Лекция 2. Водный обмен растений

Кафедра биотехнологии, КазНУ имени аль-Фараби
проф. д.б.н. Кенжебаева С.С.

Цель лекции. Ожидаемые результаты обучения. Основные вопросы лекции

Цель лекции.

Сформировать у студентов представление о физиологических и молекулярных механизмах водного обмена растений, включая поглощение, транспорт и потерю воды, регуляцию водного баланса и роль воды в обеспечении роста, развития и адаптации растений к условиям окружающей среды.

Ожидаемые результаты обучения

1. Характеризовать физико-химические свойства воды и её физиологическое значение для жизнедеятельности растений.

2. Объяснять механизмы поглощения воды корневой системой, роль осмоса, водного потенциала и тургорного давления.

3. Описывать пути радиального и дальнего транспорта воды, включая апопластный, симпластный и трансмембранный пути, а также движение воды по ксилеме.

4. Анализировать процессы транспирации, механизмы регуляции устьичной проводимости и влияние факторов окружающей среды на водный обмен.

5. Объяснять роль аквапоринов, абсцизовой кислоты (ABA) и других регуляторных механизмов в поддержании водного гомеостаза и адаптации растений к водному дефициту.

6. Применять основные физиологические показатели и методы оценки водного состояния растений, включая относительное содержание воды (RWC), водный потенциал и интенсивность транспирации.

Основные вопросы лекции

1. Вода и её физиологическое значение в жизни растений.
2. Водный потенциал, осмос и тургорное давление.
3. Поглощение воды корневой системой.
4. Радиальный и дальний транспорт воды в растении.
5. Транспирация и её физиологическое значение.
6. Устьичная регуляция и влияние внешних факторов.
7. Молекулярные механизмы водного транспорта и регуляция водного баланса.
8. Методы исследования водного обмена растений.

1. Значение воды в жизгнедеятельности раст. Функции воды.

Вода составляет 70-95% сырой массы.

При снижении содержания воды в клетках и тканях до критического уровня (напр. у спор, семян при их полном созревании) живые стр-ры переходят в состояние анабиоза.

1. Вода объединяет все части орг-ма (молекулы, ткани и органы) в единое целое.

- **2. Вода – важнейший растворитель и важнейшая среда для б/х реакций.**
- **При фотосинтезе вода является донором эл-нов.**
- **При дыхании, напр. В ц. Кребса вода принимает участие в окислительных процессах.**
- **3. Вода участвует в упорядочении стр-р в клетках.**
- **Она входит в состав молекул белков, определяя их конформацию.**
- **Удаление воды из белков высаливанием или с помощью спирта приводит к коагуляции и выпадению в осадок.**
- **4. Вода – метаболит и непосредственный компонент биохимических процессов.**
- **Она необходима для гидролиза и многих синтетических процессов.**
- **5. Существенную роль в мембранных процессах играет относительно высокая протонная и электронная проводимость воды.**
- **6. Вода – главный компонент в транспортной системе высших растений – в сосудах ксилемы и в ситовидных трубках флоэмы, при перемещении веществ по симпласту и апопласту.**
- **7. Вода – терморегулирующий фактор.**
- **Он защищает ткани от резких колебаний температуры благодаря высокой теплоемкости и большой удельной теплоте парообразования.**
- **8. Вода – хороший амортизатор при механических воздействиях на организм.**
- **9. Благодаря явлениям осмоса и тургора (напряжения) вода обеспечивает упругое состояние клеток и тканей растительных организмов.**

Осмотическое поглощение воды растительной клеткой

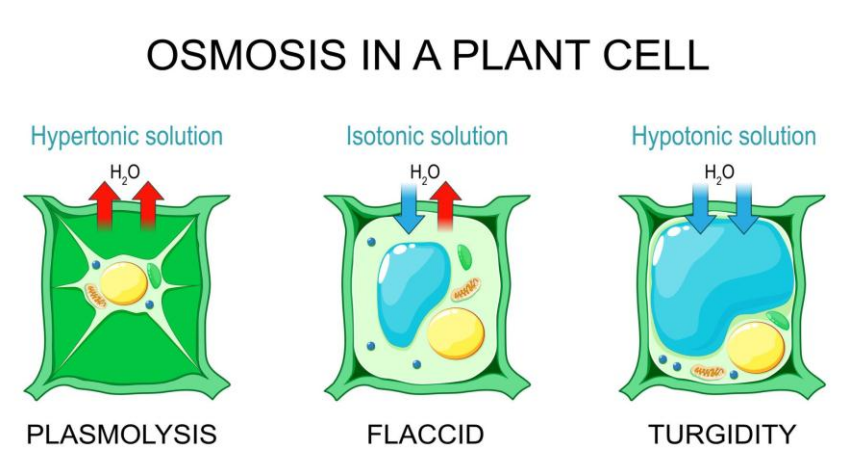
Осмос

- — пассивное движение воды через избирательно проницаемую мембрану из области с более высоким водным потенциалом в область с более низким водным потенциалом.

Основные механизмы

- Градиент водного потенциала (Ψw) — движущая сила осмотического переноса воды.
- **Осмотический потенциал (Ψs)** — зависит от концентрации растворённых веществ; при их накоплении становится более отрицательным.
- **Тургорное давление (Ψp)** — противодействует дальнейшему поступлению воды в клетку.
- Аквапорины — мембранные белки, облегчающие и регулирующие транспорт воды.

Состояние растительной клетки в различных растворах



Среда	Направление движения воды и состояние клетки
Гипотоническая	Преимущественное поступление воды, повышение тургора
Изотоническая	Отсутствие суммарного потока воды, клетка обычно без выраженного тургора
Гипертоническая	Преимущественный выход воды, возможен плазмолиз

Осмотическое давление (π) — физическое давление, вызванное растворёнными веществами.

