

ТЕМА 4 :ВОДНЫЙ ОБМЕН У РАСТЕНИЙ

ПЛАН ЛЕКЦИИ:

1. Формы воды в почве и их доступность для растений.
2. Поступление воды в растение. Двигатели водяного потока.
3. Передвижение воды по тканям корня.
4. Передвижение воды по растению.
5. Транспирация.
6. Водный баланс в растении

ЛИТЕРАТУРА :

Использованная литература:

Основная

1. Полевой В.В. Физиология растений. - М.: “Высшая школа”, 1989.
2. Лебедев С.И. Физиология растений. - М.: “Агропром”, 1988.
3. Рубин Б.А. Курс физиологии растений. – М.: “Высшая школа”, 1976.
4. Либберт Э. Физиология растений. - М.: “Мир”, 1976.
5. Лир Х., Польштер Г., Фидлер Г. Физиология древесных растений. «Лесная промышленность», М.1974г.424с.
6. Крамер П., Козловский Г. Физиология древесных растений. «Гослесбумиздат». М.1963.628с.

Дополнительная

6. Гельстон А. и др. Жизнь зеленых растений. - М.: “Мир”, 1993.
7. Кларксон Д. Транспорт ионов и структура растительной клетки. - М.: “Мир”, 1978.
8. Курсанов А.Л. Транспорт ассимилянтов в растении. - М.: “Наука”, 1976.

Формы воды в почве и их доступность для растений.

Растения как основные автотрофы в природе, продуценты биомассы Земли, находятся в особенных условиях по отношению к окружающей неживой природе. Вода поступает в растение из почвенного раствора через корневую систему и испаряется из растения через листья. Собственно весь **водный обмен в растении состоит из трех основных этапов:**

*поглощения воды из почвы,
передачи воды из корня ко всем органам растения,
испарение воды из листьев.*

Рассматривая комплекс вопросов по механизмам водного обмена, необходимо прежде всего разобраться в вопросе о формах воды в почве и образовании собственно почвенного раствора.

В почве имеются водоудерживающие силы, которые определяют притяжение воды к почвенным частицам, поэтому далеко не вся вода, находящаяся в почве доступна растениям.

Почвенный раствор обладает собственной сосущей силой, поэтому механизм поступления воды в растение прежде всего обуславливается разницей между осмотическим давлением корневого волоска и почвенного раствора. Концентрация почвенного раствора зависит от количества солей в почве, механического состава почвы, соотношения минеральных и коллоидных частиц в почве. Вода, находящаяся в почве, в зависимости от своего состояния может находиться в одной из следующих форм:

Гравитационная - это вода, заполняющая большие почвенные капилляры, попадающая в почву при дожде или поливе, быстродвигающаяся вниз в глубокие слои почвы под действием силы тяжести собственного веса. Для растений существенного значения не имеет, так как хотя и поглощается ими, но быстро уходит из зоны почвы, где располагается корневая система.

Капиллярная - это вода, заполняющая узкие капилляры и удерживаемая силами поверхностного натяжения менисков. Она находится в почве длительное время, незначительно притягивается к почвенным частицам, является наиболее доступной для растений формой.

Пленочная - это вода, покрывающая непосредственно почвенные частицы, удерживаемая на их поверхности силами молекулярного притяжения или адсорбционными силами почвенных частиц. Эта вода труднодоступна для растений, поглощается в основном растениями, приспособленными к засушливым условиям, имеющими очень высокую концентрацию клеточного сока.

Гигроскопическая - это вода, находящаяся в воздушно-сухой почве, удерживаемая внутри почвенных частиц силой свыше 100000 килопаскаль. Ее количество колеблется от 5% в песчаной почве до 14% в глинистой почве. Для растений эта вода недоступна.

Имбибиционная - это вода, находящаяся внутри коллоидных частиц почвы, вызывающая их набухание, при этом в набухшей коллоидной частице создаются значительные водоудерживающие силы. Эта форма воды характерна для торфяников. Для растений она также практически недоступна.

