

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ ТА НАУКИ УКРАЇНИ  
СХІДНОЄВРОПЕЙСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ ІМЕНІ ЛЕСІ  
УКРАЇНКИ

КАФЕДРА БОТАНІКИ

**ФІЗІОЛОГІЯ ТА БІОХІМІЯ РОСЛИН**

**МАТЕРІАЛИ**

**ДЛЯ ОПРАЦЮВАННЯ ТЕМИ «ВОДНИЙ РЕЖИМ РОСЛИН» З КУРСУ  
«ФІЗІОЛОГІЯ ТА БІОХІМІЯ РОСЛИН»**

*(Для студентів II та III курсів денної та заочної форми навчання  
спеціальності «Біологія» біологічного факультету)*

ЛУЦЬК 2015

**УДК 581.11**

**ББК 28.573.2**

**М 38**

*Рекомендовано до друку методичною радою СНУ імені Лесі Українки  
(протокол № 7 від 10 березня 2015 року)*

**Рецензент:**

*Шевчук М.Й.* – доктор сільськогосподарських наук, професор кафедри лісового і садово-паркового господарства СНУ імені Лесі Українки

*Демчук В.В.* – кандидат біологічних наук, професор хімічних наук, професор кафедри аналітичної хімії кафедри органічної та біоорганічної хімії СНУ імені Лесі Українки

**М.38 Машевська А.С.**

Фізіологія та біохімія рослин: Матеріали для опрацювання теми «Водний режим рослин» з курсу «Фізіологія та біохімія рослин» для студентів II та III курсів денної та заочної форми навчання спеціальності «Біологія» біологічного факультету / А.С. Машевська, Т.М. Єрмейчук. – Луцьк : Вежа-Друк, 2015. – 40 с.

В матеріалах подано один з основних розділів програми «Водний режим рослин» з курсу «Фізіологія та біохімія рослин». В даних матеріалах подається словник найважливіших фізіологічних термінів та коротке пояснення теоретичного матеріалу по даній темі. Матеріали «Водний режим рослин» призначені для допомоги студентам II та III курсів денної та заочної форми навчання спеціальності «Біологія» біологічного факультету.

**УДК 581.11**  
**ББК 28.573.2**  
**М. 38**

## ЗМІСТ

Словник найважливіших фізіологічних термінів.....	
Структура і властивості води, її значення в житті рослинного організму.....	
Рослинна клітина як осмотична система.....	
Поняття про транспірацію та її значення.....	
Коренева система як орган поступання води. Кореневий тиск.....	
Шлях води в рослинному організмі.....	
Фізіологічні основи стійкості рослин до посухи.....	
Водний обмін у рослин різних екологічних груп.....	
Список літератури.....	

## СЛОВНИК НАЙВАЖЛИВІШИХ ТЕРМІНІВ

**Адгезія** – сила прилипання стовпа води до гідрофільних стінок судин.

**Активне поступання води** – процес пов'язаний з затратою енергії і йде проти градієнта концентрації чи проти градієнта вільної енергії води в системі.

**Анопласт** – «вільний простір», – який являє сукупність взаємопов'язаної системи міжфібрилярних просторів клітинних стінок, міжклітинників і судин ксилеми.

**Вільна вода** – вода, яка зберігає всі чи майже всі властивості чистої води, легко пересувається, вступає в біохімічні реакції, випаровується, замерзає при низьких температурах.

**Відносна транспірація** – відношення води, що випаровується з рослин до води, що випаровується з вільної водної поверхні тієї ж площі за той же проміжок часу.

**Вибіркова проникність** – здатність біологічних мембран пропускати через себе одні речовини, не пропускаючи інші. Обумовлена особливостями структури біомембран, їх здатність здійснювати активний транспорт речовин із участю мембранних переносників.

**Вміст води** – вакуоля – до 98%, цитоплазма – до 95%, пластиди, мітохондрії, ядра – до 50%, клітинна стінка – 30-50%.

**Водневий зв'язок** – зв'язок, який виникає між атомами водню і кисню (у молекулі води), внаслідок зміщення електронної хмарки від Н до О і як наслідок – електрополяризації і молекули.

**Водний баланс** – співвідношення між кількістю води, яку рослина одержує, та кількістю води, яку вона за цей же період витрачає.

**Водний дефіцит** – не вигідне для рослин співвідношення між витратою і поступанням води, коли інтенсивність випаровування значно перевищує інтенсивність її поглинання.

**Водний потенціал** – хімічний потенціал чистої води (рівний 0). Для будь-яких розчинів – це від’ємна величина.

**Вологість в’янення**(коефіцієнт в’янення) – кількість води в ґрунті (%), при якій рослина починає в’янути.

**Вологоємність рослин** – здатність рослин поглинати і утримувати певну кількість води. Виражається в процентах до маси сухої речовини чи до її об’єму.

**Водний режим** – процес водообміну рослин, при якому відбуваються узгоджені поступання, пересування і віддача води.

**Всисна сила** – сила, з якою вода входить в клітину, виражає різницю між осмотичним ( $\pi^*$ ) і тургорним (P) тиском при даному вмісті води в клітині.

**Гігроскопічна вода** – волога, поглинута твердою фазою ґрунту з повітря з відносною вологістю не вище 98%, недоступна для рослин. Утримується ґрунтом навіть при тривалому його висушуванні.

**Гідратація** – взаємодія води з хімічними сполуками, в результаті чого можуть утворитись нові хімічні сполуки, кристалогідрати та йти електролітична дисоціація.

**Гідратура** – величина, що визначає ступінь насичення водою рослинних клітин, тканин, органів.

**Гіпертонічний розчин** – розчин, що має більш високий осмотичний тиск, ніж клітинний сік.

**Гіпотонічний розчин** – розчин, що має осмотичний тиск нижчий, ніж клітинний сік.

**Гідроактивна реакція продихів** – при збільшенні вмісту води в замикаючих клітинах продихи відкриваються і навпаки.

**Гідропасивна реакція продихів** – це рухи продихів, пов’язані із наповненням водою побічних клітин. При їх перенасиченні водою – продихи закриті, коли вміст води в них зменшується – продихи відкриваються.

**Гідатоди** – водяні продири, пристосовані для виділення рослиною краплиннорідкої вологи (явище гутації).

**Гравітаційна вода** – вода, що заповнює великі проміжки між частками ґрунту, легко стікає в нижні горизонти під впливом сили тяжіння, а тому буває у ґрунті лише після дощу. Добре доступна для рослин.

**Гута** – рідина, що виділяється при гутації.

**Гутація** – виділення краплиннорідкої води з розчиненими солями, що є результатом одностороннього току води, який відбувається при відсутності транспірації і викликається силою кореневого тиску.

**Дифузія** – рівномірний розподіл розчиненої речовини між молекулами розчинника, який приводить до вирівнювання концентрацій у дифузному середовищі.

**Економність транспірації** – кількість випаруваної води (в мг.) на одиницю (1 кг.) води, що міститься у рослині.

**Ізотонічний розчин** – розчин, що має осмотичний тиск, рівний осмотичному тиску клітинного соку.

**Інтенсивність транспірації** – кількість води, що випаровує рослина за одиницю часу одиницею поверхні транспіруючого органу.

**Капілярна вода** – вода, що заповнює капілярні пори у ґрунті, утримується в них силами поверхневого натягу і вниз не стікає. Добре доступна для рослин.

**Капілярнозв'язана вода** – вода, яка знаходиться в клітинних стінках і судинах провідної системи, де діють сили когезії і адгезії.

**Колоїднозв'язана вода** – вода, яка гідратує колоїдні частки (в першу чергу - білки) і знаходиться всередині колоїдної системи.

**Когезія** – сила зчеплення молекул води між собою.

**Кореневий тиск** – сила, що викликає одностороннійтік води по судинах з розчиненими речовинами, яка не залежить від процесу транспірації.

**Крайова дифузія** – для малих отворів інтенсивність випаровування пропорціональна їх діаметру, а не площі, по скільки молекули води, розміщені по краях, розсіюються швидше.

