

Тема:ВОДНИЙ ОБМІН

Механізми транспорту води в рослині

Наземні рослини здатні створювати безперервний висхідний потік води. Він підтримується низкою механізмів, що забезпечують водообмін рослин. Водний обмін у рослин складається з трьох етапів:

- 1) поглинання води коренями;
- 2) пересування її по судинах;
- 3) транспірація (випаровування води листками).

КОРЕНЕВА СИСТЕМА ЯК ОРГАН ПОГЛИНАННЯ ВОДИ

Стан води в ґрунті

Рослина поглинає воду кореневою системою з ґрунту. Ґрунт - багатофазне тіло, яке складається з чотирьох основних компонентів: твердих мінеральних речовин, гумусу, ґрунтового розчину і ґрунтового повітря. Частина ґрунтової води є недоступною для рослин. Її ще називають зв'язаною водою. Це хімічно зв'язана вода, вода дрібних капілярів, зв'язана силікатами, глинистими мінералами, гумусом (колоїди). Воду у ґрунті утримують сили, які діють на межі розподілу різних фаз. Існують різні терміни для позначення доступності ґрунтової вологи. *Польова вологоємність* позначає максимальну насиченість ґрунту, коли низхідний рух води припиняється. *Вологість стійкого в'янення* служить показником мінімальних розмірів такого запасу, при якому рослини залишаються зів'язаними до тих пір, поки до ґрунту не надійде вода.

Під *доступною* для рослин ґрунтовою вологою розуміється та кількість води, яка нагромаджується в ґрунті від рівня вологості стійкого в'янення до польової вологоємності.

Будова кореня

Всі особливості морфології й анатомії кореня пов'язані з необхідністю поглинати воду і мінеральні речовини з ґрунту.

Частина кореня, яка росте, зазвичай, не перевищує 1 см в довжину і складається з меристеми (1-2 мм) із кореневим чохлаком та зони розтягування.

Основними функціями кореневого чохлака є:

а) захист меристеми;

б) полегшення просування в ґрунті шляхом виділення полісахаридного слизу секретуючими клітинами;

в) сприйняття геотропічного стимулу клітинами статолітами (містять статоліти) і забезпечення правильної орієнтації коренів у просторі.

Клітини меристеми постійно діляться, кожна клітина - 6-7 разів, і зразу ж починається їх диференціація. Після припинення поділу клітини кореня переходять до зони *розтягування*, де закінчується диференціація флоєми і формуються елементи протоксилеми. Диференціація тканин кореня завершується в зоні *корневих волосків*. Тут закінчується утворення головних тканин кореня: ризодерми, первинної кори, ендодерми й системи тканин центрального циліндра.

Ризодерма - одношарова тканина, яка покриває корінь ззовні. В одних видів рослин кожна клітина ризодерми має потенційну здатність утворювати кореневі волоски; в інших вона складається із двох типів клітин: трихобластів, які утворюють кореневі волоски, і атрихобластів. Основна функція ризодерми - поглинання води і мінеральних речовин. З віком ризодерма замінюється *екзодермою* і *перидермою* (корковою тканиною). У деяких рослин вона зберігається, змінюючи структуру. У трав'яних рослин *кора кореня* звичайно складається з декількох шарів живих

паренхімних клітин, розміщених між ризодермою та ендодермою. Ендодерма межує із центральним циліндром. Стінки її клітин містять лігнін та суберин і непроникні для води. Через цей шар вода рухається лише по симпласту.

До *центрального циліндра* належить комплекс тканин: перицикл, флоема й ксилема. Клітини перициклу - це зовнішній одношаровий шар (обкладка, обгортка) центрального циліндра і розміщуються під ендодермою. Вони регулюють транспорт речовин до ксилеми і флоеми. Крім того, виконують функцію твірної тканини - продукують бічні корені, а у дводольних - формують камбій і променеву паренхіму.