- **Осмотический потенциал (ψπ) — то же самое, но выраженное как энергия (в термодинамике) со знаком «минус».**
- **Тургор (P, ψp) — давление внутри клетки, которое придаёт ей жёсткость и форму.**

- **Когда клетка полностью насыщена водой (тургесцентна) ее *сосущая сила* равна нулю, а *тургорное давление* равно потенциальному осмотическому давлению:**
  - ***S=0; P= π***

- **Явление потери тургора можно наблюдать эксперим-но помещая кусочки ткани в гипертонический р-р. В этом случае отток из клеток приводит к уменьшению объема протопластов и их отделению от клеточных стенок (плазмолиз).**

- **Пространство между стенкой и сократившимся протопластом заполняет наружный раствор.**
- **В условиях водного дефицита в молодых тканях резкое усиление потери воды может приводить к тому, что *тургорное давление* в клетках становится отрицательной величиной и протопласты, сокращаясь в объеме, не отделяются от клеточных стенок, а тянут вслед за собой. Клетки и ткани сжимаются.**

- **Это явление назназывается *циторризом***



- ***Осмотическая концентрация вакуолярного сока* для клеток корней составляет 0,3-1,2 МПа, а для клеток надземных органов – 1,0-2,6 МПа.**

- **Это обуславливает существование вертикального градиента осмотической концентрации и сосущей силы от корней к листьям.**

- **Очень высокое осмотическое давление в клетках у галофитов в условиях засоления: 15МПа.**

- ***Водообмен растений складывается из 3-х этапов:***

1. **Поглощение воды корнями.**
2. **Передвижение ее по сосудам**
3. **Транспирации, т.е. испарения воды листьями.**

Каждый из этих этапов состоит из взаимосвязанных процессов.

Поглощение воды корнями и радиальный транспорт

- Поглощение воды корнями — процесс поступления воды из почвы в корневую систему по градиенту водного потенциала с последующим перемещением через ткани корня к проводящим элементам ксилемы.
- **Основные этапы**

1.Ризодерма и корневые волоски — увеличивают площадь контакта корня с почвой и обеспечивают поглощение воды.

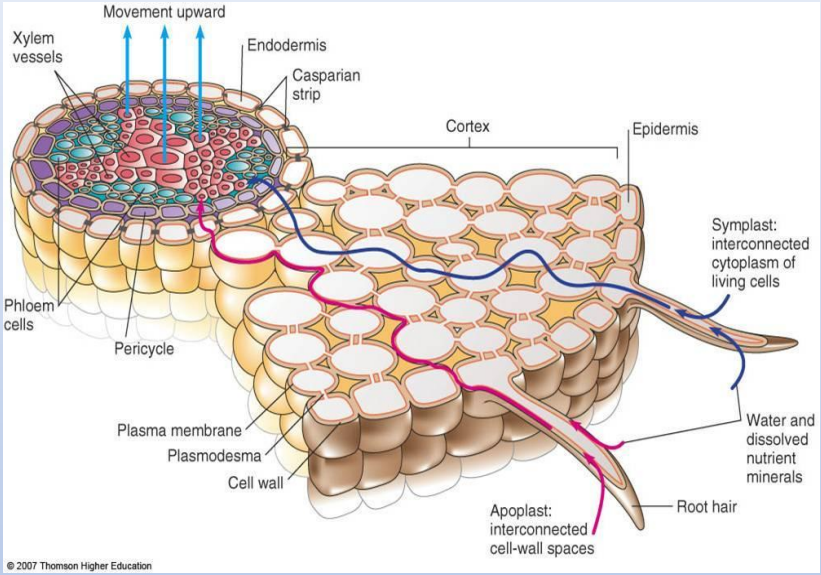
2.Кора корня — обеспечивает радиальное перемещение воды по апопластному, симпластному и трансмембранному путям.

3.Эндодерма — благодаря пояскам Каспари ограничивает апопластный транспорт и обеспечивает избирательность поступления веществ в центральный цилиндр.

4.Ксилема — принимает воду и растворённые минеральные вещества для дальнейшего транспорта к надземным органам.

Пути радиального транспорта воды

Путь	Механизм
Апопластный	Движение по клеточным стенкам и межклеточным пространствам
Симпластный	Перемещение через цитоплазму соседних клеток по плазмодесмам
Трансмембранный	Последовательное пересечение клеточных мембран, в том числе с участием аквапоринов



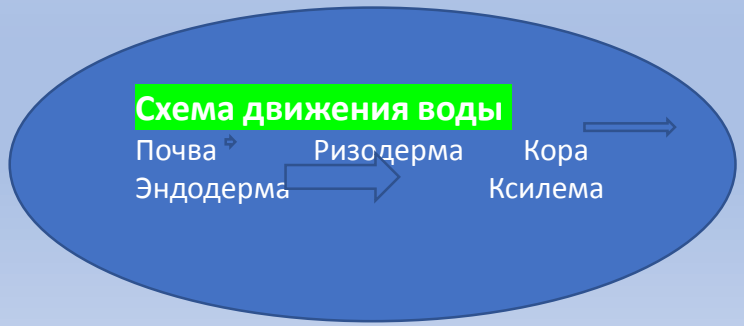
Регуляция поглощения воды: определяется градиентом водного потенциала, гидравлической проводимостью корня, состоянием мембран и активностью аквапоринов.
Радиальный транспорт воды обеспечивает её поступление из почвы в ксилему, а эндодерма играет ключевую роль в контроле апопластного движения и избирательного транспорта веществ.