**Кутикулярна транспірація** – випаровування води всією поверхнею листків через кутикулу.

**Мертвий запас вологи ґрунту** – кількість води, повністю недоступної для рослин. Визначається за формулою:  $q = \% \text{ піску (0,01)} + \% \text{ пилу (0,12)} + \% \text{ глини (0,57)}$ , де  $q$  – мертвий запас вологи.

**Напівпроникність** – властивість клітинних мембран пропускати молекули розчинника (води) і не пропускати розчинені в ній речовини.

**Нижня межа оптимальної вологості** – стан вологості ґрунту, нижче якої сповільнюються і порушуються нормальні фізіологічні процеси, зменшується нагромадження органічної маси і знижується врожай.

**Осмоз** – дифузія води чи іншого розчинника через напівпроникну мембрану, викликана різницею концентрацій.

**Осмотичний потенціал** – компонента водного потенціалу, яка визначається наявністю розчиненої речовини.

**Осмотичний тиск** – тиск, який треба прикласти до системи, щоб припинити поступання в неї води через напівпроникну мембрану. ( $P = RTC_1$ )

**Осмотичнозв'язана вода** – вода яка гідратує розчинені речовини (мінеральні солі, цукри, органічні кислоти).

**Осморегуляція** – зміна в клітинах рослин величини осмотичного тиску у відповідності з впливами зовнішнього середовища – в бік збільшення (анатоноз) чи зменшення (кататоноз).

**Пасока** – рідина, що виділяється з перерізаних судин деревини стебла чи коренів живих рослин. Містить до 3-5% цукрів.

**Пасивне поступання води** – не потребує затрати енергії, пов'язане з процесом дифузії і йде по градієнту концентрації (хімічного потенціалу).

**Плазмолема** – мембрана на межі між цитоплазмою і клітинною оболонкою. Має всі властивості клітинних мембран, в тому числі напівпроникність.

**Протопласт** – вміст рослинної клітини. Складається з клітинної мембрани і протоплазми, не включає оболонку рослинної клітини.

**«Плач рослин»** – це прижиттєвий односторонній тік води і поживних речовин, викликаний нижнім кінцевим двигуном води – кореневим тиском.

**Плазмоліз** – зменшення об'єму протопласта живої рослинної клітини з наступним його відставанням від оболонки при дії гіпертонічного розчину.

**Плазмолітик** – речовина, що викликає явище плазмолізу. В якості плазмолітиків використовують фізіологічно нешкідливі речовини, які погано проникають через цитоплазму.

**Плазмолитиз** – явище, при якому внаслідок надзвичайно високого тургорного тиску спостерігається розрив клітинної оболонки. Відбувається при зануренні клітин у дощову чи дистильовану воду.

**Плівкова вода** – вода. Що оточує колоїдні частинки ґрунту. З периферійних шарів гідративних оболонок може поглинатись клітинами кореня.

**Поясок Каспарі** – поперечні та радіальні клітини стінки ендодерми кореня, що містять непроникний для води шар суберину і лігніну.

**Продих** – мікроскопічний отвір в епідермісі, що з'єднує міжклітинники органу із зовнішнім середовищем, утворений двома замикаючими клітинами.

**Продихова транспірація** – випаровування води з рослини через продихи.

**Продуктивність транспірації** – кількість сухої речовини (в г.), нагромадженої рослиною за період, коли вона випаровує 1 кг води.

**Сила всмоктування** – сила, з якою вода входить в клітину. Означає різницю між осмотичним (P) і тургорним (T) тиском при певному вмісті води у клітині.



**Симпласт** – сукупність протопластів всіх клітин, обмежених напівпроникними мембранами, і функціонально та фізіологічно з'єднаних плазмодесмами.

**Тонoplast** – мембрана, що оточує вакуолю клітини і має властивості вибіркової проникності і здатність до активного транспорту іонів.

**Транспірація** – фізіологічний процес випаровування води рослиною, який відбувається при стиканні органів рослини з насиченою водою атмосферою (кутикулярна, продихова, передермальна).

**Транспіраційний коефіцієнт** – кількість води (в г.), що випаровується рослиною при нагромадженні нею 1 г. сухої речовини.

**Тургор** – напружений стан клітин, тканин і органів рослин внаслідок взаємного тиску оболонки клітин і протопластів.

**Тургорний тиск** – тиск протопласта на клітинну стінку зсередини клітини (Т).

**Фотоактивна реакція продихів** – відкривання продихів на світлі і закривання в темряві, яка пов'язана з процесом фотосинтезу в замикаючих клітинах.

**Хімічний потенціал** – енергетичний рівень молекул даної речовини, який відображає швидкість їх дифузії.

**Циториз** – скорочення протопласту, який не відділяється від клітинної стінки і тягне її за собою.

## ВОДА – ОСНОВА ЖИВОГО

В тканинах рослин вода становить 70-95 % сирової маси.

### Функції:

1. Водне середовище з'єднує всі частини організму в єдине ціле.
2. Вода – найважливіший розчинник і середовище для біохімічних реакцій.
3. Вода бере участь в упорядкуванні структур клітини. Вона входить до складу молекул білків, визначаючи їх конформацію.
4. Вода – головний компонент в транспортній системі вищих рослин – в судинах ксилеми та в ситовидних трубках.
5. Вода – терморегулюючий фактор. Вона захищає тканини від різких коливань температури завдяки високій теплоємності і великій питомій теплоті пароутворення.
6. Вода – амортизатор при механічних впливах на організм.
7. Завдяки явищам осмосу і тургору вода забезпечує пружний стан клітин і тканин рослинних організмів.

### Властивості:

Молекула води  $H_2O$  складається з двох атомів водню, які приєднані до одного атома кисню. Атом кисню відтягує електрони від водню, завдяки цьому заряди в молекулі води розміщені нерівномірно. Один полюс молекули води заряджений позитивно, а інший – негативно. Отже, вода являє собою диполь.

Молекули води, будучи диполем з тетраедричним розміщенням електронів навколо атома кисню, може взаємодіяти з чотирма іншими молекулами води за рахунок електростатичної взаємодії атомів Н і О сусідніх молекул. Позитивний заряд атома водню однієї молекули води притягується до негативного заряду атома кисню іншої. Це приводить до виникнення водневих зв'язків.

В рідкій воді впорядковані ділянки чергуються з неупорядкованими. В твердому стані (лід) всі молекули води з'єднані водневими зв'язками. При нагріванні лід плавиться і частково ці зв'язки розриваються.

Для того, щоб в процесі випаровування відбулось відривання молекул від водної поверхні, необхідно затратити додаткову кількість енергії для розриву водневих зв'язків. Через це випаровування води рослиною (транспірація) супроводжується охолодженням транспіруючих органів.

#### Форми води:

В клітинах і тканинах розрізняють дві форми води – вільну і зв'язану.

*Зв'язана вода поділяється на:*

- осмотичнозв'язану (гідратує речовини – іони, молекули);
- колоїднозв'язану (знаходиться на поверхні колоїдів і між ними);
- капілярнозв'язану (знаходиться в клітинних стінках і судинах провідної системи).

Навіть при вмісті вологи нижче критичного рівня великі кількості води утримуються частками гідратованих колоїдів, а також зв'язуються гідратованими іонами та молекулами. Частка зв'язаної води дуже мінлива і залежить від виду, місцеположення і частини рослини, від загального вмісту води в рослинній тканині.

Вільна вода легко пересувається, вступає в різні біохімічні реакції, випаровується в процесі транспірації і замерзає при низьких температурах.

#### Розподіл води в клітині.

Вакуолі – найбільш багата водою частина клітини, де її вміст сягає 98%. У вакуолярному клітинному сокові переважає вода, що втримується порівняно низькомолекулярними сполуками (осмотично-зв'язана) і вільна вода.

Вміст води в цитоплазмі може сягати 95%. Основний вид гідрофільних колоїдів у цитоплазмі – білки. Всередині білкових структур знаходиться

значна частина води (колоїднозв'язана). Цитоплазма містить також цукри, солі, а отже частина води є осмотичнозв'язаною.