У зоні кореневих волосків *ксилема* представлена метаксилемою. У голонасінних функцію транспорту виконують трахеїди - довгі (0,1-12 см) гостроконечні клітини, які з'єднуються окаймованими (облямованими) порами.

У покритонасінних переважають судини - порожнисті трубки із клітинних стінок (0,1-2 м). Судини ксилеми контактують між собою і з паренхімними клітинами через окаймовані пори. Між ними немає плазмодесм. Вода і розчинені речовини з паренхімних клітин дифундують до порожнини судини через первинну клітинну стінку.

Ріст і рухова активність кореня

Щоб виконувати свої функції, корінь має здатність орієнтуватися в просторі і реагувати на градієнти життєво необхідних факторів, а також створює максимальну поверхню контакту з ґрунтом.

Проростаючи, корінь орієнтується в гравітаційному полі (Ч. Дарвін, Н. Холодний). Дія його сприймається статолітами. Дистальний кінець кореня, котрий росте, дуже чутливий до механічного тиску і проникає лише в пухкі ділянки ґрунту. Різний вміст та різна локалізація АБК призводять до цілеспрямованих вигинів кореня і різної швидкості його росту. Рух кінчика кореня полегшує кореневий чохлик. Він періодично ослизнюється і злущується.

У посушливий період корінь починає реагувати насамперед на градієнт вологості (Ю. Сакс), а вже потім - на гравітаційне поле.

При нестачі води різко збільшується поверхня поглинання за рахунок інтенсивного росту кореневих волосків. Зона кореневих волосків переміщується в ґрунті за дистальною зоною.

Поглинання води коренем та її радіальний транспорт

Найінтенсивніше вода поглинається в зонах розтягування та кореневих волосків. Основна функція кореневих волосків - збільшення всисної поверхні. Чотиримісячна рослина жита налічує близько 14 млн. корінців ($S_{\text{поверхні}} = 230 \text{ м}^2$) із 14 млрд. кореневих волосків ($S_{\text{поверхні}} = 400 \text{ м}^2$). Всисна поверхня кореневої системи в десятки разів більша від площі надземної частини, де відбувається транспірація.

Градієнт осмотичних тисків ґрунтового розчину та вакуолярного соку клітин кореня визначає напрям потоку води із ґрунту до рослини. При цьому вода завжди надходить в напрямі більш від'ємного водного потенціалу, тобто від тієї системи, де її енергія більша; туди, де її енергія менша. Корені всмоктують воду всією поверхнею, однак вище від кореневих волосків швидкість її поглинання різко зменшується в результаті скорковіння клітин.

Усмоктуючись ризодермою (епідермою), вода проходить через паренхімні клітини кори двома шляхами (по симпласту і по апопласту) відповідно до законів осмосу (за градієнтом водного потенціалу). При цьому по клітинних стінках транспорт води відбувається значно швидше.

Згодом на рівні ендодерми через наявність непроникних для води поясків Каспарі швидкий апопластичний транспорт змінюється повільним симпластичним. Цього не відбувається в зонах росту, де ще не сформовані пояски Каспарі, і в ділянках закладки бічних коренів, де ендодерма переривається. Далі на шляху до судин ксилеми через перицикл рух води натрапляє на незначний опір і, ймовірно, здійснюється апопластичним шляхом.

Таким чином, коренева система здатна активно пересувати воду в клітинах кореня в певному напрямі - крізь кореневі волоски, клітини корової паренхіми, ендодерму, перицикл до судин ксилеми осевого циліндра кореня.

КОРЕНЕВИЙ ТИСК

Механізми кореневого тиску

Вода з ґрунту до клітин ризодерми надходить в результаті різниці осмотичних тисків між клітинами корневих волосків та ґрунтовим розчином. Вода рухається пасивно в напрямку більшої концентрації осмотично активних речовин (солі, цукри тощо), тобто, в напрямку меншого водного потенціалу. Для того, щоб вода переміщувалася до клітин ризодерми, а не навпаки, у клітинах корневих волосків концентрація осмотично активних речовин (а тому і осмотичний тиск) повинна бути більшою від концентрації осмотично активних речовин ґрунтового розчину. У протилежному випадку вода з клітин кореня буде відтікати до ґрунту.

