

ТЕМА:
**ТЕОРЕТИЧНІ ОСНОВИ ВОДООБМІНУ РОСЛИННОГО
ОРГАНІЗМУ**

- 1. Розподіл води в організмі, її властивості і фізіологічна роль. Форми води в рослинних клітинах.*
- 2. Термодинамічні основи водообміну рослин.*
- 3. Загальна характеристика водообміну рослинного організму, двигуни водного потоку.*
- 4. Особливості кореневої системи як спеціалізованого органу поглинання води.*
- 5. Транспорт води в рослині. Нижній кінцевий двигун.*

**1. РОЗПОДІЛ ВОДИ В ОРГАНІЗМІ, ЇЇ ВЛАСТИВОСТІ І
ФІЗІОЛОГІЧНА РОЛЬ. ФОРМИ ВОДИ В РОСЛИННИХ
КЛІТИНАХ**

Якщо згадати історію розвитку фізіології рослин, то як експериментальна наука вона почалась від дослідів Яна Батіста ван Гельмонта (1579-1644) з живлення рослин у першій половині XVII ст. Він вважав, що єдиним поживним субстратом для рослин є вода. Він посадив гілку верби в кадку з землею, суха вага якої дорівнювала 200 фунтів (1 фунт = 16 унцій, 1 унція = 28,35 г). Вербу поливали дощовою водою і дерево прекрасно росло. Через 5 років рослина збільшилась у своїй вазі на 164 фунти 3 унції. Земля за 5 років втратила в своїй вазі лише 2 унції. Звідси і був зроблений висновок про основне джерело живлення рослин. Він глибоко помилявся та, не дивлячись на це, його водна теорія живлення рослин протрималась майже до кінця XIX ст. Тільки в 1889 р. через 245 років після смерті Гельмонта, йому поставили пам'ятник з надписом: «За корисні для науки помилки».

Звісно вода має важливе значення у житті всього живого. В тканинах рослин вода складає 70-95% від сирової маси. У рослин суходолу цитоплазма містить 85-90 % води, корені – 75-95 %, плоди – 84-95 %, насіння 5-15% води.

Усі відомі на Землі форми життя не можуть існувати без води. При зниженні вмісту води в клітинах і тканинах до критичного рівня (наприклад, у спор, у насіння при їх повному дозріванні) живі структури переходять у стан анабіозу.

Вода виконує такі **функції**:

1. Є середовищем в якому відбувається життєдіяльність рослинних організмів.
2. Вода – безпосередній учасник багатьох хімічних процесів (ферментативних, процесів гідролізу, фотосинтез, дихання).
3. Виконує транспортну функцію: зв'язує між собою різні клітини, тканини, органи, рослину з ґрунтом і атмосферою, що забезпечує гомеостаз і функціонування організму як єдиного цілого.
4. Вода разом з білками складає основу структури цитоплазми.
5. Це фактор, що забезпечує тургор, а отже форму тканин, органів, цілісних рослин.
6. Стабілізує температуру рослинного організму.

Значення води визначається її **властивостями**.

В природі вода може знаходитись в 3-х агрегатних станах: твердому, рідкому, газоподібному.

У молекулі води зі сторони атомів водню зосереджено надлишковий позитивний заряд, тоді як зі сторони кисню – від'ємний. Завдяки тому, що в молекулі води різнойменні заряди просторово розділені, вона в цілому є диполем.

Притягання протилежних зарядів призводить до виникнення *водневих зв'язків* між молекулами води.

Кожна молекула води може бути зв'язана чотирма водневими зв'язками відповідно з чотирма сусідніми молекулами, в результаті чого виникає пентагональна структура.

Згідно з сучасними уявленнями, в основі будови води лежить впорядкована структура, що становить кристалічну решітку.

Квазікристалічна (від лат. quasi — ніби, немовби) структура води є головною ознакою, за якою її відрізняють від інших рідин.

Універсальність води як розчинника зумовлена полярністю її молекул і здатністю утворювати водневі зв'язки. Кристали неорганічних солей розчиняються завдяки гідратації йонів цих солей. Добре розчиняються у воді також органічні речовини з карбоксильними, гідроксильними та іншими групами яких вода утворює водневі зв'язки.

