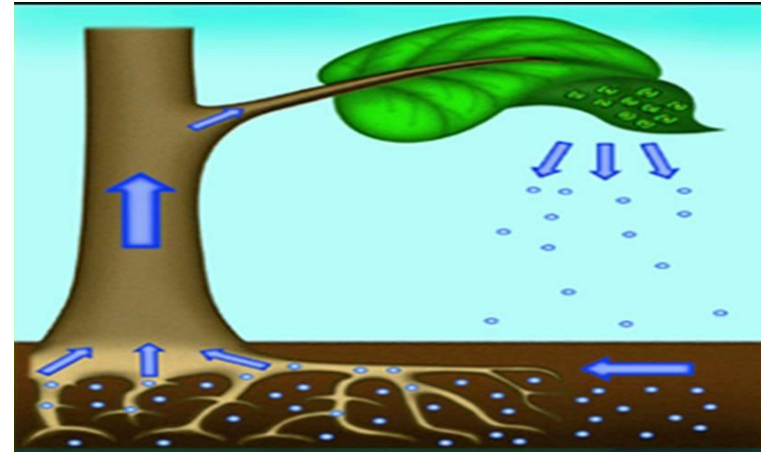
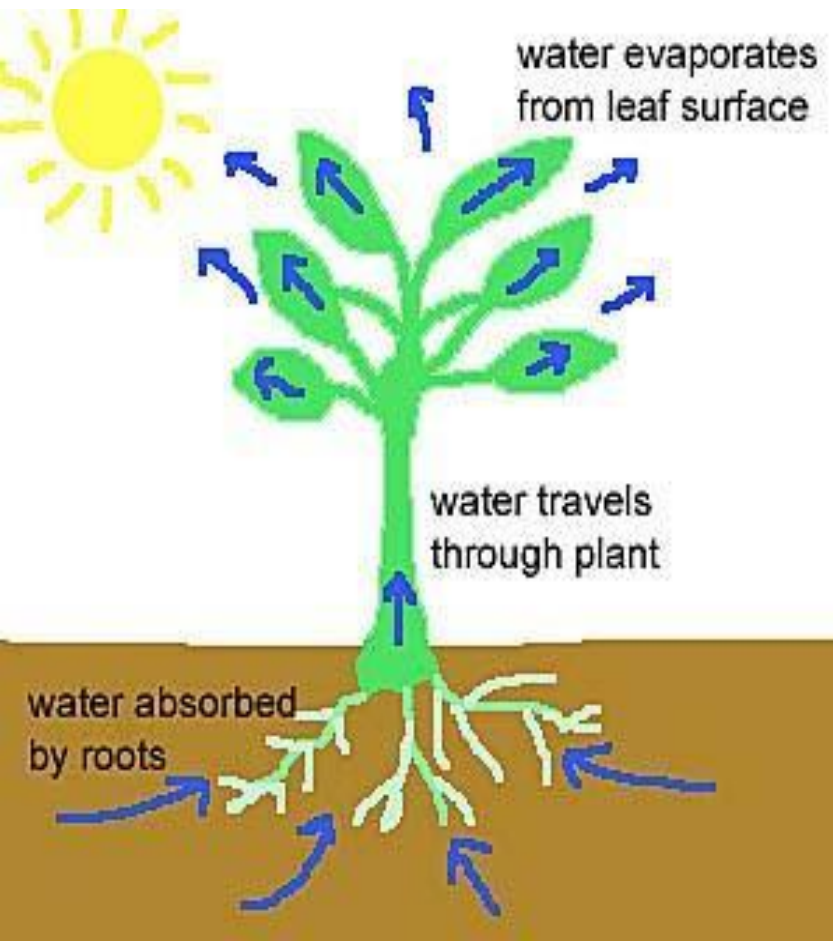


# ВОДНЫЙ ОБМЕН РАСТЕНИЙ



1. Поступление воды
2. Транспорт воды
3. Расходование воды

# Водный баланс

Водный баланс - соотношение между поглощением (П) и расходом воды (Р).

$$П = Р$$

$$П > Р$$

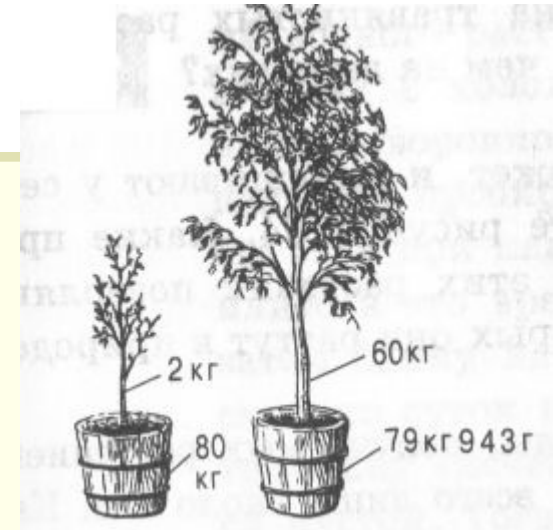
$$П < Р$$

# История исследований



**Ян Батист ван Гельмонт**

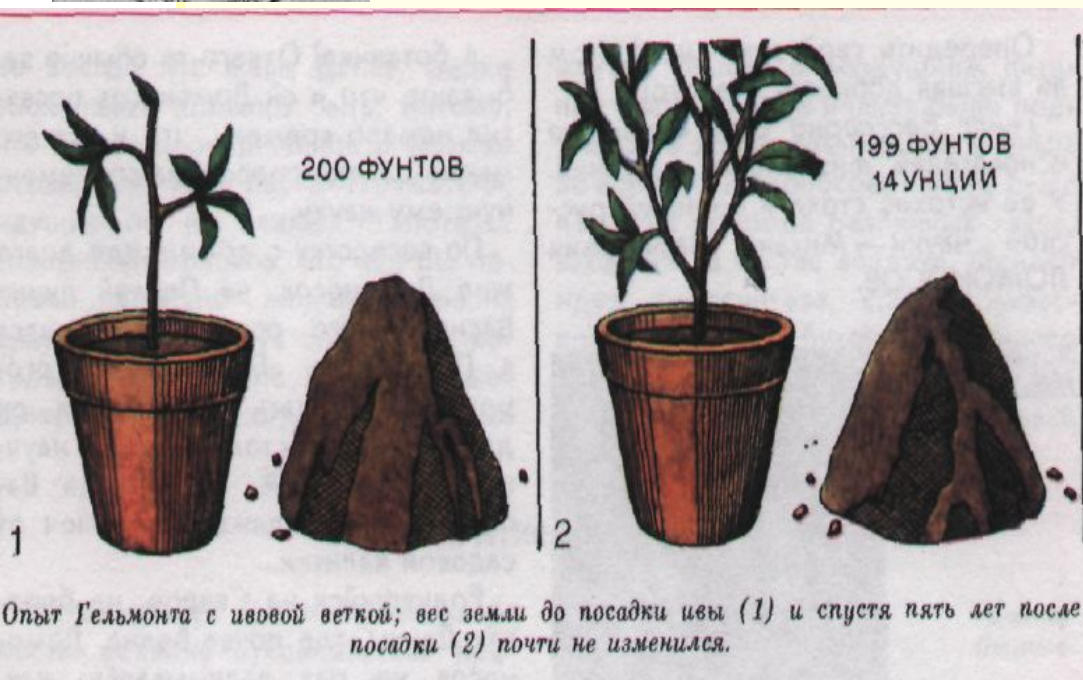
(1579-1644). Поставил первый физиологический эксперимент, связанный с изучением питания растений.



Растение за 5 лет увеличилось в весе на 164 фунта 3 унции, а земля за 5 лет потеряла в весе всего лишь 2 унции.

Вывод, что пищей растению служит вода.

В 1889 г., через 245 лет после смерти Гельмонта, ему поставили памятник с надписью: «За полезные для науки заблуждения».



# Расходование воды растением



Растения выделяют воду в жидком и парообразном состоянии.

Процесс испарения воды надземными органами растений – **транспирация**



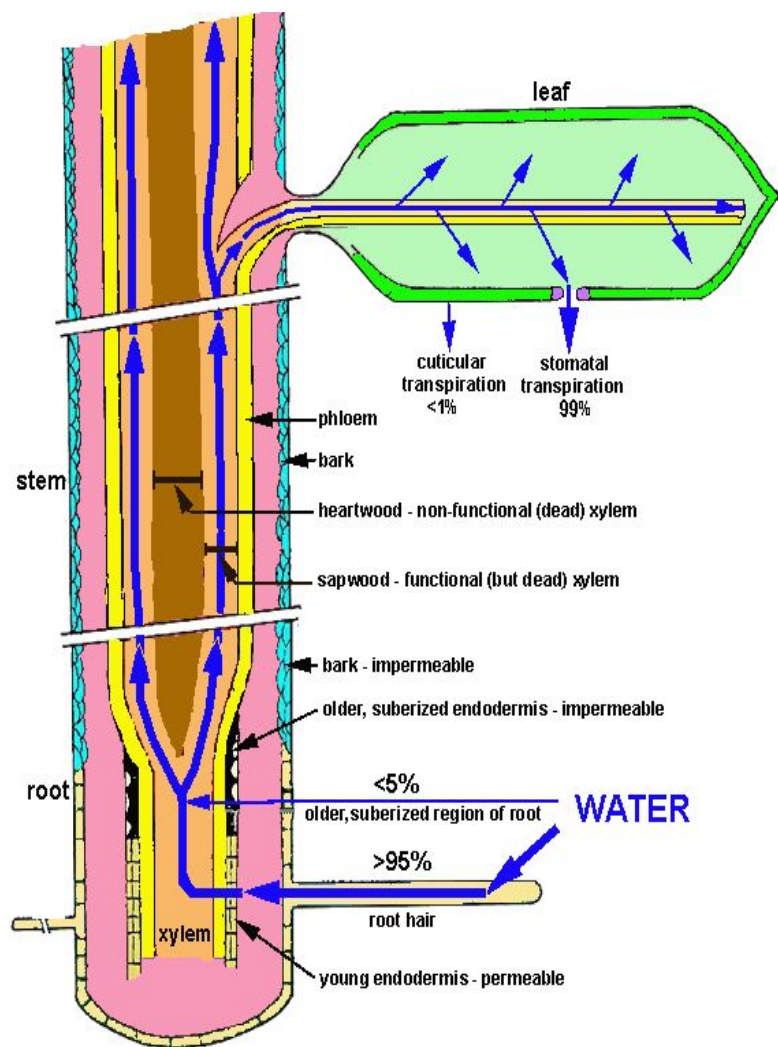
Процесс выделения воды в капельно-жидком состоянии – **гуттация**



# Транспирация

- 1) Понятие транспирации, значение.
- 2) Строение листа как органа транспирации.
- 3) Виды транспирации.
- 4) Регуляция транспирации.
- 5) Влияние факторов на устьица.  
Суточный ход устьичных движений.
- 6) Величины, определяющие транспирацию.
- 7) Влияние условий на транспирацию.

