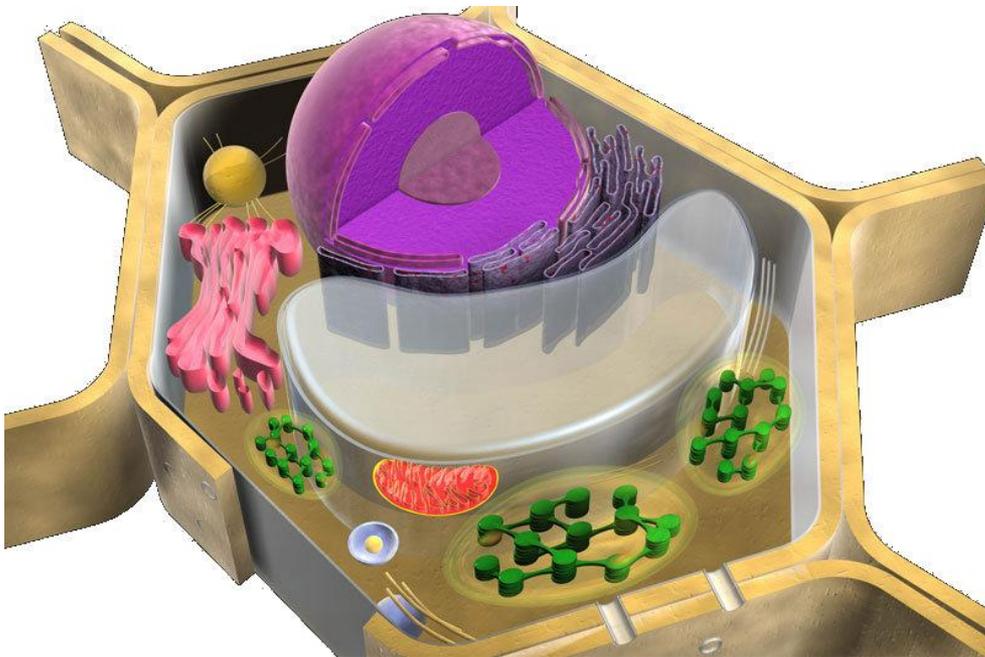


# Физиология растений

Демидчик  
Вадим  
Викторович



# **Механизмы поступления воды в растительную клетку. Дальний транспорт воды в растении.**

## **План лекции:**

- понятия осмоса, химического потенциала воды, водного потенциала клетки;**
- строение и регуляция аквапоринов (белков. "катализирующих" транспорт воды в клетку)**
- транспорт из почвы в корень, передвижение воды по растению, "двигатели" воды, корневые волоски**

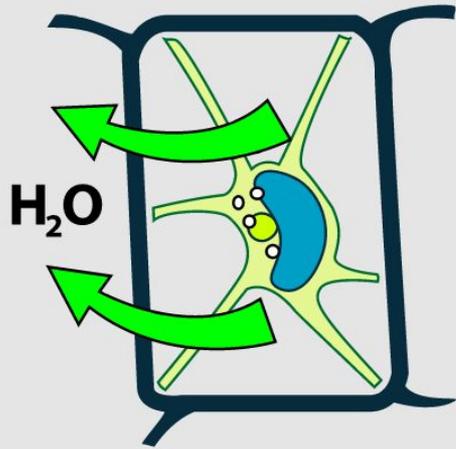


# Состояние протоплазмы зависит от активности воды

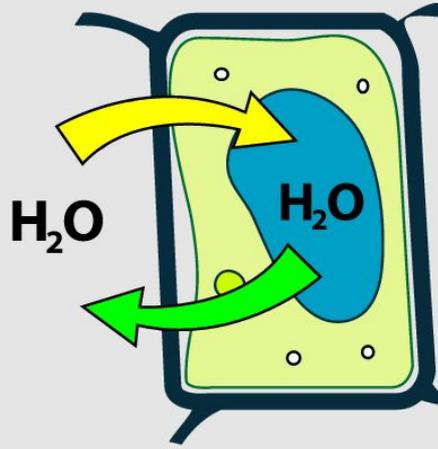
Гипертонический  
раствор

Изотонический  
раствор

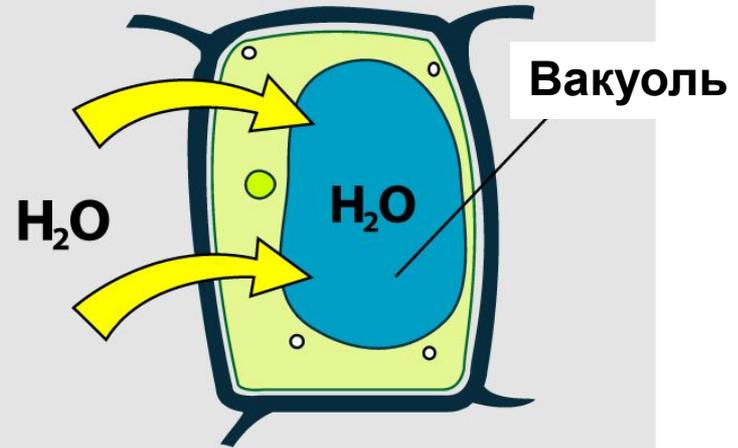
Гипотонический  
раствор



Плазмолиз



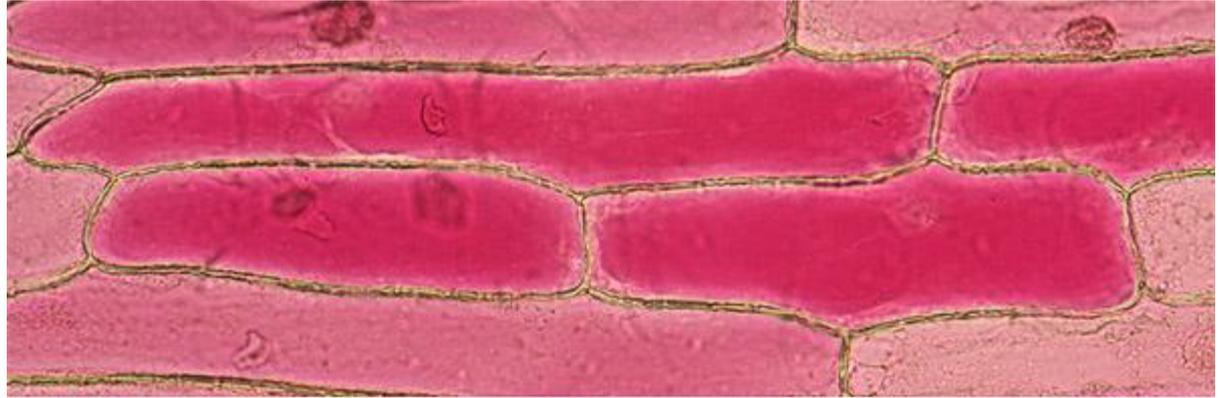
Нормальное  
состояние



Тургесцентное  
состояние

# Состояние протоплазмы зависит от активности воды

**НОРМА:**  
Гипотонический  
раствор  
(ПОЧВА, АПОПЛАСТ)



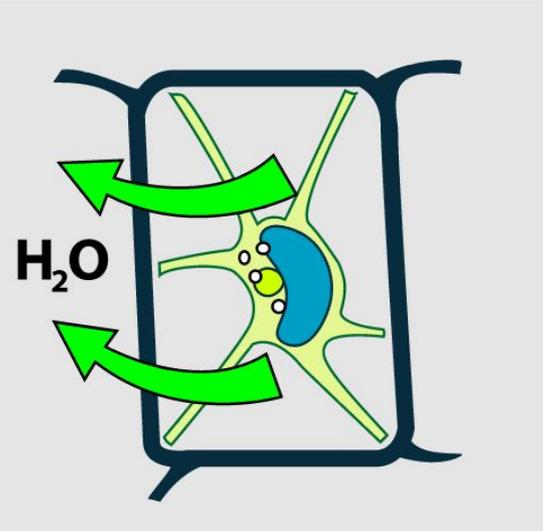
Гипертонический  
раствор



клетки лука (внешний раствор: 20% сахарозы)

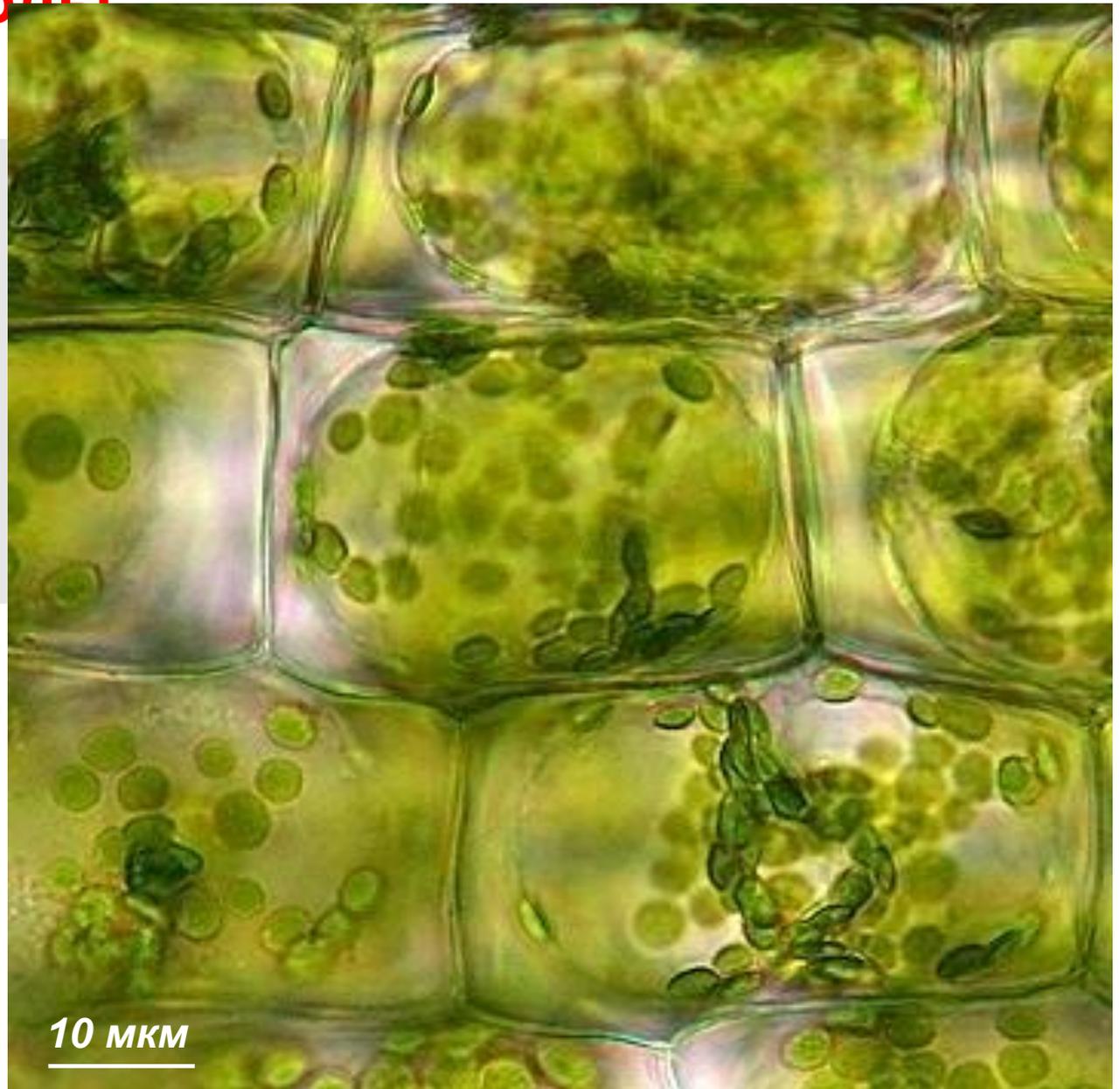
# Состояние протоплазмы зависит от активности воды

Гипертонический раствор



Плазмолиз

Плазмолизованные клетки элодеи в растворе, содержащем 30% сахарозы - вода начинает выходить мгновенно

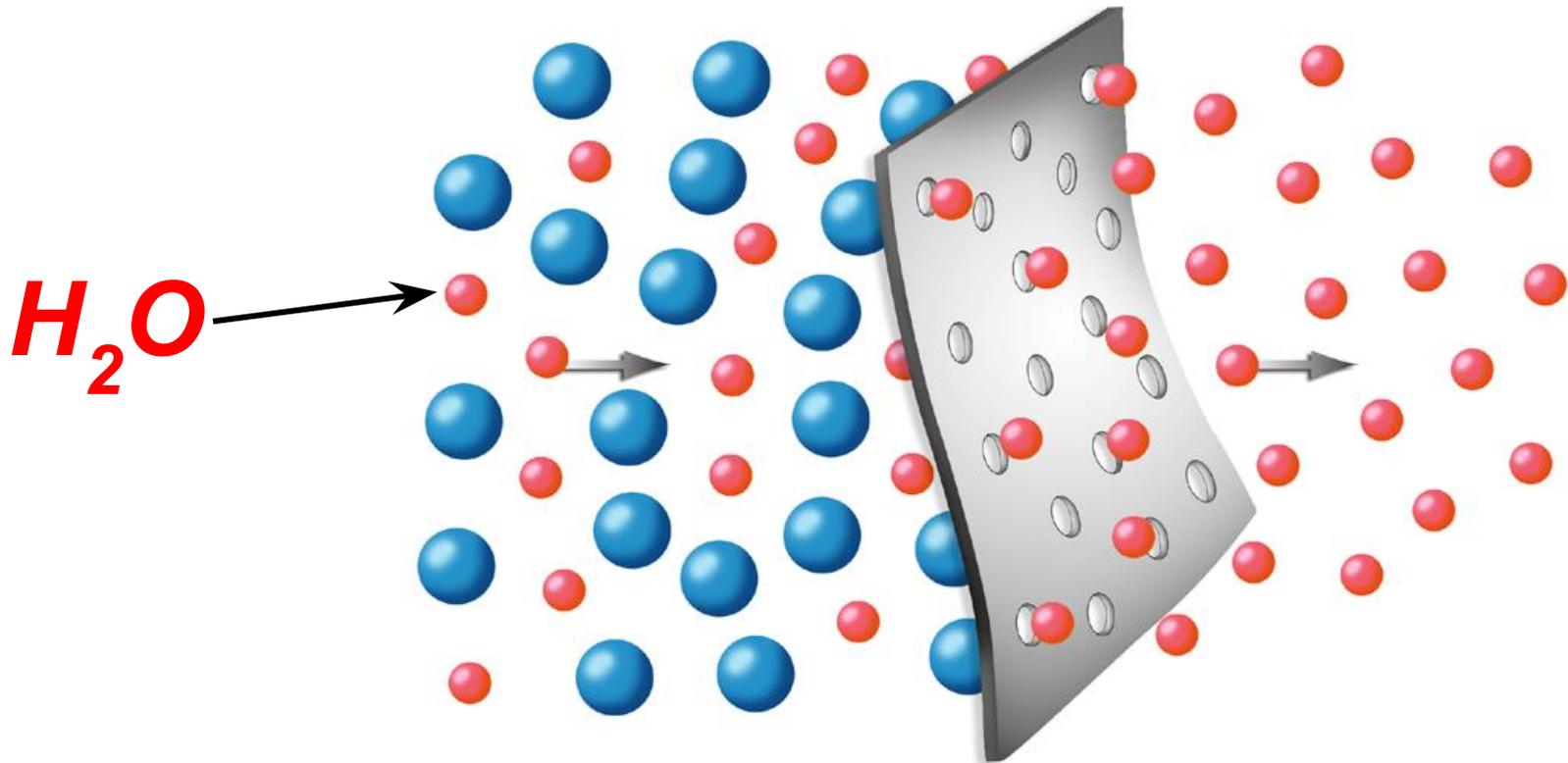


**Как движется вода? Каков механизм? Почему так быстро?**

**Какой белок/ген регулирует этот процесс?**

**Этим занимается раздел Физиологии Растений называемый "Водообменом"**  
**Основной механизм транспорта воды в растении – пассивный транспорт**