Фізіологічна функція води визначається насамперед її фізичними властивостями. Вода — найбільш аномальна речовина, хоча і прийнята за еталон міри густини (щільності) та об'єму для інших рідин. Всі речовини збільшують об'єм під час нагрівання, зменшуючи при цьому свою густину (щільність). Однак у разі тиску в 1 атм (0,1013 МПа) у води в проміжку від 0 до 4 °С за підвищення температури об'єм зменшується і максимальна густина її спостерігається при 4 °С. Ця властивість води має вирішальне значення для життя організмів у різних водоймах, оскільки в іншому разі вода в них охолола б до 0 °С і перетворилася на лід. Завдяки такій аномалії при охолодженні водойм густина води на поверхні підвищується, оскільки першими охолоджуються її поверхневі шари. Охолоджені шари води, як більш важкі, спускаються вниз доти, доки температура води на всій глибині не досягне межі густини, тобто 4 °С. У разі подальшого охолодження вода стає легшою і тому не опускається на дно, тобто не перемішується з глибинними шарами, захищаючи їх від охолодження до більш низької температури. За 0 °С водойма вкривається льодом.

Під час замерзання об'єм води різко зростає, а під час танення льоду — різко зменшується. Об'ємні зміни води у разі замерзання — найважливіший фактор впливу на материнські породи в процесі формування ґрунту. За таких умов розвивається тиск до 2400 атм, який руйнує гірську породу.

Результатом наявності водневих зв'язків є такі аномалії води порівняно з іншими рідинами, як досить висока температура кипіння (100 °С) і найбільша порівняно навіть із твердими тілами *питома теплоємність*. Величина теплоємності води (тобто кількість тепла, необхідного для підвищення температури на 1 °С) в 5... 10 разів вище, ніж у інших речовин. Температура кипіння води зростає з підвищенням тиску, а температура замерзання 0 °С при цьому знижується.

Висока теплоємність води захищає рослини від різкого коливання її власної температури у разі підвищення температури повітря, а *висока теплота пароутворення* (2,3 кДж на 1 г) забезпечує терморегуляцію організмів.

Воді властивий виключно *високий поверхневий натяг* за рахунок потужних сил зчеплення (*когезії*) між її молекулами (вищий поверхневий натяг є лише у ртуті). Для води характерна також

властивість прилипання (*адгезії*), яка проявляється у разі підняття її проти гравітаційних сил, наприклад в тканинах дерев. Різко виражена здатність до адгезії має важливе значення під час взаємодії води з іншими компонентами клітини.

Вода має також високу *теплопровідність*, що дає змогу їй випаруватись навіть за 0 °С.

Ще однією важливою властивістю води є її *здатність розчиняти гази*.

Форми води в рослинних клітинах

В клітині міститься багато заряджених іонів а також біополімерів, які мають в своєму складі заряджені групи. Оскільки молекула води є диполем: один полюс заряджений негативно, інший – позитивно, це впливає на стан її в клітині. Взаємодія води з іонами, або *гідратація*, являє собою орієнтацію молекул води в електростатичному колі іона. При гідратації катіона молекули води орієнтуються всередину комплексу негативно зарядженими полюсами, аніону – позитивно зарядженими.

Розрізняють таку внутрішньоклітинну воду:

1. Осмотично-зв'язану – вода, зв'язана іонами та низькомолекулярними сполуками.

2. Капілярно-зв'язану – вода, яка знаходиться в клітинних стінках та судинах.

3. Імобілізовану (структурно-зв'язана) – вода, молекули якої є механічно захоплені іншими молекулами (така вода в насінні).

4. Колоїдно-зв'язану – вода, зв'язана як з внутрішніми, так і з розташованими на поверхні групами біополімерів (ця вода забезпечує стійкість в стресових ситуаціях).

5. Вільну – чиста, без будь-який домішок вода з високою рухливістю

Активним учасником фізіологічних процесів є осмотично-зв'язана та так звана вільна вода.

2. ТЕРМОДИНАМІЧНІ ОСНОВИ ВОДООБМІНУ РОСЛИН

Переміщення води по рослинних клітинах і тканинах підкоряється законам термодинаміки, в основі яких лежать процеси дифузії і осмосу.

Дифузія – спонтанний процес, що зумовлює переміщення будь-якої речовини з однієї області в сусідню, де концентрація даної речовини менша.

