Водный режим растений

Роль воды в жизнедеятельности растения

- ✔ Вода составляет большую часть биомассы растений (80-95%, в древесине – 35-70%, в покоящихся семенах – 5-15%)
- ✔ Вода – универсальный и лучший растворитель, среда для протекания биохимических реакций
- ✔ Вода – субстрат для многих реакций и ферментов
- ✔ Вода обеспечивает диффузию растворенных веществ в клетках и их структурах, в межклеточном пространстве, в целом растении
- ✔ Вода регулирует пространственную структуру, а следовательно, и функции белков, нуклеиновых кислот, полисахаридов, других составляющих клетки, создавая особые гидратные оболочки вокруг них
- ✔ Вода выполняет терморегуляционную функцию в растении в ходе транспирации за счет свойств теплоемкости, теплопроводности и высокой энергии испарения
- ✔ Вода обеспечивает жесткость и механическую устойчивость растений (вместе с клеточными стенками, создавая тургорное давление)
- Вода необходима для осуществления процессов фотосинтеза, дыхания, минерального питания, роста и развития растений, их продукционного процесса

Масштабы водообмена

- Для создания 1 г биомассы растению в среднем требуется испарить около 500 г воды, поглощенной через корневую систему
- В жаркий солнечный день листья испаряют до 100% содержащейся в них воды каждый час
- За вегетационный период в результате транспирации листья могут терять воды в 100 раз больше, чем сырая биомасса растения
- Около половины тепловой энергии солнца, приходящей к листьям, рассеивается в ходе испарения воды с их поверхности (транспирации)

Водный режим и продукционный процесс

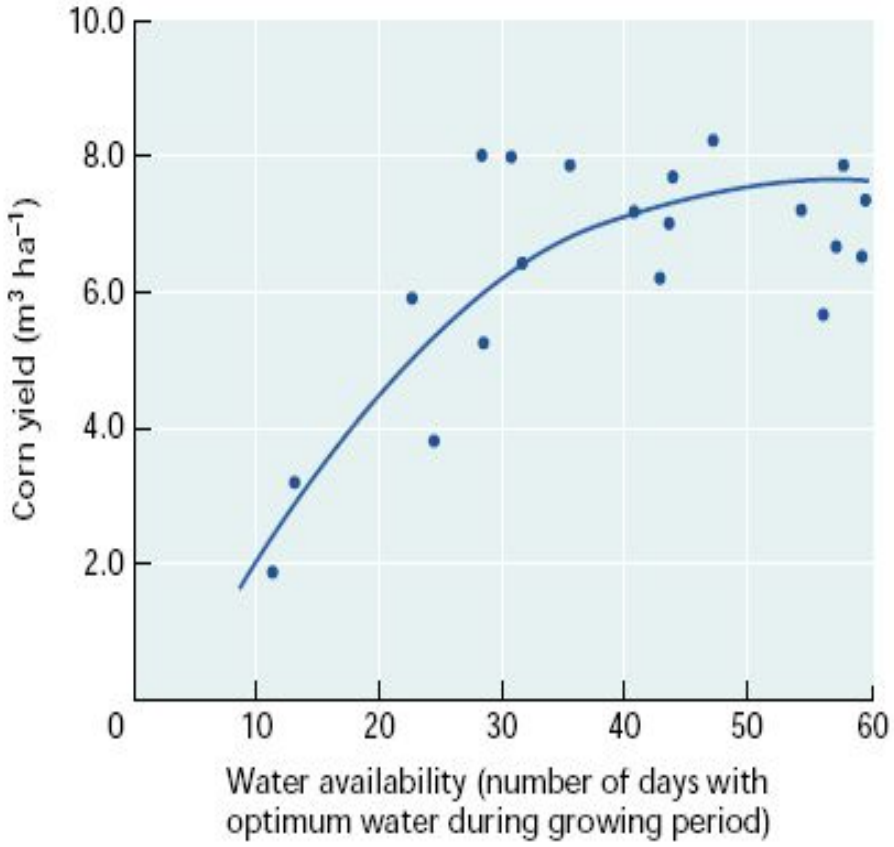


FIGURE 3.1 Corn yield as a function of water availability. The data plotted here were gathered at an Iowa farm over a 4-year period. Water availability was assessed as the number of days without water stress during a 9-week growing period. (Data from *Weather and Our Food Supply* 1964.)

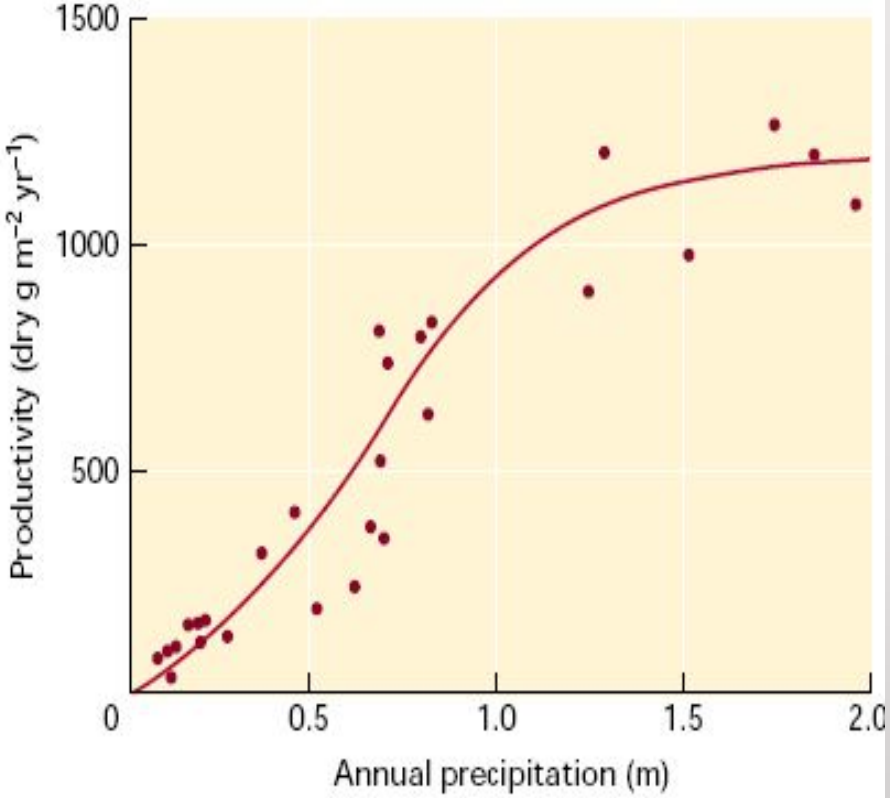
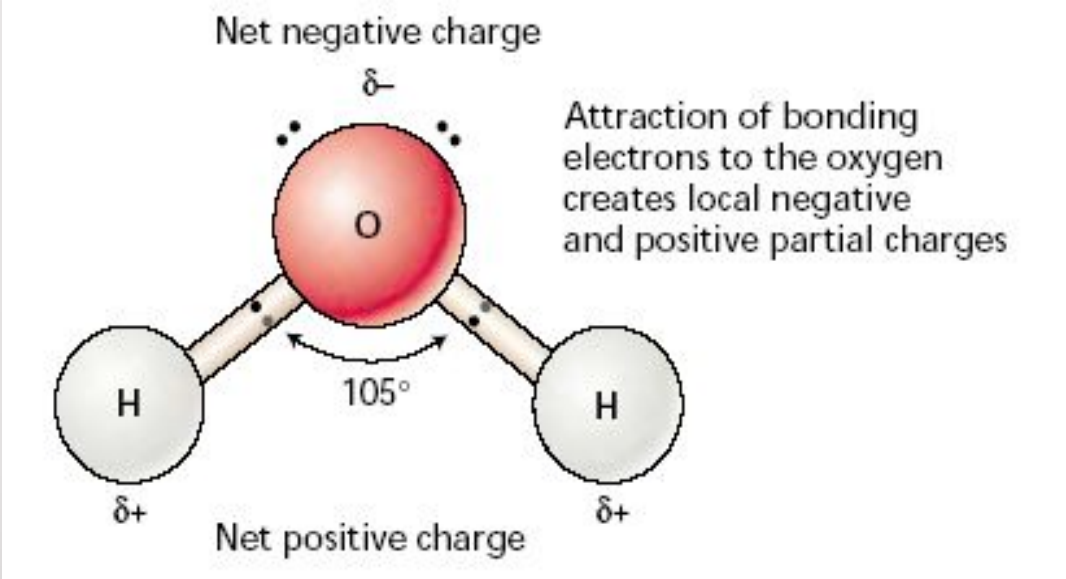


FIGURE 3.2 Productivity of various ecosystems as a function of annual precipitation. Productivity was estimated as net aboveground accumulation of organic matter through growth and reproduction. (After Whittaker 1970.)

