

**ДИСЦИПЛИНА СПЕЦИАЛИЗАЦИИ**  
**«МЕЗОСТРУКТУРА ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА**  
**РАСТЕНИЙ»**

**ЛЕКЦИЯ**

**Введение. Анатомическая характеристика листа, как основного фотосинтезирующего органа растения. Адаптивные признаки строения мезоструктуры фотосинтетического аппарата, возникшие у высших растений в определенных условиях среды.**

Познание структуры и функции фотосинтетического аппарата, механизмов его регуляции имеет не только теоретическое, но и большое практическое значение.

С одной стороны, это открывает большие возможности эффективного управления формированием урожая за счет повышения интенсивности и качества образующихся продуктов фотосинтеза.

С другой стороны, это позволит использовать в промышленности отдельные реакции и структуры, которые были «изобретены» растениями в ходе эволюции процесса использования солнечного света для осуществления различных видов работы в клетках.

Важным является и использование знаний об изменениях в структуре фотосинтетического аппарата растений в экологии, характеризующих связь с окружающей средой. Изменение мезоструктуры листа можно рассматривать как существенное проявление регуляции фотосинтеза на морфологическом уровне, обеспечивающее оптимизацию и адаптацию фотосинтетического аппарата при различных экологических условиях.

Все это определило большой интерес исследователей к изучению мезоструктуры фотосинтетического аппарата растений. На кафедре ботаники КБГУ данное направление стало развиваться с 1986 года по предложению Слонова Л.Х. как «Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата». Было выделено два направления исследований:

1. Изучение структурных и функциональных характеристик фотосинтетического аппарата различных систематических групп растений и наиболее распространенных культурных растений, выращиваемых в КБР.
2. Формирование фотосинтетического аппарата растений под влиянием различных условий произрастания.

Выполнение дипломных работ и научных исследований по физиологии растений и экологии, сравнительной анатомии, изучении малых популяций растений требуют знаний и умений по изучению мезоструктуры фотосинтетического аппарата. В связи с этим читается

дисциплина специализации «Мезоструктура фотосинтетического аппарата растений».

Для усвоения этого курса необходимо познакомиться со следующей литературой ( см. Список по рабочей программе).

## АНАТОМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЛИСТА, КАК ОСНОВНОГО ФОТОСИНТЕЗИРУЮЩЕГО ОРГАНА РАСТЕНИЯ

У высших однодольных и двудольных растений фотосинтезирующие клетки обнаруживаются в тканях нескольких типов, локализованных, как правило, в листьях – специальных органах, приспособленных для осуществления фотосинтетической функции. Форма и анатомическое строение листьев обеспечивают, с одной стороны, рациональное пространственное размещение хлорофилла в надземной части растительного сообщества и поэтому достаточно эффективное поглощение световой энергии и, с другой – поглощение углекислого газа из окружающего воздуха и отведение образовавшихся ассимилятов в нефотосинтезирующие или слабо фотосинтезирующие органы.

1. Кутикула. Воск и входящий в состав кутикулы кутин гидрофобны, что затрудняет прохождение воды через покровную ткань листа.
2. Строение устьичного аппарата у разных видов растений.
3. Основная масса хлоропластов сосредоточена в клетках двух типов паренхимы листьев: губчатой и столбчатой.
4. Проводящий пучок.
5. Хлоропласты

Лекция

### **Особенности формирования мезоструктуры листа и фотосинтетической активности в зависимости от экологических условий.**

Мезоструктура листа большинства высших растений имеет целый ряд специфических особенностей. Если рассматривать поперечный срез листовой пластинки, то можно увидеть кутикулу.

**КУТИКУЛА** (от лат. *cuticula*-кожица) – слой жирового вещества (кутина), покрывающего пленкой поверхность листьев. Кутикула малопроницаема для водных растворов, газов, болезнетворных организмов. Кутин синтезируется клетками эпидермиса и выделяется наружу, формируя кутикулу и частично пропитывая наружную стенку клеточной оболочки.

Комплекс кутикулы и кутинизированной оболочки включает целлюлозу, пектин, кутин, воск и другие инкрустирующие вещества и имеет слоистую структуру. Толщину кутикулы пронизывает сеть гидрофильных пектиновых капилляров. Степень развития кутикулы, характер

распределения в ней воска и гидрофильных капилляров в значительной мере определяют защитные свойства эпидермы и зависят от условий обитания и возраста растения.