# Транспирация



«Растение – прежде всего и главным образом – прибор для улавливания воздуха и солнечного света, а такой прибор, представляя большую поверхность нагрева, роковым образом становится прибором для испарения воды»  
К. А. Тимирязев

Растение	Годичное испарение, л
1 раст. кукурузы	180-200
1 раст. картофеля	95
1 раст. томатов	125
1 гектар злаков	1,5-5 млн
1 га елового леса	3,2 – 3,9 млн
1 га соснового леса	1,6 – 2,7 млн.

**К. А. Тимирязев назвал транспирацию, в том объеме, в каком она идет, “необходимым физиологическим злом”**



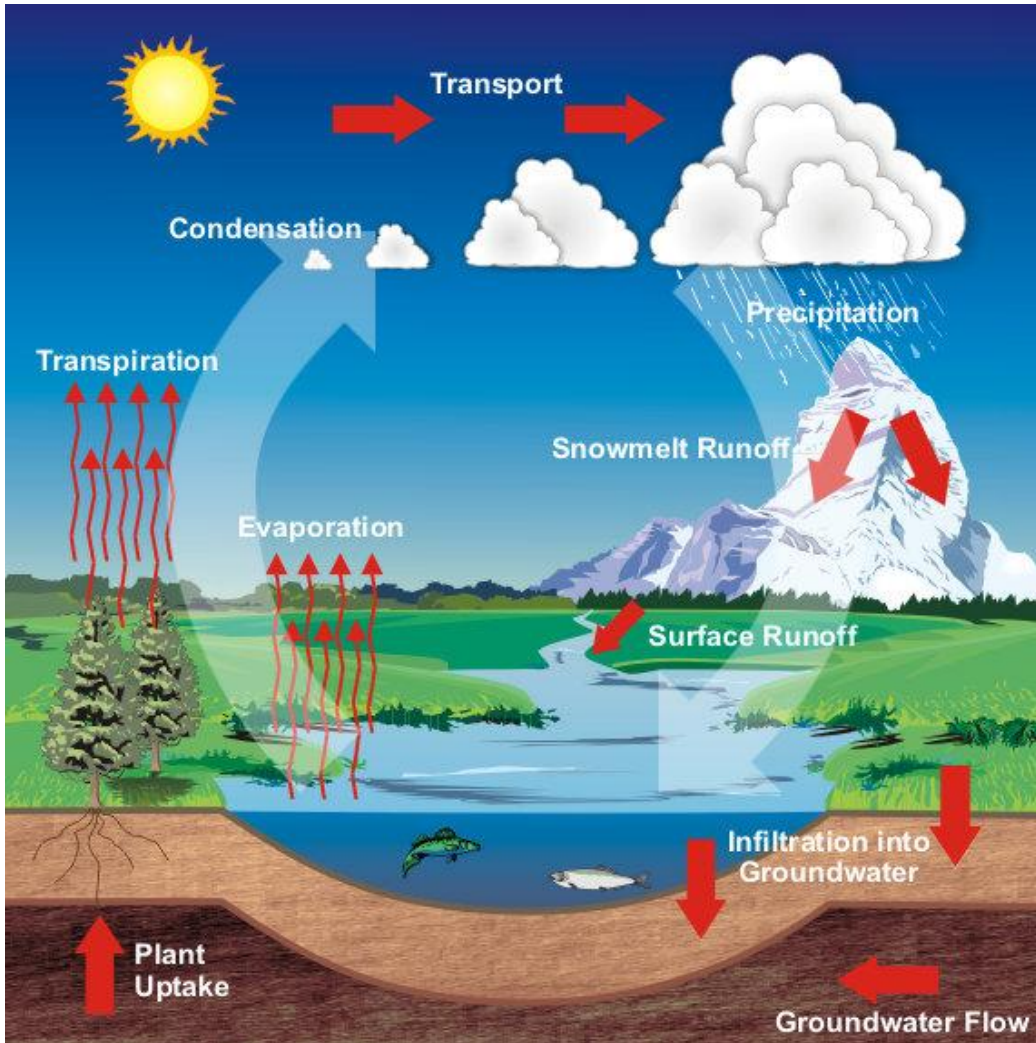
<b>Растение</b>	<b>Площадь поверхности листа, см<sup>2</sup></b>	<b>Общая площадь поверхности листьев растения, см<sup>2</sup></b>
<b>Кукуруза</b>	<b>600-1320</b>	<b>7900</b>
<b>Огурец</b>	<b>29-33</b>	<b>180-1100</b>
<b>Подсолнечник</b>	<b>38</b>	<b>2260</b>
<b>Пшеница</b>	<b>13-15</b>	<b>46-65</b>
<b>Яблоня</b>	<b>18</b>	<b>318 000</b>

# Значение транспирации

- 1) **Терморегуляция.** Температура сильно транспирирующего листа может примерно на  $7^{\circ}\text{C}$  быть ниже температуры листа завядающего, нетранспирирующего.
- 2) **Транспирация - верхний двигатель водного тока,** создает непрерывный ток воды из корневой системы к листьям, который связывает все органы растения в единое целое.
- 3) С транспирационным током **передвигаются растворимые минеральные** и частично органические питательные **вещества.**



# Транспирация – уникальное явление в биологии с точки зрения количеств движения.



За год через высшие растения планеты протекает  $35 \times 10^{12}$  т. В течение суток вода в растении обновляется 20-30 раз

Биосферное значение транспирации

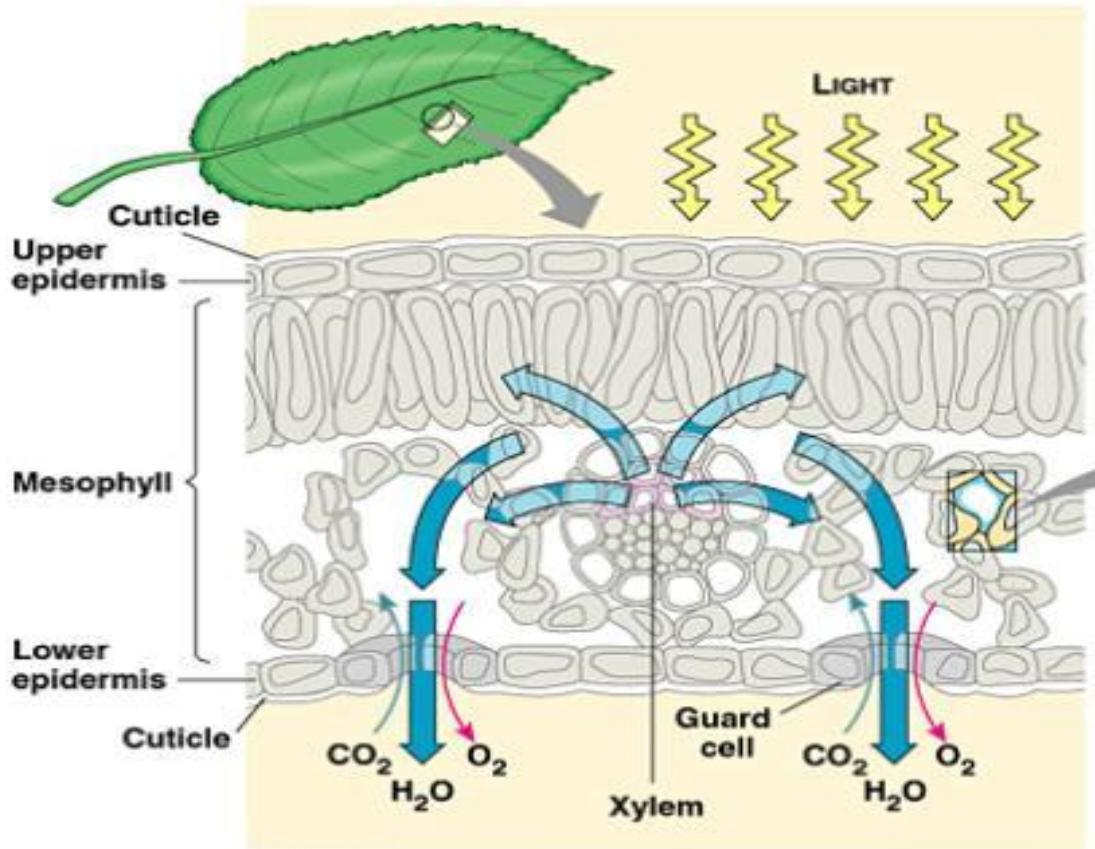


Иванов А.А. Понтийские болота. вторая половина 1830х

# Показатели транспирации

Показатель	Определение	Значение
<b>Интенсивность транспирации</b> (скорость)	количество воды, испаряемой растением (в г) за единицу времени (ч) единицей поверхности листа (в дм <sup>2</sup> ).	0,15— 1,47 г/дм <sup>2</sup> ч
<b>Транспирационный коэффициент</b>	количество воды (в г), испаряемой растением при накоплении 1 г сухого вещества	100-1000 г Н <sub>2</sub> О/г сухого вещества
<b>Продуктивность транспирации</b>	количество сухого вещества (в г), накопленного растением за период, когда оно испаряет 1 кг воды величина, обратная транспирационному коэффициенту	1-8 г сухого вещества /гН <sub>2</sub> О