Транспорт воды в корне

Транспорт воды в корне — перемещение воды из почвы через покровные и внутренние ткани корня к сосудам ксилемы под действием градиента водного потенциала.

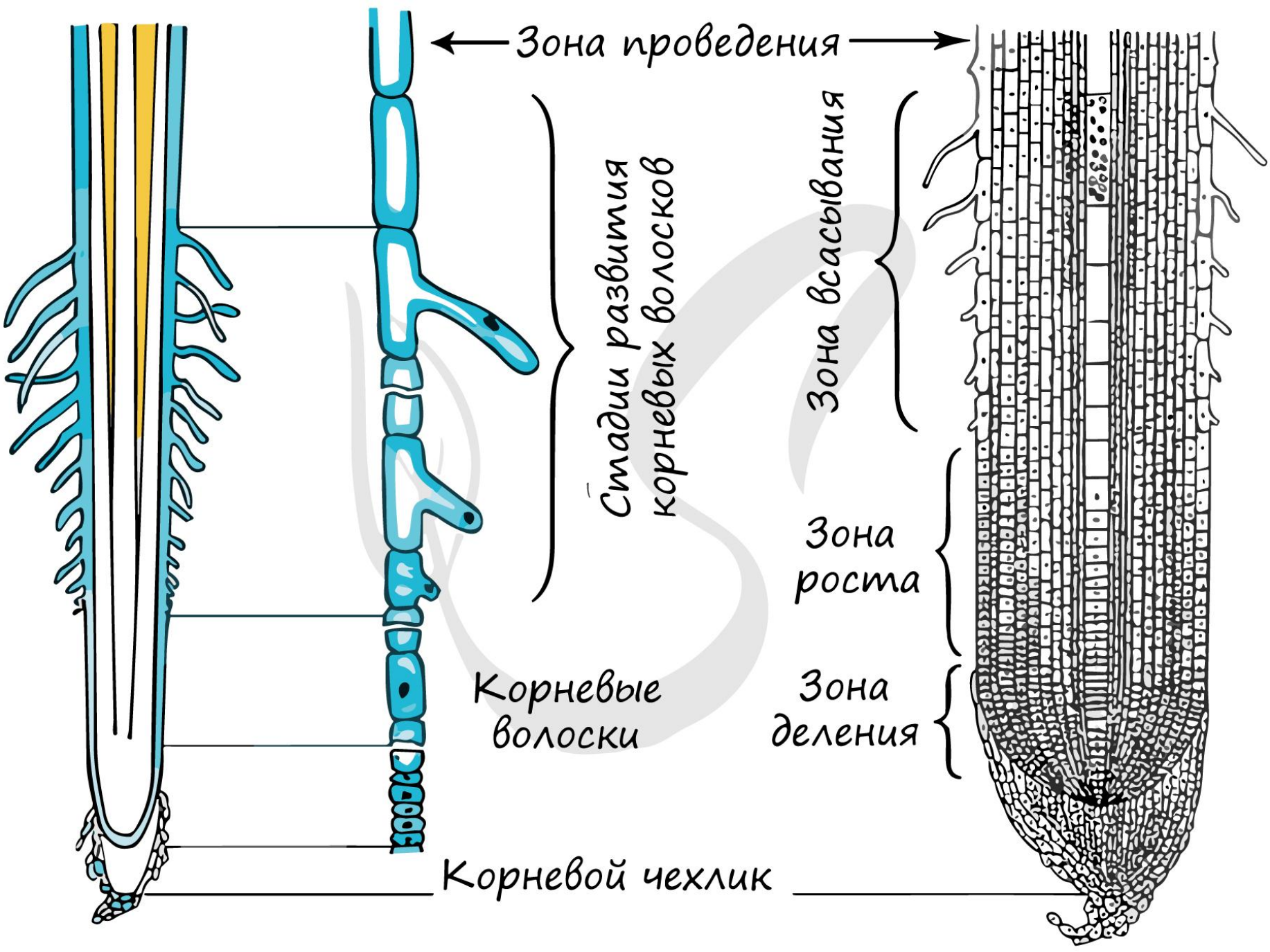
Основные этапы транспорта воды

1. Ризодерма — поглощение воды из почвы, в том числе через корневые волоски.
2. Кора корня — радиальное перемещение воды по апопластному, симпластному и трансмембранному путям.
3. Эндодерма — ограничение апопластного транспорта поясками Каспари и контроль поступления ионов.
4. Перицикл и центральный цилиндр — дальнейшее перемещение воды к проводящим тканям.
5. Ксилема — поступление воды в проводящие элементы и её последующий транспорт к побегам.



Фактор	Физиологическое значение
Градиент водного потенциала	Определяет направление движения воды
Аквапорины	Регулируют гидравлическую проводимость клеточных мембран
Пояски Каспари	Ограничивают апопластный путь через эндодерму
Корневое давление	Может способствовать поступлению воды в ксилему при определённых условиях
Транспирация	Создаёт натяжение воды в ксилеме и поддерживает её движение

Главный вывод: транспорт воды в корне определяется градиентом водного потенциала, гидравлической проводимостью тканей и избирательными барьерными свойствами эндодермы.


Зона проведения
Стадии развития корневых волосков
Зона всасывания
Зона роста
Зона деления
Корневые волоски
Корневой чехлик

Корневое давление — нижний концевой двигатель водного транспорта

- Корневое давление — положительное гидростатическое давление, возникающее в ксилеме корня вследствие накопления растворённых веществ и осмотического поступления воды.
- Нижний концевой двигатель — традиционное название механизма восходящего транспорта воды, обусловленного корневым давлением.