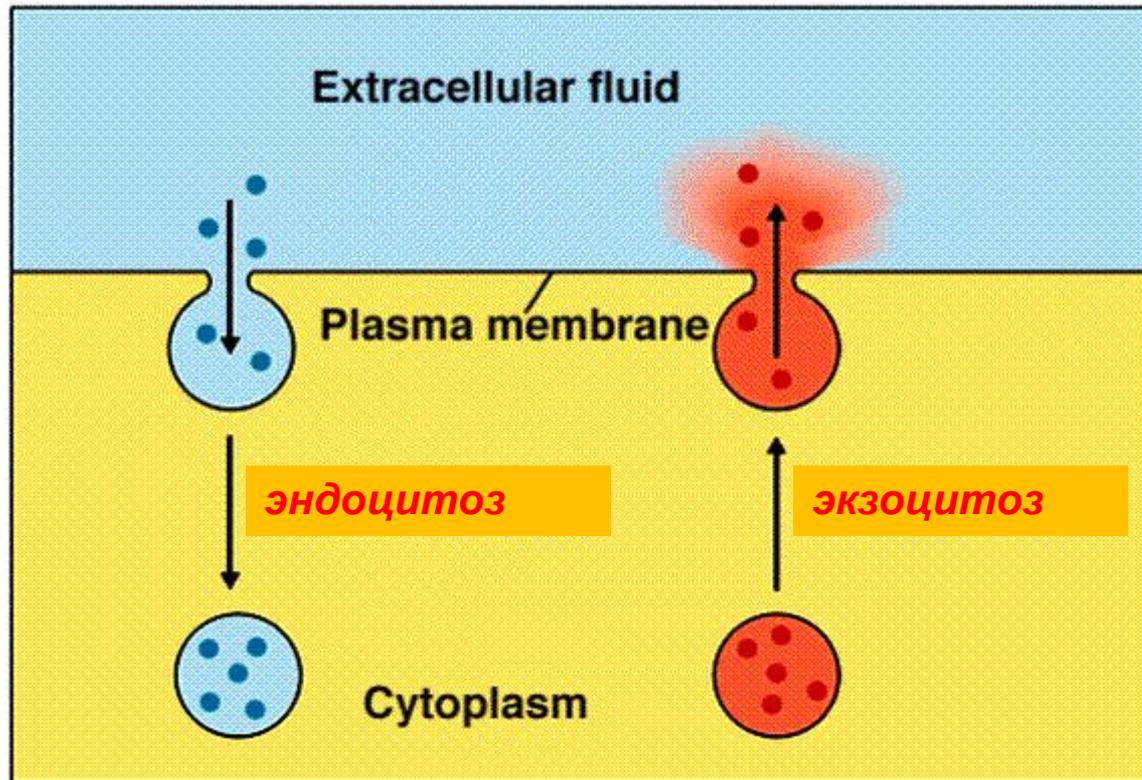
*осмос – диффузия растворителя через полупроницаемую мембрану, например, плазматическую мембрану или эндомембраны*



Удивительно, но сейчас есть данные и об активном транспорте воды

*Это только эндоцитоз - не основной путь переноса воды через мембрану клетки*

## Endocytosis and Exocytosis



Некоторые фундаментальные физические основы процессов движения воды в клетке и организме.

## Химический потенциал воды $\mu_w$

- Растворимые вещества понижают активность молекул воды, находящихся в клетке.
- Кинетическая энергия молекул воды в клетке и в вакуоли ниже, чем в чистой воде снаружи, в частности, в свободном пространстве.
- Энергетический уровень молекул вещества, который характеризуется скоростью их диффузии, получил название химического потенциала.

# Химический потенциал воды $\mu_w$

выражает максимальное количество внутренней энергии молекул воды, которое может быть превращено в работу, т. е. означает количество свободной энергии (размерность **ккал/моль** или **Дж/моль**):

$$\mu_w = \mu_w^0 + RT \ln a_w$$

$\mu_w$  – химический потенциал чистой воды (принят равным нулю);

$a_w$  – активность молекул воды;

$RT$  – множитель необходимый для перевода активность в единицы энергии.

- Активность чистой воды равна единице, а внутри клетки в растворах  $a_w$  меньше единицы, поэтому величина  $\ln a_w$  будет отрицательной.

- Таким образом, химический потенциал воды в растворах и в клетке меньший, чем в чистой воде.

- **Водный потенциал  $\Psi_w$**  выражает способность воды в растворе произвести работу в сравнении с работой, которую производит чистая вода в этих же условиях:

$$\Psi_w = \frac{(\mu_w - \mu_w^0)}{\bar{V}_w}$$

где  $\bar{V}_w$  – парциальный молярный объем воды, т. е. объем 1 моля воды (18,0 см<sup>3</sup>/моль).

**Водный потенциал** характеризует способность воды диффундировать, испаряться или поглощаться (и чем он выше, тем выше эта способность!).

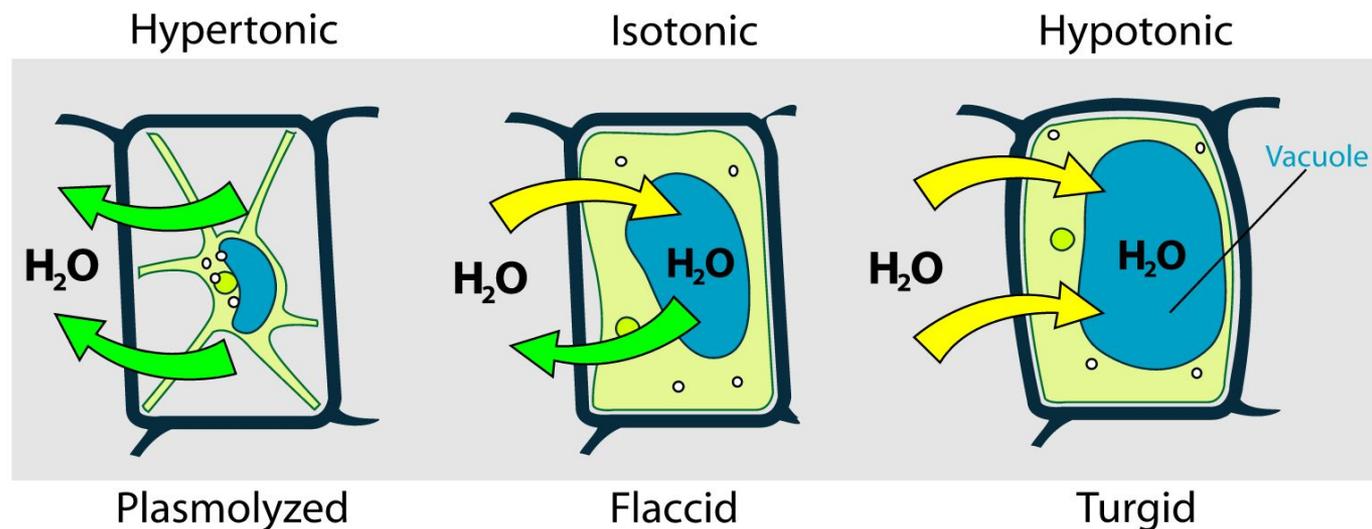
$\Psi_w$  имеет размерность энергии, поделенной на объем (что совпадает с размерностью давления).

Его величину выражают в атмосферах или барах (1 атм = 1,013 бар =  $10^5$  Па).

- Водный потенциал чистой воды равен нулю.
- При увеличении концентрации растворенных веществ он становится отрицательным.
- Водный потенциал раствора всегда меньше, чем чистой воды, поэтому молекулы воды в вакуоли обладают меньшей свободной энергией, меньшим потенциалом, чем находящиеся снаружи клетки.

*В соответствии со вторым законом термодинамики процессы переноса веществ и энергии самопроизвольно происходят от более высокого уровня химического потенциала к более низкому, т. е. по градиенту потенциала. Так и вода движется в соответствии с этим законом из области высокого потенциала в область низкого, т.е. направление потока воды определяется падением градиента энергии.*

**Вода не поглощается клеткой, а поступает в клетку за счет разницы водных потенциалов.**



**Водный потенциал клетки**, ткани или органа, целого растения – величина интегральная (комбинированная).

Он состоит из осмотического  $\Psi_p$ , матричного  $\Psi_w$ , тургорного  $\Psi_t$  и гравитационного  $\Psi_g$  потенциалов:

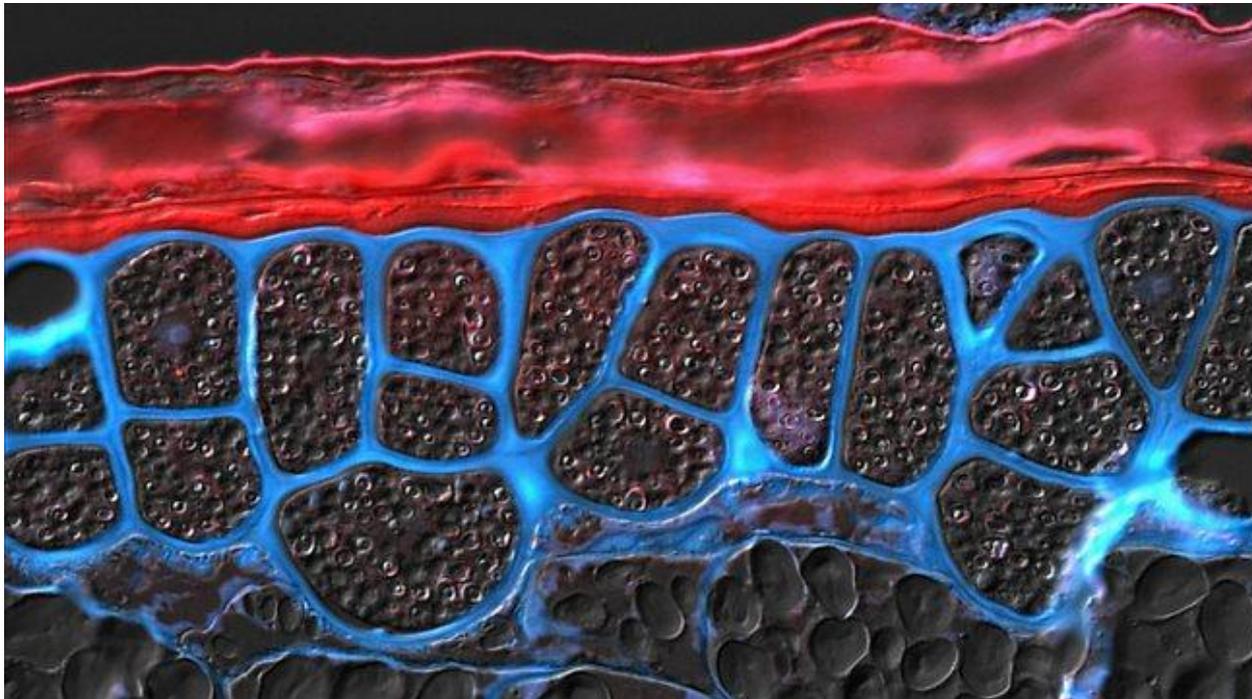
$$\Psi_w = \Psi_p + \Psi_m + \Psi_t + \Psi_g$$

# Матричный потенциал $\Psi_m$

Связан со снижением активности воды за счет гидратации коллоидных веществ и адсорбции на границе раздела фаз в почве и клеточной стенке.

Определяется слабыми взаимодействиями (нековалентными). Большую роль играют капиллярные силы (образование менисков в почве).

Величина матричного потенциала определяется силами адсорбции между биополимерами цитоплазмы и молекулами воды, т. е.  $\Psi_m$  отражает влияние макромолекул полимеров на активность воды.



**Осмотический потенциал  $\Psi_p$**  обусловлен наличием в клетках осмотически активных веществ и отражает их влияние на активность воды. Величина его равна величине осмотического давления с обратным знаком.

**Осмотическое давление:  $P = iCRT$**

где  $C$  – концентрация раствора в молях;

$T$  – абсолютная температура;

$R$  – газовая постоянная;

$i$  – изотонический коэффициент, равный  $1 + \alpha \cdot (n-1)$ ;

$\alpha$  – степень ионизации;

$n$  – количество ионов, на которое диссоциирует молекула электролита.

**Тургорный потенциал  $\Psi_t$**  обусловлен эластичным противодействием клеточной оболочки разбуханию и характеризует влияние на активность воды тургорного (гидростатического) давления.

**Гравитационный потенциал  $\Psi_g$**  отражает влияние на активность воды сил притяжения.

Величины  $\Psi_p$ ,  $\Psi_m$  и  $\Psi_g$  всегда отрицательные, так как присутствие растворенных веществ, биополимеров, а также действие сил тяжести снижают активность воды.

$\Psi_t$ , наоборот, положительный, поскольку при действии на воду механического давления (тургорного или гидростатического) активность молекул воды увеличивается.

Поскольку в большинстве случаев величины как матричного, так и гравитационного потенциалов малы, то

$$\Psi_w = \Psi_p + \Psi_t$$

а водный потенциал клетки будет:

$$\Psi_{\text{кл}} = -\Psi_p - \Psi_t$$

при  $\Psi_p = \Psi_t$  клетка не будет поглощать воду ( $P = T$ ).

