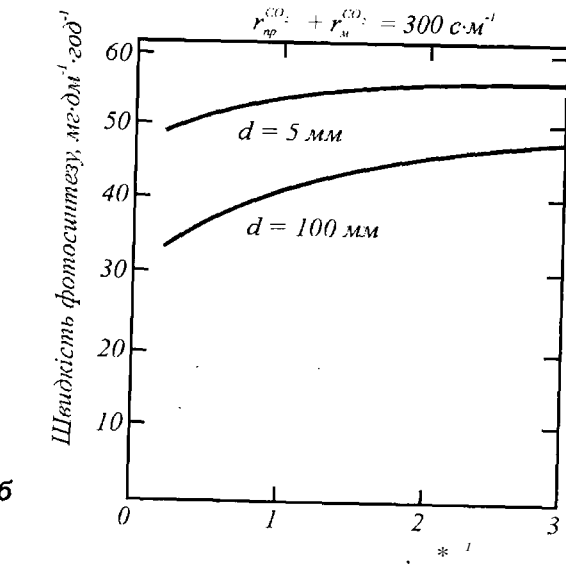
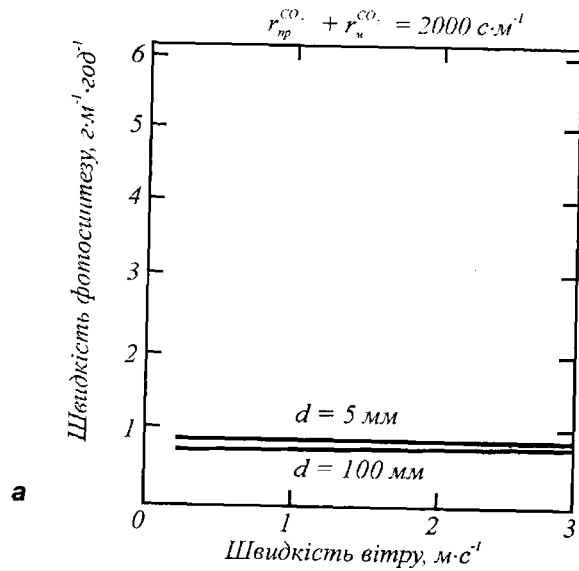
$$F = \frac{[CO_2]_1 - [CO_2]_2}{r_{zp}^{CO_2} + r_{np}^{CO_2} + r_M^{CO_2}},$$

де $r_{zp}^{CO_2}$, $r_{np}^{CO_2}$ та $r_M^{CO_2}$

, $[O_2]_1$ $[O_2]_2$

$$r_{np}^{CO_2} + r_M^{CO_2}$$

. 12.9,



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 ($ШВР = \frac{1}{P} \cdot \frac{dP}{dt}$), *швидкість сумарної асиміляції (ШСА)*, яка визначається відношенням швидкості збільшення ваги рослини до одиниці площі листка ($ШСА = \frac{1}{S} \cdot \frac{dP}{dt}$) та *відношення площі листка до ваги листка (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 (вирощували *Brassica napus* на піщаному ґрунті) швидкості вітру ($0,7 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$); при швидкості вітру близько $4,0 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$ 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).

12.3.

Robinia pseudoacacia (Sato, 1948, [Grace, 1977])

	3,5 "		3,5 "	
, %	80	80	40	40
,	368	688	118	358
,	69	111	23	67
,	144	258	43	156
,	2,02	2,27	1,41	1,85
,	231	296	124	244

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

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	кг·м ⁻³	кг·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	$\text{кг}\cdot\text{м}^2\cdot\text{с}^{-2}\cdot\text{К}^{-1}$	
Теплоємність C	Дж·К ⁻¹	$\text{кг}\cdot\text{м}^2\cdot\text{с}^{-2}\cdot\text{К}^{-1}$	
Питома теплоємність c	Дж·кг ⁻¹ ·К ⁻¹	$\text{м}^2\cdot\text{с}^{-2}\cdot\text{К}^{-1}$	
Молярна питома теплоємність C/n	Дж·моль ⁻¹ ·К ⁻¹		
Коефіцієнт теплопровідності λ	Вт·м ⁻¹ ·К ⁻¹	$\text{кг}\cdot\text{м}\cdot\text{с}^{-3}\cdot\text{К}^{-1}$	
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

Електричний заряд q	Кулон (Кл)	$\text{кг}^{1/2} \cdot \text{м}^{3/2} \cdot \text{с}^{-1}$	$1 \text{ Кл} = 1 \text{ А} \cdot \text{с}$
Електрична індукція D	Кл·м	$\text{А} \cdot \text{с} \cdot \text{м}^{-2}$	
Потенціал ϕ , напруга U ,	Вольт (В)	$\text{кг} \cdot \text{м}^2 \cdot \text{А}^{-1} \cdot \text{с}^{-3}$	$1 \text{ В} = 1 \text{ Дж} \cdot \text{Кл}^{-1}$
ЕРС ε			
Струм I	Ампер (А)	А	$1 \text{ А} = 1 \text{ Кл} \cdot \text{с}^{-1}$
Густина струму j	$\text{А} \cdot \text{м}^{-2}$	$\text{А} \cdot \text{м}^{-2}$	
Електроємність C	Фарада (Ф)	$\text{кг}^{-1} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{А}^2 \cdot \text{с}^4$	$1 \text{ Ф} = 1 \text{ Кл} \cdot \text{В}^{-1}$
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)	$\text{кг} \cdot \text{м}^2 \cdot \text{А}^{-2} \cdot \text{с}^{-3}$	$1 \text{ В} \cdot \text{м}^{-1} = 1 \text{ Н} \cdot \text{Кл}^{-1}$
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)	$\text{кг} \cdot \text{А}^{-1} \cdot \text{с}^{-2}$	$1 \text{ Тл} = 1 \text{ Вб} \cdot \text{м}^{-2}$ $1 \text{ Тл} = 10^4 \text{ Гс}$ $1 \text{ Гс} = 10^{-4} \text{ Тл}$
Напруженість магнітного поля H	$\text{А} \cdot \text{м}^{-1}$	$\text{А} \cdot \text{м}^{-1}$	
Індуктивність L	Генрі (Гн)	$\text{кг} \cdot \text{м}^2 \cdot \text{А}^{-2} \cdot \text{с}^{-2}$	