Механизм формирования корневого давления

Поглощение и транспорт минеральных ионов в корне



Накопление растворённых веществ в ксилеме



Снижение осмотического потенциала ксилемного сока



Осмотическое поступление воды в ксилему



Формирование положительного корневого давления

Корневое давление — нижний концевой двигатель водного транспорта

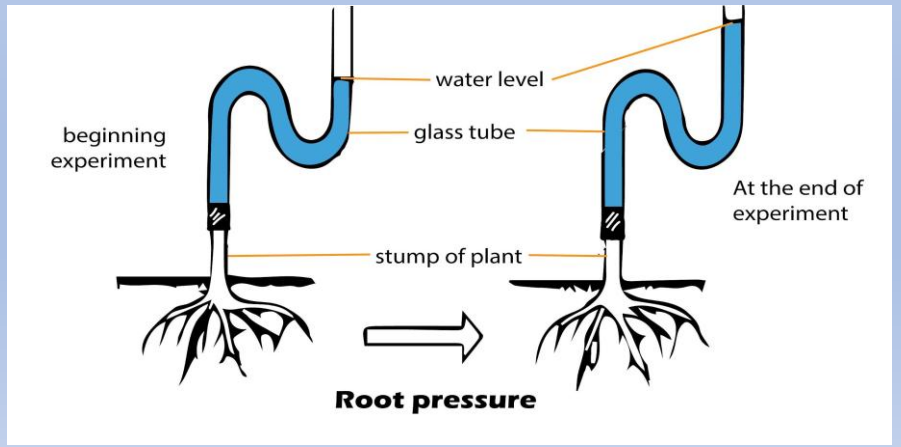
Физиологическое значение

- Способствует поступлению воды из корня в проводящую систему растения.
- Может обеспечивать подъём воды при слабой транспирации, особенно ночью.
- Проявляется в виде гуттации — выделения капель ксилемного сока через гидатоды по краям или на кончиках листьев.
- Может вызывать выделение ксилемного сока из срезанного стебля — «плач растений».

Важно: корневое давление не является основным механизмом подъёма воды в высоких растениях. Главную роль в дальнем транспорте воды играет транспирационное натяжение, объясняемое теорией когезии–натяжения.



Главный вывод: корневое давление обеспечивает дополнительную движущую силу восходящего транспорта воды, особенно при низкой интенсивности транспирации.









Транспирация и верхний концевой двигатель водного транспорта

- Транспирация — процесс испарения воды надземными органами растений, преимущественно через устьица листьев.
- Верхний концевой двигатель — традиционное название механизма подъёма воды по ксилеме, основанного на возникновении транспирационного натяжения.

Механизм транспирационного подъёма воды

Испарение воды с влажных поверхностей клеточных стенок мезофилла

Снижение водного потенциала листа и возникновение натяжения воды

Передача натяжения по непрерывному столбу воды в ксилеме

Подъём воды от корней к листьям по градиенту водного потенциала

Транспирация и верхний концевой двигатель водного транспорта

Физические основы транспорта воды

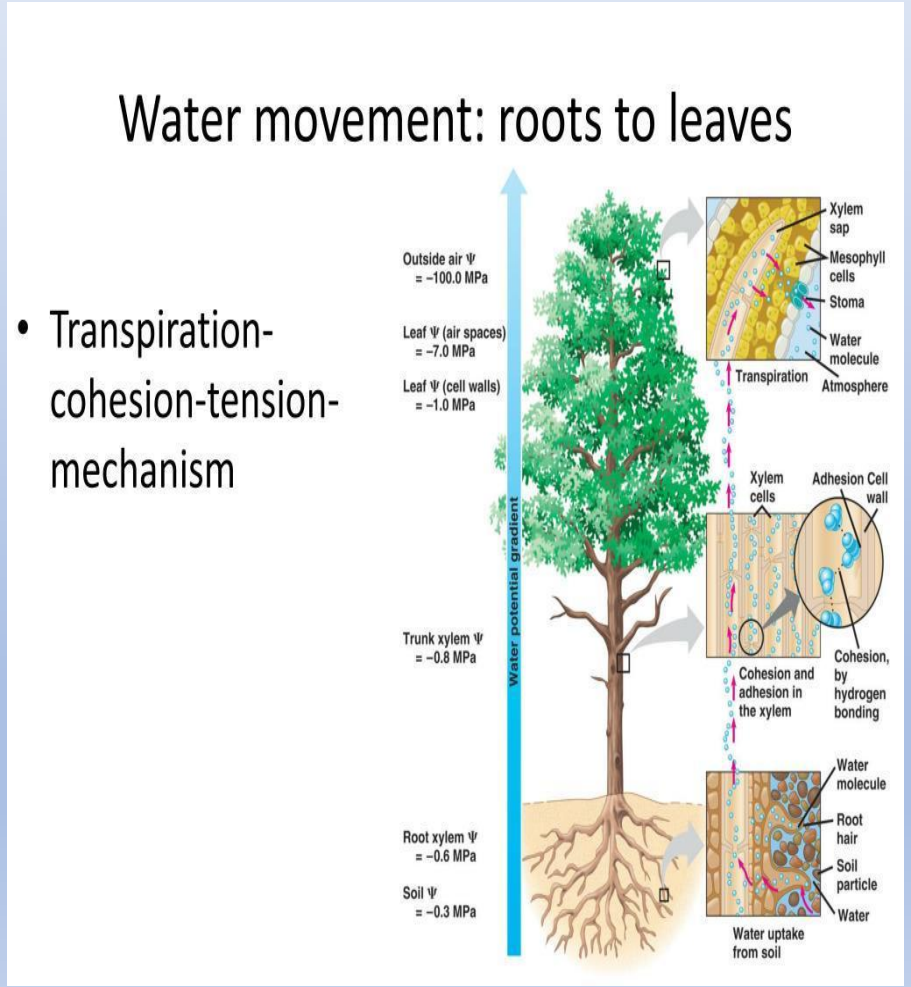
Механизм	Физиологическое значение
Когезия	Сцепление молекул воды благодаря водородным связям
Адгезия	Взаимодействие воды со стенками сосудов ксилемы
Транспирационное натяжение	Создание отрицательного давления, обеспечивающего подъём воды
Градиент водного потенциала	Определяет направление движения воды от почвы к атмосфере

Физиологическое значение транспирации: поддержание восходящего потока воды и минеральных веществ, охлаждение листьев и участие в регуляции водного баланса.