Є декілька механізмів підтримання осмотичного тиску і сисної сили клітин кореня на належному рівні. Один із них - це діяльність іонних pomp плазмалемі корневих волосків. Вони працюють за рахунок енергії АТФ і переносять іони з ґрунтового розчину крізь мембрану до цитоплазми. Таким чином у клітинах створюється більша концентрація солей, ніж у ґрунтовому розчині.

Високий осмотичний тиск і сисна сила клітин кореня може підтримуватися і в результаті надходження сюди цукрів, органічних кислот тощо.

До судин ксилеми вода також надходить завдяки осмотичним явищам. Це підтверджено експериментально.

Осмотично-активними речовинами судин служать мінеральні речовини й метаболіти, що виділяються активними іонними pompami плазмалем паренхімних клітин, які оточують судини. Це створює сисну силу більшу, ніж в оточуючих клітинах, і сприяє

транспорту води до ксилеми. Крім того, у клітинних стінках ксилеми відсутня протидія, бо вони лігніфіковані і не еластичні.

У корені одночасно можуть функціонувати два насоси: сукупність іонних pomp плазмалем кореневих волосків та сукупність іонних pomp плазмалем паренхімних клітин ксилеми.

Таким чином, у результаті активної роботи іонних насосів у корені та осмотичного надходження води до судин ксилеми в них утворюється гідростатичний тиск, названий корневим тиском. Він забезпечує підняття ксилемного розчину по судинах із кореня до надземних частин. Увесь цей механізм називають *нижнім кінцевим двигуном*. Для його діяльності необхідна енергія. Джерелом енергії служать продукти фотосинтезу (вуглеводи). За рахунок їхнього окиснення в процесі дихання утворюється АТФ. Енергія АТФ витрачається на створення певної концентрації осмотично активних речовин, яка повинна бути вищою від концентрації осмотично активних речовин ґрунтового розчину і зростати від клітин корневих волосків до судин ксилеми.

Плач рослин. Гутація. Приклад діяльності нижнього кінцевого двигуна - плач рослин. На початку весни можна спостерігати інтенсивнийтік рідини знизу ввверх через пошкодження стовбурів чи гілок. У цей період корневий тиск в основі стовбура може сягати 10 атм. При видаленні стовбура спостерігають тривале виділення ксилемного соку (пасоки). Приладнавши на пенёк манометр, можна виміряти корневий тиск.

Іншим прикладом роботи нижнього кінцевого двигуна є гутація. В результаті його діяльності пасока нагнітається в пагони і при високій вологості повітря на кінцях листків виділяються краплини вологи. Особливо це явище характерно для тропічних рослин.

ТРАНСПІРАЦІЯ І ВЕРХНІЙ КІНЦЕВИЙ ДВИГУН

Транспірація - це фізіологічний процес випаровування води рослинами. Головний орган транспірації - листок. Транспірація

буває кутикулярна (крізь кутикулу), продихова (крізь продихи) і лентикулярна (крізь сочевички).

Рослини мають велику листову поверхню. Вона полегшує поглинання CO_2 , вловлювання світла і випаровування. Вода випаровується через поверхню листків і через продихи. В результаті втрати води клітинами в них знижується водний потенціал, тобто зростає сисна сила. Це призводить до посилення поглинання клітинами листка води із ксилемних жилок і руху води по ксилемі з коренів до листків.