Вміст води в хлоропластах звичайно менший, ніж в цитоплазмі (50%), що пов'язано з наявністю великої кількості ліпідів. Те ж саме відноситься до мітохондрій.

Клітинні стінки мають значну гігроскопічність і утримують воду в основному за рахунок високої гідрофільності їх пектинових і целюлозних компонентів. Вода заповнює проміжки між фібрилами целюлози і утримується силами поверхневого натягу в менісках. Вміст води в клітинних стінках коливається в межах 30-50%.

#### Поступання води в рослинну клітину. Рослинна клітина як осмотична система.

Головним способом поступання води в живі клітини є її осмотичне поглинання.

*Фізичне поняття дифузії* – це процес, який веде до рівномірного розподілу молекул розчиненої речовини і розчинника. В тому випадку, якщо дифундуючі речовини зустрічаються на своєму шляху мембрану, рух сповільнюється, а в деяких випадках припиняється.

*Осмоз* – це дифузія води чи іншого розчинника через напівпроникну мембрану, викликана різницею концентрацій. Ідеальна напівпроникна мембрана пропускає молекули води і не пропускає молекули розчиненої речовини.

Природу осмосу вивчали французький фізіолог Г. Дютроше (1826 р.), який сконструював перший осмометр (міхур з пергаменту чи тваринний міхур) та В. Пфєффер, який назвав свій осмометр «штучною клітиною». Основою її послужила фарфорова посудина, яка заповнювалась розчином жовтої кров'яної солі, і поміщалась в розчин сірчаної кислоти міді. При взаємодії цих речовин в порах посудини утворювалась желеподібна маса залізосинеродистої міді, яка служила напівпроникною мембраною.

Поступання води в таку осмотично замкнуту систему приводить до збільшення об'єму рідини і підняттю її рівня в манометричній трубці до того часу, поки гідростатичний тиск стовпа рідини не підвищиться настільки, щоб перешкодити подальшому збільшенню об'єму розчину.

*Вивчаючи осмотичні явища, користуються такими поняттями:*

➤ *Хімічний потенціал* – це енергетичний рівень молекул даної речовини, який виражається в швидкості їх дифузій;

➤ *Водний потенціал* – це здатність води в даній системі здійснювати роботу в порівнянні з тією роботою, яку б здійснювала чиста вода. Найвища величина водного потенціалу – у хімічно чистій воді. Ця величина умовно прийнята за нуль. Через це водний потенціал будь-якого розчину в біологічних рідинах має від'ємне значення.

➤ *Осмотичний потенціал* – це компонент водного потенціалу, що визначається наявністю розчиненої речовини.

Поступання води в розчин через напівпроникну мембрану обумовлюється різницею між вільною енергією чистої води та розчину і відбувається по градієнту вільної енергії води чи по градієнту водного потенціалу. Осмотичний тиск розчину рівний тому тиску, який треба прикласти до системи, щоб припинити поступання в неї води.

Вант-Гофф показав, що осмотичні закони відповідають газовим законам Бойля-Маріотта. Отже, осмотичний тиск прямо пропорційний молярній концентрації розчину. Осмотичний тиск підпорядковується також закон Гей-Люсака, тобто зростає з підвищенням температури.

Формула для визначення величини осмотичного тиску:

$$\pi^* = R \cdot T \cdot C_i, \text{ де:}$$

$\pi^*$  – осмотичний тиск (атм.);

R – постійна газова стала, яка дорівнює 0,0821 л атм./град.моль;

T – абсолютна температура ( $273^\circ + t^\circ\text{C}$ );

C – концентрація в молях;

$i$  – ізотонічний коефіцієнт, який дорівнює  $1+i(n-1)$ , де  $1$  – ступінь електролітичної дисоціації,  $n$  – число іонів, на які розпадається молекула електроліта. Для неелектролітів  $i=1$ .

Величину осмотичного тиску можна вимірювати різними методами. Найдоступніший – плазмолітичний (знаходження концентрації ізотонічного розчину), кріоскопічний (зниження точки замерзання чи підвищення точки кипіння, що мають вищі концентрації). Визначення осмотичного тиску може бути засновано, і на прямому визначенні концентрації клітинного соку ( за допомогою ФЕКа).

Величина осмотичного тиску клітинного соку різних рослин неоднакова. Вона змінюється в широких масштабах: у наземних рослин – від 5 до 10 атм., у водяних – від 1 до 3 атм. У рослин – галофітів, що розвиваються на засолених ґрунтах, осмотичний тиск сягає 60-80, а іноді і 100 атм.

Звичайно величина осмотичного тиску більша у дрібних клітин, встановлені певні градієнти осмотичного тиску в межах однієї тканини. Так, в тканинах стебла осмотичний тиск зростає від периферії до центру і від основи до верхівки. В корені осмотичний тиск, навпаки, поступово знижується від основи до верхівки.

Осмотичний тиск різний у різних життєвих форм. У деревних порід він вищий ніж у кущів, а у кущів вищий ніж у трав'янистих рослин. Різні екологічні групи розрізняються також по величині осмотичного тиску. Особливе значення має постачання водою. У рослин пустель осмотичний тиск більший, ніж у степових. У степових – більший, ніж у лугових. Ще менший осмотичний тиск у рослин болотних і водних місцезростань. У світлолюбивих рослин осмотичний тиск більший ніж у ті невитривалих.

Рослинна клітина являє собою осмотичну систему.

Клітинна стінка звичайно повністю проникна для речовин, що знаходяться в розчині, так що її не можна назвати осмотичним бар'єром. В клітині знаходиться велика центральна вакуоля, вміст якої (клітинний сік)

сприяє підтриманню осмотичного тиску в клітині. Дві дуже важливі мембрани – це плазмолема і тонопласт. В своєму впливі на водний режим рослин плазмолітична мембрана, цитоплазма і тонопласт вступають як єдине ціле – діють як одна напівпроникна мембрана.

Візуальним підтвердженням напівпроникних властивостей клітинних мембран є явище плазмолізу. Якщо клітина знаходиться в контакті з гіпертонічним розчином, тобто розчином, концентрація якого вища ніж концентрація клітинного соку, вода починає виходити з неї. Спочатку втрачається вода цитоплазми, а потім через тонопласт виходить вода і з вакуолі.

Протопласт, тобто живий вміст клітини, зморщується і в кінці кінців відстає від клітинної стінки. Цей процес називають плазмолізом, а клітину – плазмолізованою. Вода виходить з протопласта до тих пір, поки його вміст не набуде такої концентрації, як оточуючий розчин.

Розрізняють різні *форми плазмолізу*: початковий або кутовий, ввігнутий, опуклий. При невисокій в'язкості цитоплазми звичайно спостерігається *опуклий плазмоліз*, при високій – *ввігнутий*. Крім цих видів може бути *спазматичний і ковпачків плазмолізи*. Вони спостерігаються в клітинах, що мають дуже високу в'язкість цитоплазми, а також при дії іонів літію, натрію, калію.

Процес плазмолізу звичайно оборотний, клітина при цьому не одержує ніяких стійких пошкоджень. Якщо плазмолізовану клітину помістити в чисту воду або в гіпотонічний розчин (його концентрація нижча від концентрації внутрішнього вмісту клітини), то вода почне поступати в клітину. Явище відновлення первинного стану протопласта, що був порушений плазмолізом, називають деплазмолізом. При цьому кількість води в клітині збільшується, об'єм вакуолі зростає, клітинний сік тисне на цитоплазму і притискає її до клітинної оболонки. Під впливом внутрішнього тиску клітинна оболонка розтягується, в результаті клітина переходить в напружений стан – *тургор*.

Явище плазмолізу показує, що клітина жива і протоплазма зберегла напівпроникність.

В умовах водного дефіциту в молодих тканинах різке посилення втрати води, наприклад при суховії, може приводити до того, що протопласти, швидко зменшуючись в об'ємі, не відділяються від клітинних стінок, а тягнуть їх за собою. Клітини і тканини стискаються. Це явище *циторизу*.