# Строение листа как органа транспирации

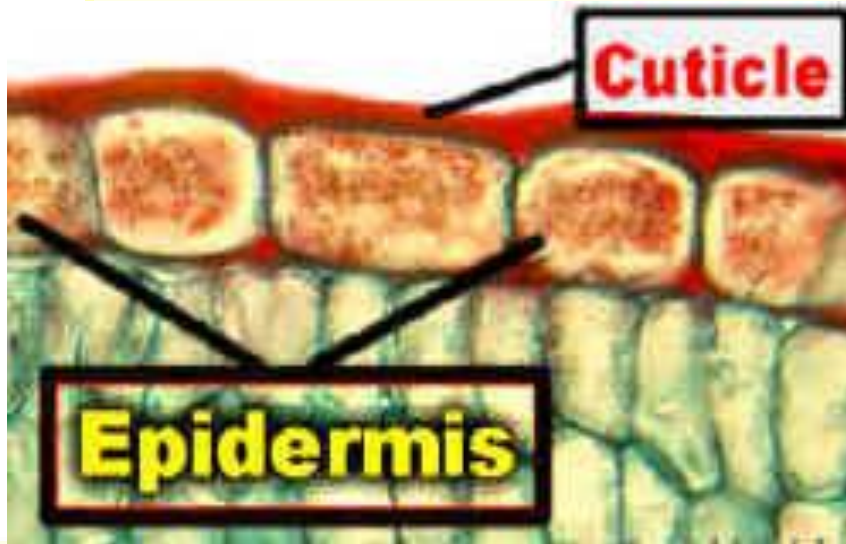


Средняя толщина  
листа составляет  
100—200 мкм

Структуры,  
участвующие  
в испарении:

кутикула  
устьица

# Кутикула



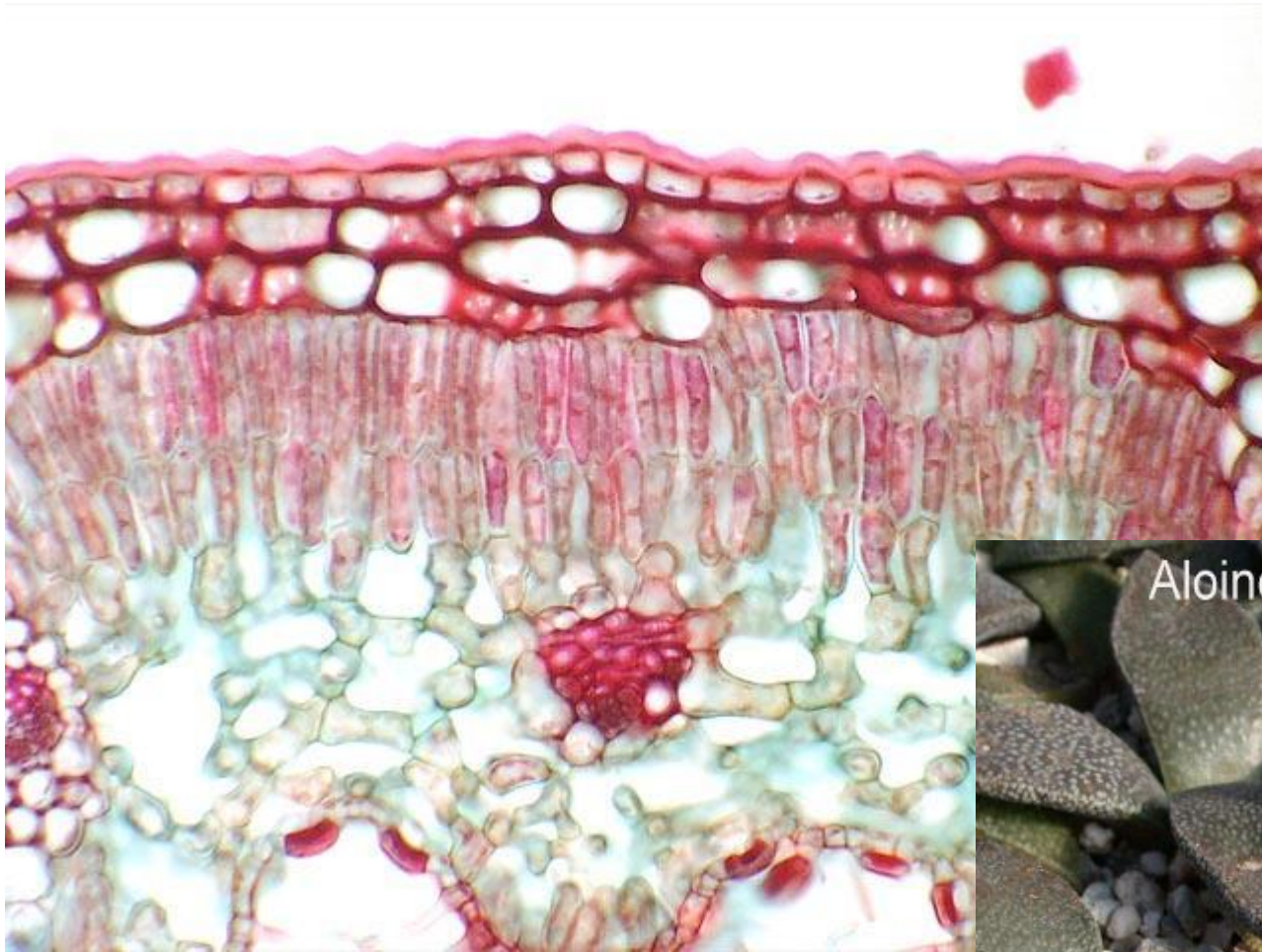
Кутикула имеет трехслойную структуру.

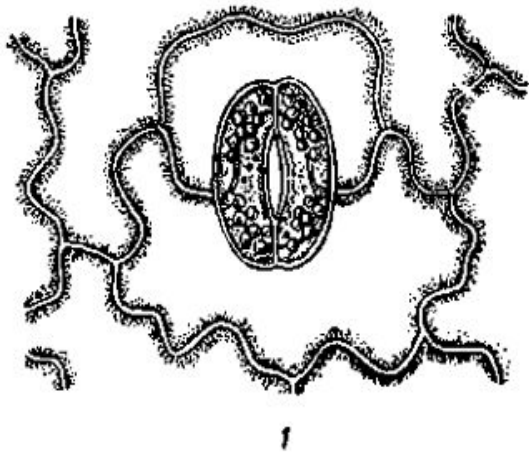
Поверхность кутикулы покрыта тонким слоем воска.

Средний слой, называемый истинным кутином, состоит из кутина, погруженного в воск.

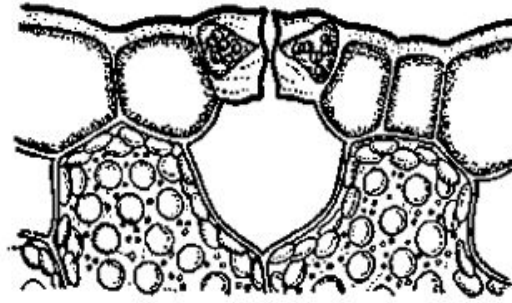
Нижний слой (кутикулярный) включает кутин, воска и углеводороды, которые смешиваются с элементами клеточной стенки.

**Более развитая кутикула у листьев светолюбивых растений по сравнению с теневыносливыми, засухоустойчивых по сравнению с влаголюбивыми.**

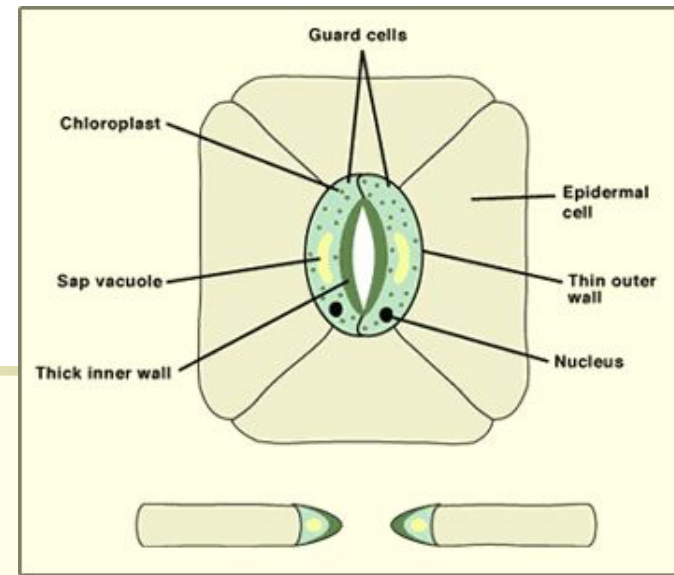




1



2



Устьица - отверстия (щели) в эпидермисе, образованные специализированными эпидермальными клетками, которые называют замыкающими



**Количество устьиц зависит от возраста листа и условий среды и составляет 10 - 600 на 1 мм<sup>2</sup> листа (от 50 до 500 на 1 мм<sup>2</sup>).**