Структура и свойства воды (H_2O)



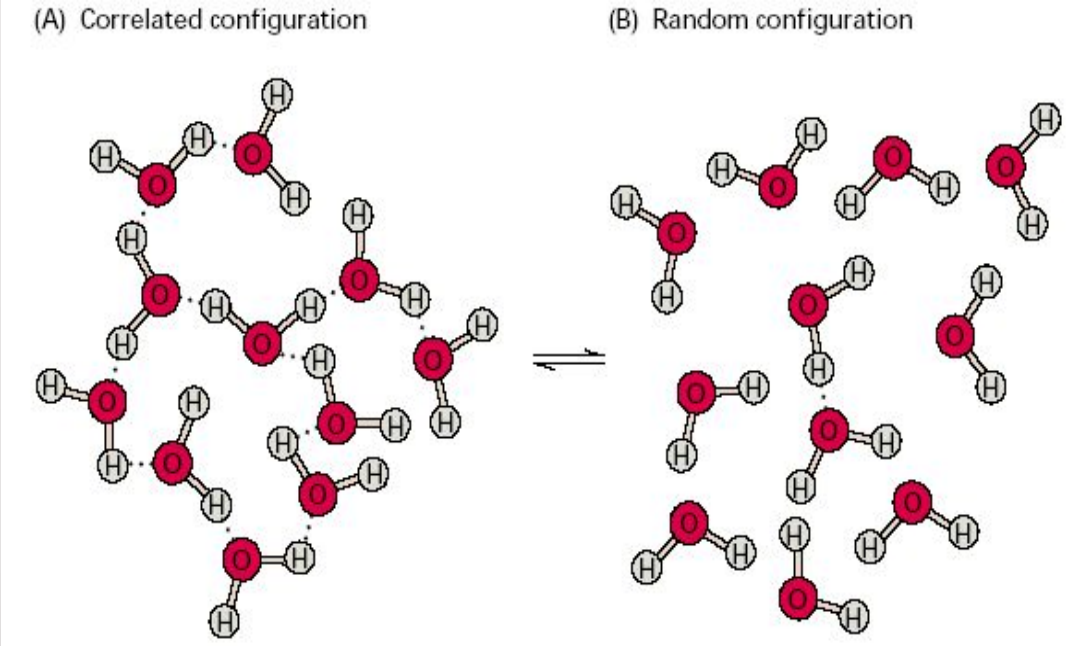


FIGURE 3.4 (A) Hydrogen bonding between water molecules results in local aggregations of water molecules. (B) Because of the continuous thermal agitation of the water molecules, these aggregations are very short-lived; they break up rapidly to form much more random configurations.

Свойства воды обусловлены ее особым строением – полярной (дипольной) структурой. Слабое электростатическое притяжение формирует водородные связи между молекулами воды, а также, молекулами воды и других веществ.

Структура воды и водородные связи определяют её уникальные свойства: теплоемкость, теплопроводность, когезию, адгезию, химическую активность.

- ✔ Когезия – явление сцепления молекул воды между собой
- ✔ Адгезия – явление сцепления воды с твердой фазой, например, клеточной стенкой, стеклянной поверхностью, др.
- ✔ Сила поверхностного натяжения характеризует энергию, необходимую для увеличения поверхности на границе раздела фаз «жидкость-газ»
- ✔ Когезия, адгезия и поверхностное натяжение порождают капиллярные свойства воды.
- ✔ ***А*** и ***ПН*** вызывают движение воды вверх вдоль капилляров,
- ✔ ***К*** определяет силу натяжения воды в капиллярах, обеспечивающую непрерывность водяного столба, что важно для транспорта воды в растении.

Транспорт воды

- Движение воды из почвы через растение в атмосферу происходит в разных средах: клеточных стенках, цитоплазме, мембранах, межклетниках.
- Следовательно, различны и механизмы транспорта воды в растении.
- Основные механизмы движения воды – диффузия и массовый ток.
- Движущая сила диффузии воды – градиент ее химического потенциала - эффективен на малых расстояниях.
- Движущая сила массового тока – градиент гидростатического давления – эффективен на больших расстояниях.

Диффузия воды

- Скорость диффузии (плотность потока, J_s прямо пропорциональна величине градиента концентраций и обратно пропорциональна расстоянию (1-й закон Фика) :

$$J_s = -D_s \frac{\Delta c_s}{\Delta x}$$

- Средняя величина времени, необходимая для диффузии частицы на расстояние *X*:

$$t = X^2/D_s$$

D_s – *коэффициент диффузии для вещества S,*

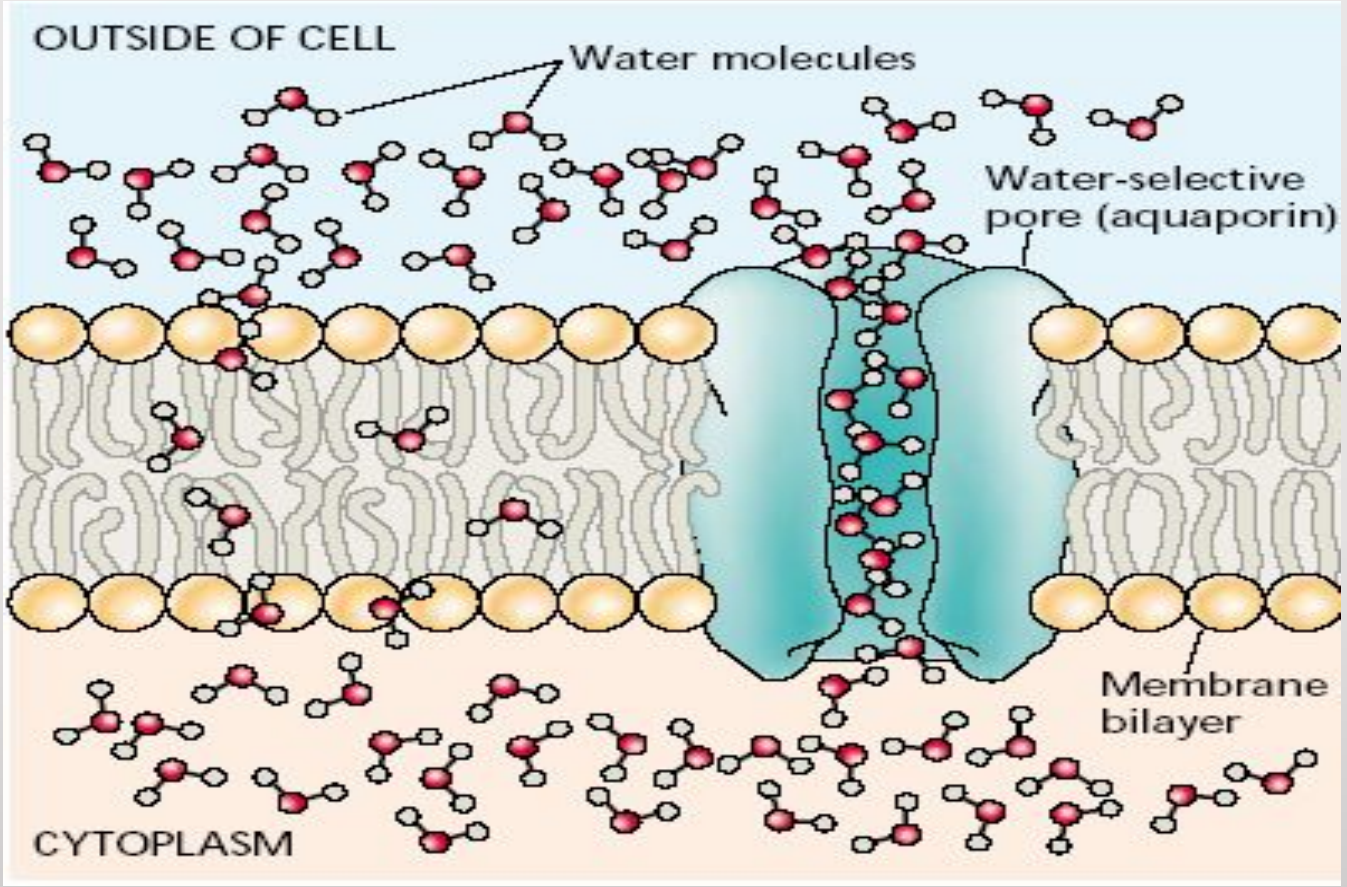
C_S – *концентрация вещества S*

Трансмембранный перенос воды

Вода может проникать через мембраны двумя путями:

- За счет диффузии отдельных молекул через билипидный слой
- За счет диффузии через водоселективные поры, образованные белками аквапоринами (1 000 000 мол/с).

Аквапорины могут изменять скорость движения воды, но не направление и движущую силу транспорта



Массовый ток – совместное движение группы молекул в массе, обычно в ответ на градиент давления

- ✔ Типичные примеры массового тока – движение воды в садовом шланге, поток воды в реке, выпадение дождя и т.д.

- ✔ В любой трубке скорость тока жидкости зависит от радиуса трубки (r), вязкости жидкости (η) и градиента давления ($\Delta\Psi_p/\Delta X$) - уравнение Пуазейля:

$$\text{Скорость потока} = (\pi r^4/8\eta)(\Delta\Psi_p/\Delta X);\ м^3/с$$

- ✔ Скорость тока очень чувствительна к радиусу трубки – при увеличении радиуса вдвое, скорость увеличивается в 16 раз!!!