Величина	Одиниця вимірювання	Розмірність	Зв'язок між одиницями в різних системах
Довжина світлової хвилі λ	м	м	$1 \text{ м} = 10^6 \text{ мкм}$; $1 \text{ мкм} = 10^{-6} \text{ м}$; $1 \text{ м} = 10^9 \text{ нм}$; $1 \text{ нм} = 10^{-9} \text{ м}$; $1 \text{ м} = 10^{10} \text{ Å}$; $1 \text{ Å} = 10^{-10} \text{ м}$
Хвильове число σ	м^{-1}	м^{-1}	$1 \text{ м}^{-1} = 10^{-2} \text{ см}^{-1}$; $1 \text{ см}^{-1} = 10^2 \text{ м}^{-1}$
Енергія одного кванта E	$(1,240/\lambda) \text{ еВ}$		$1 \text{ еВ} = 1,60210 \cdot 10^{-19} \text{ Дж}$
Енергія моля квантів E	ейнштейн	ейнштейн	$1 \text{ ейнштейн} = 12 \cdot 10^7 \text{ Дж}$

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 стерадіан ($\text{Вт} \cdot \text{ср}^{-1}$)	Сила світла I_c	Кандела (кд) = $(\text{лм} \cdot \text{ср}^{-1})$
Енергетична яскравість L_e	Ват на стерадіан – квадратний метр ($\text{Вт} \cdot \text{ср}^{-1} \cdot \text{м}^{-2}$)	Яскравість L_c	Кандела на квадратний метр ($\text{кд} \cdot \text{м}^{-2}$)
Енергетична освітленість E_e	Ват на квадратний метр ($\text{Вт} \cdot \text{м}^{-2}$)	Освітленість E_c	Люкс (лк) = $(\text{лм} \cdot \text{м}^{-2})$
Енергетична світність M_e	Ват на квадратний метр ($\text{Вт} \cdot \text{м}^{-2}$)	Світність M_c	Люмен на квадратний метр ($\text{лм} \cdot \text{м}^{-2}$)
Густина потоку падаючих фотонів, I_ϕ	$\text{мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$		

<p><i>Потік випромінювання</i></p> <p>1 Вт = 0,27 лм ($\lambda = 400$ нм) = 25,9 лм ($\lambda = 450$ нм) = 220,0 лм ($\lambda = 500$ нм) = 679,0 лм ($\lambda = 550$ нм) = 683,0 лм ($\lambda = 555$ нм) = 430,0 лм ($\lambda = 600$ нм) = 73,0 лм ($\lambda = 650$ нм) = 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) 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 ($\lambda = 555$ 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 ($\lambda = 555$ нм)</p>

A α альфа	I ι йота	P ρ ро
B β бета	K κ капа	Σ σ сігма
Γ γ гамма	Λ λ ламбда	T τ тау
Δ δ дельта	M μ мію	Υ υ юпісilon, іпсілон
E ϵ епсілон	N ν ню	Ω ω омега
Φ ϕ фі	O \omicron омікрон	Ξ ξ ксі
X χ хі	Π π пі	Ψ ψ псі
H η ета	Θ θ, ϑ тета	Z ζ дзета

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	

Зв'язок між градусами, мінутами, секундами і радіанами

$1^\circ = 0,01745$ радіана = $1,745 \cdot 10^{-2}$ радіана

$1' = 0,00029$ радіана = $2,9 \cdot 10^{-4}$ радіана

$1'' = 0,0000048 = 4,8 \cdot 10^{-6}$ радіана

Деякі числа, що часто зустрічаються

$\pi = 3,141593$

$e = 2,718282$

1. // , 2001. 544 .

2. 1972. 253 .

3. , 1983. 552 .

4. , 1979. 377 .

5. , 1984. 108 .

6. , 1991. 61 .

7. M. M. , 2001. 392 .

8. , 1975. 358 .

9. , 1973. 287 .

10. / , 1959. 903 .

11. , 1989.— 464 .

12. 1989. 246 .

13. , 2000. 303 .

14. , 2003. 285 .

15. , 1998. 127 .

16. , 2003. 400 .

17. M.: , 1990. 344 .

18. , 1963. 86 .

19. , 1961. 680 .

20. Beadle 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 , 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. , 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 II *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. 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 Bioproducity 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 YM. 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 *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.

" "

:

III-IV)

(

"

)

IH IV)

:

II-IV)

III-IV)

:

II-IV

"

"

:

. (" -
 " " ,)
 -
 (" " -
M. M. ma . ')
 ")
 . /« ,
 ()

:

. ()
 ()
 ()
) -IV

I. .

103

25.08.04. Times New Roman

60 90_{1/16}

.16. .17.2. 500 . 115

" "

21009, . , ,46/85

.(0432) 52 34 80,52 34 81

E mail: newbook1@vinnitsa.com

www.novaknyha.com.ua

« »

21050, . , . ,4.

∴ (0432) 35 56 12, 55 42 53, : (0432) 52 01 78.

E mail: vinprint@svitonline.com