Главный вывод: основная движущая сила восходящего транспорта воды в растении — транспирационное натяжение, которое передаётся по непрерывной водной системе ксилемы благодаря когезии молекул воды.

Транспирация и верхний концевой двигатель водного транспорта

- Transpiration-cohesion-tension-mechanism



- Вода испарятся и через устьица.

В рез-те потери воды клетками листьев снижается водный потенциал, т.е. возрастает сосущая сила усиление поглощения клетками листа воды из ксилемы жилок и передвижение воды по ксилеме из корней в листья.

Т. обр., верхний концевой двигатель может работать при полном отключении нижнего концевого двигателя, причем для его работы используется не метаболическая энергия, а энергия внешней среды – температура и движение воздуха.

Лист как орган транспирации

- Вода черешок или листовое влагалище

листовые жилки.

Сосудистые пучки окружены одним слоем компактно расположенных паренхимных клеток, которые образуют обкладку пучка и одновременно выполняют функцию механической ткани.

- Снаружи листья имеют однослойный эпидермис, внешние стенки которого покрыты кутикулой, восковым налетом.
- Эпидермис вместе с кутикулой образует эффективный барьер на пути движения воды.
- Мезофилл листа состоит из палисадной и губчатой паренхимы с большими межклетниками.
- Вода в межклетниках испаряется со всех открытых участков клеток мезофилла.

- **Кутикулярная транспирация.**
- При открытых устьицах потери водяного пара через кутикулу листа обычно незначительны по сравнению с общей транспирацией.
- Но если устьица закрыты, как вовремя засухи, *кутикулярная транспирация* приобретает важное значение.
- У молодых листьев с тонкой кутикулой кутикулярная транспирация составляет около половины всей транспирации, у зрелых листьев – 1/10 от всей транспирации.
- В стареющих листьях кутикулярная транспирация могут возрастать из-за разрушения и растрескивания кутикулы.