Величина осмотичного тиску має велике значення для визначення сили, яка викликає поступання води в клітину. При поступанні в клітину води в ній розвивається гідростатичний тиск, який заставляє плазмолему притискатись до клітинної оболонки. Його називають *тургорним тиском* (Т). клітинна оболонка розтягується і в свою чергу чинить протитиск. Завдяки обмеженій розтяжності клітинної оболонки настає такий момент коли тиск оболонки цілком урівноважить силу осмотичного поступання води. При цьому  $P = \pi^*$ . це напружений (тургорний) стан клітини. Однак в наземних рослин такий стан насичення дуже рідкий. В звичайних умовах осмотичний тиск не зрівноважений повністю протитиском клітинної оболонки. Різниця між осмотичним тиском і протитиском визначає всисну силу (S) – це сила з якою клітина втягує воду. Саме всисна сила визначає поступання води в клітину  $S = \pi^* - P$ .

В умовах різної оводненості клітини співвідношення між компонентами цього рівняння змінюються. Коли клітина повністю насичена водою (тургесцентна) її всисна сила  $S = 0$ , а отже,  $P = \pi^*$ . Якщо вміст води в клітині знижується, то знижується тургорний тиск, осмотичний тиск росте (або збільшується концентрація клітинного соку), а отже і зростає величина всисної сили. Нарешті, коли клітина входить в плазмолізований стан (опуклий плазмоліз), то тургорний тиск  $P = 0$  (оскільки протопласт цілком відстав від клітинної оболонки і не тисне на неї), а осмотичний тиск стає рівний всисній силі  $P = \pi^*$  і вони є максимальними.



## Поняття про транспірацію та її значення

В основі витрати води рослинним організмом лежить фізичний процес випаровування – перехід води з рідкого стану в пароподібний стан, який відбувається при стиканні органів рослини з ненасиченою водою атмосферою. Однак цей процес ускладнений фізіологічними і анатомічними особливостями рослин, і його називають *транспірацією*. Для переходу води з рідкого стану в пароподібний потрібна додаткова енергія, яку називають прихованою теплотою пароутворення. Її дає сонце, і згідно теорії зчеплення-натягу, саме ця енергія забезпечує загальний потік води через рослину.

### Фізіологічна роль транспірації

1. Транспіраційний потік потрібний для доставки мінеральних солей всім частинам рослин.
2. Транспірація створює безперервний тік води з кореневої системи до листків, який зв'язує всі органи рослин в єдине ціле.
3. Процес випаровування води іде з затратою енергії. Тому це приводить до охолодження рослинного організму.
4. У зв'язку з попереднім положенням транспірація сприяє зберіганню нормального стану колоїдів цитоплазми, регулює структури хлоропластів.
5. Транспірація має пристосувальне значення, яке тісно пов'язане не тільки з водообміном, а й з іншими процесами, особливо з фотосинтезом і диханням.

Існує багато *методів дослідження транспірації*. Їх можна розділити на три групи:

- 1) Методи, які дають можливість зібрати і облікувати водяну пару, що виділяє рослина;
- 2) Методи, за допомогою яких можна обчислити зміну маси рослини внаслідок випаровування води;
- 3) Методи, якими можна обчислити ту кількість води, що всмоктує рослина замість тієї, яку випаровує.

### Листок як орган транспірації. Кутикулярна і продихова транспірація.

Основним транспіруючим органом є листок. Зверху листки мають одношаровий епідерміс, зовнішні стінки клітин якого вкриті кутикулою, а часто і восковим шаром. Епідерміс разом з кутикулою утворює ефективний бар'єр на шляху руху води. На поверхні епідермісу часто розвинуті волоски, які також впливають на водний режим листка, так як сильно знижують швидкість руху повітря над його поверхнею і розсіюють світло, що знижує витрати води за рахунок транспірації.

Мезофіл листка складається із стовпчастої і губчастої паренхіми з великими міжклітинниками. Хоча полісадна тканина щільніша, ніж губчаста, поверхня її клітин також стикається з повітрям. Площа внутрішньої поверхні листка звичайно на порядок більша площі зовнішньої поверхні.

Листок забезпечений добре розвинутою густою системою жилок. Система їх розподілу настільки ефективна, що рідко клітини листка віддалені від судинних елементів більш ніж двома іншими клітинами.

Для стикання листка з атмосферою є продихи. Продихи одне з оригінальних пристосувань листка, що має здатність відкриватись і закриватись.

### Кутикулярна транспірація

Інтенсивність кутикулярної транспірації сильно варіює у різних видів: від зовсім незначних втрат до 50% загальної транспірації. До складу кутикули входять оксимонокарбонові кислоти, що містять 16-28 атомів вуглецю і по 2-3 гідроксильні групи. Ці кислоти з'єднані одна з одною в ланцюжки з допомогою ефірних зв'язків. Кутикула варіює як по складу, так і по товщині. Але кутикула не завжди проникна для води, і, отже, вона не зовсім затримує транспірацію.

У молодих листків з тонкою кутикулою цей вид транспірації становить біля 50% її загального об'єму. У зрілих листків з більш товстою кутикулою кутикулярна транспірація становить лише 1/10 загальної. У старіючих

листках кутикулярне випаровування води може знову зростати через руйнування і розтріскування кутикули.

Кутикулярна транспірація регулюється головним чином товщиною шару кутикули. Більш розвинутою кутикулою характеризуються листки світлолюбних рослин в порівнянні з ті невитривалими і засухостійких порівняно з вологолюбними. Види магнолій і хвойних, що мають товстий кутикулярний шар, втрачають дуже мало води через епідерміс листка. І навпаки, види з тонким шаром кутикули продовжують втрачати воду і після того, як продихи закриються, і через це набагато сильніше страждають від засухи.

Деяка кількість води виділяється в результаті транспірації бруньок. Репродуктивні органи також втрачають воду (наприклад, суцвіття соняшника, коробочки маку, плоди перцю транспірують сильніше, ніж листки). Крім того, вода випаровується з поверхні гілок і стовбурів деревних порід через сочевички (лентикулярна транспірація).

Внаслідок транспірації гілок в зимовий час часто виникає водний дефіцит і рослини гинуть в результаті обезводнення.

#### Продихова транспірація.

Основну роль у продиховій транспірації відіграють продихи.

У однодольних рослин продихи складаються з двох замикаючих клітин бобовидної, чи півмісяцевої форми. Внутрішні стінки клітин більш товсті, а зовнішні – більш тонкі. Коли води мало, замикаючі клітини тісно прилягають одна до одної і продихова щілина закрита. Коли води в замикаючих клітинах багато, то вона тисне на стінки і більш тонкі зовнішні стінки розтягуються сильніше, а більш товсті внутрішні втягуються всередину, між замикаючими клітинами з'являється щілина.

У однодольних рослин будова замикаючих клітин дещо інша. Вони представлені двома видовженими клітинами, на кінцях яких стінки більш тонкі. При насиченні водою більш тонкі стінки на кінцях розтягуються, завдяки чому утворюється продихова щілина.

Замикаючі клітини містять хлоропласти, а отже в них іде процес фотосинтезу. Внаслідок цього в них утворюються пластичні речовини, які впливають на стан продихів.

Більша частин продихів розміщена на нижній стороні листка. Діаметр продихових щілин становить всього 3-12 мкм. В середньому число продихів коливається від 10 до 600 на 1 мм<sup>2</sup>. Транспірація з поверхні листка через продихи, сумарна площа яких становить лише 1-2% від площі листка, іде майже з такою ж швидкістю як з вільної водної поверхні. Це пояснюється законом Стефана: через малі отвори швидкість дифузії газів пропорційна не площі отвору, а діаметру.

Повне закривання продихів скорочує транспірацію приблизно на 90%. Разом з тим зменшення діаметру продихових щілин не завжди приводить до відповідного скорочення транспіраційного процесу. Визначення показали, що продихи повинні закритись більш ніж на  $\frac{1}{2}$ , для того, щоб це відбилось на зменшенні інтенсивності транспірації.