Очень важным моментом является соотношение скорости поглощения воды из почвы и скорости испарения воды растением. При испарении воды из листьев корневая система поглощает воду в доступной зоне, в результате чего в близлежащей почве образуется *зона иссушения*. Корневая система, разрастаясь вширь и вглубь, поглощает воду из более дальних участков почвы, но этот процесс не бесконечен и не всегда достаточно быстро происходит. Поэтому если испарение происходит со значительной скоростью, то корневая система слишком быстро поглощает воду и оказывается полностью в зоне иссушения. В этом случае наличие в почве запасов воды не обеспечивает поглощение воды растением. **Статически доступная вода оказывается динамически недоступной.**

Вода в почве будет находиться в **равновесном статическом и**

динамическом состоянии при следующих условиях:

Будет наблюдаться очень **значительное насыщение почвы корнями**, так что благодаря малым расстояниям между ближайшими корнями станет невозможным местное иссушение почвы. *Вот почему так важно обеспечить полив растениям на первых фазах развития, когда корневая система недостаточно развита.*

Будет наблюдаться **медленный ток воды через растение**, когда скорость поглощения воды корнями из почвы окажется равной скорости восстановления исходного содержания воды в местах иссушения. *Вот почему значительную роль играет влажность воздуха, поэтому освежительные поливы в виде дождевания часто рекомендуются в качестве элемента технологии при возделывании культур в южном засушливом климате.*

Для различных видов растений (засухоустойчивых или влаголюбивых) оптимальное значение влажности почвы может варьировать в достаточно широких пределах. Кроме того, для одного и того же вида растения в разные фазы его развития этот показатель также может различаться. Более того, семена растений обладают настолько большой сосущей силой, что способны при прорастании даже использовать недоступную гигроскопическую форму воды.

Наиболее важным показателем, характеризующим почву, является **влагоемкость** почвы. *Влагоемкость почвы - это величина, количественно характеризующая водоудерживающую способность почвы.*

Водоудерживающая способность почвы - это свойство почвы удерживать в себе то или иное количество влаги от стекания действием капиллярных и сорбционных сил.

Различают следующие разновидности влагоемкости:

- общую,
- полную,
- капиллярную или относительную,
- полевую или предельную или наименьшую,
- максимальную молекулярную.

Для определения необходимости полива чаще всего используют понятие предельной полевой влагоемкости (ППВ). Поливы назначают при показателе влажности почвы равном 70-75% от предельной полевой влагоемкости.

Поэтому мы дадим определение именно этой разновидности влагоемкости, о подробнее о других разновидностях влагоемкости информацию можно получить из курса почвоведения.

Полевая или наименьшая или предельная влагоемкость - это *наибольшее возможное содержание подвешенной влаги в данном слое почвы в ее естественном сложении при отсутствии слоистости и подпирającego действия грунтовых вод, после стекания всей гравитационной влаги.*

Вторым существенным показателем для характеристики влажности почвы является **коэффициент завядания**. **Коэффициент завядания** для данной почвы - это такая величина влажности почвы при которой в специально поставленных опытах наступает длительное завядание растения. Этот показатель зависит только от типа почвы. Чем легче почва (песчаные,

супесчаные), тем полнее используется растениями имеющаяся в ней вода, собственная влагоемкость почвы при этом меньше, т.е. меньше воды находится в виде мертвого запаса, недоступного растениям. Наоборот, влагоемкость тяжелых глинистых почв выше, значит и мертвый запас воды в ней больше.

Поступление воды в растение. Двигатели водяного потока.

Корневая система распространяется в почве в вертикальном и горизонтальном направлениях. Особенности распространения зависят от видовых особенностей растения. Так, у пустынных растений корневая система распространяется вглубь на десять (а отдельные виды и на большее количество) метров, а у теневыносливых растений, растущих в нижнем ярусе леса, корневая система в основном располагается в ярусе до 0.5 метра, но вширь может занимать несколько квадратных метров.