ВНУТРЕННЕЕ СТРОЕНИЕ ЛИСТА

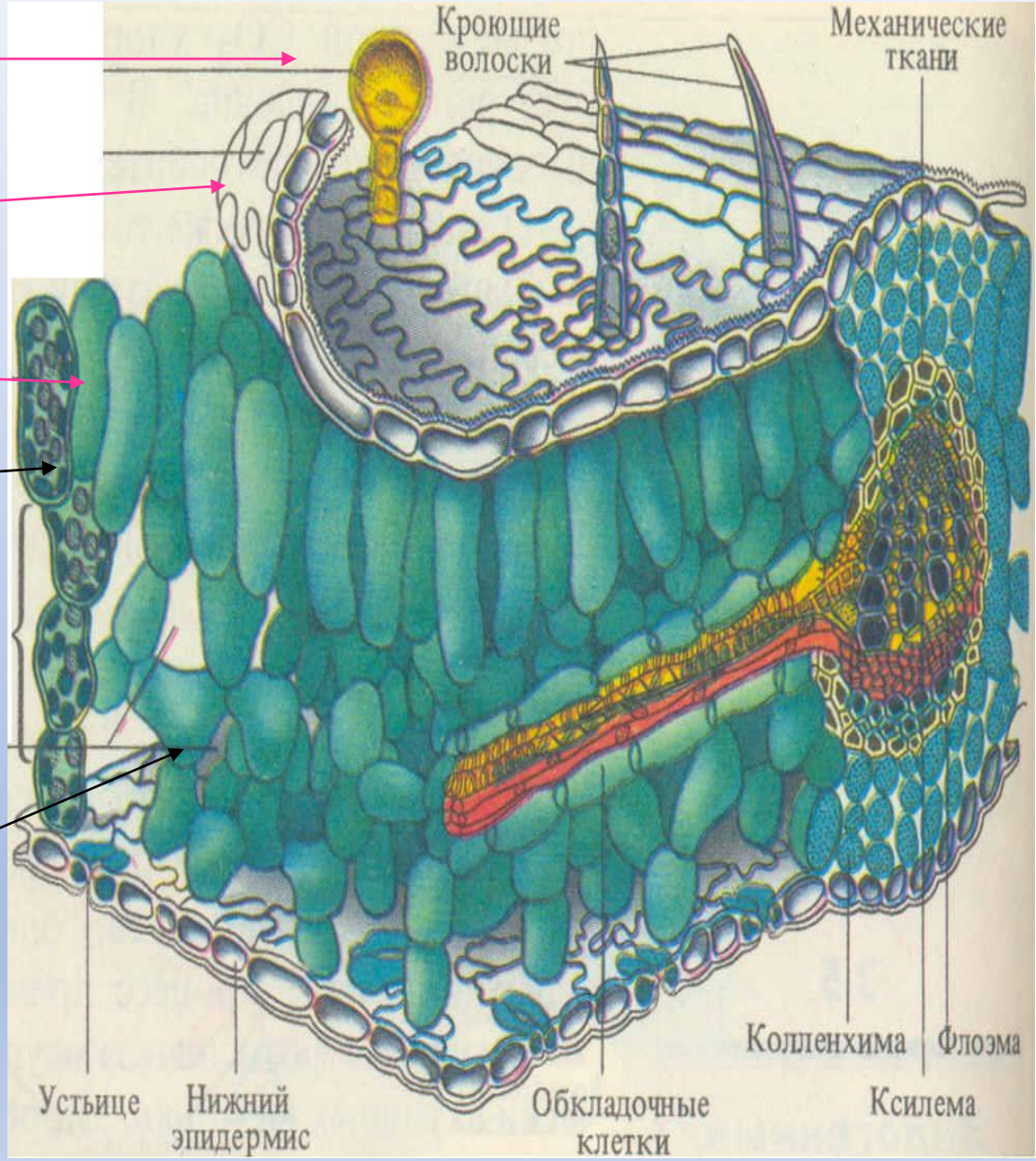


Верхний эпидермис

Палисадный мезофилл

Губчатый мезофилл

Межклетники

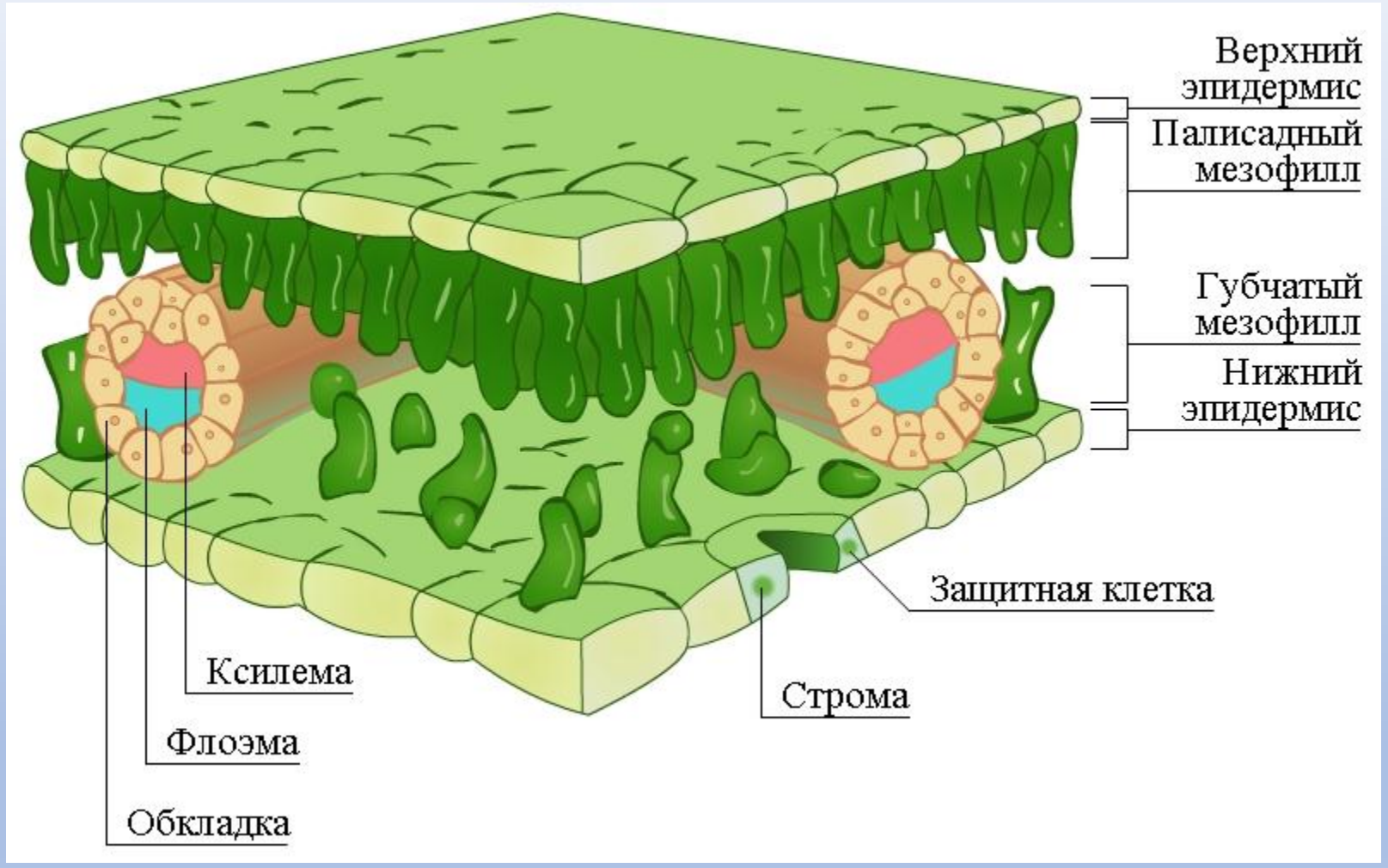


Транспирация – это 2 процесса

1) передвижения воды из листовых жилок в поверхностные слои стенок клеток мезофилла;

2) испарения воды из клеточных стенок в межклетные пространства и подустьичные полости с последующей диффузией в окружающую атмосферу через устьица (*устьичная транспирация*) или испарения воды из клеточных стенок эпидермиса в атмосферу путем *кутикулярной транспирации*.

- Жидкая вода транспортируется к испаряющимся поверхностям преимущественно по клеточным стенкам.
- В клеточных стенках вода встречает более слабое сопротивление, чем на пути от клетки к клетке через протопласты и вакуоли.
- Молекулы воды покидают растение, перемещаясь в направлении более низкого водного потенциала, т.е. из тканей наружу через устьица.