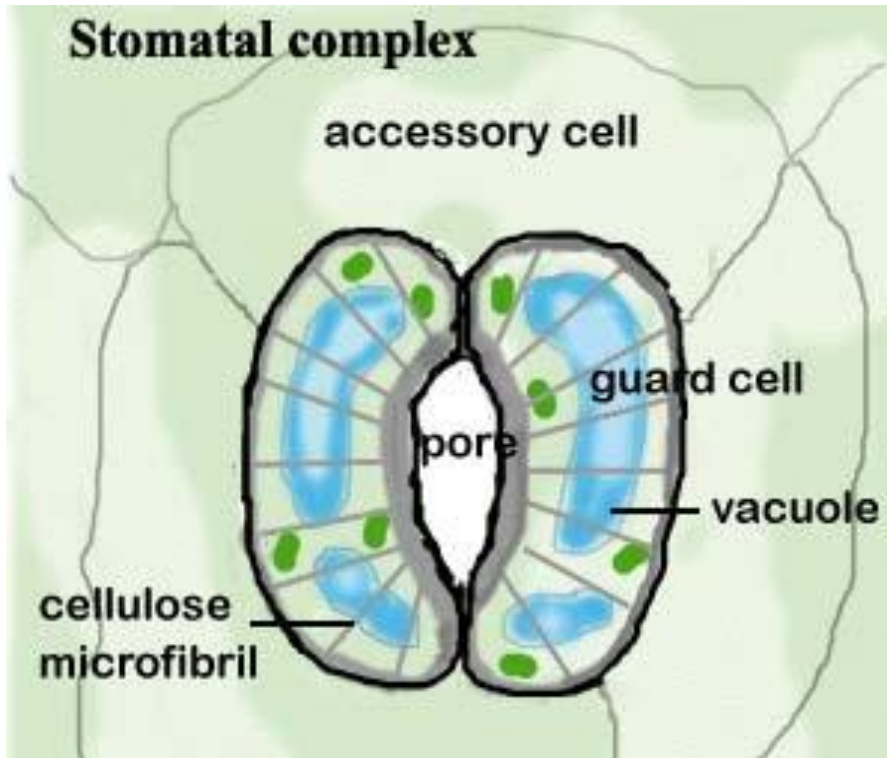
<b>Растение</b>	<b>Количество устьиц на листьях</b>	
	<b>Нижняя сторона</b>	<b>Верхняя сторона</b>
<b>Горох</b>	<b>200</b>	<b>100</b>
<b>Ива</b>	<b>134</b>	<b>78</b>
<b>Капуста</b>	<b>230</b>	<b>140</b>
<b>Кувшинка</b>	<b>-</b>	<b>490</b>
<b>Кислица</b>	<b>35</b>	<b>-</b>
<b>Лилия</b>	<b>330</b>	<b>-</b>
<b>Люцерна</b>	<b>140</b>	<b>170</b>
<b>Яблоня</b>	<b>290</b>	<b>-</b>
<b>Сирень</b>	<b>330</b>	

# Длина устьичной щели

Дуб	5	Кукуруза	19
Кипрей	9	Подсолнечник	22
Земляника	10	Кактус (цереус)	26
Гречиха	12	Калужница	28
Кислица	13	Примула	30
Сныть	15	Пшеница	38

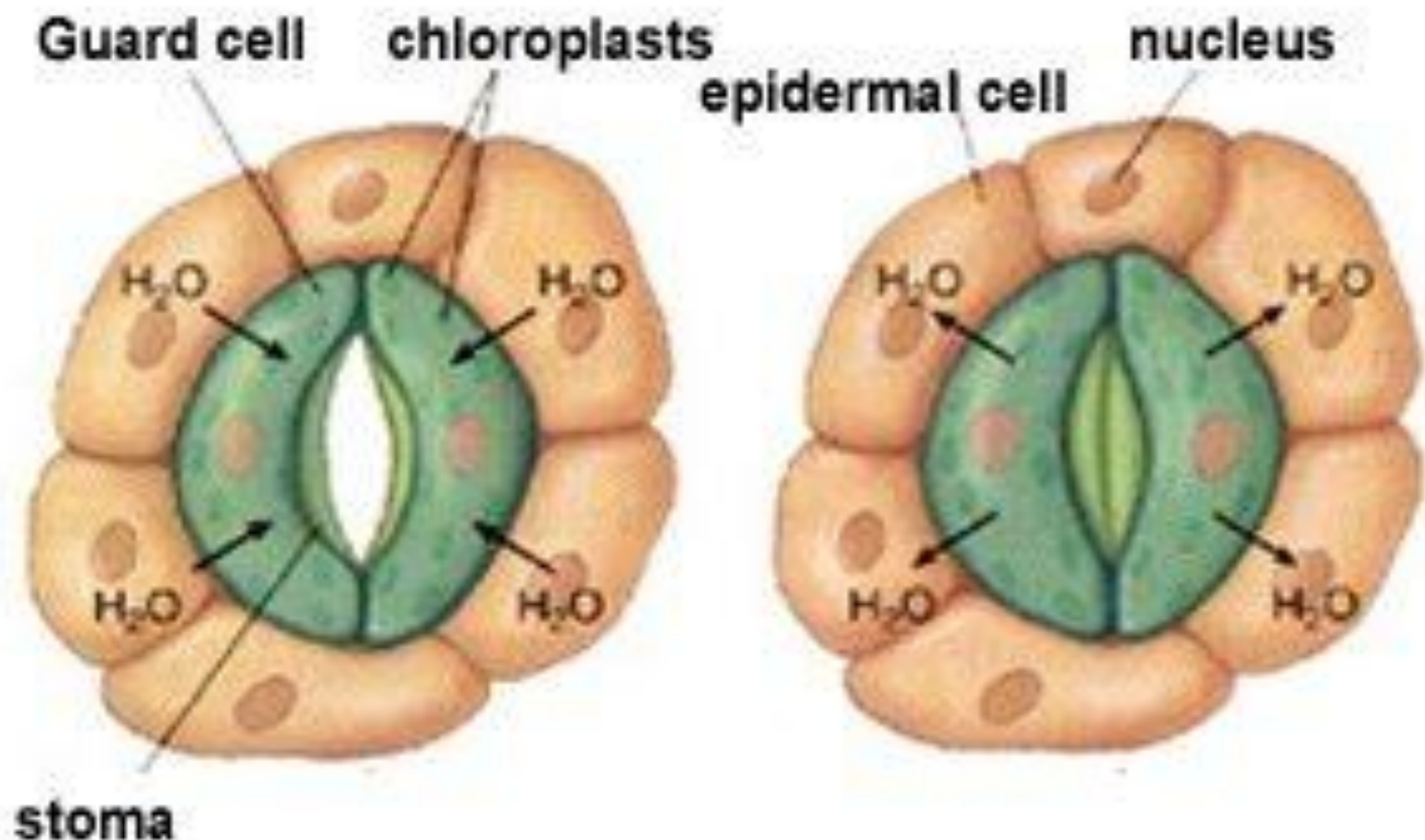
Длина устьичных щелей 20—30 мкм, ширина 4-6 мкм





## Особенности замыкающих клеток устьиц

- Клеточные стенки неравномерно утолщены.
- Имеются хлоропласты в отличие от клеток эпидермиса.
- Микрофибриллы целлюлозы в КС радиально ориентированны, поэтому выполняют роль направляющих при движениях устьиц.
- Сложная вакуолярная система, крупное ядро, много митохондрий.
- Движение двух замыкающих клеток синхронно, поскольку их цитоплазма связана плазмодесмами.

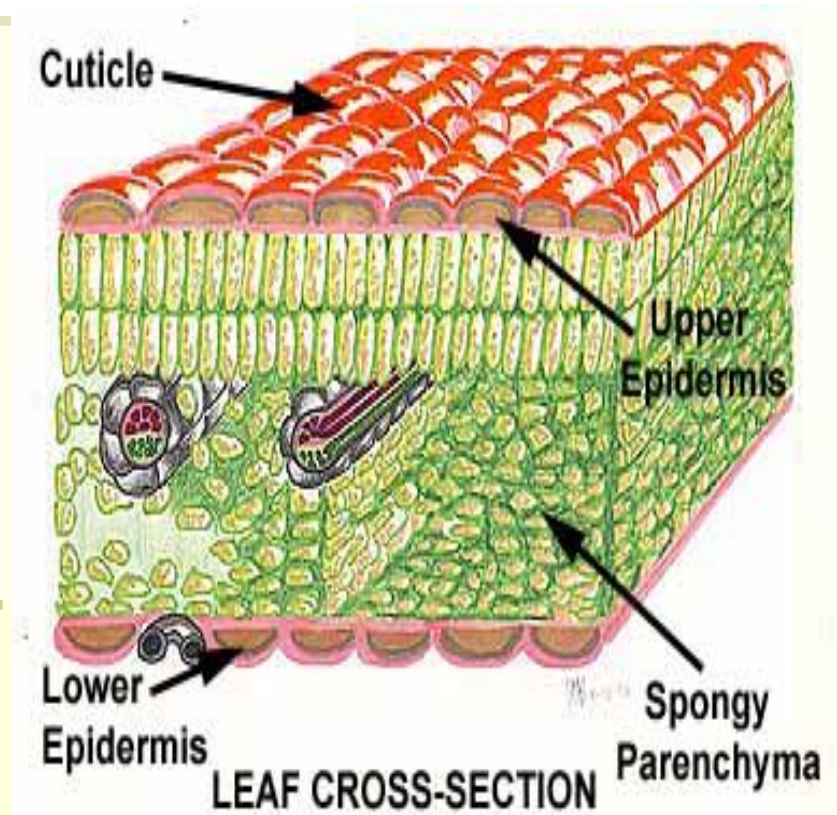


**Water diffuses into guard cells which causes them to open. On hot/dry days, the guard cells have less water, they relax and the stoma close**