Так утворюється *верхній кінцевий двигун (ВКД)*. Сила ВКД тим більша, чим активніша транспірація і, таким чином, більша сисна сила клітин паренхіми. Це забезпечує рух води вгору по рослині. ВКД може працювати при повному вилученні НКД. Для його роботи використовується не метаболічна енергія, а енергія зовнішнього середовища - температура й рух повітря.

Листок як орган транспірації

Зі стебла вода рухається до листка через черешок по жилках. У міру розгалуження жилок кількість провідних елементів зменшується і дрібні жилки складаються з окремих трахеїд. Сітка їх дуже густа. У C_4 рослин наявна обкладка пучків. Трахеїди закінчуються між клітинами мезофілу. Зовні одношаровий епідерміс з кутикулою (а часом волоски й лусочки) створюють бар'єр на шляху пересування води.

Між клітинами паренхіми площа внутрішньої поверхні листка зазвичай на порядок більша від його зовнішньої поверхні. Вода в міжклітинниках випаровується з усіх відкритих ділянок мезофілу.

Транспірація складається з 2-х процесів:

- 1) руху води по жилках до клітинних стінок мезофілу;
- 2) випаровування води в міжклітинні простори з подальшою дифузією через продихи або випаровування води із клітинних стінок в атмосферу шляхом кутикулярної транспірації. Вода

рухається до поверхонь випаровування по клітинних стінках з меншою протидією, ніж по симпласту. Молекули води залишають рослину, переміщуючись (як і всередині рослини) у напрямку більш низького водного потенціалу (який тим нижчий, чим менша відносна вологість).

Види транспірації

Продихова транспірація. Продихи - головний провідний шлях для водяної пари, CO_2 і O_2 . Кількість їх та розміщення різне у різних рослин. У середньому кількість продихів коливається від 50 до 500 на 1 мм^2 . Транспірація через продихи проходить майже з такою швидкістю, як із поверхні чистої води (згідно з законом Стефана: швидкість транспірації залежить від діаметра отворів).

Кутикулярна транспірація. Інтенсивність кутикулярної транспірації сильно відрізняється у різних видів: від незначних втрат до 50%. Види хвойних і магнолієвих мають товстий шар кутикули і втрачають незначну кількість води через епідерміс. У молодих листків із тоненькою кутикулою кутикулярна транспірація становить половину всієї транспірації. У зрілих листків - лише 1/10 ч. загальної транспірації.

Деяка частина води втрачається через бруньки і репродуктивні органи. Інколи ці втрати можуть бути дуже значними (кошики соняшника, коробочки маку, плоди перцю). В результаті транспірації гілузок у зимовий час часто виникає водний дефіцит і рослини гинуть через зневоднення.

Регуляція продихової транспірації. Відкривання продихів регулюється декількома взаємодіючими механізмами. Рушійною силою зміни ширини щілини є зміна тургору замикальних клітин. У міру того, як замикальна клітина продиху осмотично поглинає воду, вона вигинається півколом і щілина збільшується. Фактори зовнішнього й внутрішнього середовища впливають на цей процес. Із зовнішніх факторів на рух продихів найбільше впливають вологість повітря й умови водопостачання, світло й температура; а із внутрішніх - парціальний тиск CO_2 у системі міжклітинників,

стан гідратації рослин, іонний баланс і фітогормони, із яких цитокінін сприяє відкриванню продихів, а абсцизова кислота - закриванню. *На стан продихів впливають* вік листків і фаза розвитку рослин, а також ендогенні добові ритми.

Дуже сильний вплив на рух продихів має ступінь забезпечення клітин водою. Розрізняють гідроактивну й гідропасивну продихові реакції. *Гідропасивне закривання* продихів пов'язане зі стискаючою дією сусідніх клітин епідермісу в умовах їх повного тургору. Гідропасивне відкривання відбувається при зменшенні цього стискування.

Гідроактивне закривання продихів відбувається, як тільки транспірація перевищить поглинання води коренями й зниження тургору в замикальних клітинах сягне критичного рівня. Ця реакція зумовлена збільшенням концентрації АБК у тканинах листка. АБК пригнічує діяльність H^+ -помп на плазмалемі замикальних клітин, у результаті тургор знижується і продихи закриваються.