- ✔ **Массовый ток – основной механизм движения воды в ксилеме, а также в почве и по клеточным стенкам в тканях растений**
- ✔ **В отличие от диффузии, массовый ток не зависит от концентрации движущегося раствора**

Осмос – движение воды по градиенту водного потенциала

- ✔ Мембраны клеток – полупроницаемы:
  - через них легче проходит вода с растворенными в ней мелкими незаряженными молекулами и
  - труднее – крупные молекулы и заряженные частицы
- ✔ Движущая сила осмоса – **водный потенциал** - дуалистичен в своей основе, складывается из концентрационного градиента и градиента давления!

Водный потенциал – химический потенциал воды –

- количественно выражает свободную энергию воды (J/m^3, что эквивалентно единице давления - паскаль)

TABLE 3.1
Comparison of units of pressure

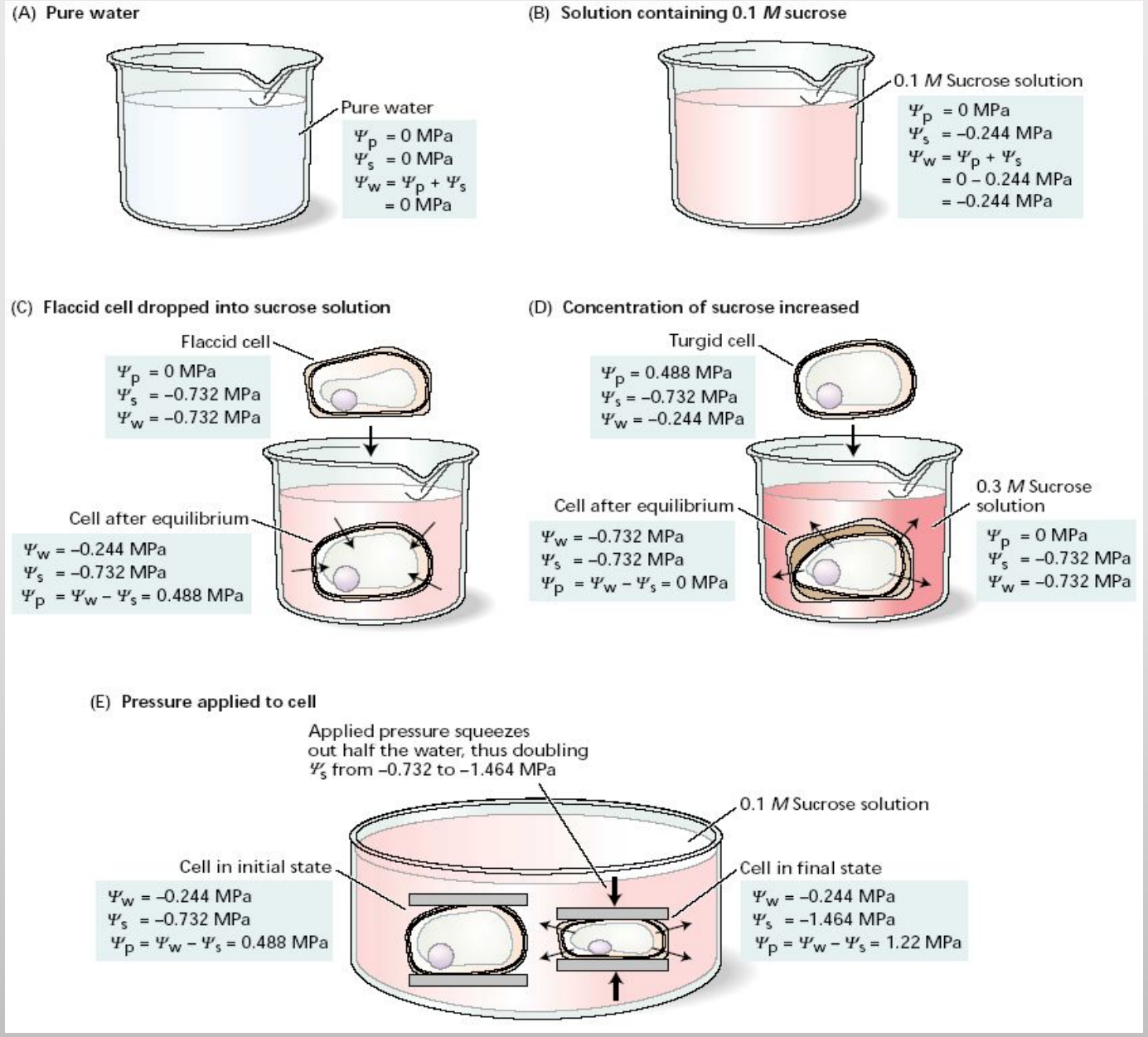
1 atmosphere = 14.7 pounds per square inch
= 760 mm Hg (at sea level, 45° latitude)
= 1.013 bar
= 0.1013 Mpa
= 1.013×10^5 Pa

A car tire is typically inflated to about 0.2 MPa.
The water pressure in home plumbing is typically 0.2–0.3 MPa.
The water pressure under 15 feet (5 m) of water is about 0.05 MPa.

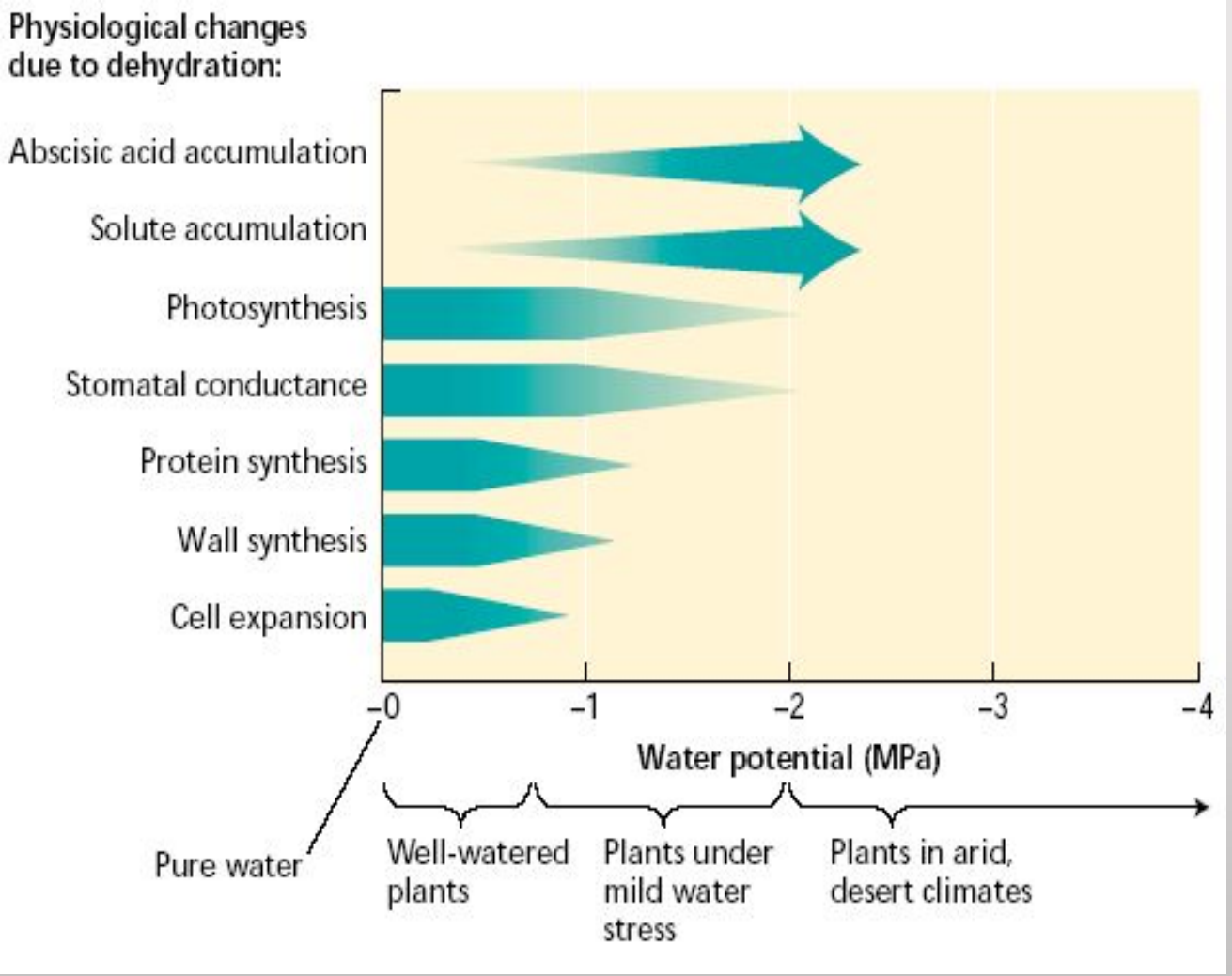
Водный потенциал (Ψ_w)