# Виды транспирации

Возможны три пути испарения:

- через устьица – **устьичная**,
- через кутикулу - **кутикулярная**
- через чечевички – **лентикулярная**



# Кутикулярная транспирация

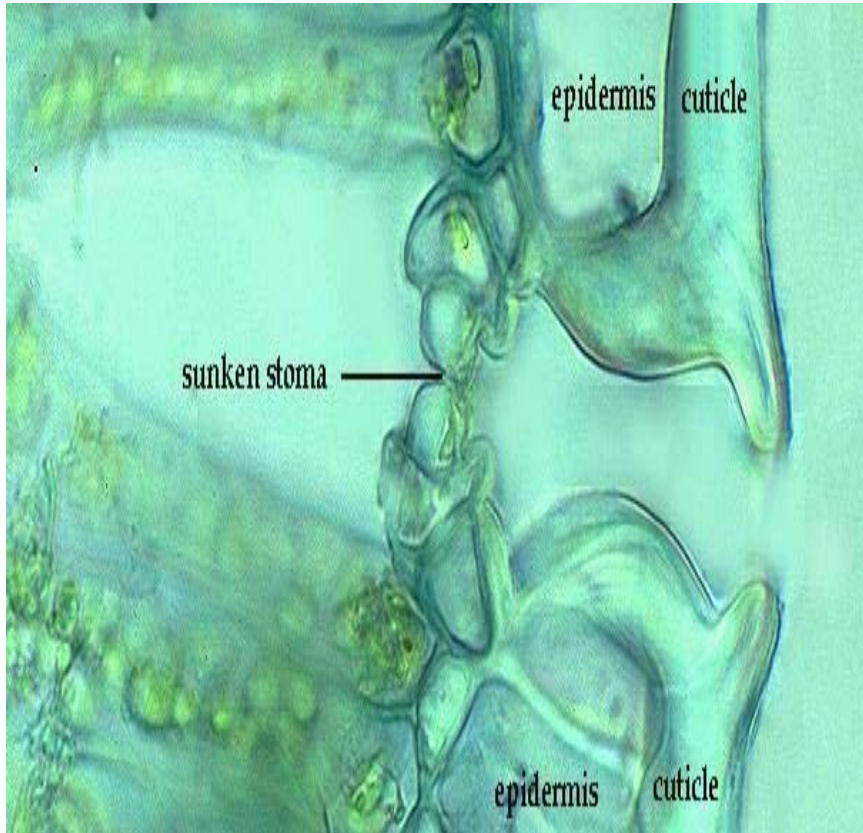
Составляет 10% от общей потери воды листом, а у растений со слабым развитием кутикулы - до 30%.

У молодых листьев с тонкой кутикулой - 50%,  
у зрелых листьев с мощной кутикулой — 10% от всей транспирации,  
в стареющих листьях возрастает.

Кутикулярная транспирация зависит *от оводненности листа.*

При насыщении кутикулы водой идет интенсивнее,  
при подсыхании кутикулы – снижается.

# Устьичная транспирация



Составляет 80—90% от всего испарения листа.

Этапы транспирации:

- **Первый этап** — переход воды из клеточных оболочек в межклетники
- **Второй этап** — выход паров воды из межклетников через устьичные щели.
- **Третий этап** — диффузия паров воды от поверхности листа в более далекие слои атмосферы.

**Относительная транспирация (ОТ)** - отношение испарения листом к испарению со свободной поверхности той же площади, что и лист.

**ОТ  $\approx 1$** , что объясняется явлением краевой диффузии: испарение из ряда мелких отверстий идет быстрее, чем из одного крупного той же площади.



Большая скорость диффузии водяного пара через устьица объясняется законом И.Стефана: испарение с малых поверхностей (площадь устьичной щели) идет пропорционально не их площади ( $\pi r^2$ ), а периметру ( $2 \pi r$ ).

**При открытых устьицах общая поверхность устьичных щелей составляет 1—2% от площади листа.**

Диаметр пор, мм ( $d$ )	Площадь пор, отн.ед. ( $\pi r^2$ )	Периметр, отн. ед. ( $2 \pi r$ )	Испарение воды, отн.ед.
2,64	100	100	100
0,35	1	13	14

# Регуляция **1**-го этапа транспирации (внеустьичная регуляция)

**1) уменьшение оводненности КС, с поверхности которых идет испарение – механизм начинающегося подсыхания.**

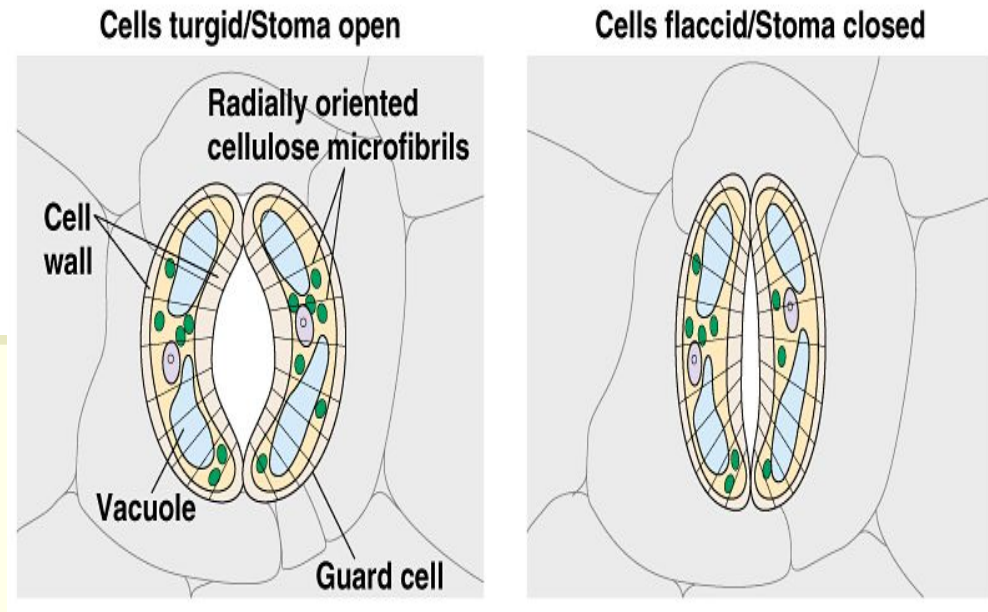
Подсыхание КС хлоренхимы → изменение формы менисков в капиллярах (вогнуты) → увеличение поверхностного натяжения → затруднение перехода воды в парообразное состояние → снижение испарения.

**2) изменение водного равновесия между всеми частями клетки.**

Снижение воды в клетке → увеличение концентрации клеточного сока → уменьшение содержания свободной воды в цитоплазме и КС. Соотношение свободной воды к связанной падает, растет водоудерживающая сила, интенсивность испарения уменьшается.

**Внеустьичный способ регулирования транспирации позволяет снижать расход воды без ущерба для ассимиляции  $\text{CO}_2$ .**

# Регуляция 2-го этапа транспирации (устыичная регуляция)



Связана с движениями устьиц.

Три типа движений устьиц:

1. Гидропассивные — движения устьиц, вызванные окружающими паренхимными клетками. Ответы в ложном направлении.
2. Гидроактивные реакции — это движения, вызванные изменением в содержании воды в замыкающих клетках устьиц.
3. Фотоактивная реакция — открывание устьиц на свету и закрывание в темноте.



# «Сахарная гипотеза»

Свет → фотосинтез в ЗКУ →

снижение концентрации  $\text{CO}_2$  в ЗКУ →

повышение pH →

изменение активности ферментов (крахмальная фосфорилаза)

→ распад крахмала →

увеличение концентрации →

снижение  $\Psi_{\text{осм.}}$  →

снижение  $\Psi_{\text{в}}$  →

поступление воды в ЗКУ из окружающих клеток →

устыица открываются

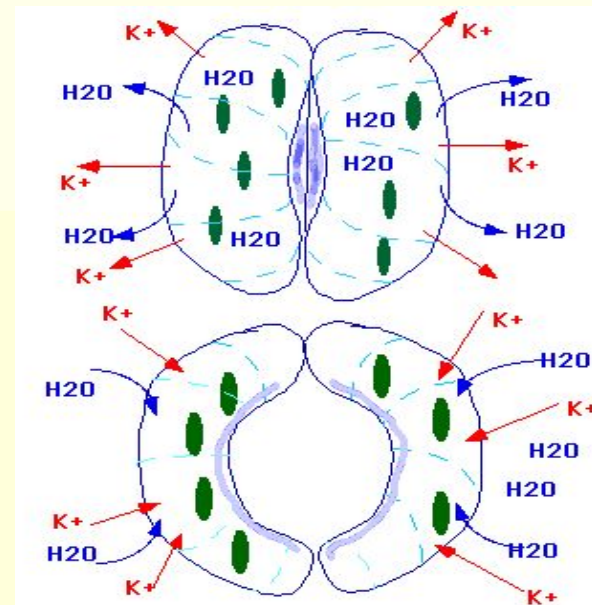
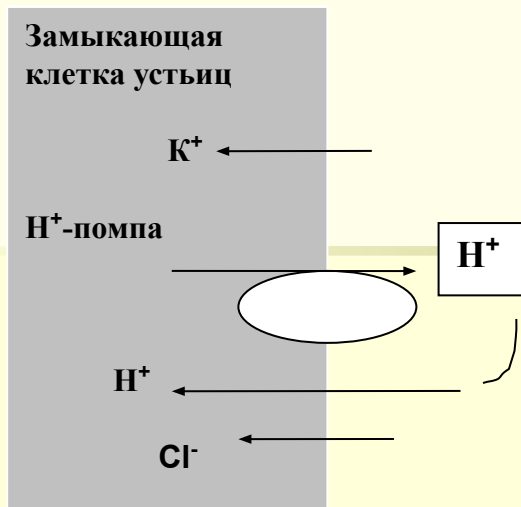
Крахмал + Фн ↔ глюкозо-1-фосфат

# Осмотический механизм

Свет → активизация  $H^+$ -помпы плазмалеммы → выход  $H^+$  из ЗКУ → транспорт  $K^+$  → транспорт  $Cl^-$  →

увеличение концентрации → снижение  $\Psi_{осм.}$  → снижение  $\Psi_{в}$  → поступление воды в ЗКУ → устьица открываются.