Процес продихової транспірації можна поділити на кілька *етанів*:

1. Перехід води з клітинних оболонок, де вона знаходиться в краплино-рідкому стані у міжклітинники (пароподібний стан) і продихові камери.

2. Вихід парів води з міжклітинників через продихові щілини у нерухомий шар повітря. Як тільки частина шарів води вийде з міжклітинників через продихові щілини, відразу ж ця нестача поповнюється за рахунок випаровування води з клітин.

3. Дифузія парів води з нерухомого шару повітря у більш дальні шари атмосфери.

Розрізняють активні і пасивні рухи продихів.

*Активними* називають рухи, які залежать від змін у самих замикаючих клітинах, *пасивними* – рухи, що визначаються змінами в клітинах, які оточують продихи.

*Гідропасивне закривання продихів* пов'язане із стискаючою дією сусідніх клітин епідермісу і хлоренхіми в умовах їх повного тургору.

*Гідропасивне відкривання продихів* може відбутись при ослабленні цього стискання в умовах незначного водного дефіциту.

Гідро активна реакція закривання і відкривання – це рухи, пов'язані із змінами у вмісті води в замикаючих клітинах продихів (механізм розглянутий при вивченні будови продихів).

*Фотоактивна реакція.* Проявляється у відкриванні продихів на світлі і закривання в темноті. Очевидно, світло виявляє опосередкований вплив через зміну концентрації  $\text{CO}_2$ . Якщо концентрація  $\text{CO}_2$  в продиховій камері падає нижче 0,03% тургор замикаючих клітин збільшується і продихи відкриваються. При підвищенні концентрації вуглекислоти продихи закриваються. Згідно гіпотези канд. фізіолога У. Скарса,  $\text{CO}_2$  впливає на ступінь відкритості продихів через зміну рН в замикаючих клітинах. Зменшення вмісту  $\text{CO}_2$  приводить до підвищення рН (зсуву у лужну сторону). Навпаки, в темряві підвищується вміст вуглекислого газу і знижується рН (зсуву у кислу сторону). Зміна рН приводить до зміни активності ферментних систем. Зокрема у лужному середовищі активізуються ферменти, які беруть участь у розпаді крохмалю, тоді як в кислому середовищі підвищується активність ферментів, що беруть участь в синтезі крохмалю.

Розпад крохмалю до цукрі викликає збільшення осмотичного показника і всисної сили. В замикаючі клітини починає інтенсивно поступати вода і продихи відкриваються. Коли процеси зсуваються в сторону синтезу крохмалю, відбуваються протилежні зміни.

### Величини транспірації

*Інтенсивність транспірації* – це кількість води, що випаровує рослина за одиницю часу одиницею поверхні листка (вдень: 15-250 г/м<sup>2</sup>; вночі: 1-20г/м<sup>2</sup> год.)

*Транспіраційний коефіцієнт* – кількість води в грамах, що випаровує рослина при нагромадженні 1г. сухої речовини (125-1000, найчастіше 300).

*Продуктивність транспірації* – величина, обернена транспіраційному коефіцієнту, – це кількість сухої речовини в грамах, нагромадженої рослиною за період, коли вона випарувала 1 кг. води ( від 1 до 8 г на 1 кг випаруваної води, найчастіше 3 г/кг H<sub>2</sub>O).

*Відносна транспірація* – відношення води, що випаровується листком, до води, що випаровується з вільної водної поверхні тієї ж площі за той же проміжок часу 9 в середньому 0,1-0,5).

*Економність транспірації* – кількість води, що випаровується (в мг), на одиницю (1 кг) води, що міститься в рослині.

#### Вплив зовнішніх та внутрішніх факторів на транспірацію

*Світло.* Впливає на транспірацію тому, що:

- 1) Продихи, звичайно, відкриваються на світлі і закриваються в темряві.
- 2) Під впливом світла збільшується проникність цитоплазми для води, що посилює інтенсивність її випаровування.
- 3) На світлі підвищується температура листка і це викликає посилення процесу транспірації.

*Вологість і тиск водяної пари.* Понижена вологість повітря звичайно сприяє транспірації. А з підвищенням концентрації водяної пари інтенсивність цього процесу падає. Чим менша відносна вологість повітря, тим вища транспірація.

*Вітер.* Коли нема вітру і повітря спокійне, біля поверхні листка створюється повітряна оболонка, насичена парами води. При найменшому русі повітря ця оболонка здувається. Через це швидкість транспірації при повітряній погоді зростає, при цьому прискорення транспірації виражено найбільше, коли вітер слабкий. При сильному вітрі продихи закриваються і транспірація через них припиняється.

Різноманітні волоски та лусочки на епідермісі створюють зону спокійного повітря і таким чином дещо сповільнюють транспірацію.

*Доступність води в ґрунті.* При всиханні ґрунту вода як правило, міцніше зв'язується частинками ґрунту. Крім того, ґрунтовий розчин стає більш концентрованим. Ці фактори і знижують осмотичне поглинання  $H_2O$  приводить до зменшення транспірації, так як виникає опір пересуванню води в рослині.

*Температура.* З її підвищенням значно збільшується кількість пароподібної води, а отже, зростає транспіраційний процес.

*Співвідношення об'єм / поверхня.* Транспірація зростає із збільшенням загальної поверхні листків і зменшенням співвідношення об'єм / поверхня. Листкова поверхня може зменшитись при перетворенні листків у хвою, колючки (хвойні, кактуси). У листопадних порід це досягається шляхом скидання листя в період засухи чи похолодання.

*Співвідношення корені / пагони.* Чим більш розвинута листкова поверхня, тим більша загальна втрата води. При збільшенні цього співвідношення транспірація зростає.

Зі збільшенням віку рослин транспірація, як правило, знижується.

На ранніх стадіях водного дефіциту у багатьох рослин різко збільшується вміст абсцизової кислоти. Це призводить до відтоку  $K^+$  із замикаючих клітин і як наслідок до втрати води і закривання продихів.

### Добовий хід транспірації

Періодичність добового ходу транспірації спостерігається у всіх рослин. У дерев, тіневитривалих рослин, багатьох злаків (гідростабільні види) з досконалою регуляцією продихів транспірації випаровування води досягає максимуму до встановлення максимуму денної температури. В полуденні години транспірація падає і знову може збільшуватись в передвечірній час при зниженні температури повітря. Такий хід транспірації приводить до незначних добових змін осмотичного тиску і вмісту води

протягом дня (гідролабільнівиди), спостерігається одновершинний добовий хід транспірації в полуденні години. В обох випадках вночі транспірація мінімальна.

Англійський дослідник Лофтфельд розділив всі рослини по відношенню до добового ходу продихових рухів на три групи:

1) Рослини, у яких вночі продихи завжди закриті. Вранці продихи відкриваються, а їх подальша поведінка протягом дня залежить від умов середовища (хлібні злаки);

2) Рослини, у яких в ранці продихи відкриваються, а вдень залежно від умов закриті чи відкриті. Нічна їх поведінка залежить від денної (бобові);

3) Рослини, у яких вночі продихи завжди відкриті, а вдень відкриті залежно від умов (сукуленти).

#### Коренева система як орган поступання води

Основним джерелом вологи є вода, що знаходиться в ґрунті, а основним поглинання води – коренева система. Роль цього органу перш за все полягає в тому, що завдяки великій поверхні забезпечується поступання води у рослину із якомога більшого об'єму ґрунту. Загальна поверхня коренів звичайно перевищує поверхню наземних органів у 140-150 разів.

Ріст кореня практично не обмежений. Частка меристематичних клітин в ньому становить близько 10%.

Кінчик кореня захищений кореневим чошликом, під яким розміщена меристематична зона (зона ділення). Наступна зона – зона розтягнення (росту). За нею іде зона корневих волосків (зона всмоктування). Поглинання води відбувається головним чином клітинами зони розтягнення і зони корневих волосків.