- $\Psi_w = \Psi_s + \Psi_p + \Psi_g$,
- где Ψ_s – потенциал раствора <u>или осмотический потенциал;</u>
- $\Psi_s = -iRTC_s$; $\Psi_s = -P_s$
- Ψ_p- потенциал давления или <u>гидростатическое давление;</u>
- (+) Ψ_p в клетке – <u>тургорное давление;</u>
- может быть (-), например в ксилеме или клеточных стенках, что создает напряжение и играет важную роль в движении воды в растении
- Ψ_g- гравитационный потенциал;
- $\Psi_g = \rho_w gh$;
- изменение уровня воды на 10 м изменяет Ψ_w на 0,1MPa (1 атм);
- На уровне клетки можно пренебречь Ψ_g ; Для клетки $\Psi_w = \Psi_s + \Psi_p$

Водный потенциал чистой воды в нормальных условиях равен «0»


(A) Pure water
Pure water
Ψ_p = 0 MPa
Ψ_s = 0 MPa
$\Psi_w = \Psi_p + \Psi_s$
= 0 MPa
(B) Solution containing 0.1 *M* sucrose
0.1 *M* Sucrose solution
Ψ_p = 0 MPa
Ψ_s = –0.244 MPa
$\Psi_w = \Psi_p + \Psi_s$
= 0 – 0.244 MPa
= –0.244 MPa
(C) Flaccid cell dropped into sucrose solution
Flaccid cell
Ψ_p = 0 MPa
Ψ_s = –0.732 MPa
Ψ_w = –0.732 MPa
Cell after equilibrium
Ψ_w = –0.244 MPa
Ψ_s = –0.732 MPa
$\Psi_p = \Psi_w - \Psi_s$ = 0.488 MPa
(D) Concentration of sucrose increased
Turgid cell
Ψ_p = 0.488 MPa
Ψ_s = –0.732 MPa
Ψ_w = –0.244 MPa
Cell after equilibrium
Ψ_w = –0.732 MPa
Ψ_s = –0.732 MPa
$\Psi_p = \Psi_w - \Psi_s$ = 0 MPa
0.3 *M* Sucrose solution
Ψ_p = 0 MPa
Ψ_s = –0.732 MPa
Ψ_w = –0.732 MPa
(E) Pressure applied to cell
Applied pressure squeezes out half the water, thus doubling Ψ_s from –0.732 to –1.464 MPa
0.1 *M* Sucrose solution
Cell in initial state
Ψ_w = –0.244 MPa
Ψ_s = –0.732 MPa
$\Psi_p = \Psi_w - \Psi_s$ = 0.488 MPa
Cell in final state
Ψ_w = –0.244 MPa
Ψ_s = –1.464 MPa
$\Psi_p = \Psi_w - \Psi_s$ = 1.22 MPa

Ψ_w – показатель «здоровья» растения, показатель водного стресса



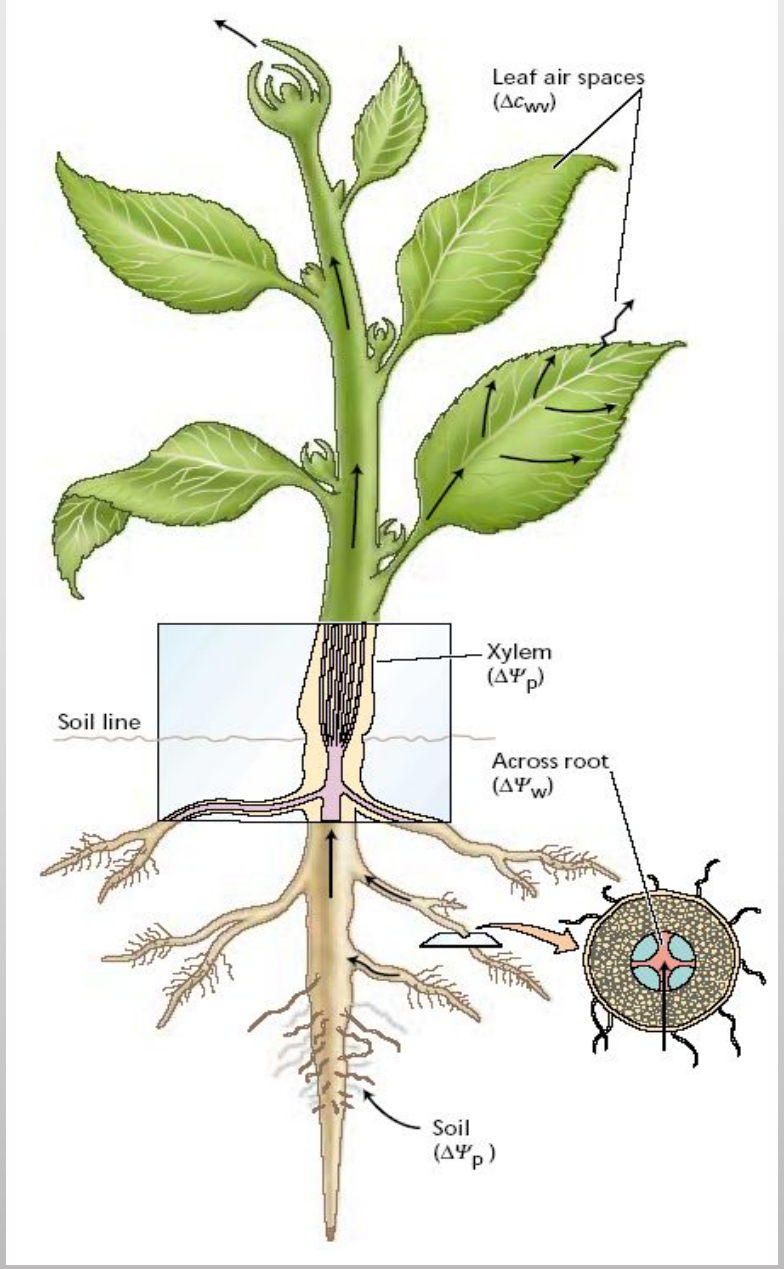
<u>Ψ_w в листьях составляет:</u>

- при хорошем обеспечении водой (-)0,2 - (-)1,0 Мпа
- При дефиците воды, например, в аридных условиях (-)2 - (-)5 Мпа и менее

Водный баланс

- Складывается из поглощения воды и ее удаления из растения
- Обеспечивает существование растений в воздушной среде «на грани между голодом и жаждой»
- Отражает условия внешней среды

Движущие силы тока воды в растении



Верхний концевой двигатель – транспирация

Нижний концевой двигатель - корневое давление

Работа этих двигателей обеспечивается:

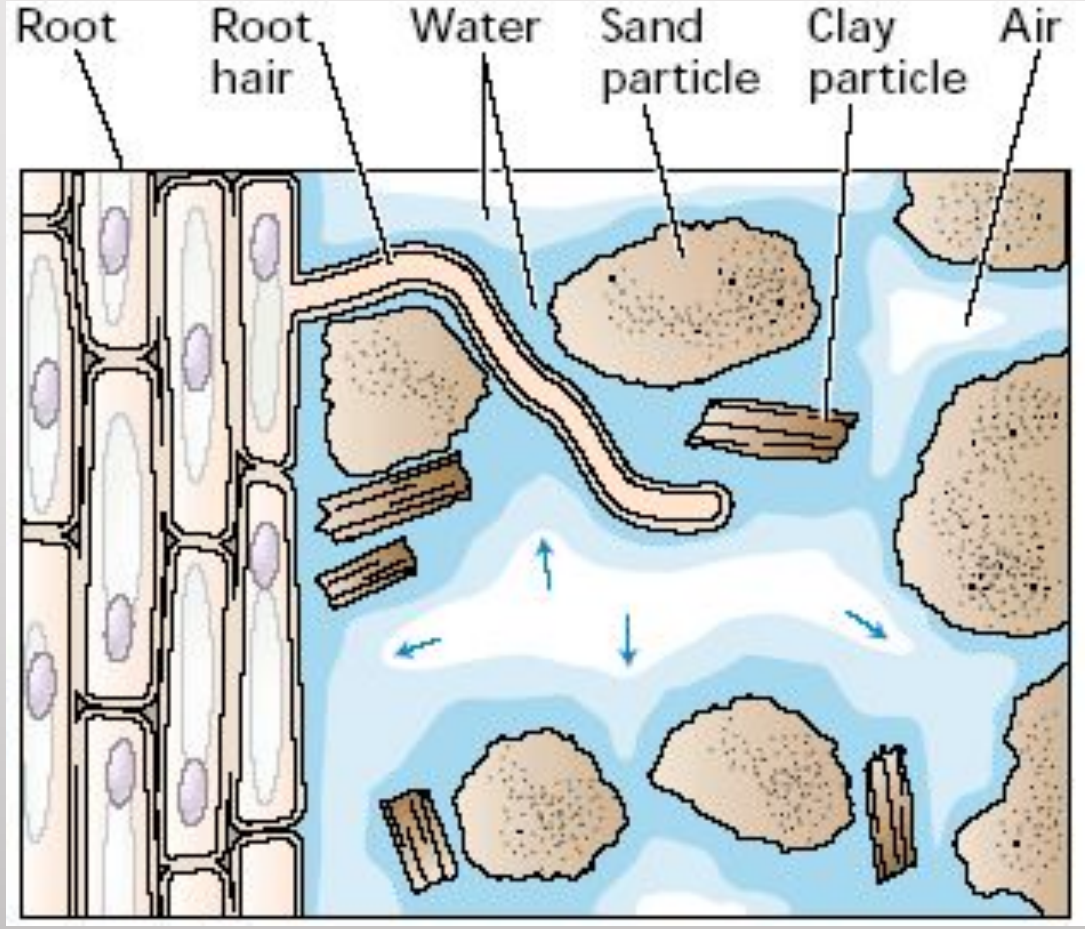
- разностью концентрации паров воды в листьях и атмосфере
- Градиентом водного потенциала в корне
- Гидростатическим давлением в ксилеме
- Гидростатическим давлением почвы

Движение воды в почве – в основном, по механизму массового тока.