При открытых устьицах  $\Psi_{осм.} = -4,0$  МПа,  
при закрывании  $\Psi_{осм.}$  Увеличивается на 0,3-1,8 МПа



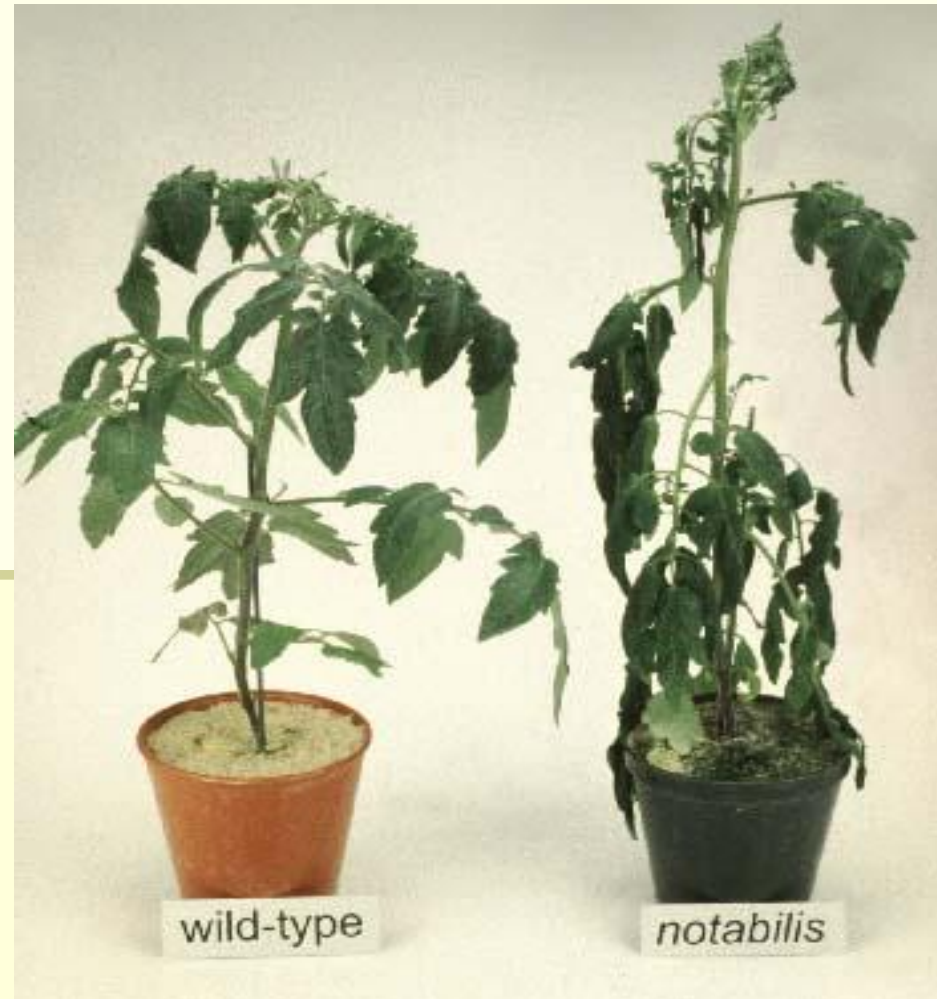
# Роль фитогормонов

АБК стимулирует закрывание устьиц:

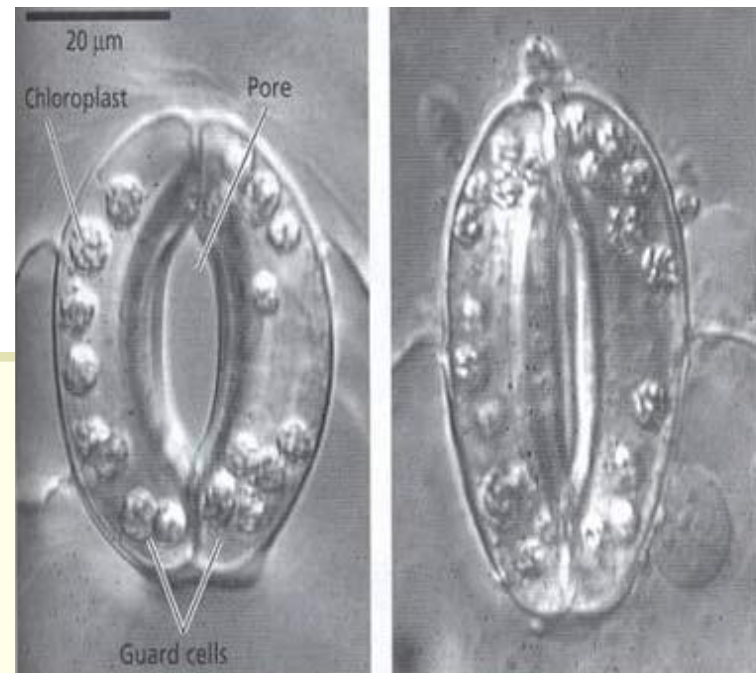
- тормозит образование ферментов распада крахмала.
- содержание АТФ снижается
- уменьшает поступление  $K^+$  (торможение  $H^+$  - помпы).

Цитокинины регулируют открывание устьиц:

- усиливается транспорт  $K^+$  в ЗКУ
- активизация  $H^+$  - АТФазы плазмалеммы



# Влияние факторов на устьица



<b>Закрывание устьиц</b>	<b>Открывание устьиц</b>
<b>Малая интенсивность света</b>	<b>Высокая влажность почвы</b>
<b>Недостаток воды</b>	<b>Избыток калия</b>
<b>Высокая и низкая температура</b>	<b>Цитокинины</b>
<b>Увеличение концентрации CO<sub>2</sub></b>	
<b>Абсцизовая кислота</b>	

# Растения – накопители воды

- Некоторые растения. — обитатели засушливых районов — успешно переносят жаркое время года, запасая воду в особых тканях и органах.



***Moringa ovalifolia* –  
дерево-фляга**

Дерево-фляга, или моринга, произрастает в горах Юго-Западной Африки.

Растение впервые описано немецким ботаником Динтером в 1914 г.

Высота дерева 2-6 м, толщина ствола достигает в диаметре одного метра. Благодаря этому дерево накапливает большое количество воды.

Древесина мягкая и сочная.



# Растения острова Сокотра



***Dendrosicyos socotrana*** –  
огуречное дерево



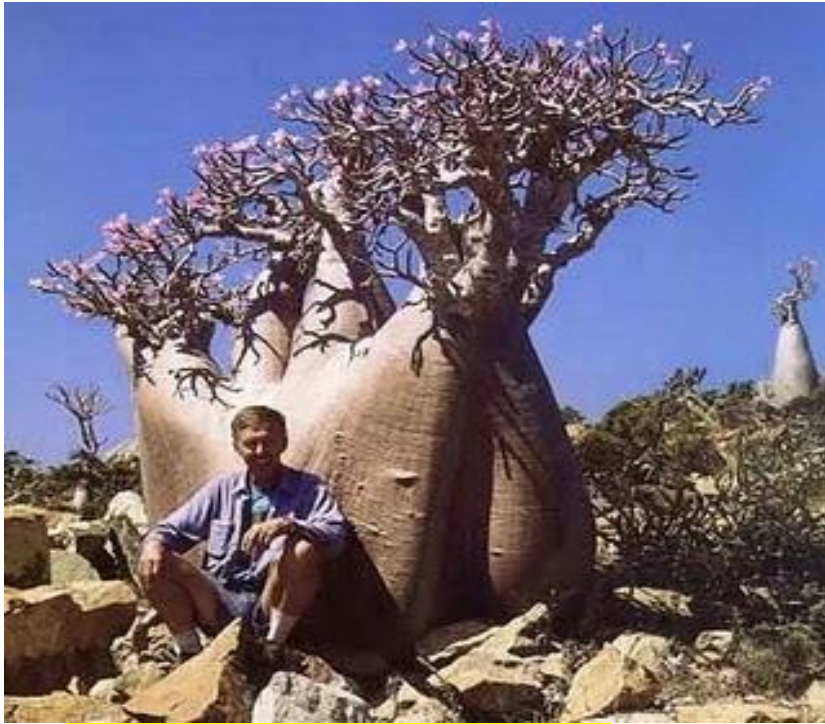
Огуречное дерево, сем.  
Тыквенные.

Ствол, покрытый светло-серой  
корой, имеет конусовидную  
форму.

Служит резервуаром,  
запасаящим воду на  
засушливый сезон.