Диференціація тканин кореня закінчується в зон корневих волосків, де зменшується утворення основних тканин кореня.

Поверхня кореня вкрита *ризодермою*. У більшості рослин вона складається з двох типів клітин: трихобластів, що утворюють кореневі



волоски, і атрихобластів – не здатних до їх утворення. Основна функція ризодерми – поглинання води і мінеральних речовин.

За ризодермою знаходиться кора кореня. Вона являє собою кілька шарів живих паренхімних клітин. Між клітинами є крупні міжклітинники, що забезпечують добру аерацію кореня.

На межі кори і центрального циліндра розвивається один шар клітин, що тісно прилягають одна до одної – ендодерма. Поперечні і радіальні клітинні стінки її містять непроникний для води шар суберину і лігніну, який називається пояском Каспарі. Саме клітини ендодерми служать основним фізіологічним бар'єром для пересування води і поживних речовин.

Центральний циліндр або стела містить перицикл, який виконує функцію регуляторну і твірну та системи провідних тканин ксилеми і флоєми.

Початок росту кореневих волосків, поява поясків Каспарі в стінках ендодерми і диференціація судин ксилеми відбувається на однаковій віддалі від апікальної меристеми. Саме ця зона є основною у забезпеченні рослини поживними речовинами і водою. Звичайно зона всмоктування становить 5-10 см. в довжину.

#### Верхній і нижній кінцеві двигуни водного току

Вода поступає і рухається в рослині по градієнту водного потенціалу, який виникає завдяки транспірації (верхній кінцевий двигун) і силі кореневого тиску (нижній кінцевий двигун).

Основною силою, що викликає поступання і пересування води в рослині, є присмоктуюча сила транспірації, в результаті якої виникає градієнт водного потенціалу. Чим менш насичена водою дана система, тим менший її водний потенціал, але більша всисна сила.

Крім верхнього кінцевого двигуна водного току, в рослин є нижній кінцевий двигун – кореневий тиск. Прикладами його роботи є «плач» рослин і гутація.

«Плач» рослин. Весною у дерев з ще нерозпущеними листками можна спостерігати ксилемний тиск рідини знизу вгору через надрізи стовбура і навіть верхніх гілок крони. Явище «плачу» свідчить про наявність значного кореневого тиску, який в цей період сягає 10 атм. Ксилемний сік, що при цьому виділяється, називається пасокою. Об'єм пасоки, що виділяється, у багато разів перевищує об'єм кореневої системи.

*Гутація.* При високій вологості повітря в результаті діяльності нижнього кінцевого двигуна на кінцях і зубчиках листків виділяється краплино-рідка волога – гута. Гутаційне виділення вологи листками особливо характерне для тропічних рослин, пристосованих до життя в умовах підвищеної вологості, при яких транспірація утруднена. В таких умовах підйом води практично здійснюється тільки внаслідок кореневого тиску, функцію виділення рідини з таких листків виконують спеціальні утворення – гідатоци. Ксилемний сік із судин ксилеми під дією кореневого тиску поступає в дрібноклітинну паренхімну тканину – епідету, проходить через неї, збіднюючись особливо азот місткими речовинами, і через субепідермальну порожнину і водний прорідок виділяється назовні. В гуті виявлені мінеральні і органічні сполуки.

Силу, що викликає односторонній тиск води по судинах з розчиненими речовинами, не залежний від процесу транспірації, називають корневим тиском. Д. Сабінін запропонував схему, що пояснює механізм одностороннього току води в корені. Згідно цієї гіпотези клітини кореня поляризовані в певному напрямі. Це проявляється в тому, що в різних частинах однієї клітини процеси обміну речовин різні: в одній частині клітини ідуть посилені процеси розпаду, зокрема крохмалю до цукру, а в іншій – переважають процеси синтезу. В зв'язку з цим концентрація клітинного соку  $C_1 > C_2$ . Оскільки величина осмотичного тиску прямо пропорційна концентрації, то  $P_1 > P_2$ . Тоді всисна сила  $S_1 = P_1 - T$ , а  $S_2 = P_2 - T$  (величина тургорного тиску  $T$  однакова на обох кінцях клітини. Якщо клітина, з однієї сторони, межує з водою, то  $S_1 = 0$ , тоді  $P_1 = T$ . В цьому

випадку  $S_2 = P_2 - P_1$ . А поскільки  $P_1 > P_2$ , то  $S_2$  – від’ємна величина. Отже, якщо зі сторони, де клітина насичена водою, то з другої сторони, спостерігається секреція води, тургор ний тиск буде переважати осмотичний і клітина буде виділяти воду.

Величина кореневого тиску порівняно невелика 2-3 атм.

### Шлях води в рослинному організмі. Апопласт і симпласт

В 1932 р. німецький фізіолог Мюнх розвинув уявлення про існування в кореневій системі двох відносно незалежних один від одного об’ємів, по яких пересувається вода, – симпласт і апопласт.

*Апопласт* – це вільний простір кореня, в який входять міжклітинники, оболонки клітин і судини ксилеми.

*Симпласт* – це сукупність пропластів всіх клітин, обмежених напівпроникною мембраною. Завдяки багатьом численним плазмодесмам, що з’єднують протопласти окремих клітин, симпласт являє собою єдину систему. Апопласт, не перервний, а розділений на 2 об’єми: 1 – ризодерма і кора кореня (до ендодерми); 2 – судини ксилеми. Клітини ендодерми завдяки пояскам Каспарі являють ніби бар’єр для пересування води по вільному просторі.

Вода поступає в цитоплазму клітини ризодерми за законами осмосу. Через клітини кори можливі два шляхи транспорту води: через цитоплазму по плазмодесмах (симпластичний транспорт), і по клітинних стінках та міжклітинниках. Поскільки опір клітинних стінок для води значно нижчий, ніж у цитоплазмі, більш швидкий радіальний транспорт води здійснюється по апопласту. Однак на рівні ендодерми цей тип транспорту стає неможливим через непроникність для води поясків Каспарі. Отже, вода може пройти ендодерму тільки пройшовши через мембрану і цитоплазму цих клітин. Регуляція подачі води на рівні ендодерми здійснюється з однієї сторони, зміною швидкого апопластного транспорту на повільний симпластний, а з другого – тим, що діаметр центрального циліндра, куди повинна

подаватись вода через ендодерму, в 5-6 разів менший діаметра поверхні кори і всмоктуючої поверхні кореня. Потрібно зазначити, що непроникність клітинних стінок ендодерми для води не є абсолютною (в ростучих зонах кореня, в місцях закладки бічних коренів).

Всередині центрального циліндра рух води від ендодерми до судин ксилеми зустрічає невеликий опір, і очевидно, здійснюється в основному по клітинних стінках.

*Висхідний тік* води рухається по рослині головним чином по ксилемі, яка являє собою розподільчу систему, що забезпечує всі тканини і органи водою. Зрілі судини і трахеїди із здерев'янілими стінками позбавлені цитоплазми і виконують водопровідну функцію.

*Рушійною силою висхідного току води* в провідних елементах ксилеми є градієнт водного потенціалу через рослину від ґрунту до атмосфери. Він підтримується двома основними компонентами:

- 1) Градієнтом осмотичного потенціалу в клітинах кореня, що створюється активним транспортом іонів;
- 2) Транспірацією, яка служить головною рушійною силою висхідного току води, так як створює великий від'ємний градієнт гідростатичного тиску в ксилемі, який реалізується у виникаючому натягу води в судинах ксилеми.

Згідно *теорії зчеплення* води в капілярних трубках судин ксилеми піднімається вгору у відповідь на присмоктуючи дію транспірації внаслідок дії сил зчеплення молекул води одна з одною (когезії) і дії сил прилипання стовпа води до гідрофільних стінок судин (адгезії). Обидві ці сили перешкоджають також утворенню порожнин біля стінок судин, заповнених повітрям і здатних закупорювати судину. Навіть при нестачі води, внаслідок того, що стінки провідних елементів еластичні, зв'язок між молекулами води і стінками трахей не порушується. В жаркий літній день листки так інтенсивно випаровують вологу, що корені не встигають поповнювати втрачену воду. В результаті водяні стовпи в судинах стають тонші, але не

відриваються від їх стінок. При цьому просвіти судин стають меншими і дерево «худіє» в порівнянні з нічним показником.