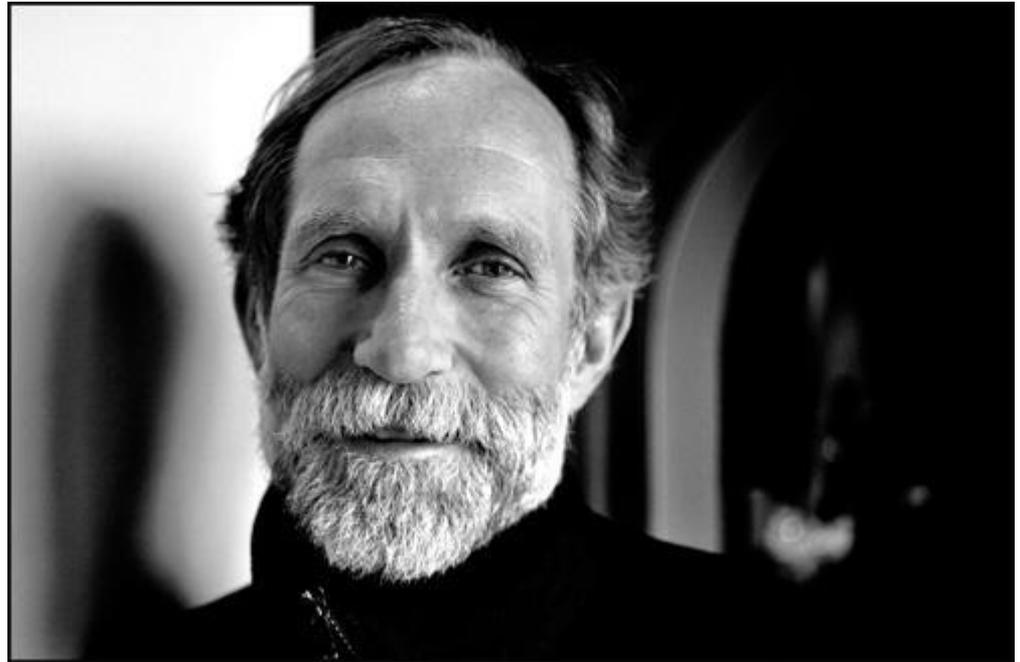


Транспорт воды через мембраны клетки осуществляют специальные мембранные белки **аквапорины**,

*формирующие в мембране селективные для воды каналы*

поэтому другое их название – **водные каналы**  
лат. *agua* – вода и *poros* – отверстие

Транспорт воды через  
мембраны клетки  
осуществляют специальные  
мембранные белки  
**аквапорины**



## Press Release

8 October 2003

The Royal Swedish Academy of Sciences has decided to award the Nobel Prize in Chemistry for 2003 “for discoveries concerning channels in cell membranes”, with one half of the prize to

**Peter Agre**

Johns Hopkins University School of Medicine, Baltimore, USA

*“for the discovery of water channels”*

and one half of the prize to

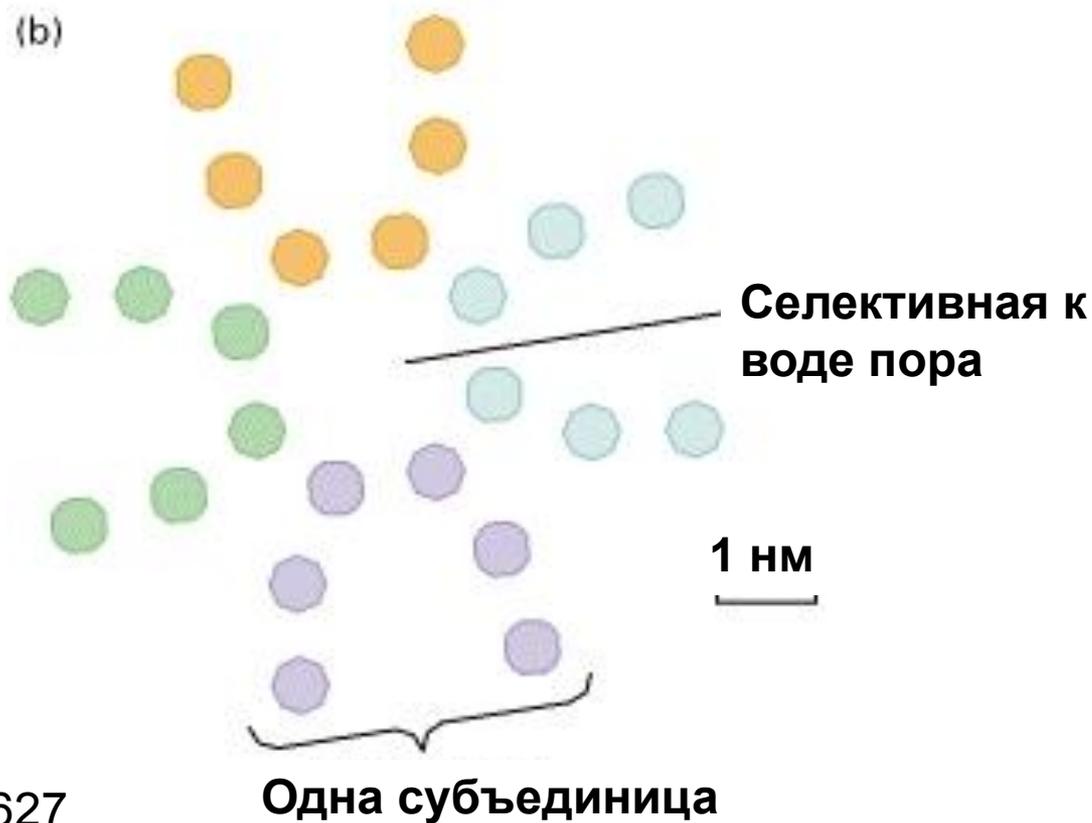
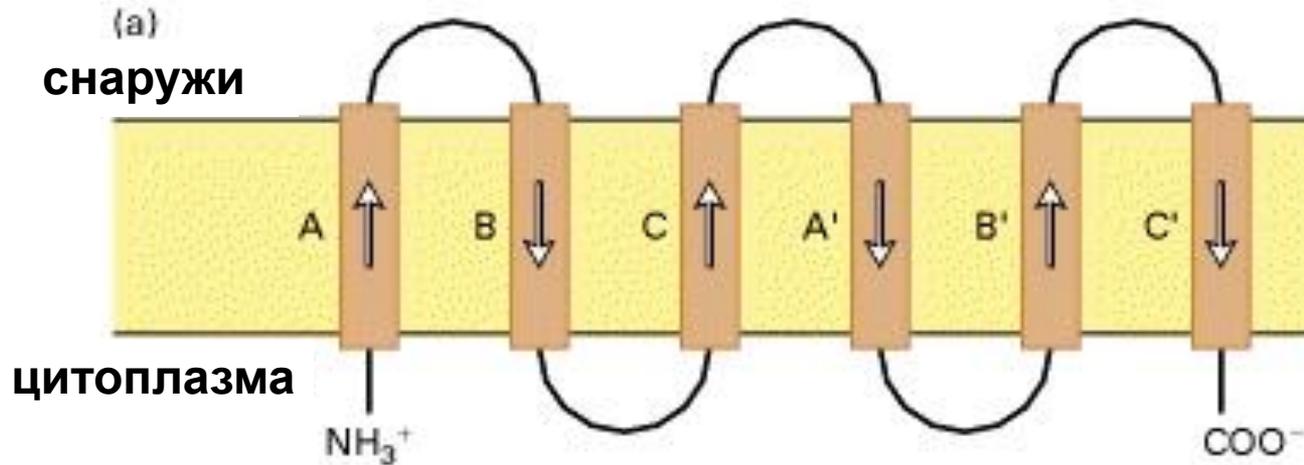
**Roderick MacKinnon**

Howard Hughes Medical Institute, The Rockefeller University, New York, USA

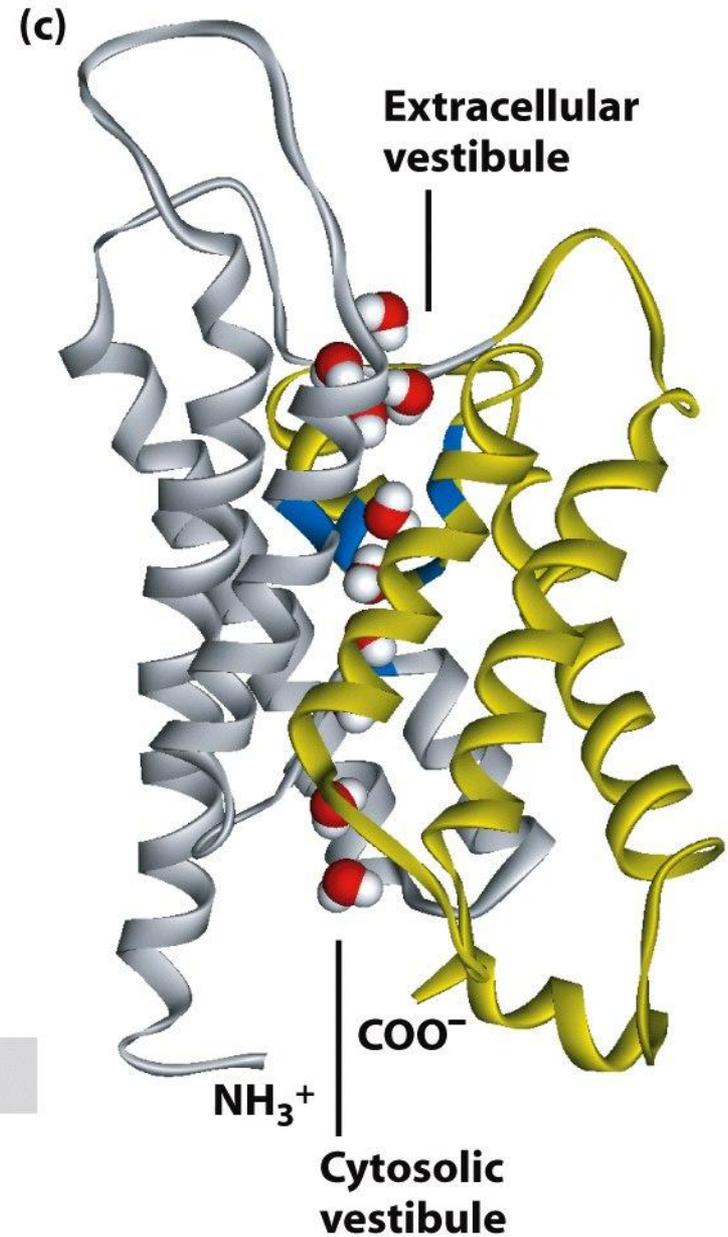
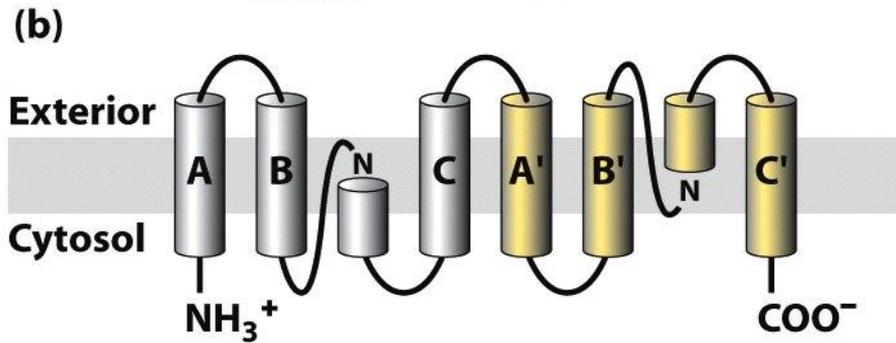
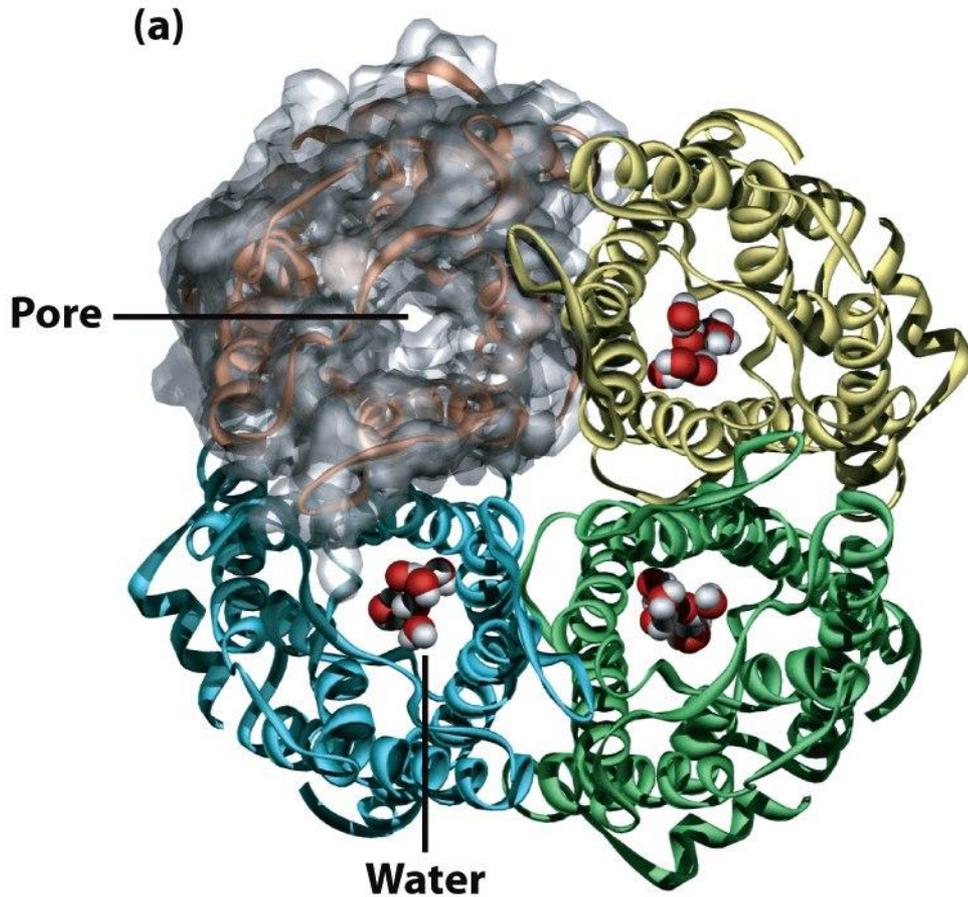
*“for structural and mechanistic studies of ion channels”.*

Аквaporин имеет  
тетрамерное строение,  
т.е. состоит из 4  
идентичных  
субъединиц;

Каждая субъединица  
имеет  
6 трансмембранных  
доменов  $\alpha$ -спирального  
строения,  
расположенных "на  
встречу друг другу",  
что, как считается  
способствует  
транспорту воды в  
обоих направлениях



# Современная модель строения аквапоринов:



## Клеточная биология аквапоринов:

Аквапорины у растений составляют до 2-3% от общего экстрагируемого белка.