Скорость зависит от типа почвы и градиента гидростатического давления

Поступление воды и растворенных веществ в корни – осмотический путь

Поглощение воды корнями



Основная часть корня, поглощающая воду, – зона всасывания (корневые волоски).

Их суммарная поверхность достигает 60% и более от всей поверхности корня.

Радиальный транспорт воды в корне

Пути транспорта воды и растворенных в ней веществ:

- Апопластный - по свободному пространству тканей (межклетники, клеточные стенки)
- Симпластный – по цитоплазме из клетки в клетку (через плазмодесмы)
- Трансмембранный - через мембраны, включая плазмалемму и тонопласт (трансвакуолярный)
- Возможно, загрузка воды в ксилему происходит при участии сократительных белков акто-миозинового типа

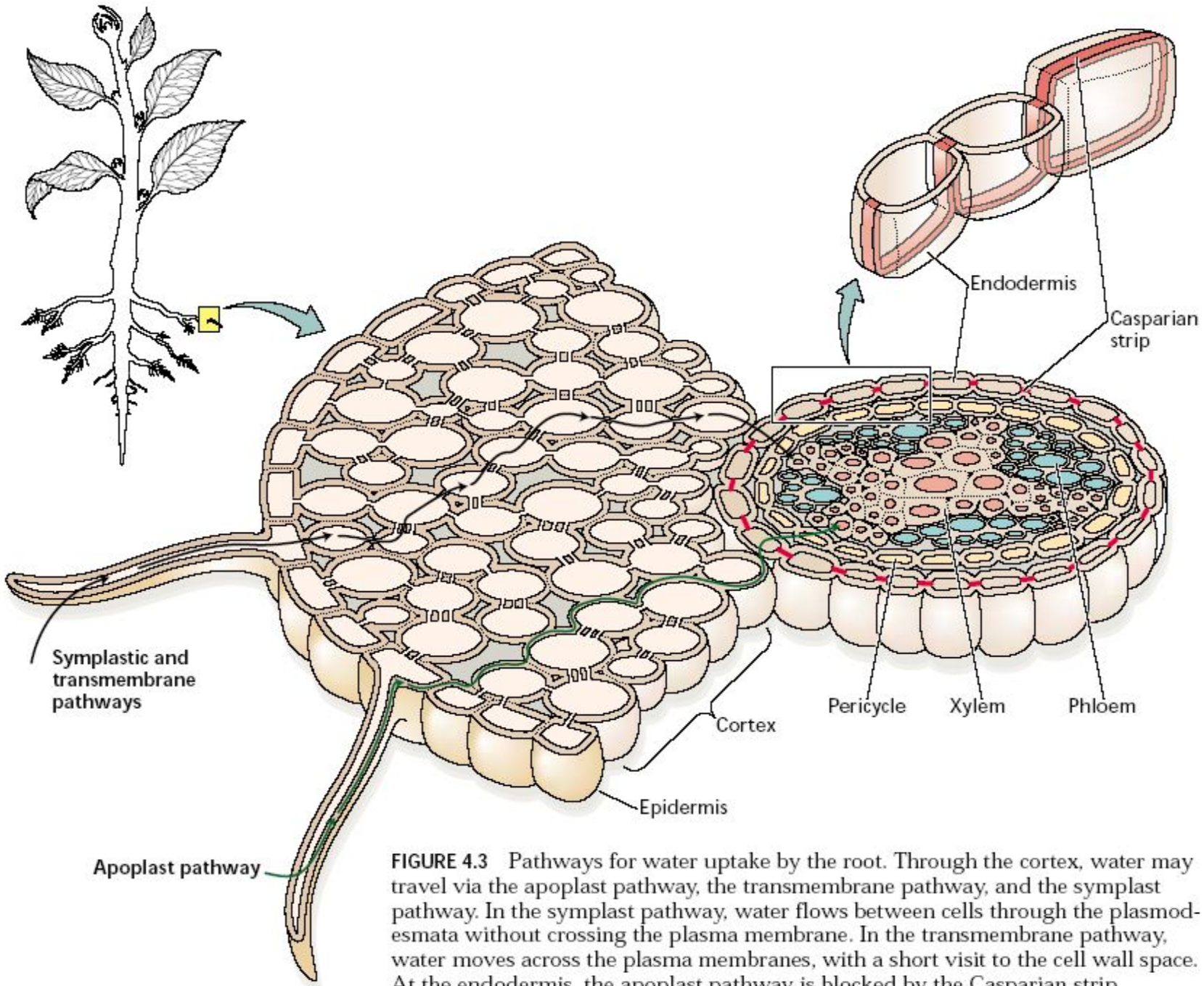


FIGURE 4.3 Pathways for water uptake by the root. Through the cortex, water may travel via the apoplast pathway, the transmembrane pathway, and the symplast pathway. In the symplast pathway, water flows between cells through the plasmodesmata without crossing the plasma membrane. In the transmembrane pathway, water moves across the plasma membranes, with a short visit to the cell wall space. At the endodermis, the apoplast pathway is blocked by the Casparian strip.

Накопление растворенных веществ в ксилеме вызывает уменьшение осмотического потенциала, следовательно, и водного потенциала, что приводит к поглощению воды из почвы и увеличению гидростатического (корневого) давления

- Корневое давление тем больше, чем выше водный потенциал почвы и меньше транспирация
- Величина корневого давления составляет от 0,05 до 0,5 МПа

Свидетельства корневого давления: - «плач растений» (выделение пасоки)