На шляху в клітину вода чи інші розчинники проникають крізь мембрану, а у вакуоль – через тонопласт. Вони як відомо, характеризуються вибірковою проникністю або напівпроникністю. Рух води через напівпроникну мембрану називають *осмосом*. Причиною осмосу є різниця концентрацій розчинів по обидва боки мембрани. Водний розчин з високою концентрацією розчиненої речовини називається *гіпертонічним*, низьким – *гіпотонічним*. Вода в результаті осмосу переходить крізь мембрану з гіпотонічного розчину в гіпертонічний, тобто в бік розчину з більшою концентрацією розчиненої речовини. Цей процес йтиме до тих пір поки концентрація обох розчинів не вирівняється. Концентрація розчинів за умов рівноваги називається *ізотонічною*. Для досягнення рівноваги необхідно прикласти до розчину розділеного мембраною, певний тиск – це так званий *осмотичний тиск*. Осмотичний тиск розчинів визначається концентрацією частинок (молекул, іонів) розчиненої речовини. Чим концентрованіший розчин, тим вищий осмотичний тиск. Речовини, які впливають на осмотичний тиск розчину називають осмотично активними – це органічні кислоти, амінокислоти, цукри, солі.

Надходження води в клітину залежить не лише від різниці осмотичного тиску внутрішнього та зовнішнього розчинів. Надходячи в клітину та вакуоль вода цим самим збільшує об'єм останньої, яка тисне на цитоплазму, змушуючи протопласт притискатись до клітинної оболонки. Клітинна оболонка розтягується, клітина при цьому переходить в напружений стан – *тургор*. Тиск протопласту на клітинну оболонку отримав назву *тургорного*. Водночас виникає однакова за величиною протидія клітинної оболонки на протопласт – це потенціал тиску. Потенціал тиску по абсолютній величині дорівнює тургорному тиску, але протилежна йому за знаком. Тиск клітинної оболонки на протопласт протидіє подальшому надходженню води в клітину.

Таким чином, різниця між осмотичним тиском клітинного соку і протидією клітинної оболонки (тургорним тиском) визначає надходження води в клітину в кожний даний момент. Це всисна сила: $S=P-T$.

Осмо́с води з однієї системи в іншу залежить від різниці їх у вільній енергії.

Вільною енергією називають частину внутрішньої системи енергії, яка може бути використана для виконання роботи. Вільна енергія 1 моля речовини має назву **хімічний потенціал**.

Хімічний потенціал чистої води називають **водним потенціалом** (ψ_{H_2O} – “псі”). Він характеризує здатність води дифундувати, випаровуватися або поглинатися і виражається в Паскалях. Найвища величина водного потенціалу – у хімічно чистій воді і дорівнює нулю. Тому водний потенціал будь-якого розчину – від’ємна величина. Збільшення концентрації розчинених речовин у воді, (а отже, зменшення концентрації води) зменшує її водний потенціал, тому чим концентрованіший розчин, тим більш від’ємний її водний потенціал. Молекули води переміщуються завжди в напрямку від більш високого водного потенціалу до більш низького (від менш від’ємного до більш від’ємного). Та компонента водного потенціалу, яка визначається концентрацією розчиненої речовини *називається осмотичним потенціалом*. Осмотичний потенціал – це величина, що дорівнює осмотичному тиску, але має від’ємне значення.

$$\Psi = RTci \times 10^{-3}, \text{ де}$$

R – газова стала (8,311441 Дж · моль⁻¹ · К⁻¹);

T – абсолютна температура за Кельвіном (273° С + t° кімн.);

c – ізотонічна концентрація в молях (знаходять з таблиці 2 – Гусев, 1960);

i – ізотонічний коефіцієнт Вант-Гоффа

Водний потенціал (Ψ_w) клітини складається з чотирьох компонентів:

$$\Psi_w = \Psi_s + \Psi_p + \Psi_g + \Psi_m,$$

де Ψ_s – осмотичний потенціал, який характеризує вплив на активність води осмотично активних речовин (від’ємна величина);

Ψ_p – потенціал тиску, що показує вплив на активність води тургорного тиску (тургорна протидія клітинної оболонки) (позитивна величина);

Ψ_g – гравітаційний потенціал, який виражає вплив на активність води сили тяжіння (від’ємна величина), має значення лише у дерев;

Ψ_m – матричний потенціал, який відображає вплив на активність води макромолекул полімерів (від’ємна величина).