Принадлежат к так-называемой **МІР-группе трансмембранных белков** (около 150 генов), куда также относятся транспортеры глицерина и др. веществ.

В плазматической мембране аквапорины семейства "plasma membrane intrinsic protein(s)" - PIP(s).

Тонопластные водные каналы – отдельное семейство (несколько отличная структура) – tonoplast intrinsic protein(s) - TIP(s)

*В геномах содержится несколько таких генов:*

*Арабидопсис – 7 PIPs + 3 TIPs*

*Табак – 1 PIPs + 2 TIPs*

*Бобы – 1 TIP*

*Подсолнечник – 2 TIPs*

**MIPs - транспортируют  
Небольшие нейтральные  
молекулы – воду,  
глицерол, мочевины**

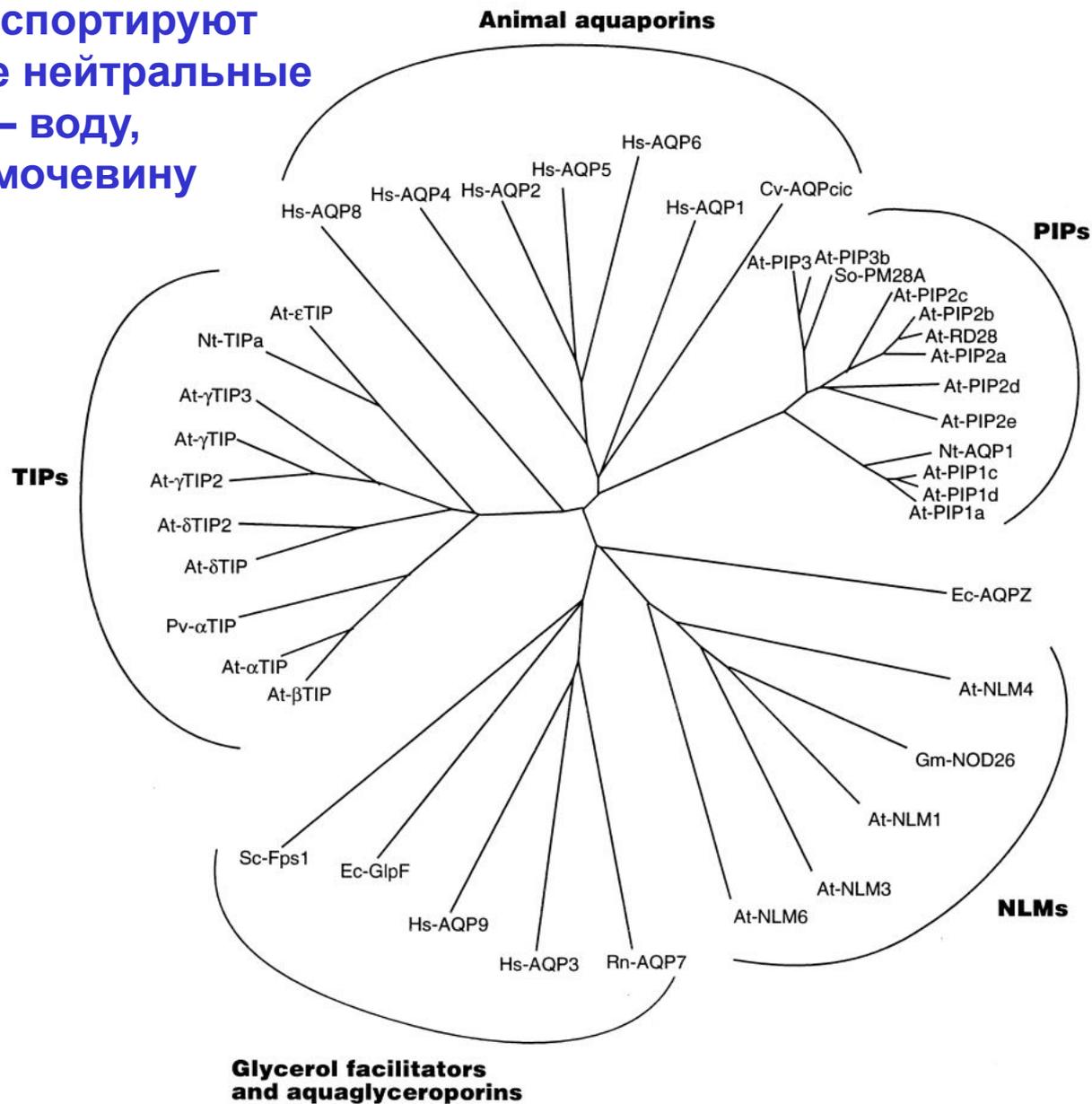
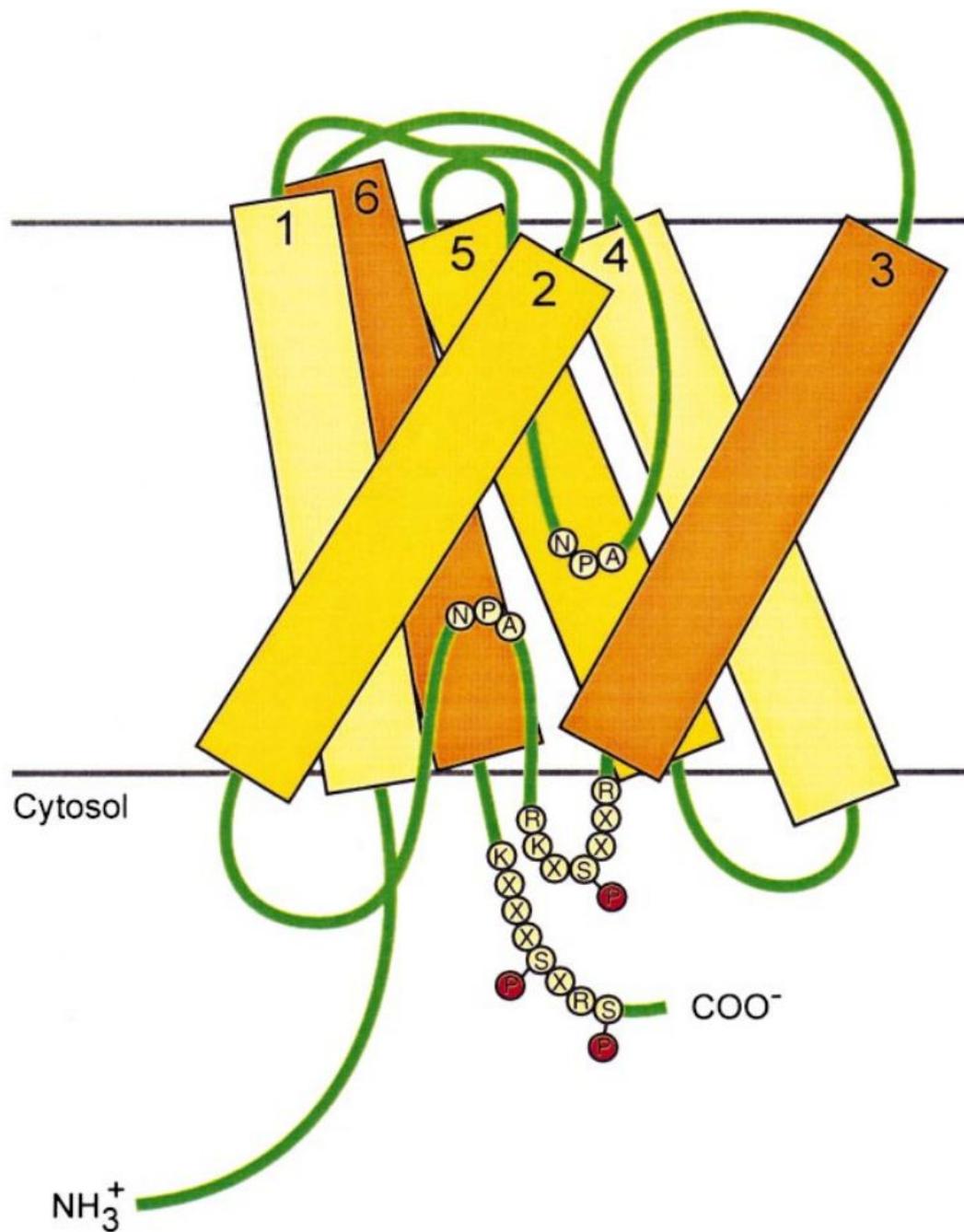


Fig. 2. Phylogenetic analysis of members of the major intrinsic protein (MIP) family from plants, mammals, insects, yeast and bacteria. The glycerol facilitators of *E. coli* (Ec-GlpF) and yeast (Sc-Fps1) transport glycerol and the mammalian aquaglyceroporins AQP3, AQP7 and AQP9 transport glycerol as well as water. NOD26 of the soybean nodule peribacteroid membrane, belonging to the NLM (NOD26-like MIP) subfamily, as well as Nt-AQP1 and Nt-TIPs, have been reported to be permeable to glycerol as to other small un-

Аквапорины  
**регулируются**  
фосфорилированием как  
минимум трех сайтов.

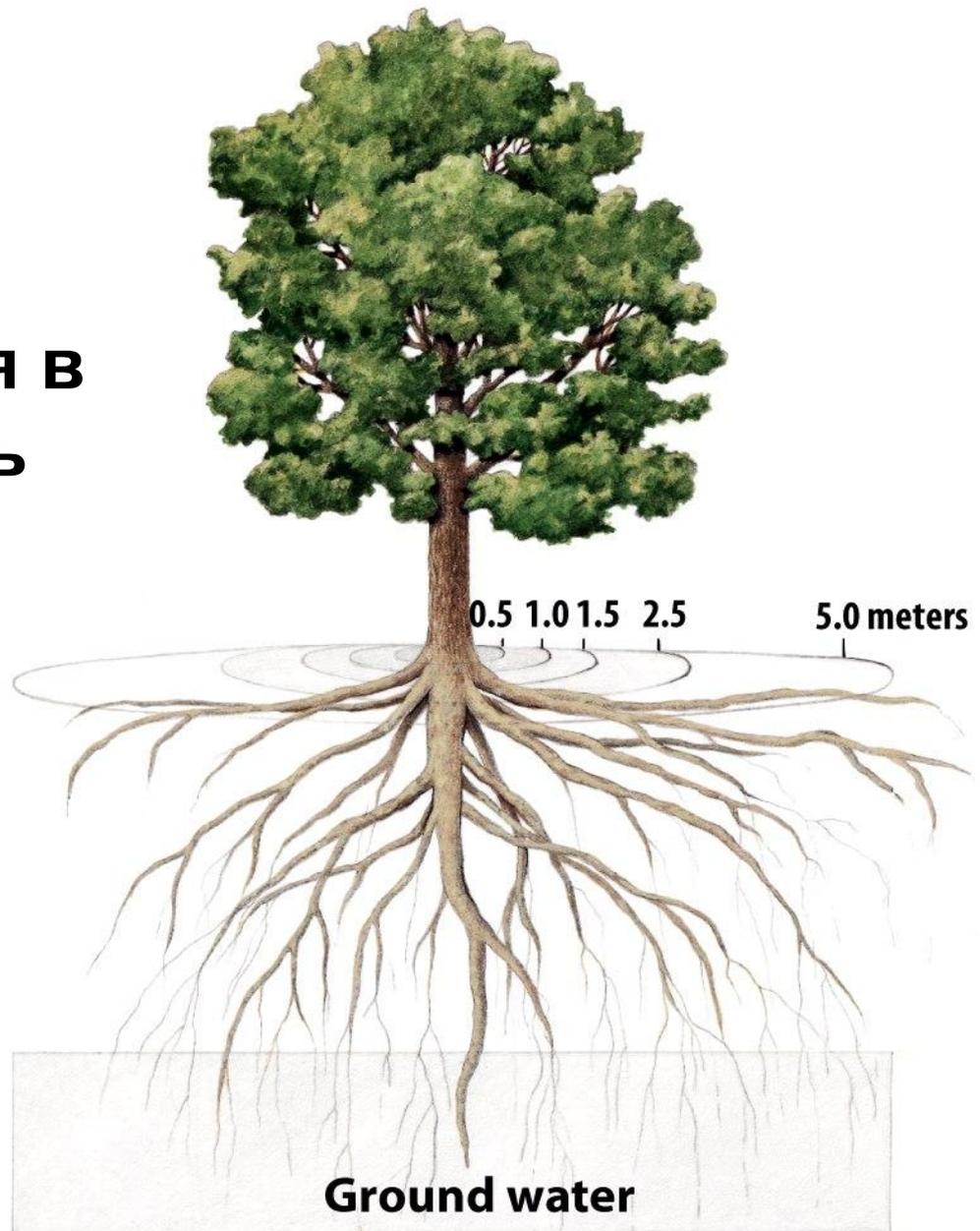
Фосфорилирование  
приводит к активации  
аквапорина.

Водная проницаемость  
увеличивается в  
несколько десятков или  
даже сотен раз.



**Как вода движется в надземную часть растения?**

**Что является проводящей тканью?**



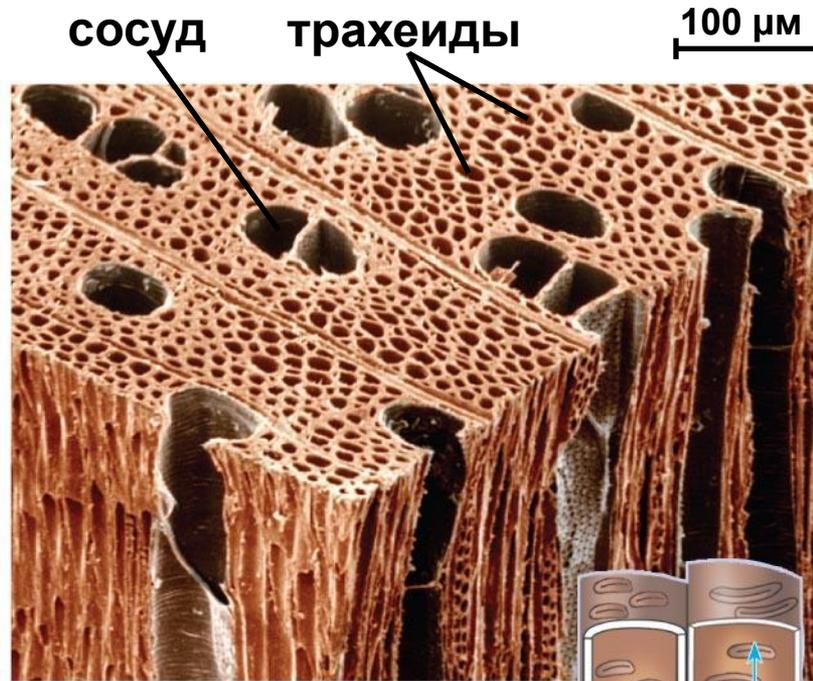
**Figure 30-18**  
*Biology of Plants, Seventh Edition*  
© 2005 W. H. Freeman and Company



Что случилось с  
этим насекомым?