Поступление воды в корневую систему растения и *перемещение ее по тканям корня* осуществляется путем **пассивной диффузии**. Поступление идет по градиенту концентрации, поэтому если в почве концентрация почвенного раствора выше, чем концентрация клеточного сока, то вода будет диффундировать не в растение, а из него, и наступит гибель растения. Такая ситуация может сложиться в результате передозировки минеральных удобрений, небрежного внесения минеральных удобрений, когда они рассыпаются неравномерно.

Корневая система имеет поглощающую или всасывающую зону - это зона корневых волосков. Поступив в клетку корневого волоска вода становится частью живой системы - клетки растения - и подчиняется закономерностям, действующим в живой клетке. Передвижение по растению определяется двумя основными двигателями водного потока в растении:

нижним двигателем водного потока или **корневым давлением**,
верхним двигателем водного потока или **присасывающим действием атмосферы**.

Корневое давление создается при переходе воды из коры корня в сосудистую систему корня при прохождении воды через пропускные клетки перицикла, из которых вода под давлением как бы впрыскивается в сосуды ксилемы. Доказательством этого служат явления **гуттации** и "**плача растений**".

Гуттация - это выделение капельно-жидкой влаги листьями через гидатоды в условиях затрудненного испарения.

Плач растения - это вытекание пасоки (воды с растворенными в ней минеральными веществами, находящейся в ксилеме) из стеблей растений со срезанными побегами. Механизм образования корневого давления по-видимому состоит из двух аспектов:

переноса воды по законам осмоса,
дополнительной сократительной деятельности актомиозиновых белков, находящихся в перицикле и паренхимных клетках корня.

Присасывающее действие атмосферы определяется концентрацией водяных паров в атмосфере. Этот показатель в атмосфере почти всегда меньше, чем в листе растения, за исключением условий повышенной влажности

воздуха, например, во время дождя, тумана.

Определяющую роль в формировании верхнего двигателя водяного потока в растении играет водный потенциал Γ (фэга).

Водный потенциал Ψ выражает способность воды в данной системе, в том числе в почвенном растворе, или в клетке растения, или в атмосфере, совершить работу по сравнению с той работой, которую при тех же условиях совершила бы чистая вода.

Водный потенциал, являясь фактически мерой активности воды, определяет *термодинамически возможное направление ее транспорта*. Молекулы воды всегда перемещаются от более высокого водного потенциала к более низкому, подобно тому, как вода течет вниз. Водный потенциал имеет размерность энергии, деленной на объем, поэтому его выражают в барах или паскалях (1 атмосфера = 1,013 бар = 10^5 Па. 10^6 Па равны 1 мегаПа)

Химический потенциал воды - μ_w - это величина, производная от активности воды. Она выражает максимальное количество внутренней энергии молекул воды, которое может быть превращено в работу, измеряется в Дж·моль⁻¹ и рассчитывается по уравнению:

$$\mu_w = \mu_w^0 + RT \ln a_w, \text{ где}$$

μ_w^0 - химический потенциал чистой воды (принят равным нулю), R - газовая постоянная, T - абсолютная температура, a_w - активность воды в системе.

В системе "почвенный раствор - растение - атмосфера" водный потенциал изменяется от самого высокого значения в почвенном растворе до самого низкого в воздухе. Вода переходит из растения в окружающий воздух в парообразном состоянии. В мезофилле листа имеются обширные межклеточные пространства и каждая клетка мезофилла хотя бы одной стороной граничит с таким межклетником. Вследствие испарения воды с влажных клеточных стенок воздух в межклетниках насыщен водяными парами, часть которых через устьица выходит наружу.

Передвижение воды по тканям корня.