Мощная, плотно покрытая кристаллами воска кутикула характерна для ксерофитов. Рельеф кутикулы повторяет и часто усиливает рельеф наружных клеток эпидермальных клеток, в результате чего создается структура поверхности, специфичная для видов. Таким образом, наличие и состояние кутикулы является диагностическим признаком.

Важная роль кутикулы – регуляция испарения воды. При кутикулярной транспирации молекулы воды диффундируют через кутинизированные слои наружных стенок эпидермиса и через кутикулу. Поэтому можно рассматривать кутикулярную транспирацию как диффузию через гидрофобную среду. Кутикулярное диффузное сопротивление в большинстве случаев очень велико, причем у разных видов оно различно в зависимости от расположения, плотности и числа прослоек кутина и воска, а также от толщины кутикулы.

Кроме того, на формировании изолирующих структур на поверхности листьев сильно сказываются условия произрастания: при атмосферной и почвенной засухе взрослые листья обладают более толстой кутикулой и более плотным восковым налетом, чем у побегов, которые развивались при большей влажности воздуха.

У тонких листьев кутикулярное сопротивление диффузии составляет 20-100 с/см, у листьев и хвои с массивной защитой от транспирации оно может достигнуть величин около 400 с/см. При отбухании и подсыхании наружных стенок эпидермиса гидрофобные слои плотнее придвигаются друг к другу, поэтому кутикулярное сопротивление может удвоиться.

При низких температурах сопротивление диффузии также возрастает. Кутикулярная защита от транспирации весьма эффективна. Даже у растений затененных и влажных местообитаний кутикулярная транспирация составляет менее 10% от свободного испарения, у жестколистных и вечнозеленых хвойных растений она сокращается до 0,5%, а у кактусов даже до 0,05% испаряющей способности. Весь диапазон между этими крайними случаями заполняют светлюбивые травы, деревья и кустарнички.

**ЭПИДЕРМИС** или эпидерма (epi- греч.-на, derma- кожа, кожа) – первичная покровная ткань, образующаяся из протодермы конуса нарастания на всех молодых листьях. Клетки эпидермы таблитчатые, однослойные, без межклетников. Через поры и пектиновые тяжи в наружных стенках клеточных оболочек эпидермы, проникают вода и питательные вещества.

В протодерме листа некоторых растений происходят параллельные переклиналильные деления, в результате чего образуется многослойная эпидерма. Она обнаружена, например, в листьях таких известных комнатных растений как фикус, пеперомия. Считается, что такая эпидерма служит водозапасающей тканью.

В основной своей массе клетки эпидермы плотно примыкают друг к другу, это живые клетки, плоские, центральное место в них занимает вакуоль, ядро, а лейкопласты смещены к периферии, хлоропласты отсутствуют. Исключения составляют некоторые водные растения, папоротники, тенелюбивые покрытосеменные.

Эпидермис выполняет барьерную роль: защищает внутренние ткани от повреждения и высыхания, обеспечивает газообмен, транспирацию, всасывание и секрецию различных веществ (гормонов, ферментов). Газообмен и обмен парами воды между окружающим воздухом и межклеточным пространством листьев обеспечивается с помощью устьиц.

**УСТЬИЦЕ** – (stoma), высокоспециализированное образование эпидермиса растений, состоящее из двух замыкающих клеток и межклетника (устыичной щели) между ними.

Строение устьичного аппарата у разных видов растений может сильно отличаться. В большинстве случаев устьичные щели ограничены двумя замыкающими клетками бобовидной формы, имеющими утолщенные стенки, обращенные к устьичной щели, и тонкие- противоположные. При повышении тургорного давления происходит искривление клеточных стенок: тонкая становится выпуклой, а толстая - вогнутой, за счет чего и происходит открывание устьичной щели. У злаков строение замыкающих клеток устьиц иное. На концах замыкающих клеток, там, где они соприкасаются друг с другом, имеется по одному тонкостенному отделению. Остальная часть клетки имеет толстые стенки. При повышении тургорного давления объем тонкостенных отделений увеличивается, что приводит к расхождению друг о друга ранее соприкасавшихся толстыми стенками замыкающих клеток.