**Figure 30-25a**  
*Biology of Plants, Seventh Edition*  
© 2005 W. H. Freeman and Company

# Ксилема - ткань обеспечивающая движение воды



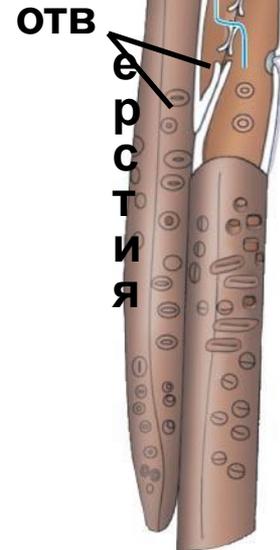
Трахеиды и сосуды (окраш. С.Э.М.)

Перфорированная пластинка

Сосудистый элемент

Трахеидные (сосудистые элементы с перфорированными кл. ст. На концах)

отверстия



трахеиды

**Мертвые клетки!**

от греческого ξυλον (ксилон), «дерево»

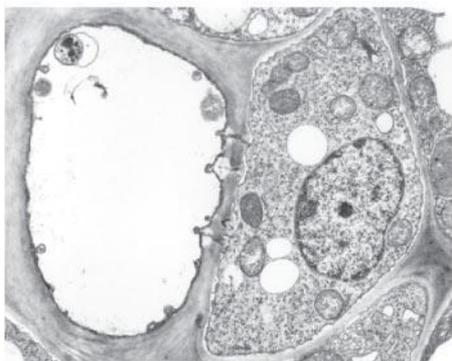
**Ткани ксилемы** состоят из трахейных элементов (мертвые клетки), иногда окруженных специализированными живыми паренхимными клетками.

# Флоэма

**Живые клетки!**  
перераспределение  
воды по растению

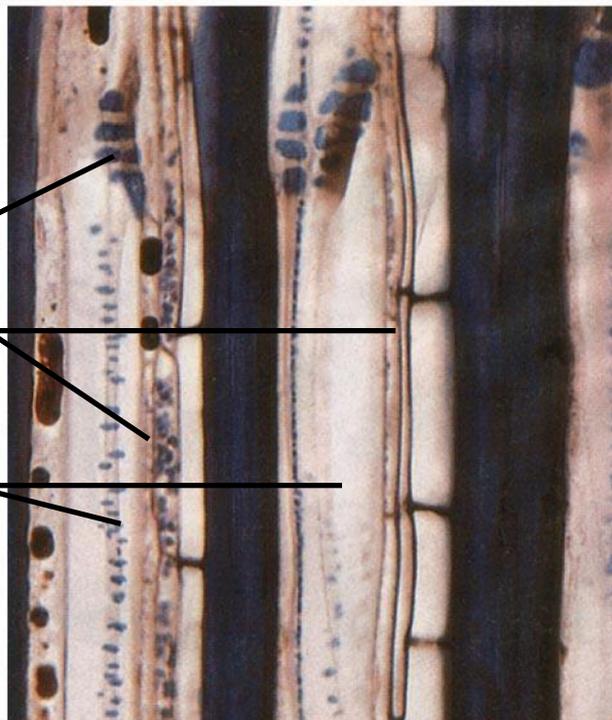
*от греческого  
слова фλόος  
(флоос) «кора».*

**Флоэмная ткань**  
состоит из  
паренхимных клеток,  
окруженных  
ситовидно-  
трубочными клетками  
и клетками-  
спутниками  
(компаньонами).



3 мм

Ситовидно-трубочные элементы:  
Продольный разрез (С.М.)



Ситовидная  
пластинка

Клетки  
-спутники

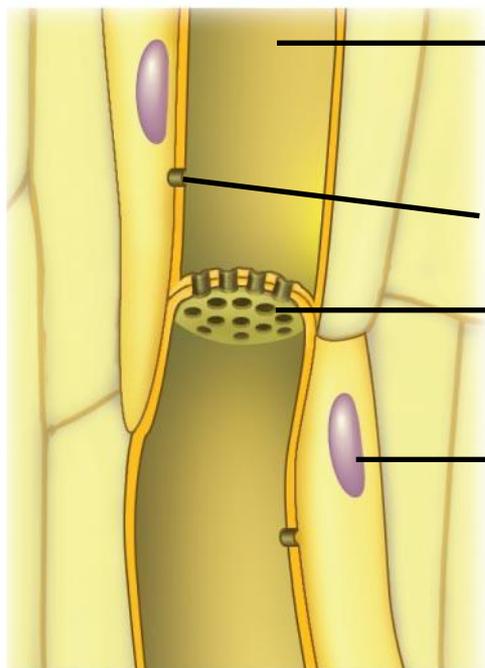
Ситовидно-  
трубочный  
элемент

плазмодесм  
ы

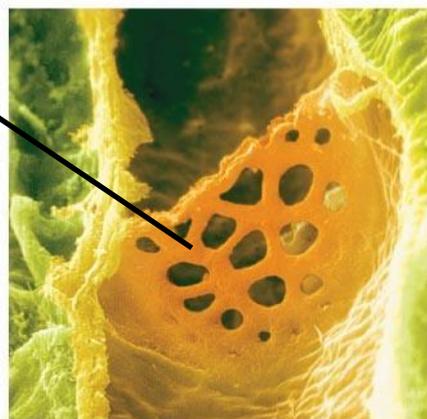
Ситовидная  
пластинка

Ядро клетки  
-спутника

Ситовидно-трубочный  
элемент (слева) и  
клетка-спутник (Т.Э.М.)



Ситовидно-  
трубочный  
элемент  
Схема продольного

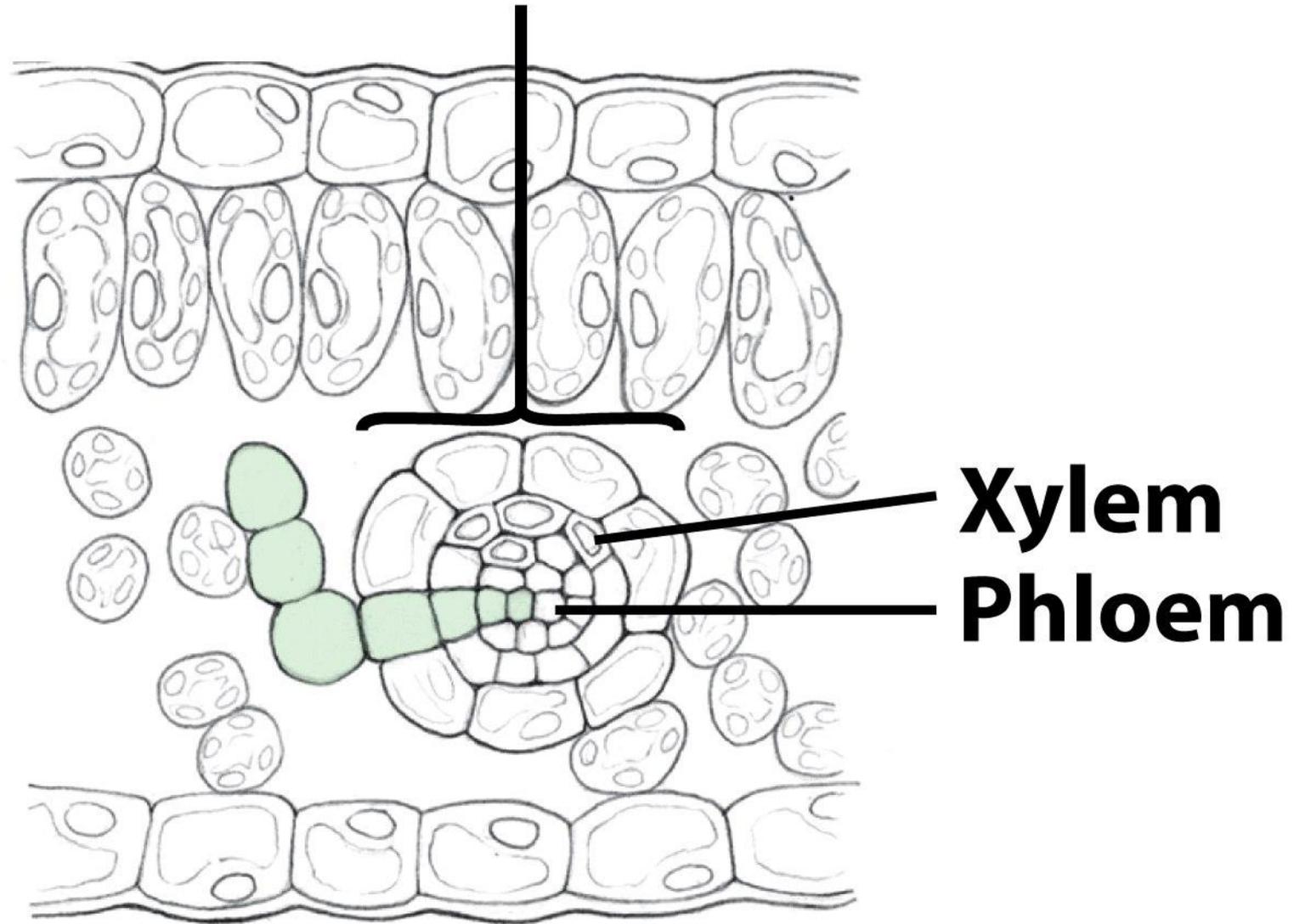


30 μm

10 μm

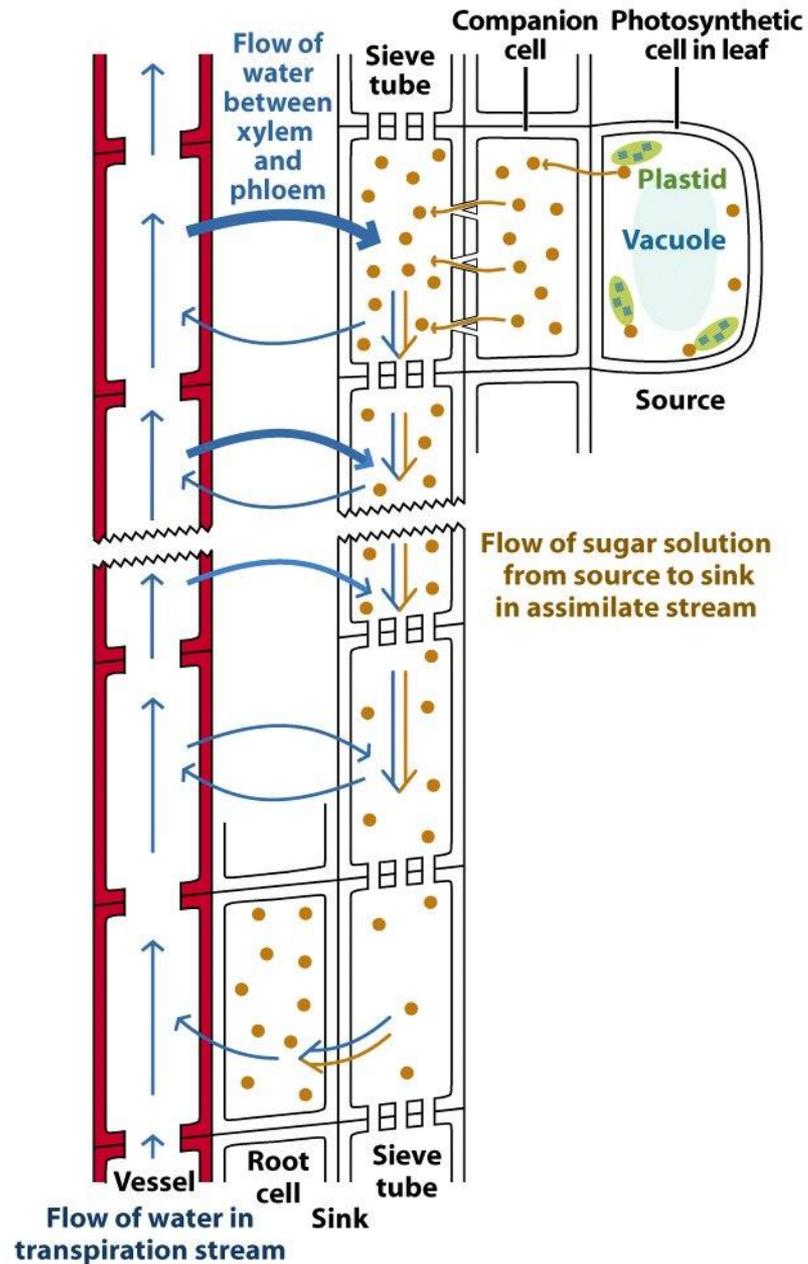
Ситовидная пластинка  
с порами (С.Э.М.)