Вода поглощается корневым волоском как пассивно (по законам осмоса), так и активно. Проникнув в корневой волосок, далее вода поступает в эндодерму. Переход воды по клеткам паренхимы корня до эндодермы осуществляется также по законам осмоса.

По Д.П. Сабину переход воды внутри клетки и из клетки в клетку обуславливается разностью осмотического давления. В клетке всегда поддерживается такое состояние, когда в одной части протопласта **A** непрерывно проходят реакции синтеза, образования веществ, вследствие чего увеличивается концентрация веществ, а, следовательно, и осмотическое давление, в другой же части протопласта **B** происходит постоянное превращение осмотически активных веществ в осмотически неактивные (например глюкозы в крахмал), вследствие чего осмотическое давление в этой части клетки уменьшается. Возникающий ток воды и обуславливает

возникновение гидростатической силы и передачу воды внутри клетки и от клетки к клетке.

Большая часть биокolloидов клетки принадлежит к гидрофильным соединениям, способным к обратимым изменениям степени своей оводненности. Поглощая воду, коллоидная мицелла **набухает**, при отдаче же ею воды происходит **отбухание**. При этом в клетке развиваются весьма значительные силы, достигающие иногда сотен атмосфер.

Сила, которую нужно приложить к коллоидной системе, чтобы предотвратить поглощение ею воды, называется **давлением набухания**. Этому свойству биокolloидов принадлежит важная роль в процессах поглощения протоплазмой воды, в передаче воды в вакуоль и в выделении воды клеткой.

При прорастании семян, например, обусловленном только явлением набухания, поглощение воды идет с силой до 10^5 килопаскаль.

Эндодерма - самый внутренний слой первичной коры, облегающий центральный цилиндр, часть эндодермы представлена тонкостенными клетками, называемыми **пропускными**. Именно через эти клетки вода под давлением проникает из клеток коры корня в центральный сосудистый цилиндр (ксилему).

Корневое давление зависит:

от условий влажности почвы (чем больше гидромодуль почвы, т.е. количество воды на единицу площади, тем интенсивнее идет поглощение воды растением),

от температуры почвы (ниже 12°C и выше 30°C поглощение воды замедляется),

от аэрации почвы (так как при нарушении аэрации ухудшается процесс дыхания, т.е. получения энергии клеткой, а, значит, и поглощения и передачи воды).

4. Передвижение воды по растению.