Часто в літературі, силу з якою вода надходить в клітину називають *сисною силою*. Вона визначається як різниця осмотичного тиску і тургорного. За абсолютною величиною всисна сила дорівнює водному потенціалу клітини, але протилежна за знаком. Тому її можна виразити формулою: $-\Psi_w = -\Psi_s - \Psi_p$.

Коли осмотичний тиск клітини буде вищим тургорного, клітина буде поглинати воду до тих пір, поки не відбудеться вирівнювання.

Коли клітина повністю насичена водою (**стан тургору**), її тургорний тиск дорівнює осмотичному і тому сисна сила дорівнює нулю.

В стані в’янення, клітина втрачає тургор – тургорний тиск дорівнює нулю, а водний потенціал (сисна сила) дорівнює осмотичному потенціалу.

Знання водного потенціалу має велике значення для екологічних досліджень. Його величина дозволяє судити про здатність рослин поглинати воду з ґрунту та утримувати її незалежно від впливу умов навколишнього середовища. Осмотичний потенціал коливається в межах від $-0,1$ до -20 МПа. Спостерігається така закономірність: чим у засушливіших умовах зростає рослина, тим менший у них осмотичний потенціал (тим більший осмотичний тиск, тим більш концентрованіший клітинний сік). Також величина осмотичного потенціалу змінюється і в межах однієї рослини: у коренях він становить $(-0,5) - (-1,0)$, у листках – до $(-4,0)$ МПа).

3. ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА ВОДООБМІНУ РОСЛИННОГО ОРГАНІЗМУ

Процеси надходження, транспорту і випаровування води складають *водний обмін рослини*.

Співвідношення між кількістю води, що рослина отримує і кількістю води, яку вона випаровує за той самий проміжок часу, називається **водним балансом**.

Більша частина води надходить в рослину через кореневу систему. Лише незначна її кількість може надходити через надземні органи рослини. Доступність води рослинам залежить і від розподілу її в ґрунті. Розрізняють такі форми ґрунтової води:

1. Гравітаційна вода – заповнює крупні проміжки між частинками ґрунту і доступна для рослин;

2. Капілярна вода – заповнює капілярні пори ґрунту й утримується в них силами поверхневого натягу і також доступна для рослин;

3. Плівкова вода – оточує колоїдні частинки ґрунту. Така вода із периферичних шарів гідратаційних оболонок може поглинатися рослиною. Це менш доступна вода для рослин;

4. Гігроскопічна вода – адсорбується сухим ґрунтом, що перебуває в атмосфері з 95 %-ю відносною вологістю повітря. Це недоступна для рослин вода.

4. ОСОБЛИВОСТІ КОРЕНЕВОЇ СИСТЕМИ ЯК СПЕЦІАЛІЗОВАНОГО ОРГАНУ ПОГЛИНАННЯ ВОДИ

Особливості анатомії та морфології кореня тісно пов'язані з його основною функцією – поглинання води та розчинених в ній мінеральних речовин з ґрунту, а також з їх транспортом в надземну частину рослини.

Одна рослина яблуні за вегетацію поглинає 26 т води, 1 рослина кукурудзи – 200 л.

У однієї рослини озимого жита за сприятливих умов може утворитися 143 корені 1-го порядку, 35 тисяч – 2-го, 2 млн. 300 тис. – 3-го, 11,5 млн. – 4-го порядку, разом – 14 млн. коренів. Загальна довжина їх складає 600 км, загальна поверхня 225 м². На них розміщені 15 млрд. кореневих волосків, загальна довжина яких біля 10 тис. км, а площа 400 м². Разом з тим, надземна частина цієї ж рослини має загальну площу приблизно 4,5 м².

По довжині в корені розрізняють 4 зони:

1. Зону поділу клітин, яка прикрита кореневим чохлаком
2. Зону розтягування клітин
3. Зону диференціації клітин (зона кореневих волосків)

4. Провідну зону

Головну роль у поглинанні води відіграє зона корневих волосків. Кількість їх величезна: на 1 мм² знаходиться до 500 корневих волосків.

Кореневий волосок – одноклітинне утворення діаметром 0,01 мм і довжиною в декілька мм.

Ззовні корінь вкритий епідермою. Під нею знаходиться первинна кора, далі ендодерма, перицикл і судини осевого циліндра кореня.