# Minor vein



**Figure 30-27a part 1**  
*Biology of Plants, Seventh Edition*  
© 2005 W. H. Freeman and Company

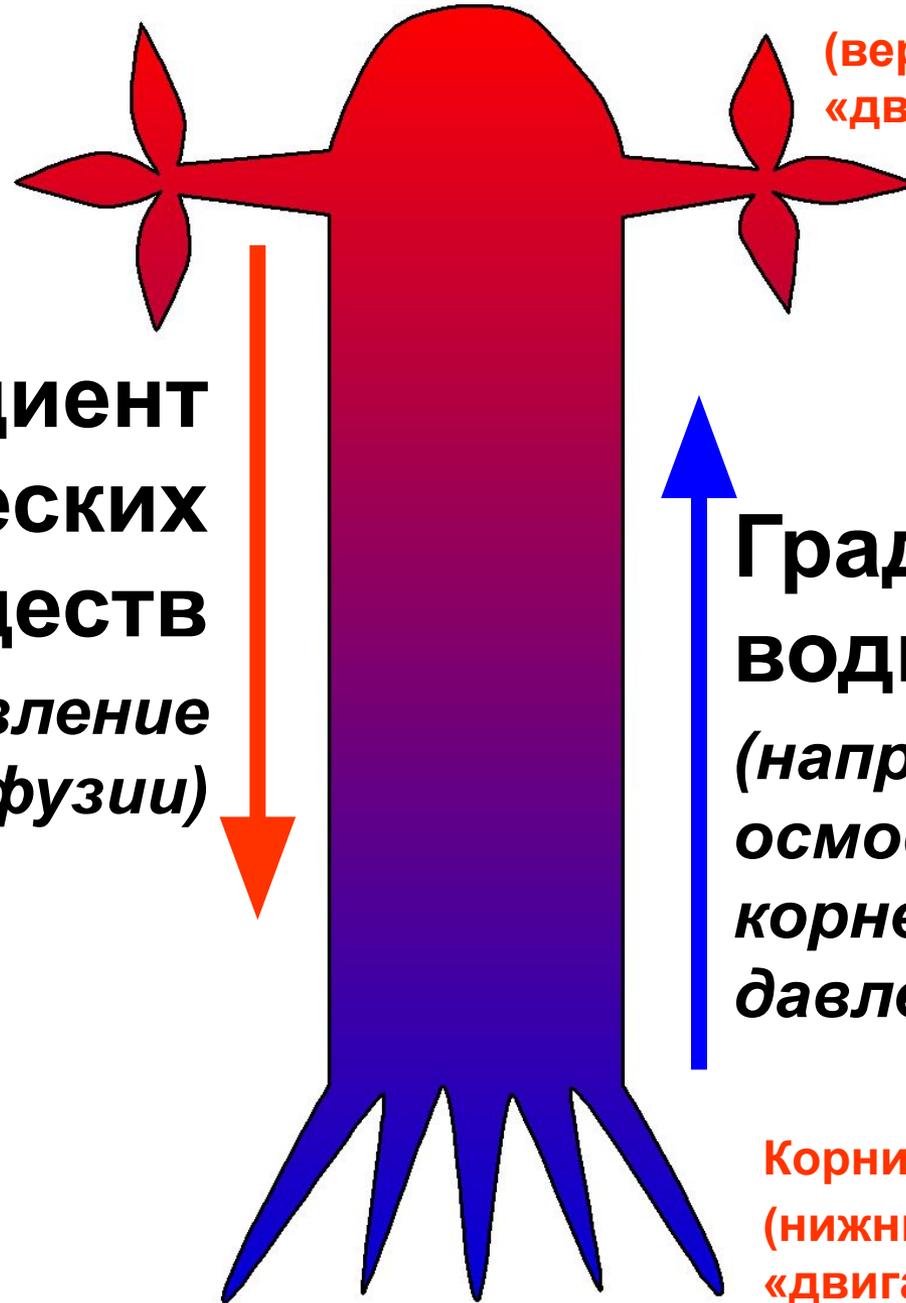
**Между  
сосудами  
возможен  
обмен водой.**



**Figure 30-26**  
*Biology of Plants, Seventh Edition*  
© 2005 W. H. Freeman and Company

**Почему  
происходит  
восходящий ток  
воды?**

**Градиент  
органических  
веществ**  
*(направление  
диффузии)*

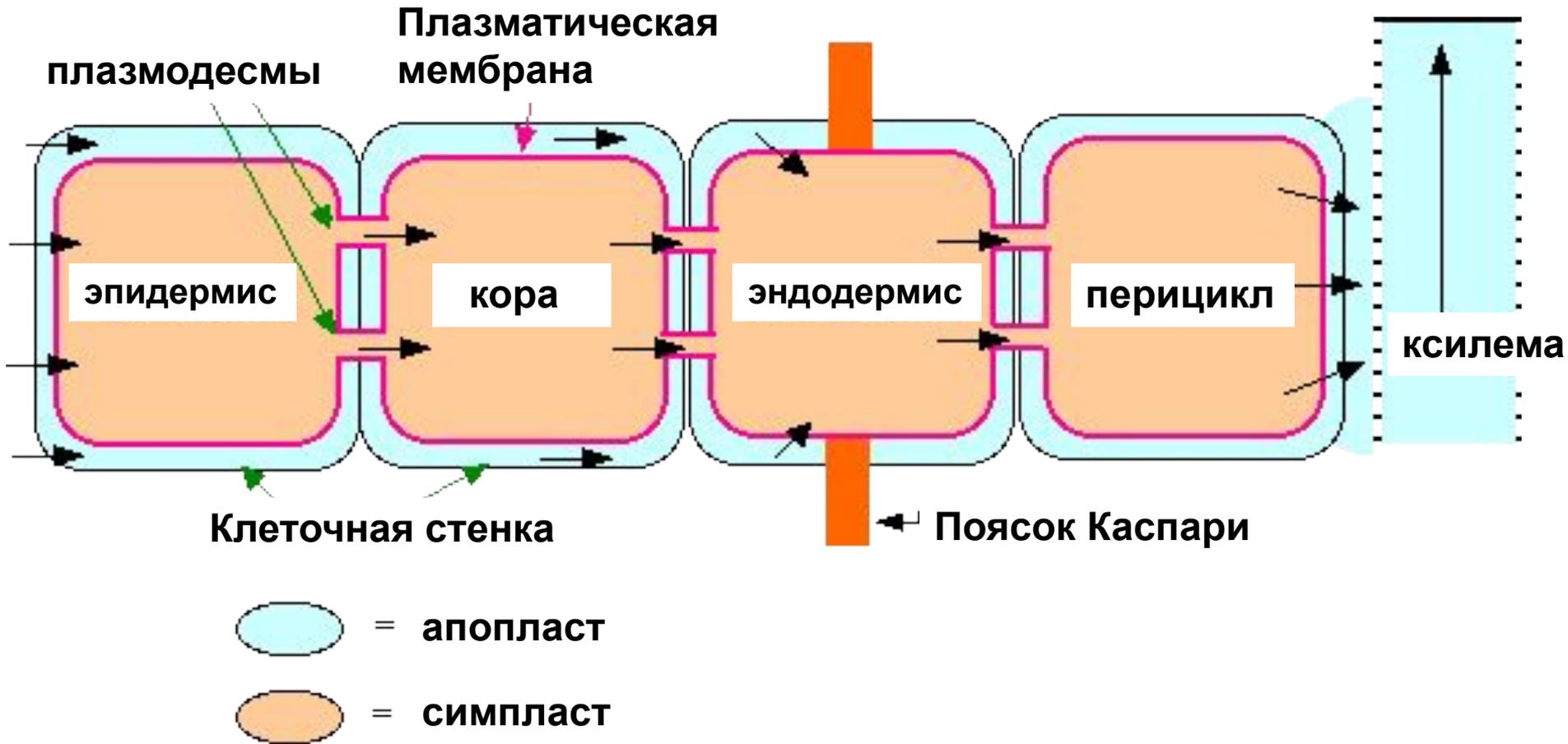


**Листья**  
**(верхний концевой  
«двигатель»)**

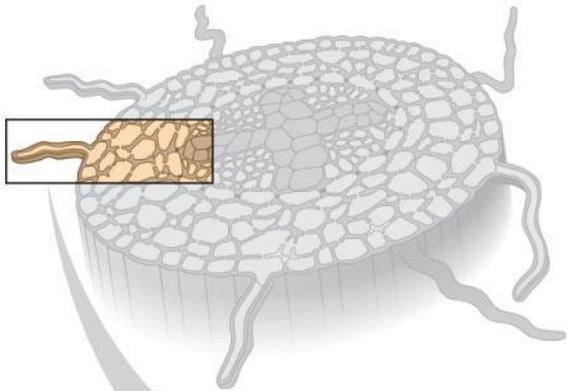
**Градиент  
ВОДЫ**  
*(направление  
осмоса и  
корневого  
давления)*

**Корни**  
**(нижний концевой  
«двигатель»)**

**Радиальный** транспорт между почвенным раствором и ксилемой происходит в корне двумя путями. Какова их доля?



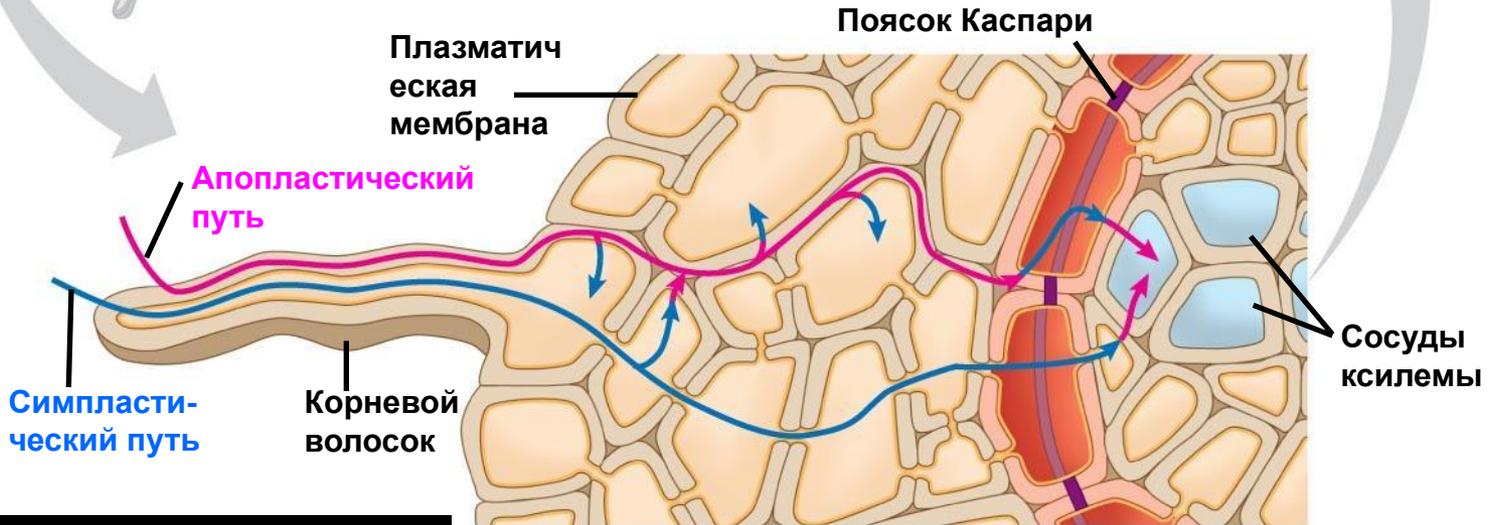
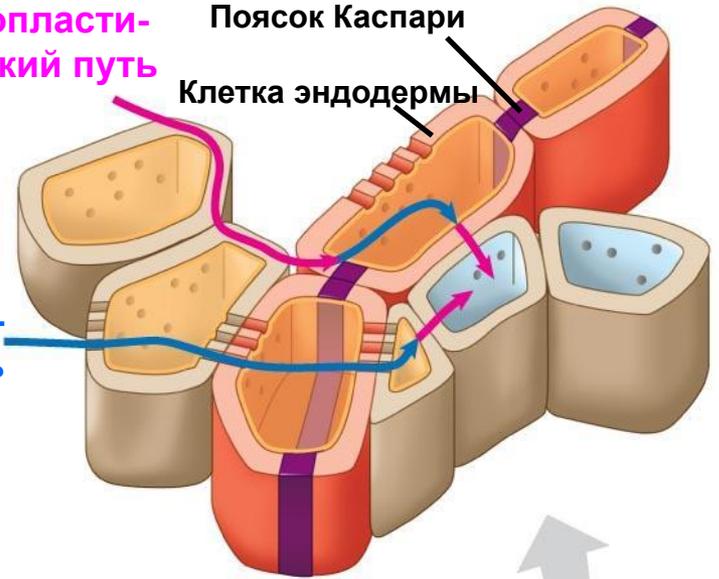
**Вода и растворенные вещества движутся по симпластическому и апопластическому путям**



Симпластический путь

Апопластический путь

Поясок Каспари  
Клетка эндодермы



**симпласт** – система соединенных живых клеток  
**апопласт** – система соединенных клеточных стенок



Системы, которые создают корневое давление и ответственны за поднятие корневого водного раствора (пасоки) вверх по сосудам ксилемы, часто называют ***НИЖНИМ КОНЦЕВЫМ ДВИГАТЕЛЕМ.***

Корневое давление можно измерить, если надетую на перерезанный стебель трубку соединить с манометром. В оптимальных условиях оно около 2–3 бар.

Количество выделенной пасоки, может отражать поглотительную способность корней.

*Начальный восходящий водный ток (корневое давление) обеспечивается живыми клетками, прилегающими к нижнему концу проводящей системы растений – это клетки паренхимы корней – часто именно эти клетки считают «нижним конечным двигателем».*

## Верхний концевой двигатель –

системы, обеспечивающие присасывающую силу листьев вследствие испарения воды через устьица и снижения водного потенциала листа.

Атмосфера обычно *недонасыщена* водяными парами, поэтому имеет *отрицательный водный потенциал*.

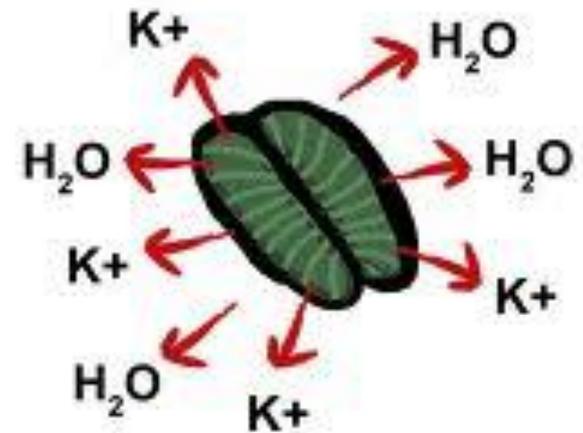
При относительной влажности воздуха 90 % он составляет 140 бар.

У большинства растений водный потенциал листьев колеблется от 1 до 30 бар.

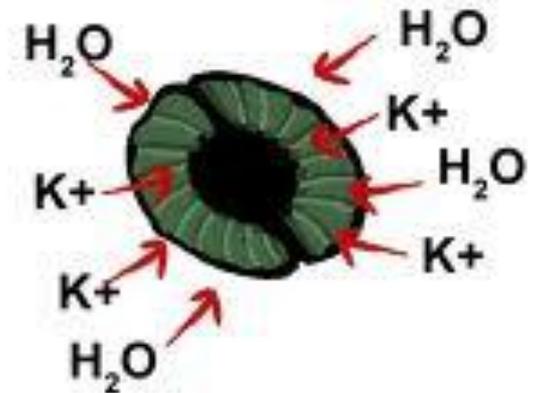
По причине большой разности водных потенциалов происходит транспирация.