У злаков есть виды, имеющие устьица с двумя замыкающими клетками и двумя вспомогательными клетками, с двумя замыкающими и четырьмя вспомогательными клетками.

## Лекция

### Значение изучения мезоструктуры фотосинтетической активности

Формирование листа начинается с генетически детерминированного числа актов пролиферации, упорядоченных в пространстве, чем определяется общее число клеток в листе и форма листа.

Последовательная дифференцировка ведет к формированию специализированных тканей и клеток листа, в том числе фотосинтезирующих клеток (палисадных, губчатых, обкладочных, мезофилльных), системы устьиц, анатомических структур ближнего и дальнего транспорта.

Развитие листа включает:

1. формирование системы межклетников;
2. оптимизацию численности и распределения пластид в листовой пластинке;
3. изменяется соотношение процессов синтеза и распада структур разной сложности;
4. соотношение анаболических и катаболических процессов.

Состояние зрелости листа соответствует наиболее сбалансированному соотношению этих процессов, а период старения — преобладанию процессов деструкции. Обычно максимум функциональной активности листа, в том числе и по фотосинтезу, наступает раньше, чем лист достигает максимальной площади.

Существенным фактором возрастной физиологии листа является преобладание импорта ассимилятов растущим ювенильным листом из более зрелых листьев или запасяющих органов и абсолютное доминирование экспорта ассимилятов зрелым листом.

Стареющие листья, особенно многолетние листья вечнозеленых растений, все более утрачивают фотосинтетическую функцию и обретают

вторичные функции (депонирование и распределение ассимилятов, синтез веществ вторичного происхождения и др.).

Каждому **уровню структурно-функциональной** организации присущи свои специфические проявления онтогенетических изменений фотосинтеза. Только выделяя одну за другой последовательные иерархические ступени фотосинтетических систем и прослеживая развитие каждой в отдельности, можно приблизиться к истинной сложности поставленной в этой книге задачи.

Важную роль в мезоструктуре листа отводится хлоропластам.

**Развитие хлоропласта** включает согласованную последовательность синтеза пигментов, компонентов электротранспортной цепи, структурных и функциональных белков, в том числе ферментов фотосинтетического цикла. Синтез этих компонентов сопряжен с формированием мембранной системы хлоропласта.

Формируется сначала ламеллярная, затем гранальная системы пластидных мембран. Соответственно такой последовательности развития мембранной системы фс 1 формируется раньше, чем фс 2.

Старение хлоропласта проявляется в потере рибосом, накоплении малоактивных структур и соединений (пластоглобулы), в изменении липидного комплекса мембран и постепенной деструкции мембранной системы.

Развитие фотосинтезирующей клетки осуществляется как результат координированного взаимодействия двух генетических систем — генома\_ и пластома.

В процессе роста и дифференцировки клетки образуется генетически детерминированное число хлоропластов. Число пластид в клетке может отклоняться от нормы и определяется главным образом количеством и фенотипическим варьированием ядерной ДНК.

Система целого растения обеспечивает управление в онтогенезе фотосинтетической функцией на всех более низких уровнях организации. Кроме того, существует организменный уровень регуляции фотосинтеза, частично рассмотренный. Реализация генетической программы развития и формирование фенотипа на ее основе нуждаются в фотосинтетическом обеспечении функции роста и морфогенеза.

В онтогенезе растения происходит смена ярусов или поколений листьев, при этом каждый новый лист (source) оказывается в новой функциональной связи с акцептором.

Иногда лист более или менее строго специализируется на обеспечении ассимилятами ближайшего по расположению плода, колоса или вегетативного запасующего органа,

Это обстоятельство чрезвычайно важно для практического растениеводства.

Из этого положения следует несколько выводов:

- В современной земледелии продукционный процесс часто лимитируется фотосинтетическим обеспечением ростового процесса. Однако по мере оптимизации условий фотосинтеза, особенно в условиях промышленной фитотоники, все чаще ограничивающим фотосинтез фактором будет выступать не внешняя среда, а общая напряженность и направленность процессов эпигенеза. Тогда единственным путем интенсификации фотосинтеза станет эндогенная регуляция этой функции через эпигенетические процессы;
- Направленная интенсификация фотосинтеза селекционным путем должна быть сбалансирована с генетической программой развития;
- Констатация онтогенетических изменений фотосинтеза составляет лишь одну, наиболее доступную для исследователя грань проблемы.