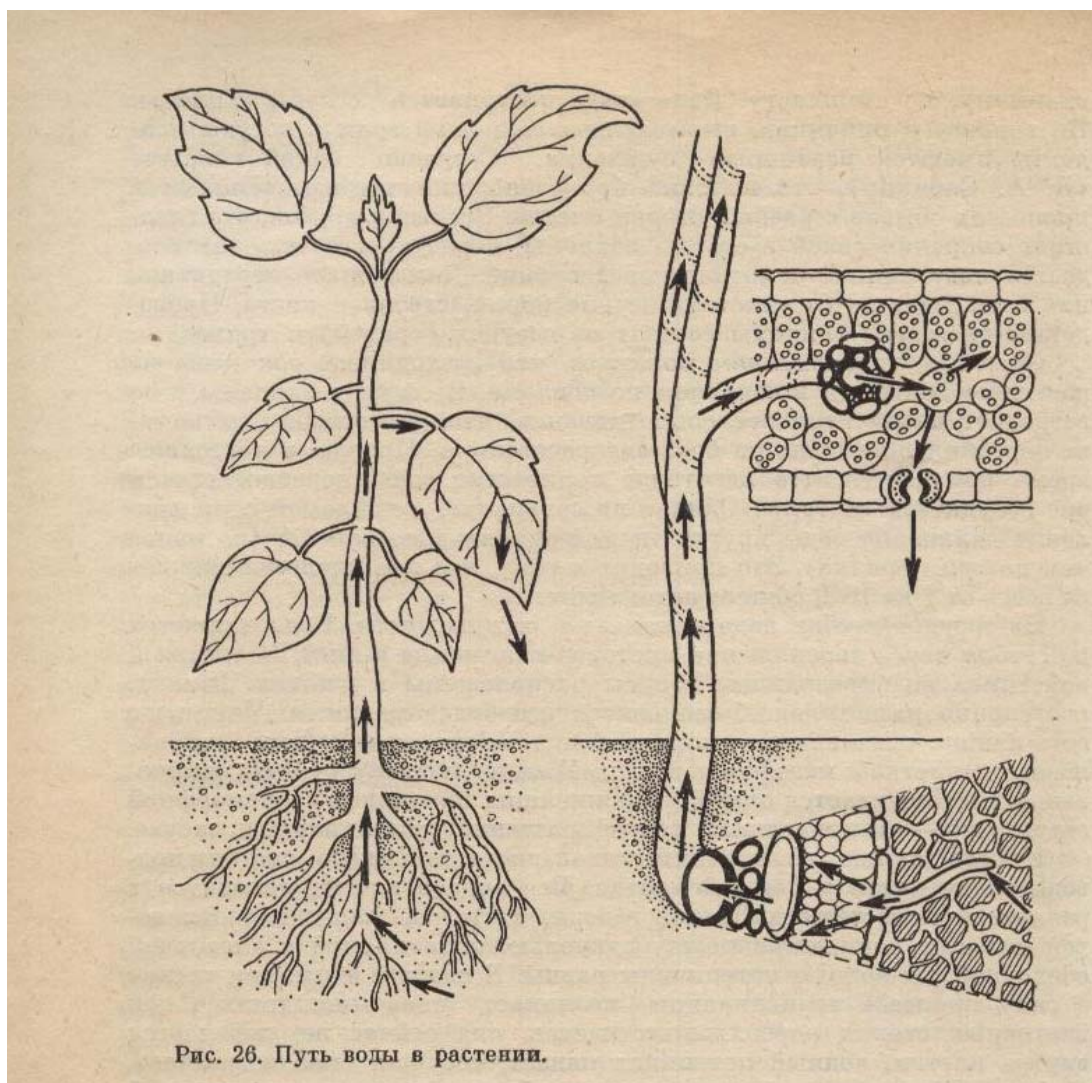


Рис. 26. Путь воды в растении.

При передвижении по клеткам паренхимы корня вода обогащается минеральными веществами и в таком составе попадает в клетки ксилемы, скелетной основой которой являются сосуды и трахеиды. Сосуды, у которых нет протоплазмы, обладают высокой сосущей силой, пропорциональной осмотическому давлению содержащегося в них раствора.

Находящаяся в сосудах и трахеидах вода имеет форму тончайших нитей, которые своими верхними концами как бы подвешены к испаряющим клеткам листьев, а нижними концами упираются в паренхимные клетки корня. Для того, чтобы вода передвигалась вверх, необходимо, чтобы испаряющие клетки обладали достаточной величиной сосущей силы. В отсутствие этого условия возникает ток воды в сосудах в обратном направлении.

За счет того, что в атмосфере почти всегда содержится воды меньше, чем в растении, определяется явление отрицательного водного потенциала и, следовательно, сосущей силы атмосферы. Сосущая сила в испаряющих клетках достигает 2-4 тысяч килопаскаль.

Удерживание воды в сосудах ксилемы в виде нитей обуславливается силами **когезии** и **адгезии**.