На відміну від інших клітин епідермісу, замикаючі клітини містять *хлорофіл*. При доброму водопостачанні на світлі продихи відкриваються тим ширше, чим більша *інтенсивність освітлення* (діючий фактор - синє світло). *Фотосинтез* також впливає на рух продихів. При інтенсивному утворенні вуглеводів зростає сисна сила клітин і продихи відкриваються. Зворотні перетворення крохмалю в цукор також є суттєвими для змін сисної сили та тургору. Відкривання продихів зранку частково зумовлене світлом (фотоактивне відкривання).

Стан продихів залежить і від CO_2 . Якщо концентрація CO_2 в передпродиховій порожнині нижча 0,03 %, тургор замикальних клітин збільшується і продихи відкриваються. Частково з цим пов'язане ранкове відкривання продихів (зменшується кількість CO_2 в результаті фотосинтезу). Вночі в міжклітинниках концентрація CO_2 збільшується внаслідок дихання при зменшенні чи відсутності фотосинтезу - тому продихи закриваються.

У сукулентів із специфічним добовим ритмом обміну органічних кислот продиhi відкриваються вночі, коли парціальний тиск CO_2 в міжклітинниках зменшується в результаті інтенсивного утворення малату і закриваються вдень, коли при декарбоксилуванні малату вивільняється CO_2 . Таким чином, у регуляції функціональної активності продиhів беруть участь безліч факторів через прямі і зворотні зв'язки. В результаті одночасної дії цих зв'язків відбуваються незначні осциляції відкритості продиhів.

Добові коливання транспірації

У дерев, тіневитривалих рослин, багатьох злаків і т.д. з досконалою регуляцією продишової транспірації (гомойогідричні рослини) випаровування води сягає максимуму до встановлення максимальної денної температури. Далі транспірація знижується і знову може збільшуватися в передвечірні години. Такий хід транспірації спричинює незначні добові зміни осмотичного тиску і вмісту води в листках. У видів, здатних переносити різкі зміни вмісту води в клітинах протягом доби (гідролабільні види), спостерігається добовий хід транспірації з одним максимумом у полудень. В обох випадках уночі транспірація мінімальна.

Транспірація зумовлює пересування по рослині величезної кількості води і має пристосувальне значення, що тісно пов'язане не лише з водообміном, а й з іншими метаболічними процесами, зокрема фотосинтезом, диханням, мінеральним живленням. Тому в разі дослідження водного режиму різних рослин надзвичайно важливе значення має вивчення таких величин транспірації, як її інтенсивність, продуктивність тощо.

Інтенсивність транспірації - це величина, що показує, яку кількість води у грамах випаровує рослина за одну годину на одиницю S (удень - 15-250 г/м за год.; вночі - 1-20 г/м за год.).

Продуктивність транспірації - це величина, що визначає кількість грамів сухої речовини, яка утворюється при втраті 1000 г води ($\approx$ 1-8 г на 1000 г води).

Транспіраційний коефіцієнт - це кількість грамів води, яка витрачається на утворення одного грама сухої речовини ($\approx 120-150$ г на 1 г сухої речовини).

Звідси можна зробити висновок, що на синтез витрачається лише 0,2 % H_2O ; решта - на транспірацію.

РУХ ВОДИ ПО СУДИННІЙ СИСТЕМІ

Висхідний тік води здійснюється основним чином по ксилемі - розподільній системі, яка постачає всі тканини й органи рослини водою. Як згадувалося, ксилема формується з прокамбіальних клітин кореня та стебла, спочатку містить цитоплазму, а в зрілому стані - лише здерев'янілі клітинні стінки. 1-10 % води висхідного току йде по клітинних стінках живих клітин і також підтримується градієнтом водного потенціалу, створеного транспірацією. Одночасно з рухом води вгору відбувається обмін молекулами води із усіма клітинами стебла. Існує декілька теорій, які пояснюють механізм висхідного потоку води.