*Гораздо менее исследована другая сторона вопроса: феногенез фотосинтетической системы в связи с иерархией регуляторных систем механизмов на всех уровнях от молекулярного до организменного. Именно*

это направление может быть основой радикальных воздействий на фотосинтез в исследовательском эксперименте и в растениеводческой практике.

### *Можно выделить три типа регуляции*

1 -Стабилизирующее регулирование — поддержание постоянства регулируемой величины. В биологических системах выражается в поддержании гомеостаза системы и относительной стабилизации скорости процессов. Уже давно было отмечено, что в фотосинтезе отчетливо выражены две противоположные тенденции: сохранять относительно устойчивое состояние при изменении внешних условий и, наоборот, изменяться при смене среды и физиологического состояния растений. Первая обеспечивает высокую стабильность работы фотосинтетического аппарата в широком диапазоне, вторая — постоянное изменение интенсивности и качественной направленности процесса в соответствии с общей тенденцией изменений среды и физиологического состояния растения.

2- Программное регулирование — изменение регулируемой величины по заданной программе. По-существу, этот тип управления составляет основу развития фотосинтетического аппарата в онтогенезе, которое, в свою очередь, является составным элементом общей генетической программы развития. Регуляция в онтогенезе обеспечивается изменением дифференциальной активности генов. Для этого вида управления характерно определенное соотношение двух типов обратной связи — отрицательной и положительной. Например, на ранних этапах онтогенеза (экспоненциальный участок кривых формирования системы) преобладает механизм положительной обратной связи, при котором увеличение выходных величин (ферментов, гормонов, хлоропластов, площади листьев) выполняет функцию усилителя регулируемого процесса. Наоборот, на поздних этапах развития фотосинтетической системы доминируют механизмы отрицательной обратной связи, различные формы автоингибирования, характерные для стареющих систем.

3. Следящее регулирование — изменение регулируемой величины в соответствии с изменением внешней среды. Этот тип управления обеспечивает адаптацию фотосинтеза к условиям среды на уровне быстрых, кратковременных изменений длительностью секунды—десятки минут (быстрое, динамическое регулирование на уровне изменения активности ферментов или условий протекания ферментных реакций) или медленных изменений длительностью часы—сутки (медленное, оперонное регулирование на уровне индукции или репрессии генов). Фенотипическая изменчивость фотосинтетического аппарата в рамках одного генотипа является следствием регуляторных процессов этого типа.

Если каждый из этих трех вариантов регуляции фотосинтеза проследить на всех уровнях от молекулярного до ценотического, то получится удивительная по совершенству и композиции система саморегуляции фотосинтеза.

## Лекция

### ***Характеристика света. Оптические свойства пигментов.***

Лучистая энергия, необходимая для растения, представляет собой энергию электромагнитных колебаний, возникающих в результате колебательных движений электронов возбужденных атомов и молекул. Лучистая энергия распространяется в виде отдельных порций - квантов, или фотонов, величина которых определяется длиной волны или частотой.

Согласно закону Эйнштейна, интенсивность фотохимических процессов зависит не от абсолютного поглощения энергии безотносительно к ее квантовой природе, а от числа поглощенных квантов определенной величины. При одном и том же поглощении энергии количество поглощенных квантов возрастает вместе с длиной волны.

Спектр солнечного света по отношению к физиологической характеристике ограничивается длинами волн от <300 до >6000 нм. Фотосинтетически активная радиация (ФАР), поглощаемая пигментами листа и обеспечивающая нормальный рост и развитие растений, находится в пределах 300—750 нм.

Короткие ультрафиолетовые лучи с длиной волны <300 нм губительны для всех живых организмов Земли. Это витацидная радиация. Ультрафиолетовые лучи с длиной волны 300—400 нм, поглощаемые на 99%, выполняют формативную роль, предотвращая чрезмерное вытягивание растений. Под действием этой радиации у растений изменяется химический состав, повышается содержание белков, витаминов.