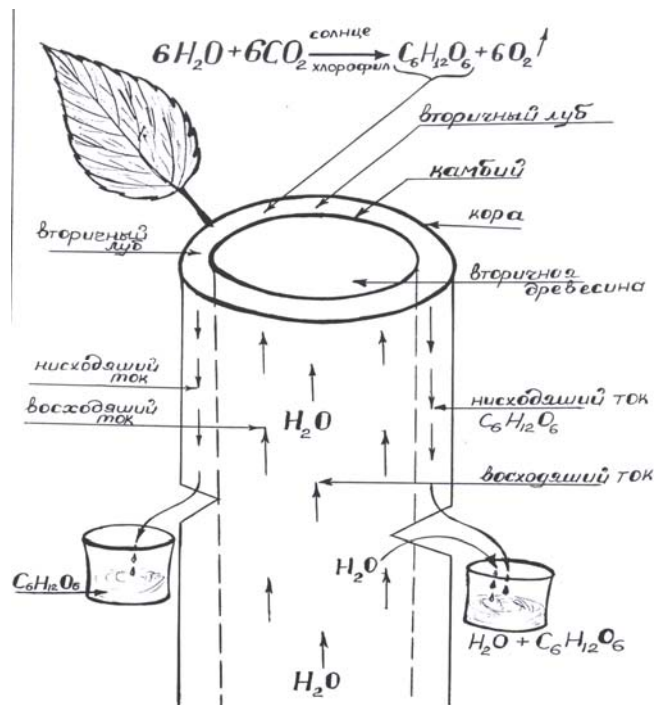
Когезия - это прочное сцепление молекул воды между собой.

Адгезия - это прилипание молекул воды к гидрофильным стенкам клеток ксилемы.

При передвижении воды в клетках ксилемы возникает электрический заряд вдоль поверхностей раздела клеток (по мембранам). Электроосмос определяется наличием проницаемых мембран с системой пор разной величины и постоянной диффузии электролитов, которыми и является передвигаемая по ксилеме пасока (вода и растворенные в ней минеральные вещества).

Состав пасоки сильно варьирует в зависимости от вида растения и фазы его вегетации и фазы органогенеза. Пасока однолетнего травянистого растения и многолетнего древесного растения безусловно сильно отличаются друг от друга, так же как и пасока у одного и того же растения весной, летом и осенью. У ряда древесных растений человек использует весеннюю пасоку в своем питании (березовый сок, кленовый сок).

СХЕМА ПЕРЕДВИЖЕНИЯ ВОДЫ В РАСТЕНИИ



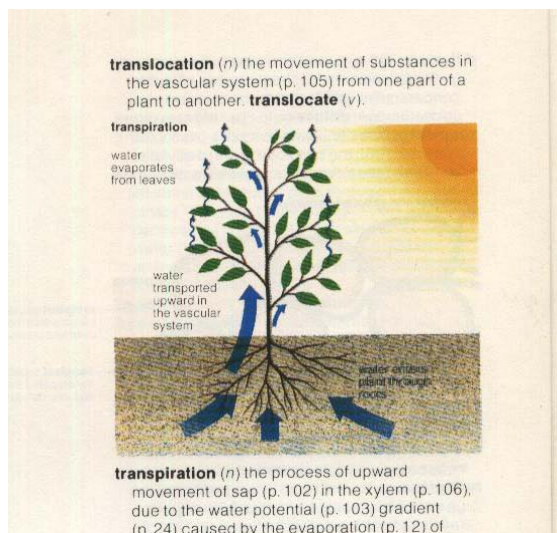
Пасока, выделяющаяся при гуттации, имеет в своем составе очень мало минеральных веществ и сахаров, поскольку происходит их естественная фильтрация при прохождении пасоки через эпитему (ткань, выстилающую воздушную полость гидатоды).

Транспирация.

Завершающей частью водного обмена растений является транспирация, или испарение воды листьями, то есть верхний двигатель тока воды в растении. Это явление с физической стороны представляет собой процесс перехода воды в парообразное состояние и диффузию образовавшегося пара в окружающее пространство.

Транспирация выполняет в растении следующие основные функции: это верхний двигатель тока воды,

это защита от перегрева,
 это нормализация функционирования коллоидных систем клеток листа.
 Транспирация характеризуется следующими показателями:
 интенсивностью, продуктивностью и коэффициентом.