***Dorstenia gigas***



**Adenium socotranum**



***Adenium obesum* –  
адениум тучный**

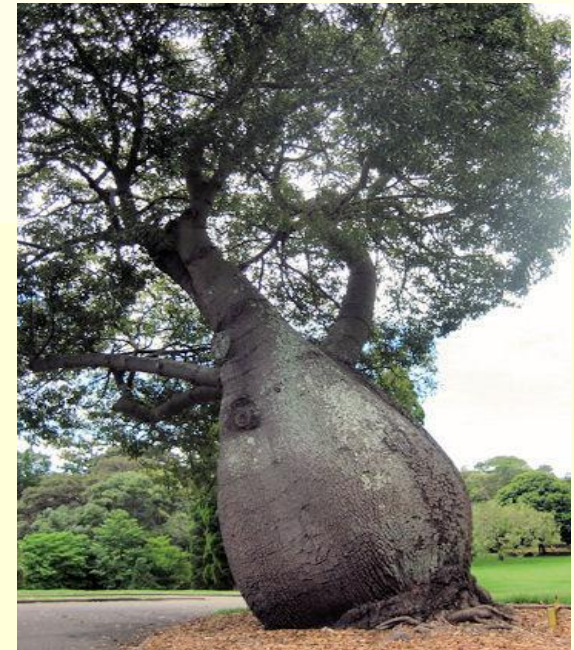
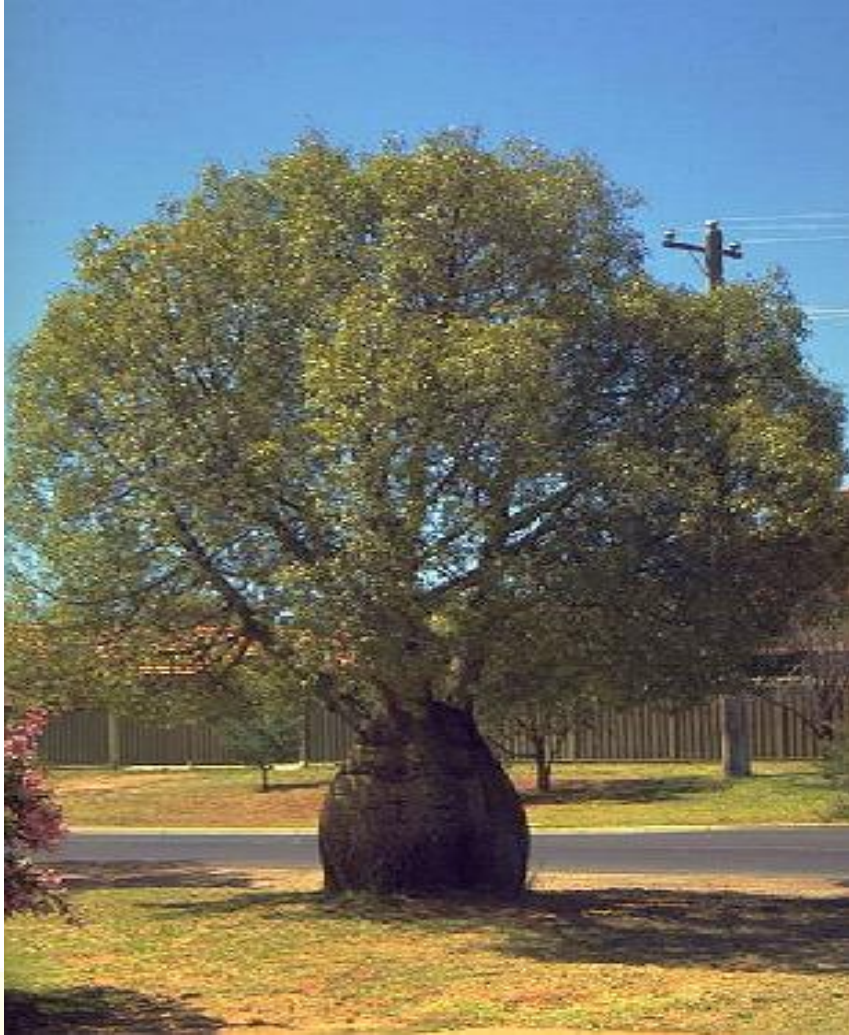
**Адениум тучный произрастает в Кении. У него клубнеподобный ствол, от верхней части которого отходят короткие, но довольно толстые ветки. На ветвях располагаются сочные листья и красные цветки.**



# «Бутылочное дерево»

«Квинслендское бутылочное  
дерево», или брахихитон  
наскальный.

Сем. Стеркулиевые. Обитатель  
безводных областей  
Центральной Австралии.  
Родственник шоколадного  
дерева. Достигает высоты 15  
м при диаметре ствола 1,8 м.



***Brachychiton rupestris* –  
бутылочное дерево**



*Cavanillesia platanifolia*

«Панамское бутылочное дерево» -  
*Cavanillesia platanifolia*

Сем. Бомбаксовые.

Функцию древесины выполняет толстая и очень крепкая, гладкая кора серого цвета.



*Jatropha podagrica*

Ятрофа - «бутылочное дерево»  
семейства Молочайные.

Произрастает в тропической  
Америке.

# Равенала мадагаскарская или дерево путешественников



***Ravenala madagascariensis***



Некоторые африканские деревья накапливают воду в резервуарах, расположенных на внешней стороне



*Ricinodendron rautanenii*

У рицинодендрона красивого («орех Манкетти», «замбезийский миндаль»), произрастающего в Зимбабве, дождевая вода собирается в углублениях ствола.



*Boscia albitrunca*

У старых экземпляров босции часто образуется дупло, которое служит естественным сосудом для воды.



*Musanga*

Мусанга – растение сем. Цекропиевые .

«Пробочное» или «зонтичное» дерево.

Растет и быстро и широко распространено на вырубках, на почвах, богатых перегноем.

Молодые ветки содержат пригодную для питья воду, что используется охотниками.



***Spathodea campanulata***

**Африканское дерево спатодея колокольчатая.**

**Сем. Бигнониевые.**

**В некоторых местах называют «дерево-источник», т.к. вода буквально переполняет его цветочные почки.**





**Мексиканское дерево сейба  
мелколистная. Сем.  
Бомбаксовые.**

Произрастает в местности, где краткий сезон дождей сменяется длительной засухой, корни не достигают глубокозалегающих грунтовых вод.

Наличие подземных резервуаров для воды на корнях. В начале засушливого сезона шаровидные утолщения корней содержат значительное количество воды, но к концу запасы ее почти истощаются. Такие корневые емкости влаги могут функционировать много лет.

***Ceiba***



Комнатное растение хлорофитум. Корни белые, очень сочные, иногда похожие на удлиненные корни редьки. В них содержится большое количество воды.

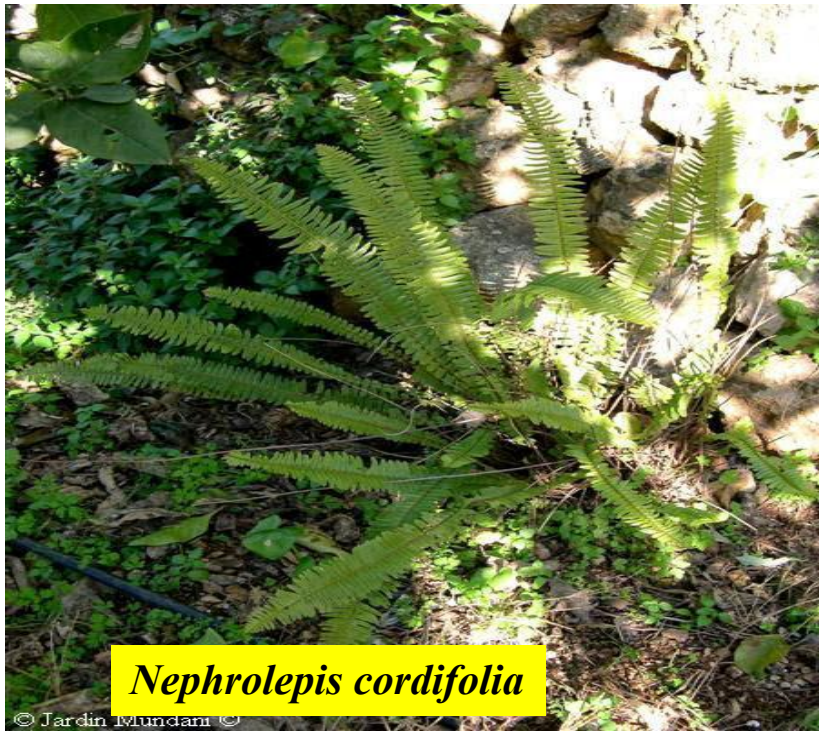
Родина растения — мыс Доброй Надежды. Там оно произрастает как эпифит на коре деревьев. В период засухи, когда и в воздухе, и в коре дерева-хозяина мало влаги, хлорофитум переходит на самообеспечение и живет за счет собственных запасов воды, накопленных в корнях.

***Хлорофитум***



# Растения - эпифиты



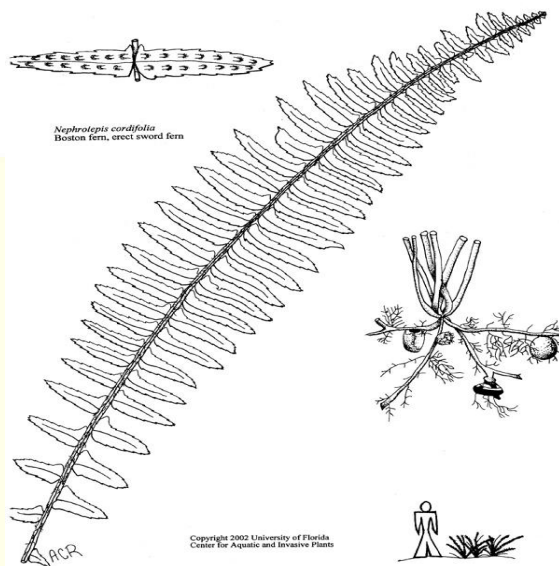


*Nephrolepis cordifolia*

© Jardin Botanique

У некоторых эпифитных папоротников в период дождей на коротких боковых разветвлениях корневищ развиваются особые, покрытые сухими тонкими серебристыми чешуйками клубни, ткань которых переполнена водой. Старые экземпляры нефролеписа в условиях теплицы могут образовывать свыше 200 клубней в год. Наиболее крупные достигают в длину 2—2,5 метра.