Сине-фиолетовые лучи с длиной волны 400—500 нм, поглощаемые хлорофиллом, каротиноидами, ферментами и другими компонентами клетки, в большинстве случаев задерживают переход растения к цветению, благоприятствуют синтезу белков и влияют на химический состав растений.

Зеленые лучи с длиной волны 500—600 нм, поглощаемые на 75%, обладают минимальной активностью, физиолого-биохимические процессы сильно заторможены, и выращивание растений нерационально из-за большого расхода лучистой энергии.

Оранжево-красные лучи с длиной волны 600—700 нм обладают максимальной активностью и поглощаются только хлорофиллом на 95%. В этих лучах с максимальной скоростью совершается фотосинтез, образование листьев, формирование корнеплодов, луковиц, стеблевых утолщений, переход растения к цветению и др. При этом наблюдается максимальный урожай.

Инфракрасные лучи с длиной волны 700—1000 нм не поглощаются или поглощаются очень мало (15%) пигментами и тканями растений. Физиологического значения они практически не имеют, и поэтому их излучение называют абиотической радиацией.

Далекие инфракрасные лучи с длиной волны 1000—6000 нм, поглощаемые на 90% в основном водой, пигментами, цитоплазмой, определяют тепловой режим тканей растения. Они влияют на скорость и направление физиолого-биохимических процессов в соответствии с температурой окружающей среды. При низких температурах воздуха ( $< 20^{\circ}\text{C}$ ) они согревают ткани, а при высоких температурах ( $> 30^{\circ}\text{C}$ ) они отрицательно влияют на обмен веществ.

Видимую солнечную радиацию с длиной волны 400—720 нм растения поглощают неодинаково: мезофиты на 78%, ксерофиты на 86%, суккуленты на 88%, а растения, окрашенные антоцианами, на 92%.

В общем можно сказать, что поглощение видимой радиации растения возрастает с уменьшением широты местности, с увеличением прозрачности атмосферы, с высотой над уровнем моря, с онтогенезом и преимущественно у древесных.

Для нормального фотосинтеза, кроме воды и световой энергии, необходим углекислый газ, которого в атмосфере в среднем 0,03%. Максимальное количество его в почвенном воздухе до 0,5%, он поступает туда в результате разложения органических остатков. За счет градиента активности молекул углекислый газ накапливается на поверхности почвы, откуда конвекционными воздушными потоками поднимается вверх в атмосферу. В связи с тем что углекислый газ имеет большую плотность, чем воздух, он опускается в пониженные места на поверхности Земли. Поэтому минимальное его количество (0,006%) отмечено высоко в горах. Для поглощения углекислого газа растения имеют огромную поверхность клеток паренхимы листьев, исчисляемую гектарами. Пропуская через листья воздух, растение буквально вылавливает молекулы углекислого газа. Чтобы синтезировать 4 кг глюкозы, растение поглощает 3 м<sup>3</sup> углекислого газа из 10000 м<sup>3</sup> воздуха.

Хлорофиллы *a* и *b* различаются спектрами поглощения: у *b* полоса поглощения несколько смещена в сторону коротковолновых лучей, а в сине-фиолетовой области максимум поглощения смещен в сторону длинноволновых, т.е. красных лучей.

## *Лекция*

### ***Онтогенез листа и возрастная динамика фотосинтеза***

Развитие листа начинается с образования в периферической зоне апикальной меристемы листового бугорка — листового примордия. Серия периклиальных делений клеток в листовом бугорке приводит к закладке листа. Гистогенез листа и его развитие во времени сильно отличаются у растений разных жизненных форм. Например, у древесных растений значительная часть гистогенеза листа, совершается при формировании почек, которые после перезимовки возобновляют рост и дифференцировку в следующем году. У большинства травянистых двудольных растений гистогенез, как правило, не имеет такого перерыва.

Следом за формированием листового примордия развивается листовая пластинка. Пластинка листа формируется из так называемых маргинальных меристем, которые тянутся вдоль оси листа. Маргинальные меристемы начинают функционировать очень рано, когда примордии имеют длину меньше 1 мм. Эти меристемы дифференцируются на два тяжа — поверхностный и внутренний, которые называют маргинальными и субмаргинальными инициалами. Благодаря организованному сочетанию переклиальных, антиклиальных и косых делений клеток из маргинальных инициалей формируется верхний- и нижний эпидермис, а из субмаргинальных — палисадная и губчатая ткани мезофилла и проводящие пучки. Анатомы отмечают, что строгая идентификация маргинальной и субмаргинальной инициален оказывается затруднительной [Эсау, 1969].