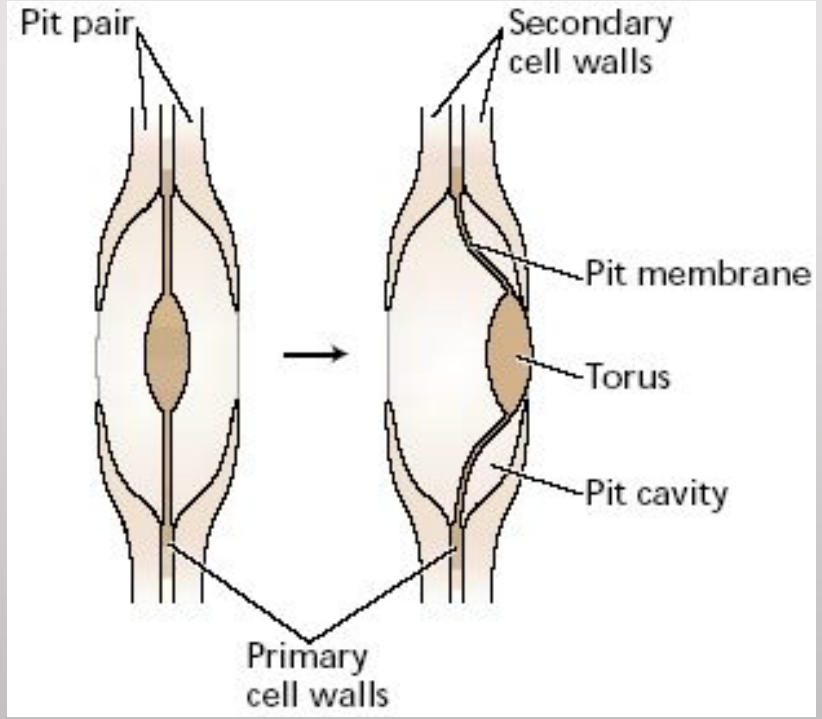
- гуттация

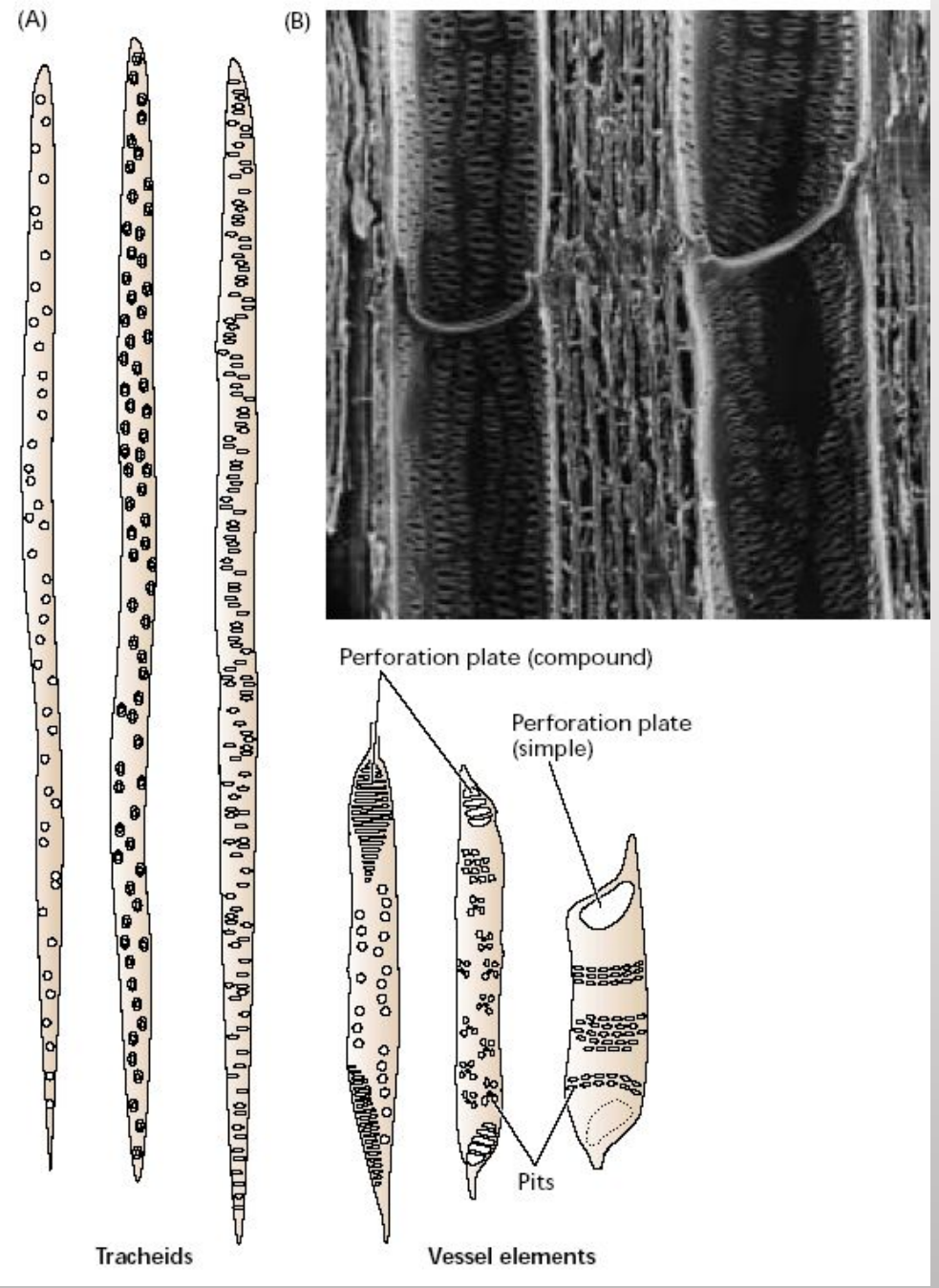
Корневое давление – нижний концевой двигатель

Транспорт по ксилеме

Транспорт по ксилеме самый простой, без существенных ограничений

99,5% транспорта воды приходится на долю ксилемы





- ✔ Движение воды по ксилеме требует меньшего давления, чем по симпласту примерно на 10 порядков (0,02 Мпа/м против $2*10^8$ Мпа/м в системе радиусом 40 мкм)

- ✔ *Sequoia sempervirens* и *Eucaliptus regnans* – самые высокие деревья, до 100 м. Давление, необходимое для транспорта воды в них на эту высоту не превышает 3 Мпа!!!

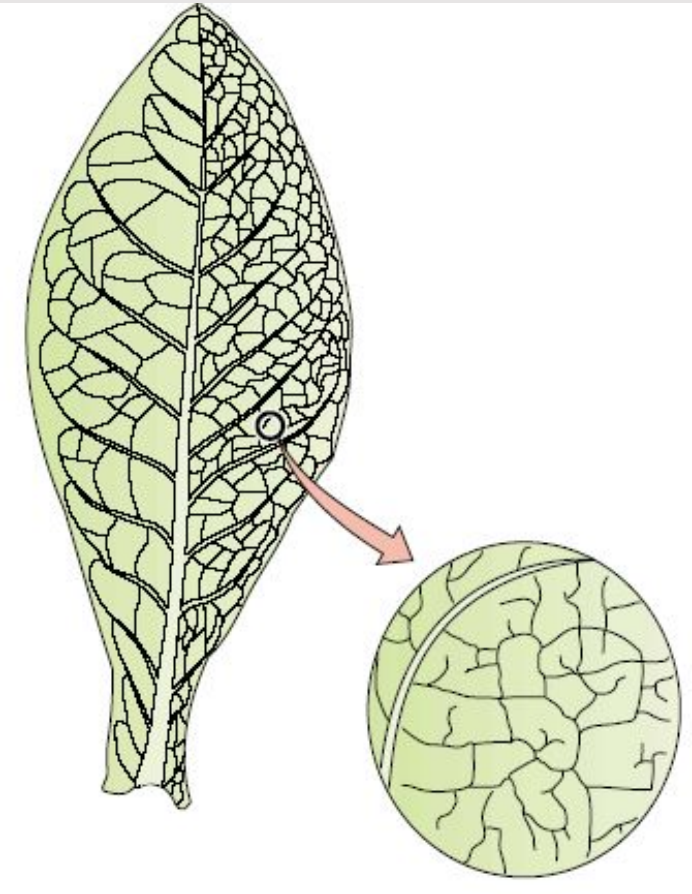
- ✔ Удержание и движение воды в ксилеме обусловлено когезией и натяжением воды в ней.

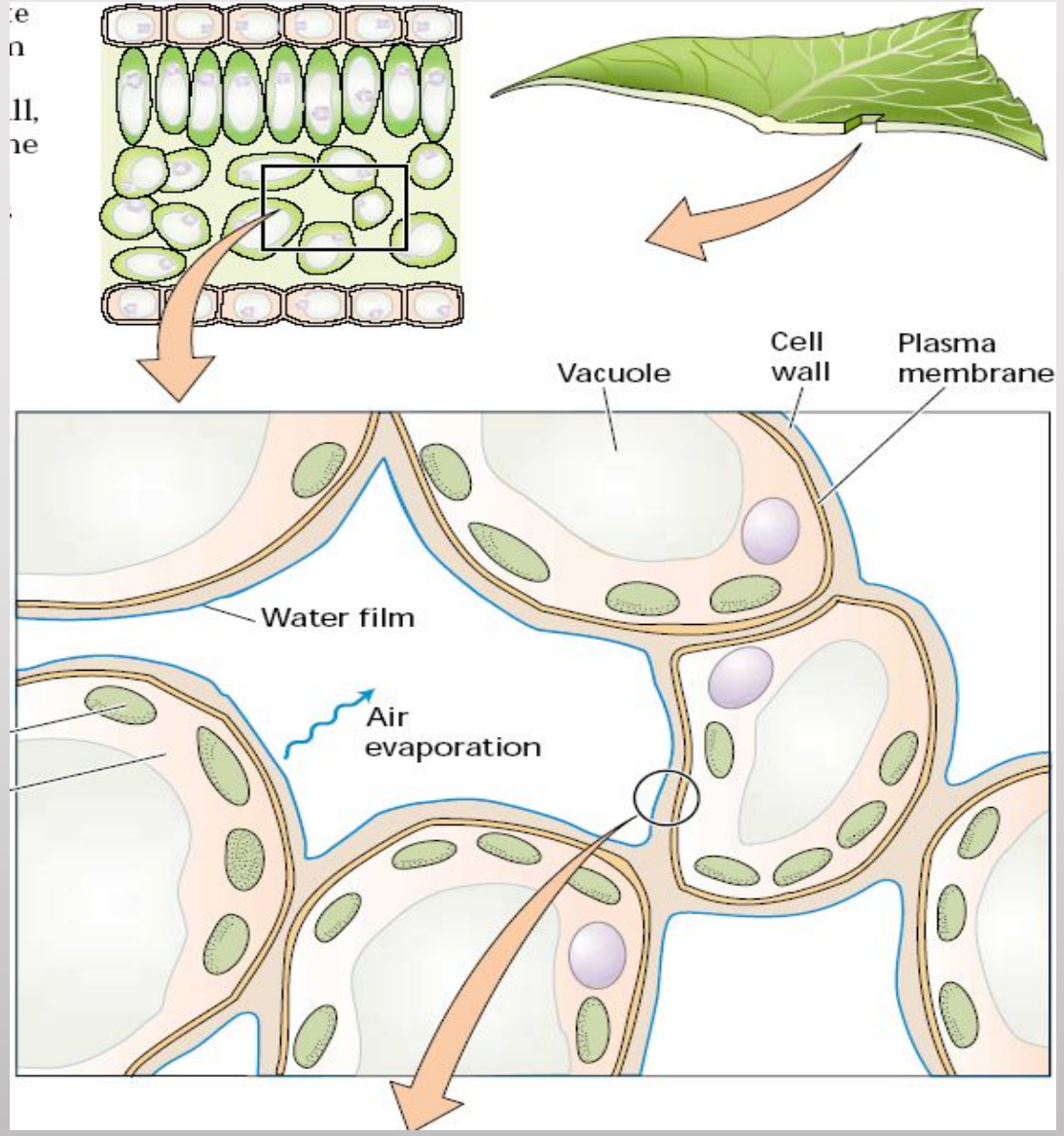
- ✔ Главная движущая сила ксилемного транспорта (ксилемного тока) – верхний концевой двигатель - транспирация