Интенсивность транспирации - это количество воды, испаряемой растением с единицы листовой поверхности в единицу времени. Выражается формулой:

$$T_p = \frac{\Delta C \cdot g \cdot H_2O}{\sum r} \text{ м}^2 \cdot \text{час},$$

где T_p - интенсивность транспирации, ΔC - градиент концентрации водяного пара между транспирирующей поверхностью и окружающим воздухом, $\sum r$ - сумма диффузионных сопротивлений листа (устычного, кутикулярного и сопротивления пограничного слоя).

Сопротивление пограничного слоя зависит *от ветра*, при отсутствии ветра оно максимально, чем больше ветер, тем оно меньше.

Устьичное диффузионное **сопротивление** зависит от *степени открытия устьиц*.

Кутикулярное диффузионное **сопротивление** зависит от *толщины кутикулярного слоя*, чем она больше, тем больше сопротивление.

Продуктивность транспирации - это количество созданного сухого вещества на 1 кг транспирированной воды. В среднем эта величина равна 3 г/1 кг воды.

Транспирационный коэффициент показывает сколько воды растение затрачивает на построение единицы сухого вещества, т.е. этот показатель является величиной, обратной продуктивности транспирации и в среднем равен 300, т.е. на производство 1 тонны урожая затрачивается 300 тонн воды.

Очень важным моментом в процессе транспирации является действие

абиотических факторов окружающей среды: влажности атмосферного воздуха и температуры воздуха.

Чем менее влажен атмосферный воздух, т.е. чем меньше его водный потенциал, тем интенсивнее будет идти транспирация. При 100% влажности воздуха его водный потенциал равен нулю. Уже при снижении влажности воздуха на 1-2% его водный потенциал становится отрицательной величиной, а при снижении влажности воздуха до 50% показатель водного потенциала выражается отрицательной величиной порядка 2-3 сотен бар в зависимости от температуры воздуха. При этом в клетках листьев показатель водного потенциала, как правило, выше нуля, поэтому диффундирование воды из межклетников в атмосферу наблюдается почти всегда.

Чем выше температура воздуха, тем выше будет и температура листа, при этом температура внутри клеток листа может быть на 10°C выше, чем в атмосфере. Происходит нагрев воды, находящейся в листе, что также способствует процессу испарения.

Регулировка транспирация происходит в растении по двум механизмам:

- устыичная регуляция,
- внеустыичная регуляция.

Наиболее существенной является **устыичная регуляция**, которая определяется как некоторыми физическими закономерностями, так и влиянием ряда факторов внешней среды и внутренней биохимией клеток листа.

С физической точки зрения основой испарения из устьица является физический механизм испарения с ограниченных поверхностей очень маленькой площади. При этом имеет значение **величина снижения упругости водяного пара (F-f)** и **расстояние (l)**, на протяжении которого поддерживается эта **разница**, которая определяет **градиент дефицита насыщения**.

$$\Delta D = - \frac{F-f}{l}$$

При этом скорость испарения **V** будет пропорциональна градиенту насыщения, а **A** - постоянная, определяемая прочими условиями, влияющими на скорость испарения:

$$V = A - \frac{F-f}{l}$$

Поскольку речь идет об ограниченных поверхностях (устыице), то краевое испарение за счет меньшей величины l_2 будет выше, чем в центре, т.е.:

$$\frac{F-f}{l_2} > \frac{F-f}{l_1}$$

Применительно к испарению с площади круга формула скорости

испарения принимает вид

$$V = k R^2,$$

где k - значение всех прочих факторов, определяющих скорость испарения, а R - радиус круга.

При испарении с малых поверхностей, когда доля участия краевого испарения значительна, формула видоизменяется в

$$V = k R^n,$$

где n - положительное число между 1 и 2, т.е. $2 > n > 1$. В случае малых площадей, таких как отверстие устьичной щели, n становится равным 1. Таким образом определяющим становится фактор k , т.е. суммарное значение факторов окружающей среды и суммарное количество устьиц на листе.