Неравномерность деления и растяжения клеток в разных слоях пластинки приводит к дифференцировке разных тканей. Деление и растяжение 1 клеток губчатой паренхимы завершается раньше, чем в палисадной ткани. В эпидермисе деление клеток заканчивается раньше, чем в мезофилле. После завершения делений клетки эпидермиса очень

интенсивно и многократно увеличиваются в горизонтальной плоскости, в то время как палисадные клетки растут вертикально, что является одной из причин обособления ранее плотно сомкнутых палисадных клеток и вызывает образование межклетников. Аналогично формируются межклетники в губчатой ткани. Таким образом, разрастание эпидермальных клеток в горизонтальной плоскости в период интенсивного роста листа растаскивает клетки мезофилла и способствует формированию структуры листа, в которой уменьшается сопротивление диффузии  $\text{CO}_2$  к центрам карбоксилирования. Кроме того, это явление имеет и другое последствие — изменяется (обычно уменьшается) число хлоропластов в единице площади листа.

## Лекция

### Особенности строения листа как фотосинтетического аппарата

Функции листа, как и всякого другого органа в растительном организме, многообразны. Мы уже говорили о листе как об органе транспирации, однако главной его функцией является фотосинтез. Выполнение листом этой функции связано с содержащимися в хлоропластах фотосинтетическими пигментами. Рассмотрим прежде всего особенности строения листа как фотосинтетического аппарата.

Нижняя и верхняя эпидерма листовой пластинки, если не считать замыкающих клеток устьиц, состоит из клеток с большими вакуолями, лишенных хлоропластов. Такие клетки хорошо пропускают свет в мезофилл и, следовательно, непосредственного участия в фотосинтезе не принимают. Эпидермальные покрытые кутикулой и воском, уменьшая транспирацию,

помогают поддерживать водный гомеостаз листа. Последнее очень важно, так как скорость фотосинтеза зависит от количества воды в тканях (о чем речь пойдет дальше). С другой стороны, через кутикулу проходит в 20—30 раз меньше  $\text{CO}_2$ , чем через устьица. Создается противоречие между водным и газовым обменами, о чем мы уже упоминали, и только наличие устьиц попеременно то открывающихся, то закрывающихся и регулирующих таким образом скорость транспирации и скорость поступления углекислого газа из атмосферы, может снять указанное противоречие. Прогрессивная эволюция наземных растений была бы в сущности невозможна, если бы не было «изобретено» такое регулирующее устройство, как устьичный аппарат. Таким образом, эпидерма задерживает воду и пропускает свет.

Устьица — основные ворота для  $\text{CO}_2$ . Правда, есть наблюдения, что у некоторых растений, например у яблони, углекислый газ может поступать в лист через временные отверстия в кутикуле.

Устьица работают по принципу обратной связи:  $\text{CO}_2$  используется на фотосинтез, его концентрация в межклетниках уменьшается, устьице открывается;  $\text{CO}_2$  поступает в лист, его концентрация в межклетниках увеличивается, устьица закрываются.

Мезофилл у большинства растений состоит из столбчатой и губчатой паренхимы. В клетках мезофилла содержатся хлоропласты, здесь и происходит вся фотосинтетическая деятельность зеленого растения, поэтому важно рассмотреть особенности мезофилла и то, как он приспособлен к поглощению углекислого газа из атмосферы. Столбчатая паренхима, расположенная под верхней эпидермой, поглощает больше света, чем губчатая. Она является главной тканью, где идет фотосинтез. Для губчатой паренхимы характерно наличие межклетников. Последние, во-первых, помогают газообмену листа. Объем их составляет до 15—20% общего объема листовой пластинки. Благодаря верхней и нижней эпидерме, а также межклетникам, в листе создается внутренняя газовая среда, которая, хотя и сообщается с внешней средой при помощи устьичных щелей, практически всегда отличается от нее по своему составу. Во-вторых, межклетники значительно увеличивают внутреннюю поверхность листа: она в 7—10 раз больше, чем наружная поверхность. Следовательно, если на 1 га пашни листья всех растений имеют площадь 5 га, то поверхность, поглощающая  $\text{CO}_2$ , равна 35—50 га. Это важно в связи с небольшим содержанием углекислого газа в атмосфере (0,045%). Однако одновременно увеличивается опасность обезвоживания тканей листа. Так как фотосинтез идет главным образом в столбчатой паренхиме, ее называют ассимиляционной. Доказательством того, что столбчатая и губчатая паренхимы выполняют разные функции, являются и подсчеты числа хлоропластов в их клетках.