Транспирация – испарение воды с поверхности листьев

- Испарение воды с поверхности листьев создает отрицательное давление в ксилеме, что вызывает подъем воды по сосудам из корней.
- Соответственно, уменьшается водный потенциал тканей корня, и вода поступает в корень из почвы.
- Таким образом, транспирация оказывает присасывающее действие.

Движение воды в листе





Движение воды из листа в атмосферу

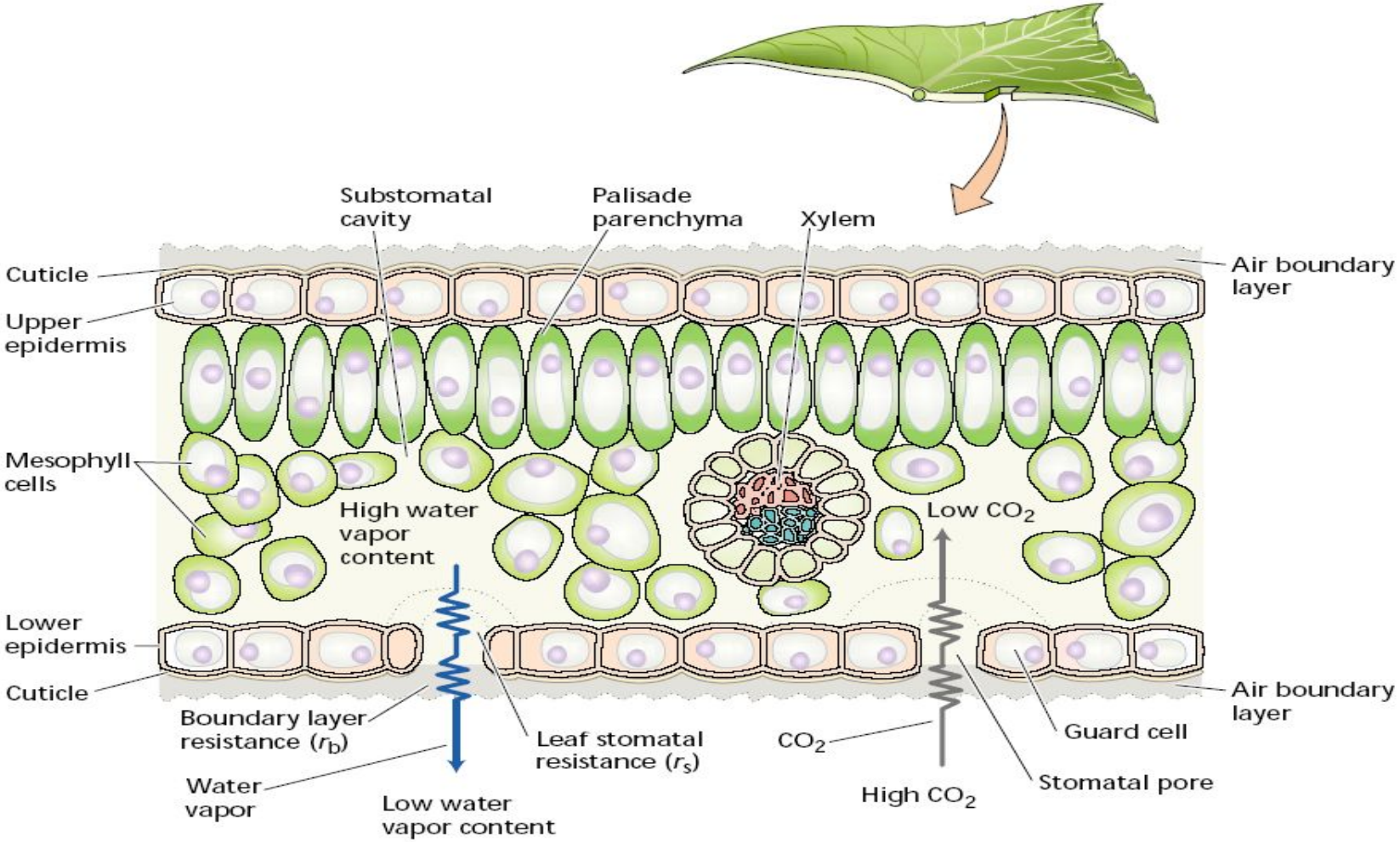


FIGURE 4.10 Water pathway through the leaf. Water is pulled from the xylem into the cell walls of the mesophyll, where it evaporates into the air spaces within the leaf. Water vapor then diffuses through the leaf air space, through the stomatal pore, and across the boundary layer of still air found next to the leaf surface. CO_2 diffuses in the opposite direction along its concentration gradient (low inside, higher outside).

TABLE 4.2

Representative values for relative humidity, absolute water vapor concentration, and water potential for four points in the pathway of water loss from a leaf

Location	Relative humidity	Water vapor	
		Concentration (mol m^{-3})	Potential (MPa)[a]
Inner air spaces (25°C)	0.99	1.27	−1.38
Just inside stomatal pore (25°C)	0.95	1.21	−7.04
Just outside stomatal pore (25°C)	0.47	0.60	−103.7
Bulk air (20°C)	0.50	0.50	−93.6