У других эпифитов роль внутренних резервуаров выполняют особые утолщения стебля, ложнолуковицы и толстые листья





*Dischidia rafflesiana*

Примером наружных резервуаров служат мешковидные листья дисхидии Раффлеза из сем. Ластовневые.



## *Vriesea gigantea*



Бромелиевые —сем. однодольных растений. Насчитывает не менее 2100 видов. Места произрастания: на песках, на голых скалах, стволы и ветви растений. У части бромелиевых корни не контактируют с почвой и заканчиваются в пазухах листьев



Каким образом бромелиевые снабжаются водой?

У многих растений листовые влагалища образуют сосуды в форме вазы или чаши, где во время дождя собирается влага. Из этих емкостей вода вместе с питательными веществами поглощается придаточными корнями, вырастающими в основании листьев.

У фризеи гигантской они вмещают более 5 литров воды.

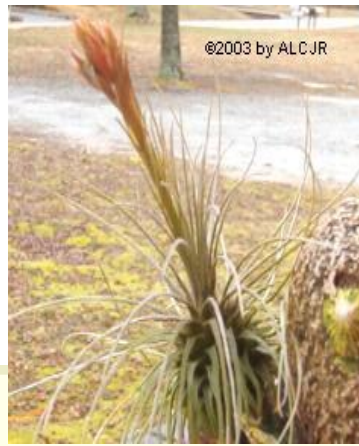
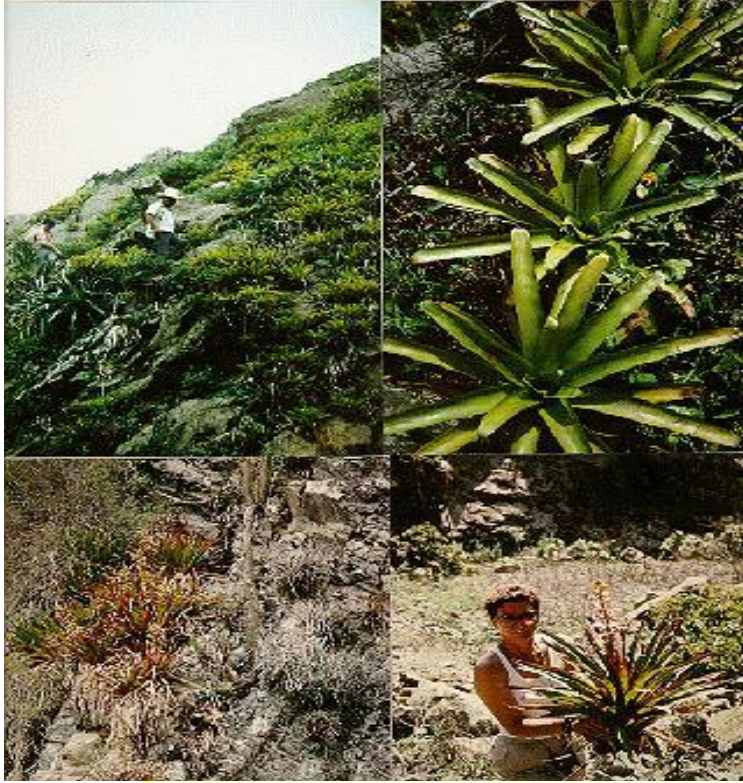


*Glomeropitcairnia*

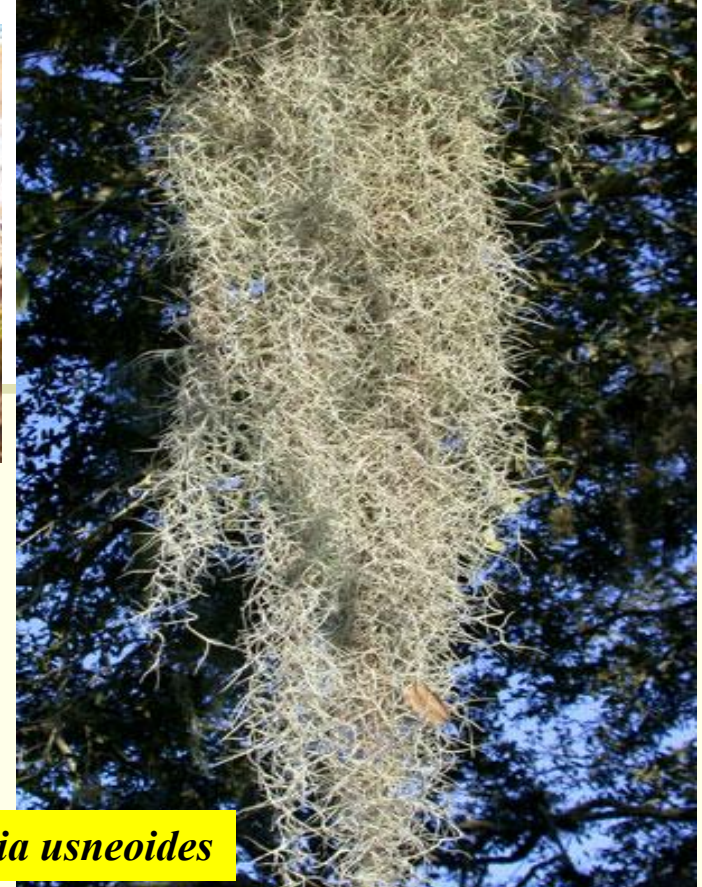
Гломеропиткерия –  
20 литров.



*Aechmea chantinii* – эхмея  
Светлые полые поперечные полосы  
образованы мелкими круглыми  
пластинками, диаметром 4 мм.  
Пластинки имеют форму воронки и  
каждая представляет собой  
пустотелую клетку, которая в сухую  
погоду сжимается, а при увлажнении  
набухает и распрямляются.



*Tillandsia  
purpurea*



*Tillandsia usneoides*

Растения рода тилландсия растут на деревьях, скалах, сухом песке. Корневая система автрофирована, иногда отсутствует. Растение живут за счет влаги туманов

Тилландсия уснеевидная -«испанский мох» свисает с деревьев в виде гигантских бород. В сухом состоянии имеет ничтожную массу, но стоит попасть на поверхность воды, как клетки-воронки впитывают воду, масса резко увеличивается.

## *Dipsacus fullonum*



Photo by  
Richard Old  
www.xidservices.com



У ворсянки лесной и ворсянки посевной, принадлежащих к сем. Ворсянковые, супротивно расположенные листья основаниями своих черешков обхватывают стебель таким образом, что образуется небольшая чаша, Обычно в ней скапливается дождевая вода, запасы которой пополняются за счет росы.

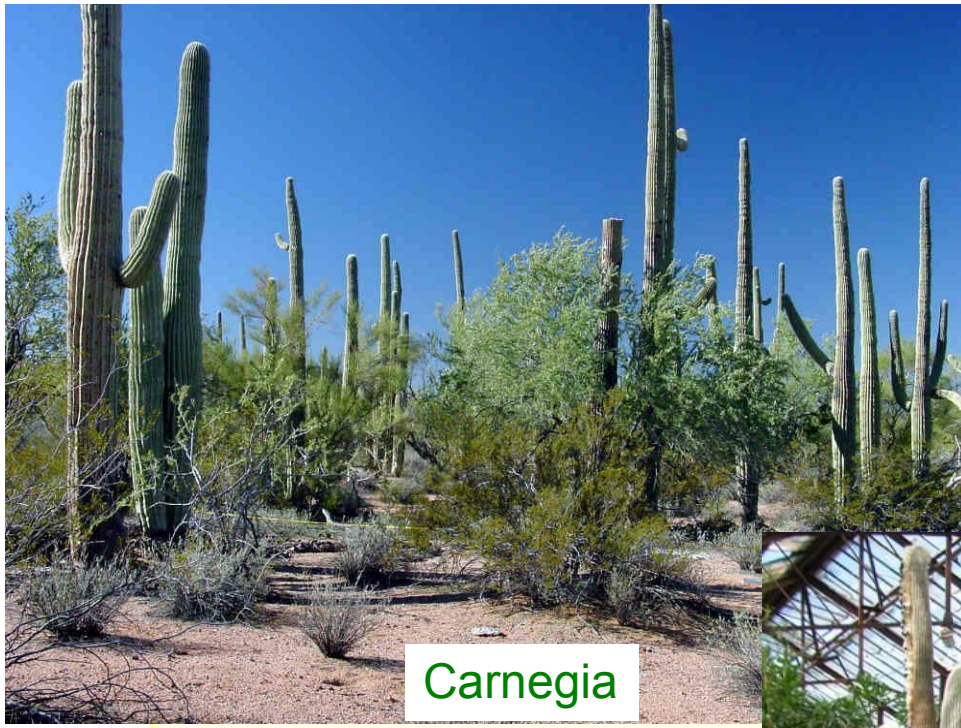
Один из видов ворсянки, произрастающий в сухих степях Европы, народ назвал «ястребиным колодцем». Это растение служит источником воды для степных птиц.



У суккулентов имеется мощная внутренняя водоносная ткань. У агав, алоэ и молодила она сосредоточена в листьях, у кактусов и некоторых молочаев — в стеблях. В засушливых условиях Мексики листья агавы достигают длины 3 м. После удаления молодой цветочной почки растение может давать до 7 л сока ежедневно.







Carnegiea