Верхний эпидермис
Палисадный мезофилл
Губчатый мезофилл
Нижний эпидермис
Защитная клетка
Ксилема
Флоэма
Обкладка
Строма

Устьичная транспирация и механизмы её регуляции

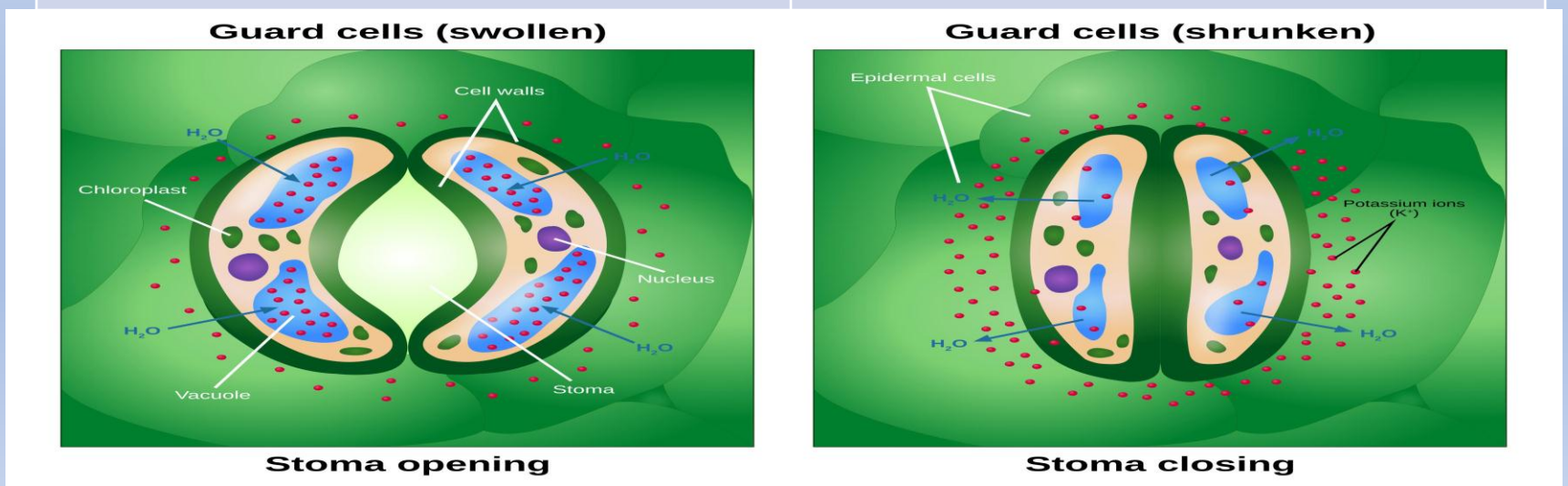
- Устьичная транспирация — испарение воды через устьичные поры листьев, интенсивность которого регулируется изменением тургора замыкающих клеток.
  - **Механизм устьичной регуляции**
- Открывание: активация H^+-АТФазы, поступление K^+ и накопление осмотически активных веществ повышают тургор замыкающих клеток.
- Закрывание: выход анионов и K^+, снижение тургора замыкающих клеток приводят к сужению устьичной щели.
- АВА: при водном дефиците активирует сигнальные пути, способствующие закрыванию устьиц.

Физиологическое значение: устьичная регуляция обеспечивает баланс между поступлением CO_2 для фотосинтеза и ограничением потерь воды при транспирации.

Главный вывод: открывание и закрывание устьиц регулируются ионным транспортом, изменением тургора замыкающих клеток и взаимодействием световых, гормональных и водных сигналов.

Основные факторы, регулирующие устьичную транспирацию

Фактор	Влияние на устьица
Свет, особенно синий	Обычно стимулирует открывание
Концентрация CO_2 в листе	Повышение часто способствует закрыванию
Водный дефицит и ABA	Способствуют закрыванию
Влажность воздуха	Низкая влажность усиливает испарительный запрос атмосферы и может вызывать закрывание
Температура	Влияет на транспирацию и устьичную проводимость в зависимости от условий



Гидропассивные и гидроактивные устьичные реакции

Водный статус растения — один из основных факторов, определяющих движения устьиц. Изменение тургора замыкающих и окружающих клеток регулирует ширину устьичной щели.

Тип реакции	Механизм	Физиологическое значение
Гидропассивная	Быстрое изменение тургора замыкающих и окружающих клеток вследствие изменения водного баланса	Может вызывать кратковременное изменение ширины устьичной щели
Гидроактивная	Регулируемое изменение ионного транспорта и осмотического потенциала замыкающих клеток	Обеспечивает контролируемое закрывание устьиц при водном дефиците

Механизмы устьичных реакций

Гидропассивная реакция устьиц	Гидроактивная реакция устьиц
1. Быстрое изменение водного состояния тканей 2. Изменение механического взаимодействия клеток 3. Пассивное изменение устьичной щели	1. Водный дефицит, ABA и сигнальные реакции 2. Выход анионов и K^+ из замыкающих клеток 3. Потеря тургора и закрывание устьиц

Особенность гидропассивной реакции: при резком обезвоживании листа у некоторых растений возможно кратковременное пассивное расширение устьичной щели (hydropassive opening), после которого развивается активное закрывание.

Главный вывод: гидропассивные движения обусловлены непосредственными гидромеханическими изменениями, тогда как гидроактивные реакции регулируются физиологическими сигнальными механизмами и транспортом ионов в замыкающих клетках.

Продуктивность транспирации и эффективность использования воды

- Продуктивность транспирации (ПТ) — количество сухого вещества, образованного растением на единицу массы воды, израсходованной при транспирации.

Формула расчёта

- $ПТ=М_{сухого\ вещества}/М_{\ транспирированной\ воды}$
- Единицы измерения: г сухого вещества/кг воды.