2 формы транспирации –

- Устьичная – основной канал транспирации, регулируется растением
- Кутикулярная

Устьичный аппарат

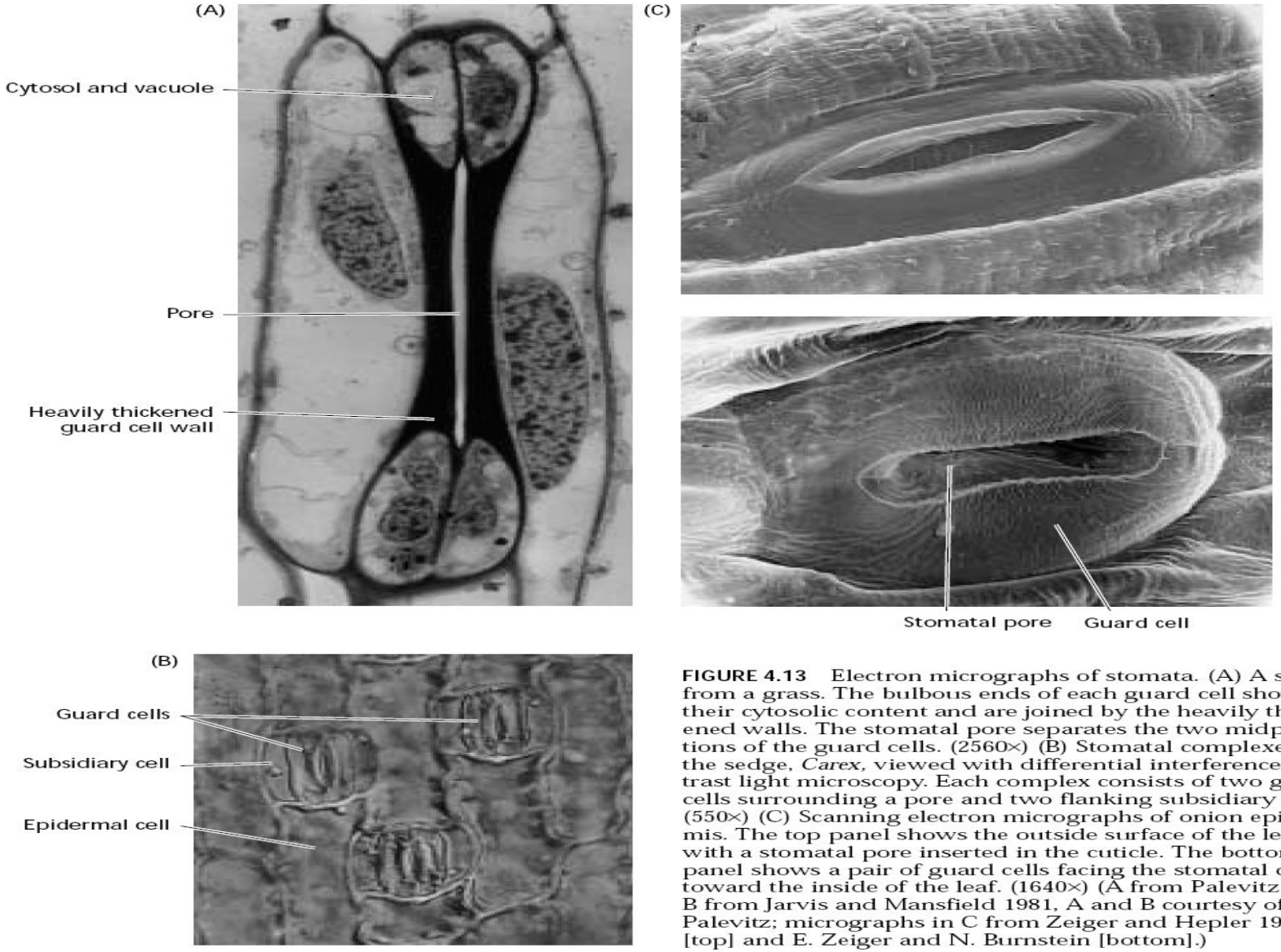
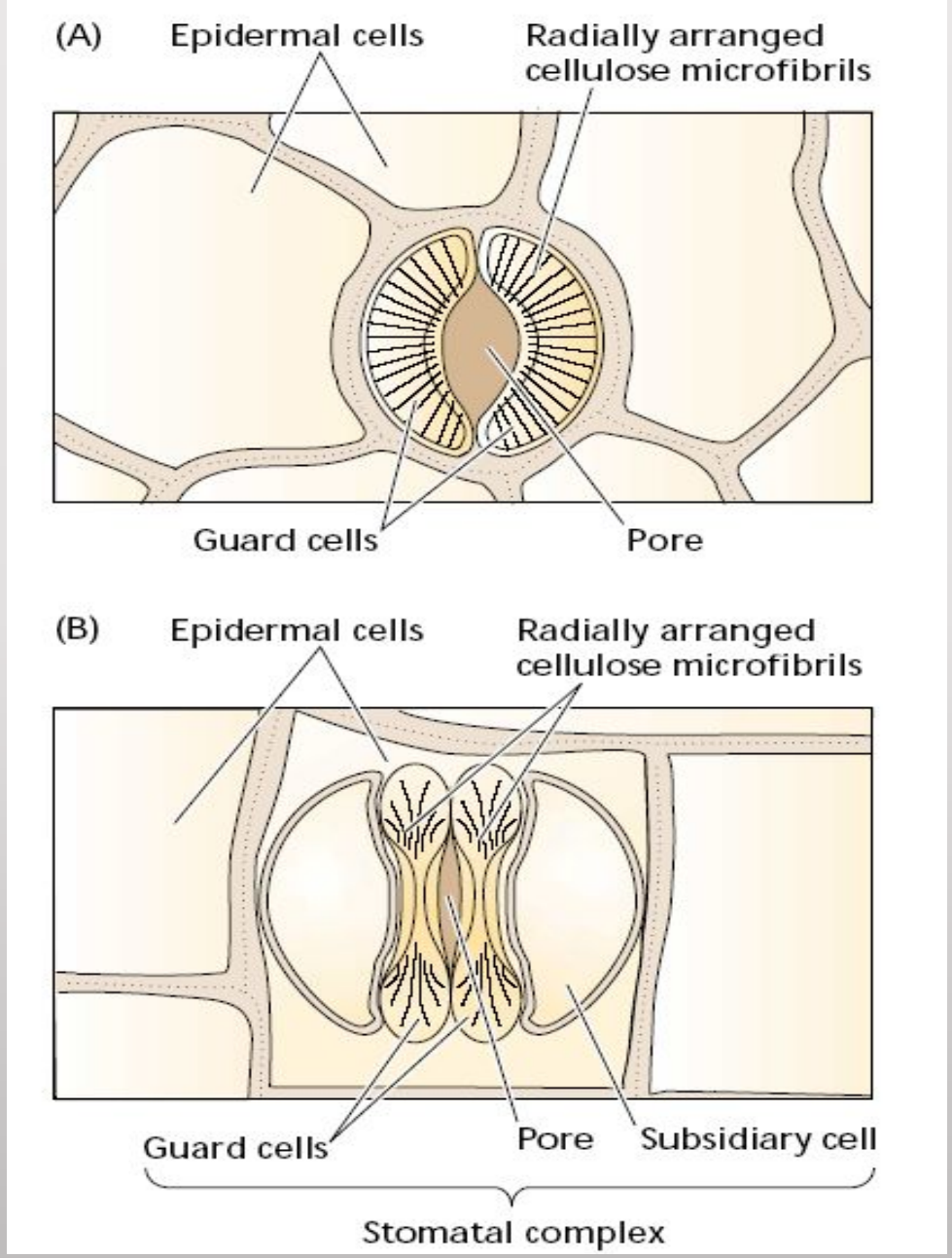
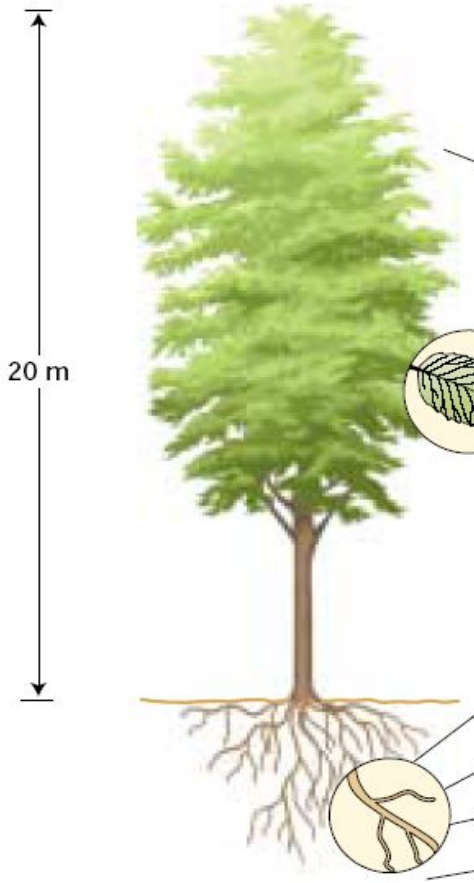


FIGURE 4.13 Electron micrographs of stomata. (A) A stoma from a grass. The bulbous ends of each guard cell show their cytosolic content and are joined by the heavily thickened walls. The stomatal pore separates the two midportions of the guard cells. (2560×) (B) Stomatal complexes of the sedge, *Carex*, viewed with differential interference contrast light microscopy. Each complex consists of two guard cells surrounding a pore and two flanking subsidiary cells. (550×) (C) Scanning electron micrographs of onion epidermis. The top panel shows the outside surface of the leaf, with a stomatal pore inserted in the cuticle. The bottom panel shows a pair of guard cells facing the stomatal cavity, toward the inside of the leaf. (1640×) (A from Palevitz 1981, B from Jarvis and Mansfield 1981, A and B courtesy of B. Palevitz; micrographs in C from Zeiger and Hepler 1976 [top] and E. Zeiger and N. Burnstein [bottom].)

Движения устьиц





Location	Water potential and its components (in MPa)				
	Water potential (Ψ_w)	Pressure (Ψ_p)	Osmotic potential (Ψ_s)	Gravity (Ψ_g)	Water potential in gas phase $\left(\frac{RT}{\bar{V}_w} \ln [RH]\right)$
Outside air (relative humidity = 50%)	–95.2				–95.2
Leaf internal air space	–0.8				–0.8
Cell wall of mesophyll (at 10 m)	–0.8	–0.7	–0.2	0.1	
Vacuole of mesophyll (at 10 m)	–0.8	0.2	–1.1	0.1	
Leaf xylem (at 10 m)	–0.8	–0.8	–0.1	0.1	
Root xylem (near surface)	–0.6	–0.5	–0.1	0.0	
Root cell vacuole (near surface)	–0.6	0.5	–1.1	0.0	
Soil adjacent to root	–0.5	–0.4	–0.1	0.0	
Soil 10 mm from root	–0.3	–0.2	–0.1	0.0	

FIGURE 4.16 Representative overview of water potential and its components at various points in the transport pathway from the soil through the plant to the atmosphere. Water potential (Ψ_w) can be measured through this continuum, but the components vary. In the liquid part of the pathway, pressure (Ψ_p), osmotic potential (Ψ_s), and gravity (Ψ_g), determine Ψ_w. In the air, only the relative humidity ($RT/\bar{V}_w \times \ln[RH]$) is important. Note that although the water potential is the same in the vacuole of the mesophyll cell and in the surrounding cell wall, the components of Ψ_w can differ greatly (e.g., in this case Ψ_p is 0.2 MPa inside the mesophyll cell and –0.7 MPa outside). (After Nobel 1999.)