Так, у клещевины в одной клетке столбчатой паренхимы содержится 36, а губчатой—20 хлоропластов. Вообще число хлоропластов в клетке сильно варьирует: от 20 до нескольких сотен. В пересчете на 1 мм<sup>2</sup> поверхности листа число хлоропластов может достигать почти 1 млн. Усиленное азотное питание и хорошее водоснабжение растений вызывают увеличение размеров мезофильных клеток и число хлоропластов в них. Суммарная поверхность всех хлоропластов может превышать в десятки раз поверхность листовой пластинки, что также способствует лучшему поглощению СО<sub>2</sub>.

Таким образом, внутренняя поверхность листа, поглощающая углекислый газ и свет (о последнем речь еще впереди), во много раз больше поверхности листовой пластинки, что помогает более интенсивному протеканию фотосинтеза. Поэтому лист лучше, чем другие органы, приспособлен к выполнению фотосинтетической функции, хотя фотосинтез идет и в зеленых клетках стеблей, цветков, плодов.

Мезофилл пронизан сетью проводящих пучков, в состав которых входят сосуды, доставляющие хлоропластам воду и минеральные соли, и ситовидные трубки, отводящие от хлоропластов продукты фотосинтеза. Прямого контакта проводящих пучков с каждой клеткой нет. Поэтому в листе, как и в корне, транспорт веществ для фотосинтеза и отток продуктов фотосинтеза идет не только по специальным проводящим тканям — ксилеме и флоэме, но и по симпласту и апопласту.

В зависимости от внешних условий анатомическое строение листа может значительно изменяться. Так, соотношение между столбчатой и губчатой паренхимами в мезофилле в зависимости от освещения резко меняется. Например, при слабом освещении сохраняется только одна губчатая паренхима.

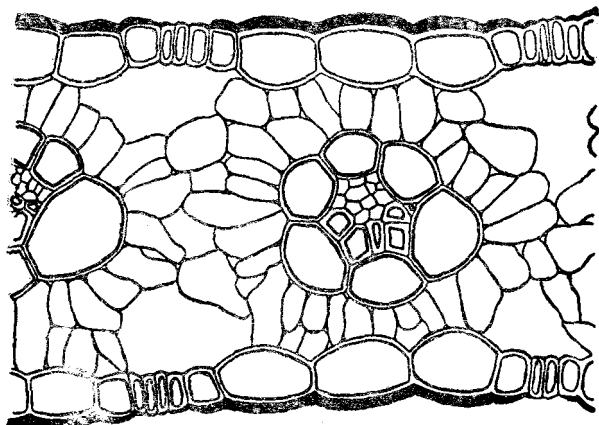


Рис. 1. Строение листовой пластинки у кукурузы — С4-растение

Еще более интересные отклонения от типичного строения листа, влияющие на фотосинтез, связаны с генетическими различиями. Для примера приведем строение листовой пластинки кукурузы или сахарного тростника. Для этих растений характерно большое количество проводящих пучков. Каждый проводящий пучок окружен одним слоем крупных клеток хлорофиллоносной паренхимы, образующих *обкладку* проводящего пучка (рис. 1). Паренхимная обкладка, в свою очередь, окружена одним или несколькими слоями мелких клеток палисадной паренхимы, между которыми имеются маленькие межклетники. Между клетками обкладки межклетников нет. Поскольку мезофилл и обкладка образуют концентрические слои вокруг проводящего пучка, хорошо видимые на поперечных срезах, такое строение получило название «кранц-анатомии». Фотосинтез идет и в клетках мезофилла, и в клетках обкладки проводящего пучка.