Ступінь натягу водяних ниток залежить від співвідношення процесів поглинання і випаровування води. Все це дозволяє рослинному організмові підтримувати єдину водну систему.

*Швидкість* руху води у денні години набагато більша ніж у нічні. Різні види також мають різну швидкість руху H<sub>2</sub>O. У хвойних вона становить 0,5-1,0 см/год. У листяних (дуба) – 43,6 см/год.

### Водний режим рослин

Для нормального існування клітини, рослинний організм в цілому повинен містити певну кількість води. Однак не здійсненне лише для рослин, які живуть в зоні достатнього водопостачання, або у воді. У рослин, які розвиваються в умовах недостатнього зволоження, в результаті транспірації надходження води може бути в меншій кількості порівняно з тією, що вбирається кореневою системою. Наприклад, одна рослина кукурудзи випаровує за вегетаційний період 180 кг води, а рослина евкаліпту – 14 т. Величезний розхід води пов'язаний з тим, що більшість рослин мають значну листову поверхню, яка знаходиться в атмосфері, ненасиченій парами води. Разом з тим розвиток великої поверхні листків необхідний для забезпечення нормального вуглецевого живлення (фотосинтезу).

Для того, щоб компенсувати втрати води при випаровуванні, в рослину повинна поступати велика її кількість. Два процеси, що неперервно ідуть в рослині – *поступання і випаровування* води – називаються *водним режимом* або *водним балансом* рослин.

Для нормального росту і розвитку рослин необхідно, щоб розріз води приблизно відповідав приходу, тобто, щоб рослина зводила свій водний баланс без великого дефіциту. Для нього в рослині в процесі природного добору виробились пристосування до поглинання води (колосально розвинута коренева система), до проведення води (спеціальна провідна

система), до скорочення випаровування (система покривних тканин і система саморегульованого продихового апарату).

Не дивлячись на ці пристосування, в рослині часто спостерігається *водний дефіцит*. Дефіцит вологи в рослинах діє на такі процеси, як поглинання води, кореневий тиск, проростання насіння, продихові рухи, фотосинтез, дихання, ферментативну активність рослин, ріст і розвиток.

Вплив водного дефіциту на метаболічні процеси в значній мірі залежить від тривалості його дії. При стійкому в'яненні рослин збільшується швидкість розпаду РНК, білків, і одночасно зростає кількість небілкових азот містких сполук і відтік їх в стебло і колос.

Вплив водного дефіциту на вуглеводний обмін виражається спочатку у накопиченні моно і дисахаридів у фотосинтезуючих листках та зниженні інтенсивності фотосинтезу; потім кількість моноцукрів може зростати внаслідок гідролізу поліцукрів листків нижніх ярусів. При тривалому водному дефіциті спостерігається зменшення кількості всіх форм цукрі.

Тривалий водний дефіцит знижує інтенсивність фотосинтезу і, як наслідок, зменшує утворення АТФ в процесі фотосинтетичного фотофосфорилування. Під впливом ґрунтової і модерної посухи гальмується відтік продуктів фотосинтезу з листків у інші органи.

Водний дефіцит по-різному впливає на дихання листків різного віку: в молодих листках вміст фотофосфорильованих продуктів різко падає, як і інтенсивність дихання, а в листків, які закінчили ріст, ця різниця чітко не проявляється. При дефіциті води знижується водний коефіцієнт.

В умовах водного дефіциту верхні листки, в яких за рахунок деякого посилення гідролітичних процесів, збільшується вміст осмотично активних речовин, відтягують воду від нижніх листків і довше зберігають непорушеними синтетичні процеси, а нижні листки в цих умовах засихають раніше.

Крім того, водний дефіцит приводить до зміни стану цитоплазми та підвищення її проникності для різних речовин, зміни стану колоїдів

цитоплазми (зменшення її здатності до набухання), припинення ростових процесів, відмирання корневих волосків.

Поступання води в рослину залежить від:

- 1) температура;
- 2) аерації ґрунту;
- 3) вмісту води в ґрунті.

Всяке зменшення вологості ґрунту знижує поступання води. Чим менше води в ґрунті, тим з більшою силою вода утримується і тим менший її водний потенціал.

З фізіологічної точки зору зручно виділити такі форми ґрунтової вологи, які розрізняються за ступенем доступності їх для рослини:

1) *Гравітаційна вода* заповнює крупні проміжки між частками ґрунту, вона добре доступна для рослин. Оскільки вона легко стікає в нижні горизонти під впливом сили тяжіння, то буває в ґрунті лише після дощів.

2) *Капілярна вода* заповнює капілярні пори в ґрунті. Утримується в капілярах силами поверхневого натягу, вниз не стікає і тому також добре доступна для рослин.

3) *Плівкова вода* оточує колоїдні частки ґрунту. Утримується ними із значною силою і, як наслідок, менш доступна для рослин.

4) *Гігроскопічна вода* адсорбується сухим ґрунтом. Повністю недоступна для рослин.

Кількість води в процентах, при якій рослина починає в'янути, називається *коефіцієнтом в'янення*, чи вологістю в'янення. Вологість в'янення ще не дає уявлення про кількість води, повністю недоступної рослині, оскільки при в'яненні деяка кількість води продовжує поступати в рослинний організм. В зв'язку з цим було введено поняття *мертвий запас вологи в ґрунті* – це кількість води, яка повністю недоступна рослині. Він залежить виключно від типу ґрунту.

## Фізіологічні основи стійкості рослин до посухи

*Посуха* – це тривалий період без дощу, який супроводжується безперервним падінням відносної вологості повітря і підвищенням температури. Розрізняють посуху атмосферну і ґрунтову.

*Атмосферна* посуха характеризується низькою відносною вологістю повітря. *Ґрунтова* – відсутністю доступної для рослин води в ґрунті. Найчастіше вони доповнюють одна одну. Їх наслідком є в'янення рослин. Розрізняють два типи в'янення:

*Тимчасове в'янення.* Спостерігається найчастіше при атмосферній посусі навіть тоді, коли ґрунт має достатню кількість води, але надходження її в рослину не відповідає темпам випаровування. При тимчасовому в'яненні в основному втрачають тургор листки. Найчастіше спостерігається в полуденні години. Вночі, звичайно, при посиленні водопостачання і зменшенні транспірації рослини знову відновлюють тургесцентний стан.

Тимчасове в'янення порівняно легко переноситься рослиною хоча воно в певній мірі також є причиною зменшення врожаю, оскільки припиняються фотосинтетичні процеси (закривання продихів), а також ріст рослин.

Тривале (глибоке) в'янення спостерігається при ґрунтовій посусі, коли в ґрунті залишається лише недоступна для рослин вода, тобто мертвий запас. В таких умовах навіть велика транспірація викликає все зростаючий водний дефіцит. При цьому виникають глибокі фізіологічні зміни: виникає пошкодження структури хлоропластів; здатність до асиміляції вуглекислоти зникає; спостерігається відмирання корневих волосків; порушується, а згодом припиняється ріст рослини, запасні речовини не відкладаються. Тривале в'янення прискорює процес старіння колоїдів цитоплазми, а також старіння рослин.

Рослина протягом онтогенезу є неоднаково чутливою до нестачі води. У кожного виду рослин існують «критичні» періоди, тобто періоди найбільшої чутливості до забезпечення водою. Періоди найбільшого росту даного органу чи всього рослинного організму в цілому найбільш чутливі до



нестачі води. Сюди ж можна віднести періоди формування пилку і запліднення.

В'янення може відбуватись при різній втраті води. Є рослини тінистих місцезростань з мало еластичними клітинними оболонками, у яких втрата 3-5% води вже викликає в'янення. Але є рослини, у яких в'янення настає тільки при водному дефіциті 20-30%.