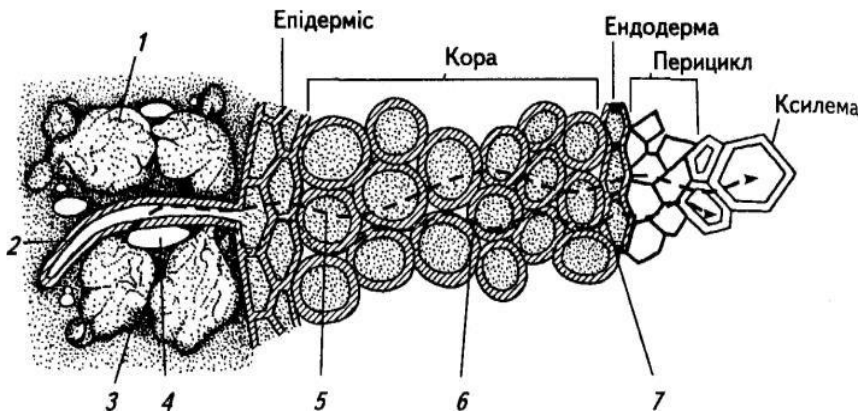


Рис. 1. Надходження води з ґрунту в клітини кореня:

- 1 — ґрунтові частинки;
- 2 — кореневий волосок;
- 3 — ґрунтова вода;
- 4 — повітряний простір;
- 5 — симпласт;
- 6 — апопласт;
- 7 — поясок Каспарі

Транспорт води через кореневий волосок до судин кореня може відбуватись як симпластичним, так і апопластичним шляхом. Однак, показано, що рух води через клітинні оболонки зустрічає менший опір, ніж через протопласти. Тому вода з ґрунту в центральну частину кореня надходить апопластом. Крім того, рух води апопластом швидший, ніж симпластом. Однак на рівні ендодерми таке пересування води стає неможливим через непроникні для води пояски Каспарі в її клітинних оболонках.

5. ТРАНСПОРТ ВОДИ В РОСЛИНІ. НИЖНІЙ КІНЦЕВИЙ ДВИГУН

Розрізняють **ближній** і **дальній** транспорт води і розчинених в ній речовин. Ближній відбувається через неспеціалізовані тканини (симпласт, апопласт), а дальній – через провідні тканини (ксилему і флоему). Дальній транспорт включає транспіраційний потік (судинами і трахеїдами ксилеми) і пересування фотоасимілятів (ситоподібними трубками флоеми). Рух води ксилемою з кореня в листки називають висхідним потоком, а з листків до кореня – низхідним.

Рушійними силами висхідного потоку води в рослині є *кореневий тиск* (нижній кінцевий двигун) і *транспірація* (верхній кінцевий двигун).

В судини ксилеми вода надходить завдяки градієнту водного потенціалу. Осмотично активні речовини в судинах ксилеми створюють осмотичний потенціал, що сприяє транспорту води в них. В результаті цього розвивається гідростатичний *кореневий тиск* – сила, що забезпечує односторонній потік води з розчиненими речовинами в надземну частину рослини.

Кореневий тиск складається із двох складових частин: *осмотичної* та *метаболічної*, причому остання потребує затрат АТФ. Значна функція належить актиноподібним білкам, енергозалежне скорочення та розслаблення яких і спричинює зміни гідростатичного тиску в клітинах. Внаслідок цього на шляху водного потоку в напрямі судин ксилеми виникають локальні градієнти водного потенціалу, які й сприяють надходженню води в судини.

Є дані щодо наявності так званих водяних pomp у коренях рослин (Г. Кундт, В. Робник, 1998). Такими помпами можуть бути ско-ротливі клітини, які мають клапани в плазмодесмах, ендодермі, інколи — в екзодермі.

Доказом існування кореневого тиску є явище *плачу* рослин і *гутації*. Так, якщо перерізати стебло рослини на незначній відстані від ґрунту, із зони надрізу почне виділятися *пасока* (*ксилемний ексудат*). Це явище *плачу рослин*. Найбільше пасоки виділяється навесні у деревних рослин, коли запасні речовини пересуваються до бруньок. На цьому явищі базується збір березового соку.

Гутація – це процес виділення краплин рідини по краях листків. Відбувається гутація в основному вночі і вранці, коли корневий тиск.