В устьичной транспирации ведущими факторами являются:

количество устьиц на единицу листовой поверхности,
форма листа (чем более причудлива форма листа, тем больше его площадь, а, значит, и количество устьиц),

наличие ионов K^+ (чем выше концентрация, тем больший приток воды в замыкающие клетки устьица и тем шире устьичная щель),

наличие абсцизовой кислоты (чем выше концентрация этого гормона старения, тем меньше раскрытие устьица) (пример - мутант томата *wilty*),

концентрация углекислого газа в подустьичной полости (чем ниже концентрация, т.е. меньше 0,03%, находящихся в воздухе, тем больший приток воды в замыкающие клетки устьица и тем шире устьичная щель),

наличие солнечного света (на свету крахмал превращается в простые сахара, т.е. концентрация клеточного сока выше, поэтому наблюдается больший приток воды в замыкающие клетки устьица и раскрытие устьичной щели),

наличие и скорость ветра (непосредственно к испаряющей поверхности прилегает слой воздуха, в котором водяной пар постепенно испаряется далее в атмосферу, при этом в безветренную погоду скорость испарения выражается линейной зависимостью между дефицитом насыщения воздуха и расстоянием от испаряющей поверхности. Однако, при наличии ветра, который "сдувает" испаряющиеся молекулы воды, происходит увеличение дефицита насыщения воздуха. Возле поверхности листа сохраняется лишь небольшой ламинарный слой (dS), сохраняющийся и при сильном ветре, где можно наблюдать линейную зависимость дефицита насыщения от расстояния).

Внеустьичная транспирация определяется количеством и размерами межклеточных пор в кутикуле листа. Радиус клеточных пор очень мал, составляет около $100-200 \text{ \AA}$, т.е. около $0,00001 \text{ мм}$, однако в листе имеющем много кутикулярных пор скорость испарения снижается достаточно значительно, иногда почти в два раза.

Различают три вида **движения устьиц** (закрытие и открытие устьиц):

фотоактивные (под действием солнечного света),
гидроактивные (при потере воды),
гидропассивные (при дожде из-за набухания клеток эпидермиса и сдавливания устьичных клеток).

Суточный ход транспирации у всех растений определяется максимальной транспирацией в утренние часы и минимальной - в полуденные. При этом весьма существенное значение имеют и такие факторы, как температура почвы и воздуха, влажность почвы и воздуха, интенсивность солнечного излучения, наличие ветра.

Сезонный ход транспирации у многолетних растений определяется фазами развития растения.

Водный баланс в растении.

Водный баланс в растении поддерживается тогда, когда скорость поглощения воды равна скорости ее испарения. Обычно водный баланс в растении меняется в течение суток, при этом он зависит от уровня агротехники при выращивании растений, т.е. от уровня орошения и удобрения. Несбалансированность поступления и испарения воды проявляется в наличии водного дефицита, который наблюдается, как правило, у растений днем и отсутствует ночью.

В практике сельского хозяйства используются приемы, снижающие водный дефицит у растений: Использование освежительных поливов, Использование антитранспирантов.

Антитранспиранты делятся на две разновидности:

вещества, вызывающие закрытие устьиц (абсцизовая кислота, фенилмеркурацетат),

вещества, образующие пленки на листьях (полиэтилен, латекс)

ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОПРОВЕРКИ :

1. Назовите формы воды находящиеся в почве
2. Назовите этапы водного обмена у растений
3. Что такое коэффициент завядания и от каких факторов зависит корневое давление ?
4. Объясните термины когезия и адгезия .
5. Назовите функции транспирации .
6. Что такое интенсивность и продуктивность транспирации ?
7. Какие механизмы регулируют транспирацию ?
8. Назовите ведущие факторы устьичной транспирации
9. Что такое водный баланс в растении ?

БЛАГОДАРИЮ ЗА ВНИМАНИЕ !