### Водний обмін у рослин різних екологічних груп

Нерівномірний розподіл води на земній кулі є основною причиною виникнення зон з недостатнім та надмірним зволоженням. Це призвело до пристосування рослин в різних умовах водопостачання і позначилось на морфологічних, анатомо-морфологічних і біохімічних їх особливостях.

Все царство Рослин можна поділити на дві великі групи: водні рослини (гідратофіти) і наземні рослини.

Гідратофіти, що живуть у воді, регулюють постійність складу внутрішнього середовища з допомогою механізмів захисту від надлишкового поступання води, яку вони поглинають всією поверхнею. Первинними гідратофітами є водорості. Водні квіткові рослини (вторинні гідратофіти), суміщають риси справжніх гідратофітів з рисами, властивими вищим наземним рослинам.

Наземним рослинам, що випаровують воду, необхідний врівноважений водний баланс, через це механізми його регуляції направлені на захист від надлишкової втрати води. По здатності пристосувати водний обмін до коливань водопостачання розрізняють:

❖ *пойкілогідричні рослини* (бактерії, синьо-зелені водорості, лишайники та ін.) пристосувались переносити значну нестачу води без втрати життєздатності. При цьому в них знижується інтенсивність обміну речовин, клітини рівномірно стискаються. Збільшення кількості води в середовищі приводить до відновлення активного метаболізму в клітинах.

Вони відносяться до гідролабільних рослин, так як у них значно коливається вміст води і випаровування;

❖ *гоматогідричні рослини* становлять більшість (папоротеподібні, голонасінні, покритонасінні). Вони володіють тонким механізмом регуляції продихової і кутикулярної транспірації, а також кореневою системою, що забезпечує постачання води. Точна регуляція поставок і витрат води усуває можливість значних коливань вмісту води, осмотичного тиску і транспірації. Ці показники характеризують гідростабільний тип водного режиму. Гоматогідричні рослини діляться на 3 екологічних групи: гігрофіти, мезофіти, ксерофіти.

1. Гігрофіти (тонколисті папороті, деякі фіалки, калюжниця та ін.) ростуть в умовах підвищеної вологості і (чи) недостатнього освітлення. Тіневитривалі гігрофіти, з майже завжди відкритими продихами, мають гідатоде. Погано переносять атмосферну і ґрунтову посуху.

2. Мезофіти (листяні дерева, лісові і лугові трави, більшість культурних рослин) здатні розвиватись в умовах достатнього водопостачання і не мають чітко виражених пристосувань до надлишку чи нестачі вологи.

3. Ксерофіти – рослини посушливих місцезростань, які володіють високою здатністю до пристосування в процесі онтогенезу до перерв у водопостачанні.

Рослини використовують три основних способи захисту:

- 1) попередження надлишкової втрати води клітинами;
- 2) перенесення висихання;
- 3) запобігання періоду посухи.

#### Типи ксерофітів (по П. Генкелю)

1. *Сукуленти* – рослини, що запасують вологу (кактуси, алое, молочай). Вода концентрується в листках чи стеблах, вкритих товстою кутикулою, волосками. Транспірація, фотосинтез і ріст здійснюються повільно. Вони

погано переносять обезводнення. Коренева система поширюється широко, але не глибоко.

Сукуленти, зокрема кактуси, мають своєрідний обмін речовин. У них вдень пори закриті, однак вночі вони відкриваються, щоб забезпечити доступ в листки вуглекислого газу, який акцептує органічними кислотами. Вдень CO<sub>2</sub> вивільняється і використовується в процесі фотосинтезу.

## 2. Несукулентні види:

а) *Справжні ксерофіти (еуксерофіти)* – полин, вероніка. Рослини з невеликими листками, часто опушеними, жаростійкі, транспірація невисока, здатні переносити сильне обезводнення, в клітинах високий осмотичний тиск. Коренева система сильно розгалужена, але не на великій глибині.

б) *Напівксерофіти (геміксерофіти)* – шалфей, різак).

Мають інтенсивну транспірацію, яка підтримується глибокою кореневою системою, що часто сягає ґрунтових вод. Погано переносять обезводнення і атмосферну посуху. В'язкість цитоплазми невелика. Завдяки високій інтенсивності транспірації, температура листків значно знижується, що дозволяє здійснювати процес фотосинтезу при високих денних температурах.

в) *Ступаксерофіти* – степові злаки. Пристосовані до перенесення перегріву, швидко використовують вологу літніх дощів, але випаровують лише короточасну нестачу води в ґрунті.

г) *Пойкілоксерофіти* (лишайники та ін.) не здатні регулювати свій водний режим і при значному обезводненні впадають в стан спокою (анабіоз). Здатні переносити висихання.

3. *Ефемери*. Ці рослини мають короткий вегетаційний період, приурочуючи весь життєвий цикл до періоду дощів (тюльпан та ін..).

*Посухостійкість* – це комплексна ознака, пов'язана з цілим рядом фізіологічних особливостей, пов'язана із здатністю рослин переносити обезводнення без різкого зниження ростових процесів і врожайності.

Рослини-мезофіти також у певній мірі можуть пристосуватись до умов обезводнення.

1. *Анатомо-морфологічні зміни.* В. Залевським було встановлено, що анатомічна структура листків змінюється в залежності від ярусності. Чим вище розміщений листок, тим дрібніші його клітини, більша кількість продихів на одиницю поверхні, а розмір їх менший, густіша сітка провідних пучків, сильніше розвинута палісадна паренхіма (правило Заленського). Такі ж ознаки характерні для рослин, які ростуть в умовах обезводнення. В зв'язку з цим сукупність названих анатомо-фізіологічних ознак дістала назву *ксеноморфної структури*.

2. *Біохімічні механізми.* Попереджають обезводнення клітини, забезпечують детоксикацію продуктів розпаду, сприяють відновленню порушених структур цитоплазми.

Це здійснюється за рахунок:

- а) нагромадження низькомолекулярних гідрофільних білків;
- б) участь органічних кислот у процесах детоксикації;
- в) перебудови в гормональній системі; зменшення вмісту гормонів-активаторів росту і значне виділення інгібітора – етилену.

## СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Біологічний словник [за ред. І. Г. Підоплічка]. – 1-е видання – К. : Головна редакція УРЕ, 1974.– К., 1974. – 552 ст., іл.
2. Біологічний словник [за ред. за редакцією академіка АН УРСР К. М. Ситника, члена-кореспондента АН УРСР В. О. Топачевського]. – 2-е видання – К. : Головна редакція УРЕ, 1986. – 680 стор., іл.
3. Грин Н. Биология / Грин Н., Стаут У., Тейлор Д. / в 3-х томах. – Т. 2.: [Пер. с англ.] [Под ред. Р. Сопера] // . – М. : Мир, 1990 .– 325 с.
4. Галстон А. Жизнь зеленого растения / Галстон А., Дэвис П., Сэттер. – М., 1983. – С. 45.
5. Козловский Т. Водный обмен растений / Козловский Т. – М., 1969. – 247 с.
6. Нобел П. Физиология растительной клетки / Нобел П. // Физико-химический подход / [Пер. с англ.]. – М. : Мир, 1973. – 288 с.
7. Пахомова Г. И. Водный режим растений : [Учеб. пособие] / Г. И. Пахомова, В. К. Безуглов. – Казань : Изд-во Казан. ун-та, 1980. – 252 с. : ил.
8. Полевой В. В. Физиология растений / Полевой В. В. – М.: Высшая школа, 1989. – 464 с.
9. Слейчер Р. Водный режим растений / Слейчер Р. – М.: Мир, 1970. – С. 363.
10. Финнеан Дж. Мембраны и их функции в клетке / Финнеан Дж. Колмэн Р., Митчелл Р. – М., 1977. – 324 с.
11. Якушкина Н. И. Физиология растений: [Учеб. пособие для студ. пед. вузов] / Якушкина Н. И. – М.: Просвещение, 1980. – 303 с.