Уменьшение количества воды в паренхимной клетке листа вызывает снижение активности воды в ней и уменьшение водного потенциала.

## Закрытые устьица

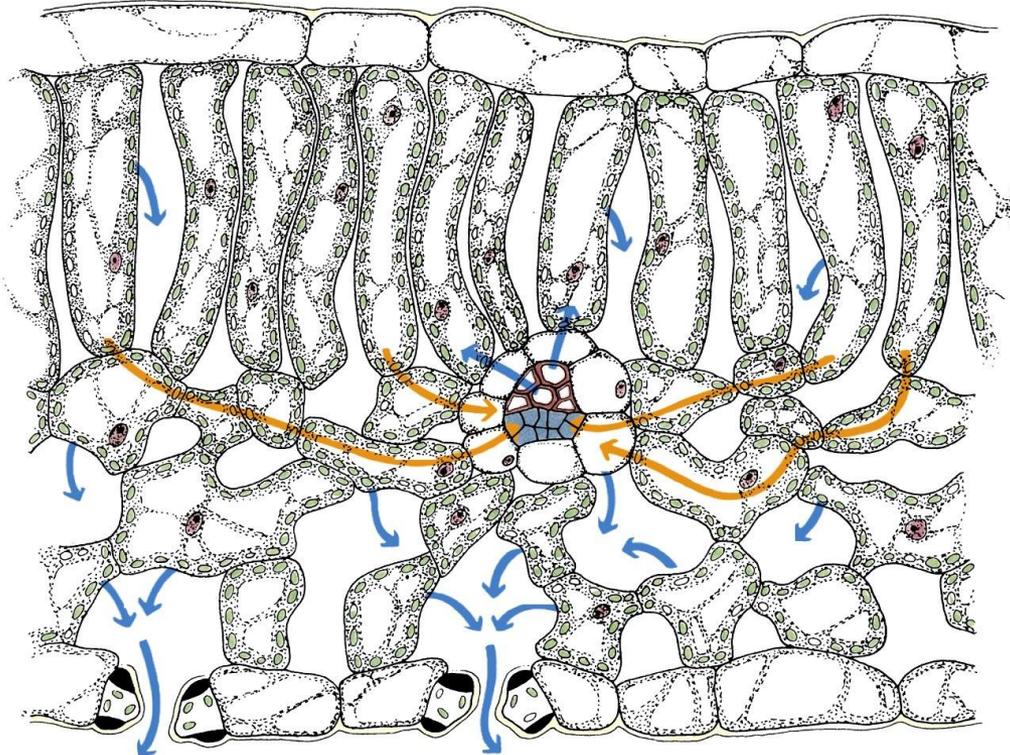


## Открытые устьица



# Транспирация - физиологический процесс испарения воды наземными органами растений

*Основным органом транспирации является лист. Сверху и снизу лист покрыт эпидермой, состоящей из одного слоя тесно прилегающих одна к другой клеток. Наружные оболочки этих клеток покрыты кутикулой, которая препятствует испарению воды из внутренних тканей листа. В эпидерме расположены устьица. У деревьев устьица находятся только на нижней стороне листовой поверхности, у травянистых – на обеих.*



Между нижней и верхней эпидермой находится мезофилл с системой межклетников и проводящими пучками. Межклетники увеличивают внутреннюю испаряющую поверхность листа в 7–10 раз и связываются с окружающей средой через устьица.

# Транспирация.

У большинства растений верхняя эпидерма имеет меньшее количество устьиц (20–100 шт. на 1 мм<sup>2</sup> поверхности), чем нижняя (40–400 шт. на 1 мм<sup>2</sup> поверхности).

Это связано с меньшей тратой воды. Длина устьичной щели – 20–30, а ширина – 4–6 мкм.

Обычно устьица занимают 1–2 % площади листа. Однако скорость диффузии водяного пара через устьица довольно велика, поэтому величина испарения с поверхности листа высокая (50–70 % по сравнению с открытым водоемом).

**TABLE 30–1** Water Loss by Transpiration in One Plant in a Single Growing Season

Plant	Water Loss (liters)
Cowpea ( <i>Vigna sinensis</i> )	49
Potato ( <i>Solanum tuberosum</i> )	95
Wheat ( <i>Triticum aestivum</i> )	95
Tomato ( <i>Solanum lycopersicum</i> )	125
Maize ( <i>Zea mays</i> )	206

After J. F. Ferry, *Fundamentals of Plant Physiology* (New York: Macmillan Publishing Company, 1959).

# В испарении принимают участие три структуры:

***Устьица*** – поры, через которые диффундирует вода, испаряющаяся с поверхности клеток (около 90 % от всей потерянной воды при открытых устьицах).

***Кутикула*** – восковой слой, покрывающий эпидермис листьев и стеблей; через нее проходит вода, испаряющаяся с наружных оболочек клеток эпидермиса (около 10 %).

***Чечевички***, почки – обычно их роль в испарении воды очень мала, но у листопадных деревьев после сбрасывания листьев через них теряется основная масса воды.

## **Интенсивность (скорость) транспирации**

определяется количеством граммов воды, испаренной с 1 м<sup>2</sup> листовой поверхности за 1 час (г Н<sub>2</sub>О/м<sup>2</sup>·ч).

Обычно скорость транспирации колеблется в интервале от 15 до 250 г/м<sup>2</sup>·ч, а ночью снижается до 7–20 г/м<sup>2</sup>·ч. Если провести приблизительные расчеты, то можно показать, что 1 га пашни за счет только транспирации теряет 100 т воды за день.

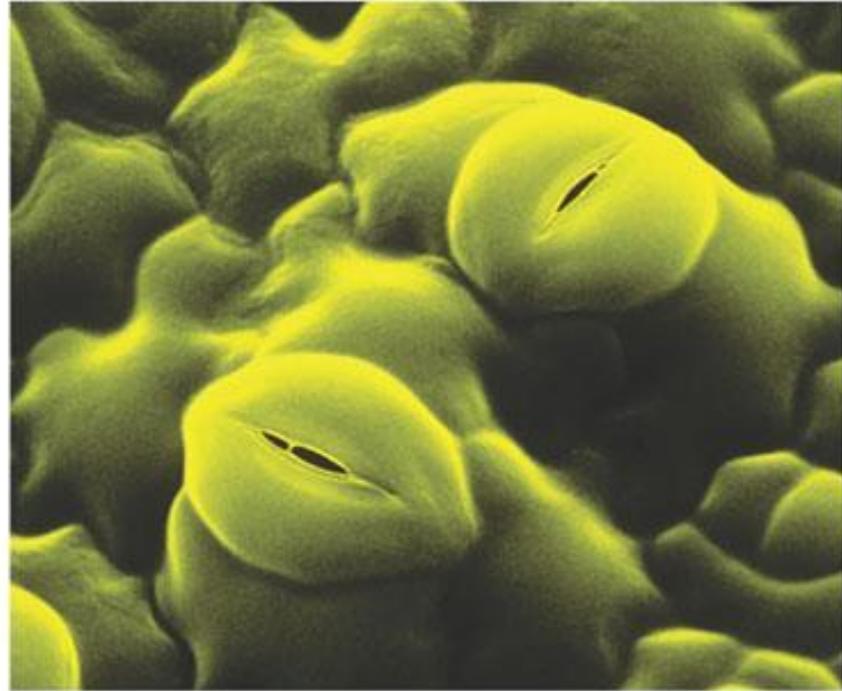
**Продуктивность транспирации показывает число граммов сухого вещества, запасенного в растении при потере 1000 г воды.**

**Величина продуктивности транспирации варьирует от 1 до 8 г сухого вещества на 1000 г воды.**



Figure 30-2b  
*Biology of Plants, Seventh Edition*  
© 2005 W.H. Freeman and Company

# Замыкающие клетки устьиц – главные регуляторы транспирации (присасывающего верхнего концевое двигателя)



20  $\mu\text{m}$

Около 95% воды выносятся из растения посредством устьиц. Они создают верхний концевой двигатель.

Воздух

$\Psi = -100.0 \text{ Мра}$

Лист (межклетник)

$\Psi = -7.0 \text{ Мра}$

Лист (кл. стенка)

$\Psi = -1.0 \text{ Мра}$

Ксилема ствола

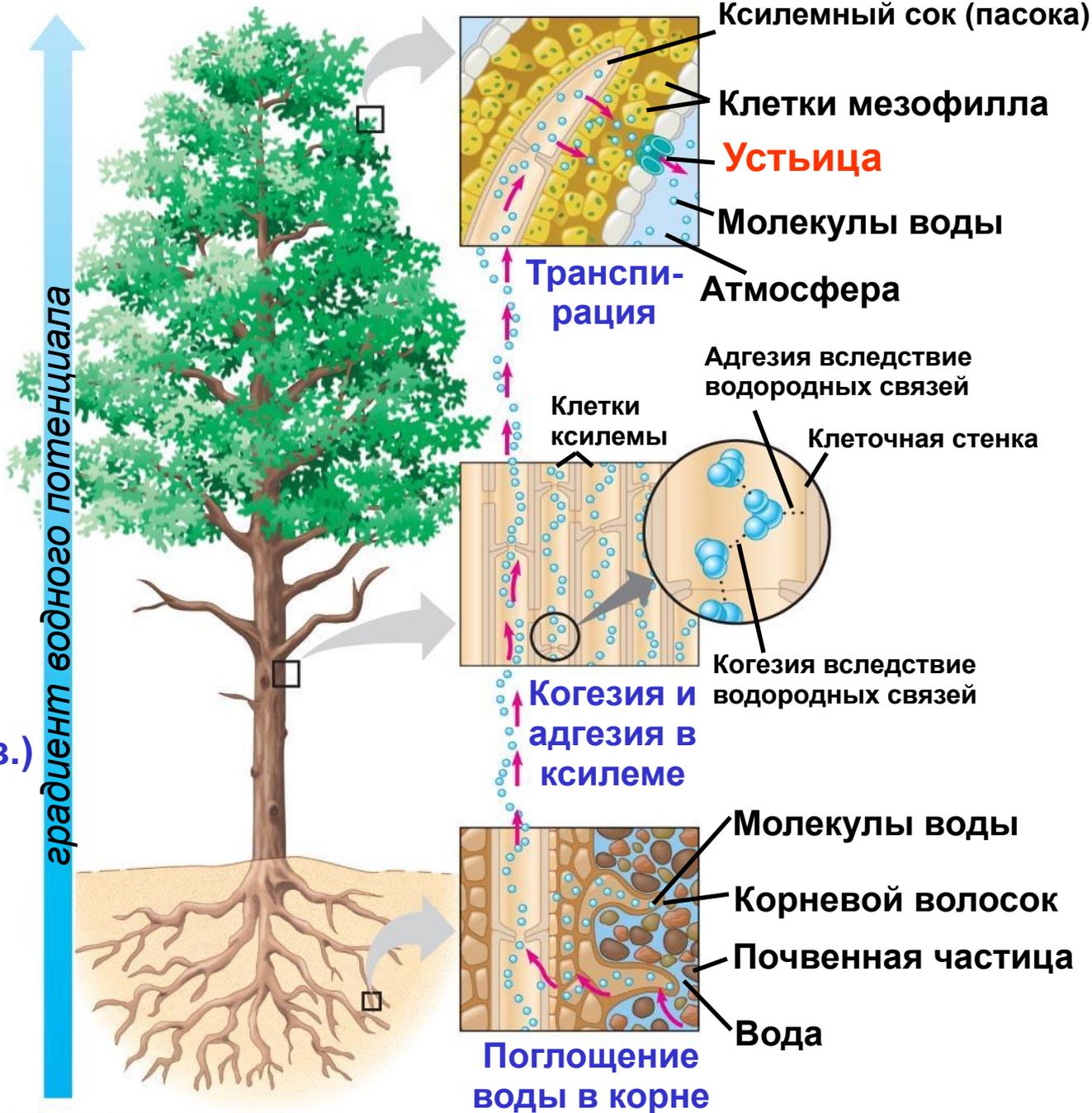
$\Psi = -0.8 \text{ Мра}$

Ксилема ствола (подз.)