Основные показатели водоиспользования

Показатель	Характеристика
Продуктивность транспирации	**Масса сухого вещества на единицу транспирированной воды**
Транспирационный коэффициент (ТК)	**Масса транспирированной воды, необходимая для образования единицы сухого вещества**
Эффективность использования воды (WUE)	**Отношение прироста биомассы или урожая к расходу воды; определение зависит от уровня измерения**

Факторы, влияющие на продуктивность транспирации

1. Генетические особенности вида и сорта.
2. Интенсивность фотосинтеза и устьичная проводимость.
3. Температура и влажность воздуха.
4. Водообеспеченность и минеральное питание.
5. Стадия роста и условия выращивания.

Пример: если растение образовало 6 г сухого вещества при транспирации 2 кг воды, продуктивность транспирации составляет 3 г/кг, а транспирационный коэффициент — около 333 кг/кг.

Главный вывод: продуктивность транспирации характеризует эффективность образования растительной биомассы относительно потерь воды при транспирации и является важным физиологическим показателем при изучении засухоустойчивости растений.

Физиологическое значение восходящего тока воды в растениях

Восходящий ток воды — направленное перемещение воды и растворённых минеральных веществ от корней к надземным органам преимущественно по ксилеме под действием градиента водного потенциала.

Основные физиологические функции:

1. Водоснабжение органов — обеспечение листьев, стеблей и растущих тканей водой.
2. Минеральное питание — транспорт поглощённых корнями минеральных элементов.
3. Поддержание тургора — обеспечение клеточного растяжения и роста.
4. Фотосинтез — доставка воды к фотосинтезирующим тканям.
5. Терморегуляция — восполнение потерь воды при транспирационном охлаждении.
6. Межорганный транспорт — перенос некоторых гормонов и сигнальных соединений.

Движущие силы восходящего тока:

1. Транспирационное натяжение — основной механизм дальнего транспорта воды.
2. Корневое давление — дополнительный механизм при определённых условиях.

Главный вывод: восходящий ток воды объединяет корневую систему и надземные органы в единую функциональную систему, обеспечивая водный баланс, минеральное питание, рост и продуктивность растений.

Заключение

- Основные выводы лекции
- 1. Вода является важнейшим компонентом растительной клетки, обеспечивающим метаболизм, транспорт веществ, поддержание тургора и рост растений.
- 2. Поглощение воды корнями определяется градиентом водного потенциала и гидравлической проводимостью тканей.
- 3. Радиальный транспорт воды осуществляется по апопластному, симпластному и трансмембранному путям; эндодерма регулирует поступление веществ в центральный цилиндр.
- 4. Восходящий транспорт воды происходит преимущественно по ксилеме благодаря транспирационному натяжению и механизму когезии–натяжения; корневое давление играет дополнительную роль.
- 5. Транспирация обеспечивает движение воды, участвует в охлаждении листьев и регулируется изменением устьичной проводимости.
- 6. Водный баланс растений зависит от согласованной работы корневой системы, проводящих тканей, аквапоринов и гормональных механизмов.
- 7. Продуктивность транспирации характеризует эффективность образования сухого вещества относительно потерь воды.
- Главный вывод: водный обмен представляет собой единую физиологическую систему поглощения, транспорта и испарения воды, обеспечивающую жизнедеятельность, рост и адаптацию растений к условиям окружающей среды.

Контрольные вопросы

1. Каковы основные физиологические функции воды в растительном организме?
2. Что такое водный потенциал и какие компоненты определяют его величину?
3. Как осуществляется осмотическое поглощение воды растительной клеткой?
4. Какие пути радиального транспорта воды существуют в корне?
5. Какую роль выполняют эндодерма и пояски Каспари?
6. Что такое корневое давление и почему его называют нижним концевым двигателем?
7. Как объясняет теория когезии–натяжения восходящий транспорт воды по ксилеме?
8. Что такое транспирация и каково её физиологическое значение?
9. Чем отличаются гидропассивные и гидроактивные устьичные реакции?
10. Что такое продуктивность транспирации и транспирационный коэффициент?
11. Какие факторы влияют на интенсивность транспирации и водный баланс растений?
12. Каково значение восходящего тока воды для минерального питания, фотосинтеза и роста растений?

Рекомендуемая литература

- Основная литература
- 1. Taiz, L.; Møller, I.M.; Murphy, A.; Zeiger, E. Plant Physiology and Development. 7th ed. Oxford University Press, 2022.
- 2. Buchanan, B.B.; Gruissem, W.; Jones, R.L. (Eds.). Biochemistry and Molecular Biology of Plants. 2nd ed. Wiley Blackwell, 2015.
- 3. Nobel, P.S. Physicochemical and Environmental Plant Physiology. 4th ed. Academic Press, 2009.
- Дополнительная научная литература
- 4. Steudle, E. Water Uptake by Plant Roots: An Integration of Views. Plant and Soil. 2000, 226, 45–56. https://doi.org/10.1023/A:1026439226716
- 5. Maurel, C.; Boursiac, Y.; Luu, D.-T.; Santoni, V.; Shahzad, Z.; Verdoucq, L. Aquaporins in Plants. Physiological Reviews. 2015, 95, 1321–1358. https://doi.org/10.1152/physrev.00008.2015
- 6. Buckley, T.N. How Do Stomata Respond to Water Status? New Phytologist. 2019, 224, 21–36. https://doi.org/10.1111/nph.15899
- 7. McAdam, S.A.M.; Brodribb, T.J. The Evolution of Mechanisms Driving the Stomatal Response to Vapor Pressure Deficit. Plant Physiology. 2015, 167, 833–843. https://doi.org/10.1104/pp.114.252940