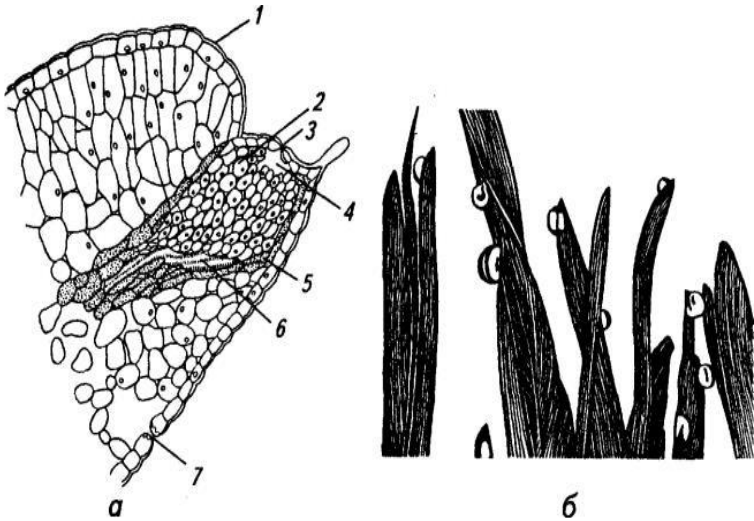


Рис. 2. Поздовжній розріз крізь гідатоду листка (а) і гутація (б):

- 1 — кутикула;
- 2 — епітема;
- 3 — водяний продих (пора);
- 4 — субепідермальна порожнина;
- 5 — обкладинка;
- 6 — трахеїда;
- 7 — продихова щілина

Отже, вода, що надійшла в клітини кореня, під впливом різниці водних потенціалів, а можливо і за участю водяних pomp, рухається до елементів ксилеми, щоб розпочати її висхідний рух до надземних органів. Приблизний розподіл водних потенціалів, які забезпечують пересування води, такий: водний потенціал *грунту* ($-0,05$ МПа), *кореня* ($-0,2$ МПа), *стебла* ($-1,5$ МПа), *листіків* ($-1,5$ МПа), *повітря за відносної вологості 50 %* ($-100,0$ МПа).

Підняття води по судинах високих дерев крім верхнього і нижнього кінцевих двигунів забезпечується когезією та адгезією

води. *Когезія* – зчеплення молекул води між собою, *адгезія* – зчеплення (прилипання) молекул води зі стінками капілярів.

Саме спільність транспіраційного потоку, капілярних, осмотичних сил, а також когезії й адгезії і зумовлює підняття води в стовбурах дерев.

Отже, вода відіграє надзвичайно важливу фізіологічну роль і основним структурним компонентом рослинного організму.

Надходження її у клітину визначається величиною сисної сили (водного потенціалу), яка залежить від осмотичного тиску соку вакуолі і тургорного тиску вмісту клітини.

Водообмін рослин складається із 5-ти процесів: поглинання води, рух води по рослині, випаровування (транспірація), засвоєння води, утворення метаболічної води в процесі дихання.

У поглинанні і переміщенні води приймають участь три двигуни водного току: нижній кінцевий двигун – коренева система, верхній кінцевий двигун (транспірація), проміжний двигун (ксилема). Рушійною силою висхідної течії води по ксилемі є градієнт водного потенціалу через рослину від ґрунту до атмосфери.

Кореневий тиск – це сила, з якою коренева система подає воду в надземні органи. В природі кореневий тиск проявляється у вигляді плачу рослин і гутації.

На роботу кореневої системи впливають внутрішні і зовнішні фактори.

Контрольні запитання:

1. Осмотичні явища в клітині і їх значення в житті рослин.
2. Осмотичний тиск клітинного соку, методи його вивчення.
3. Плазмоліз, причини його виникнення. Деплазмоліз.
4. Тургор, втрата його при плазмолізі і в'яненні. Біологічне значення тургору.
5. Зміни сисної сили в різних тканинах і органах рослин. Залежність її від різних факторів середовища.
6. Вміст і розподіл води в організмі і значення її в житті рослини.
7. Стан води в тканинах і її фізіологічна роль.
8. Шляхи надходження води в рослину.
9. Коренева система як орган поглинання води, її будова і роль у забезпеченні рослин водою.

10. Форми ґрунтової вологи та її доступність для рослин.
11. Активне поглинання води коренями, кореневий тиск і механізм його дії.
12. Прояви кореневого тиску в природі.
13. Вплив зовнішніх і внутрішніх факторів на кореневий тиск.