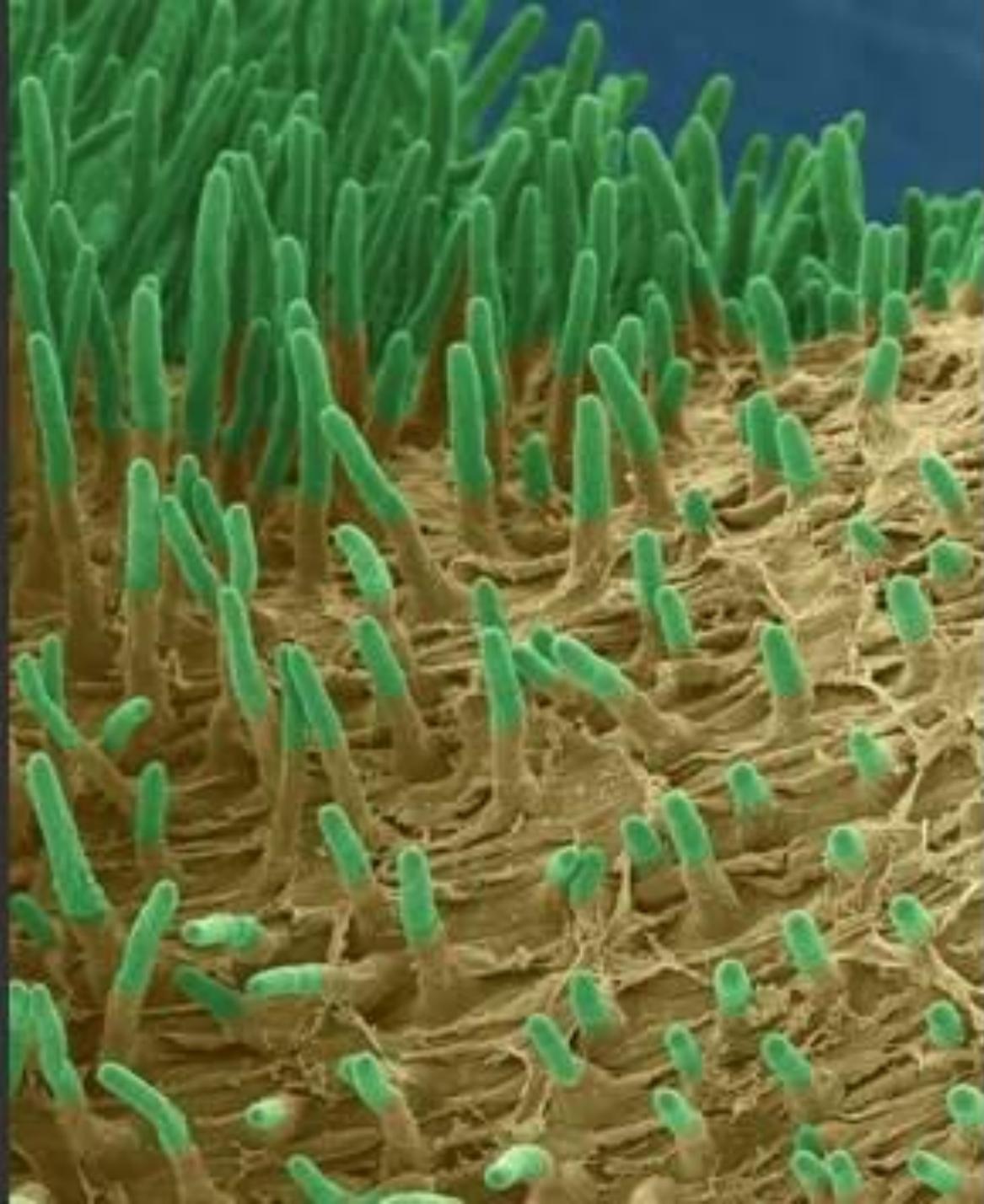
$\Psi = -0.6 \text{ Мра}$

Почва

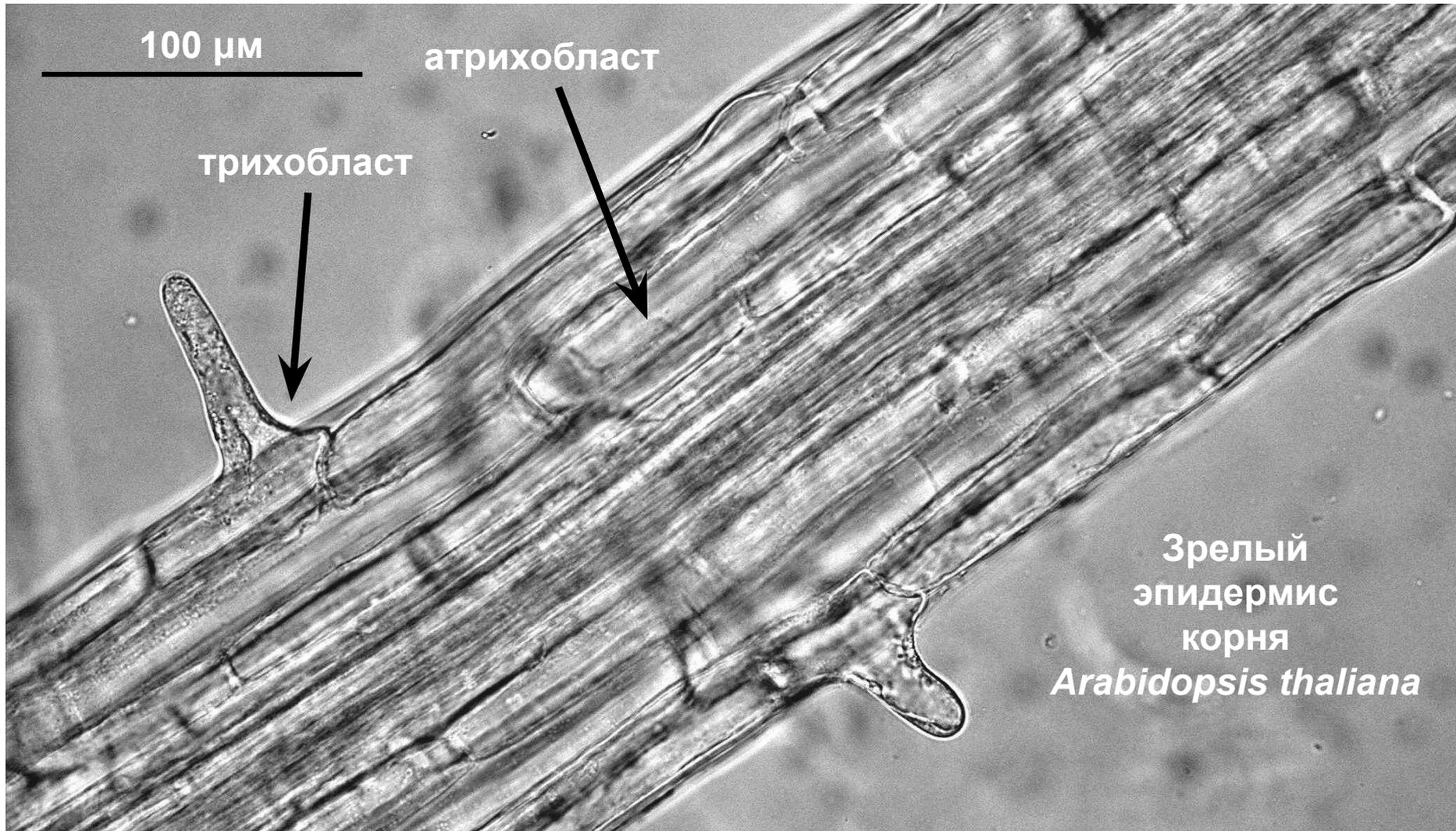
$\Psi = -0.3 \text{ Мра}$



**Корневые  
волоски -  
клеточные  
выросты,  
ответственные  
за всасывание  
воды**



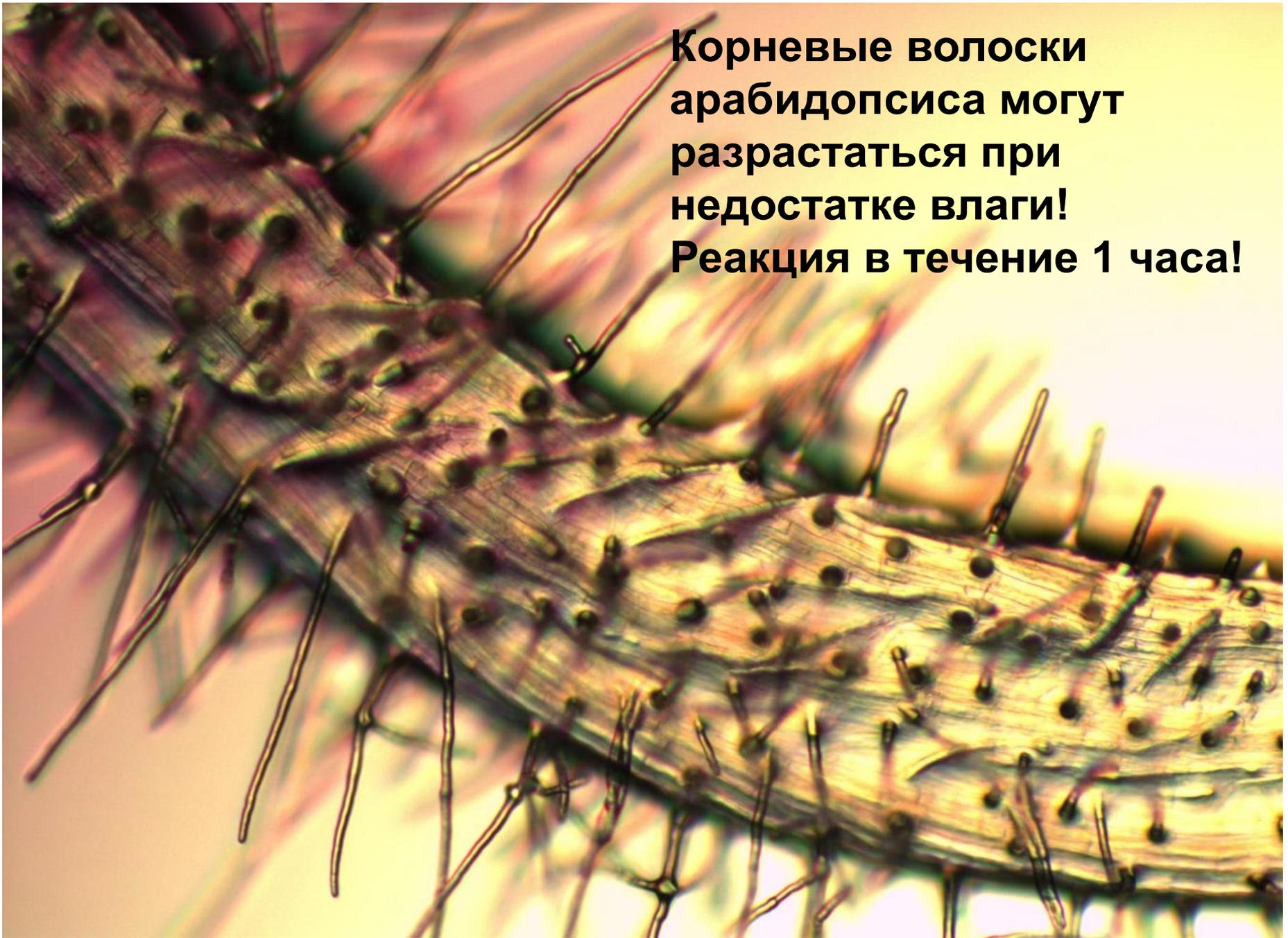
Эпидермальные клетки корня представлены (примерно 1:1) трихобластами (образующими корневые волоски) и атрихобластами (необразующими корневые волоски)



**Корневые  
волоски - окраска  
клеточной стенки  
(Tinopal Blue)**



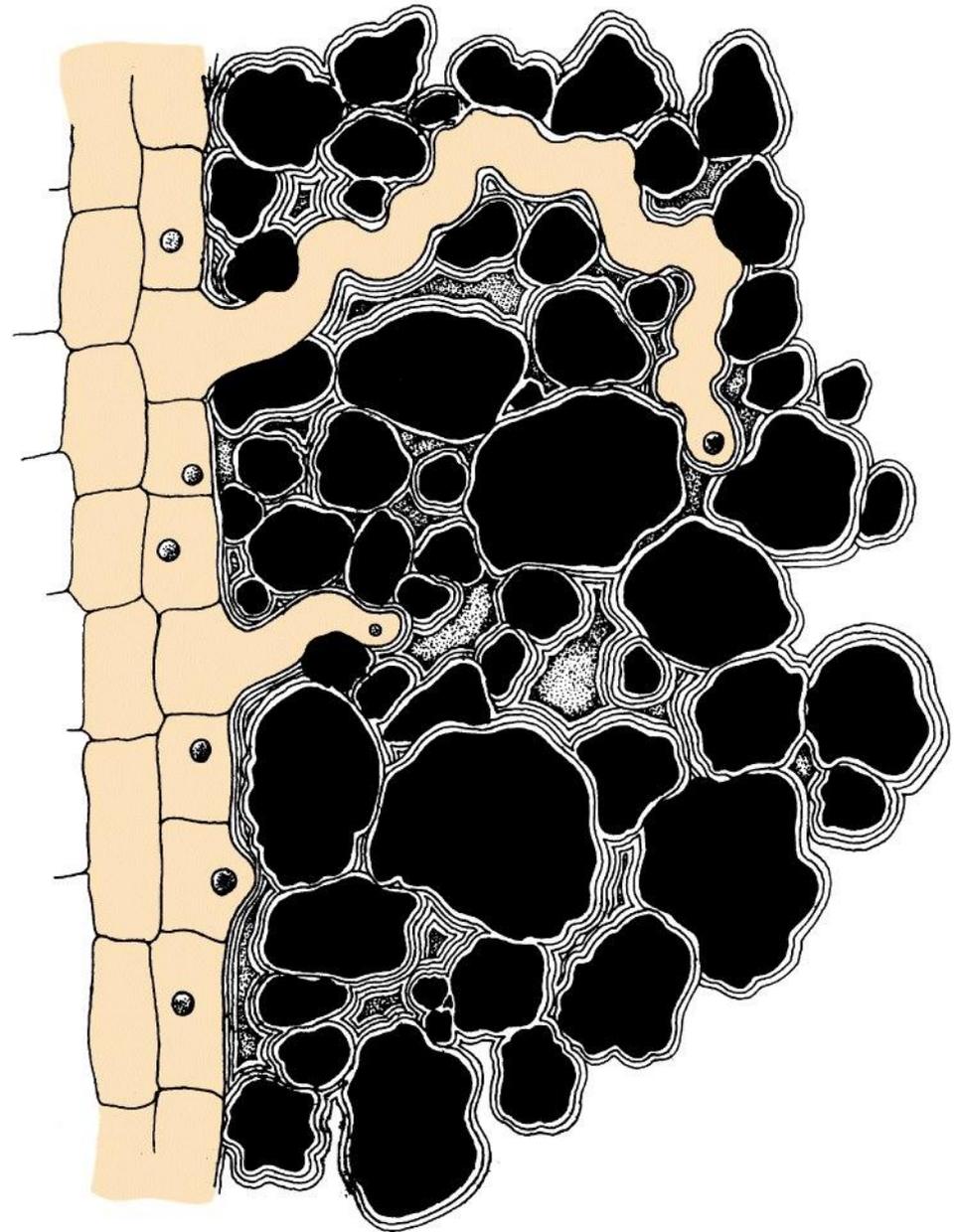
**Корневые волоски  
арабидопсиса могут  
разрастаться при  
недостатке влаги!  
Реакция в течение 1 часа!**





**Figure 30-13a**  
*Biology of Plants, Seventh Edition*  
© 2005 W. H. Freeman and Company

**Корневые волоски  
способны к поиску  
воды в почве!**



**Figure 30-13b**  
*Biology of Plants, Seventh Edition*  
© 2005 W. H. Freeman and Company

# Гуттация.



**Физиологический процесс испарения воды наземными органами растений - транспирация, в то же время, иногда возможно выделение воды в капельножидком состоянии – гуттации.**

**Гуттация**, “слёзы растений”, это выделение воды из листьев при избыточном корневом давлении и низком уровне транспирации



# **Выводы:**

*У растений существует развитая система транспорта воды в клетку, в которой принимают участие специализированные белки (аквапорины).*

*Транспорт воды по растению осуществляется по градиенту водного потенциала с участием сосудов ксилемы и флоэмы.*

*Можно выделить системы верхнего и нижнего концевых двигателей, "закачивающих воду" в корне и обеспечивающих "присысывание" в надземных органах.*

*Растения активно транспирируют, используя для этого устьица. Корневой волосок - особое эффективное одноклеточное образование для поглощения воды из почвы.*