Теорія зчеплення

Рушійною силою висхідного току води в провідних елементах ксилеми є градієнт водного потенціалу через рослину від ґрунту до атмосфери. Він підтримується:

- 1) *градієнтом осмотичного потенціалу* в клітинах кореня (від ґрунту до судин ксилеми) у результаті активного транспорту іонів живими клітинами і
- 2) *транспірацією*.

Підтримання першого градієнта потребує затрати метаболічної енергії, на транспірацію використовується енергія сонячної радіації.

Перше забезпечує поглинання води коренем; друге - головна рушійна сила висхідного потоку води. Ця сила створює великий

від'ємний градієнт гідростатичного тиску в ксилемі, який реалізується через виникнення натягу води в судинах.

Згідно з теорією зчеплення (когезійній теорії, XIX ст.) вода в капілярних трубках судин ксилеми піднімається вгору у відповідь на присмоктувальну дію транспірації в результаті дії сил зчеплення (*когезії*) молекул води одна з одною та дії сил прилипання (*адгезії*) стовпа води до гідрофільних стінок судин. Ці сили також перешкоджають утворенню порожнин із повітрям, здатних закупорити судини. При закупорці (*емболії*) завжди є достатня кількість інтактних ниток води в інших судинах. Крім того, існує механізм відновлення безперервності водних ниток. Доведено, що опір води розриву становить 30 МПа. Цього достатньо, щоб забезпечити підйом води на 120-130 метрів.

Абсолютна швидкість руху води по ксилемі невелика: для листяних порід - 20 см³/год на 1 см²; для хвойних – 5 см³/год на 1 см² (швидкість руху крові по артеріях - 40-50 см³/с). Однак така швидкість зменшує опір рухові води.

Водообмін між ксилемою і флоемою у рослин

Завдяки висхідному потоку вода і мінеральні речовини постачаються кожній клітині надземної частини рослин. Більша частина води випаровується, а менша (~ 0,2 %) використовується на:

- 1) метаболічні реакції;
- 2) підтримання тургору клітин;
- 3) транспорт органічних речовин по флоемі.

Спрямований униз флоемний потік розчинів формується в клітинах мезофілу листків, де із клітинних стінок переходить у флоемні закінчення. Вода із клітин листка та із судин ксилеми надходить до

флоеми за осмотичним градієнтом, який виникає в результаті скупчення в клітинах флоеми цукрів та інших продуктів фотосинтезу. Низхідний флоемний потік постачає клітини кореня органічними речовинами. Закінчення пучків флоеми тут знаходяться поряд з елементами ксилеми, і вода знову за осмотичним градієнтом надходить до ксилеми. Так відбувається обмін води в провідній системі.

Значення висхідного потоку для рослин

1. Висхідний потік від кореневої системи до надземних частин служить засобом транспортування і нагромадження в надземних органах мінеральних речовин і хімічних сполук кореня.
2. Висхідний потік залежить від транспірації, а транспірація пов'язана із засвоєнням диоксиду вуглецю, що використовується у фотосинтезі. Щоб отримати CO_2 , рослина мусить віддавати воду, а зменшення втрат H_2O (закривання продихів) зменшує і притік CO_2 . У сільському й лісовому господарствах для отримання максимальних врожаїв важливо знати співвідношення між продукцією фотосинтезу і втратами води у рослині з метою їх регулювання.
3. Висхідний потік необхідний для нормального водопостачання всіх клітин і підтримання тургору. При нестачі води у клітинах відбуваються різноманітні порушення. Тому для отримання високих врожаїв у посушливих районах необхідно розвивати зрошувальне землеробство.
4. Транспірація є способом захисту рослин від перегріву.

