Wstęp do działu **„Gospodarka wodna roślin”**
Autor - dr Anna Dzierżyńska

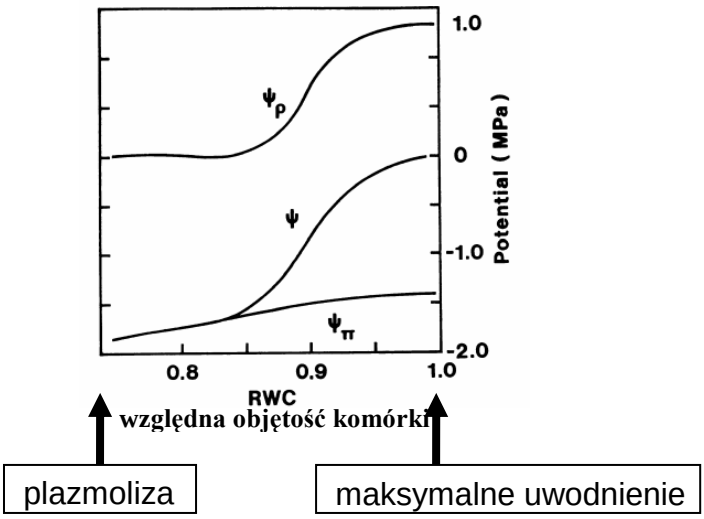
Odpowiednia **zawartość wody w tkankach** decyduje o normalnym przebiegu procesów życiowych i o przebiegu wzrostu i rozwoju rośliny. Gospodarka wodna roślin wyższych obejmuje zjawiska związane z **osmotycznym pobieraniem wody** przez korzenie, **jej transportem** w roślinie i utratą wody z liści w postaci pary wodnej do atmosfery, w procesie **transpiracji**. W warunkach uniemożliwiających transpirację obserwuje się wykraplanie wody z liści w procesie **gutacji** lub wypływ wody z uszkodzonych mechanicznie naczyń przewodzących łodygi, nazywany „płaczem” roślin. Ilość wody pobranej przez korzenie, zatrzymanej w tkankach i utraconej przez pęd decyduje o bilansie wodnym roślin. Wszystkie etapy przepływu wody z gleby przez roślinę do atmosfery zachodzą zgodnie z prawami **termodymamiki**. Wielkością fizyczną, która wyznacza kierunek przepływu wody jest **potencjał wody,** oznaczany symbolem **Ψ (gr psi)** i zdefiniowany następująco:

$$\Psi = \frac{\mu_w - \mu^o}{V}$$

gdzie
μ_w – potencjał chemiczny wody w danym miejscu układu w stałych warunkach ciśnienia i temperatury (energia swobodna /mol)
μ^o - potencjał chemiczny wody czystej w tych samych warunkach ciśnienia i temperatury
V – cząstkowa molowa objętość wody
Ψ opisuje status energetyczny wody i jest miarą zdolności wody do wykonania pracy przepływu w układzie gleba- roślina – atmosfera w porównaniu do wody czystej tych samych warunkach ciśnienia i temperatury. Jest wyrażany w jednostkach ciśnienia, zwykle w MPa, czasem w barach (1 MPa = 10 barów). Samorzutny przepływ wody zachodzi zawsze w kierunku mniejszego potencjału wody w układzie. **Zasada zgodnego z malejącym Ψ przepływu wody** obowiązuje na każdym odcinku układu gleba – roślina- atmosfera. Dyfuzyjny przepływ wody w glebie w kierunku korzenia, osmotyczne pobieranie wody przez korzeń, dyfuzyjny i osmotyczny międzykomórkowy przepływ wody w poprzek korzenia od komórek skórki korzenia do naczyń walca osiowego (transport bliski), objętościowy przepływ masowy wody elementami drewna z korzeni do liści (transport daleki) a także transport bliski w miękiszu liścia, parowanie wody wewnątrz liścia oraz transpiracja do atmosfery przebiega od większego do mniejszego Ψ. Transport daleki wody w ksylemie, wbrew ciążeniu ziemskiemu, może wynikać z podciśnienia powstającego w wyniku zjawiska transpiracji (transport bierny, bez udziału ATP) lub nadciśnienia generowanego przez mechanizm parcia korzeniowego (transport aktywny z nakładem energii metabolicznej) wspomaganych siłami spójności wody- kohezji, siłami przylegania wody do różnych powierzchni- adhezji i efektem kapilarnym.
Potencjał wody czystej w warunkach normalnych temperatury i ciśnienia z definicji wynosi zero. Ulega on zmianie w wyniku oddziaływania wody z substancjami rozpuszczonymi w wodzie i zmian ciśnienia, przy założeniu warunków izotermicznych oraz pod wpływem sił pęcznienia w roztworach koloidalnych, sił kapilarnych i siły grawitacji.
Zwiększanie stężenia jonów lub cząsteczek związków rozpuszczonych w wodzie powoduje zmniejszenie potencjału wody w stosunku do wody czystej. Potencjał wody w roztworze nazywamy **potencjałem osmotycznym** i oznaczamy symbolem **Ψo** (Ψo od osmotic lub Ψs od solution a dawniej Ψπ). Potencjał wody w roztworze jest zawsze ujemny. Jego wartość może być obliczona w oparciu o stężenie roztworu za pomocą odpowiednich wzorów np. wzoru van`t Hoffa.

Potencjał ciśnieniowy oznaczamy symbolem **Ψp** (Ψp od pressure lub w komórce Ψt od turgor). Dodatkowe ciśnienie zwiększa potencjał wody a podciśnienie go zmniejsza, dlatego **Ψp** przyjmuje wartości dodatnie (w komórkach nasyconych wodą i w ksylemie przy parciu korzeniowym), zerowe (w komórkach splazmolizowanych) i ujemne (w ksylemie rośliny transpirującej).
Siły wiążące wodę w procesie pęcznienia koloidów hydrofilnych powodują zmniejszenie potencjału wody a przedstawia je łącznie **potencjał macierzy Ψm** (matrycowy, substancji podstawowej, imbibicyjno-kapilarny), istotny w komórkach z dużą zawartością substancji śluzowych. Ψm charakteryzuje energię swobodną wody w koloidach ściany komórkowej i cytoplazmy podstawowej, ale w komórce normalnie uwodnionej jego wartość jest bliska zera i pomijana. Istotne znaczenie może mieć w koloidach mineralnych, organicznych i w mikrokapilarach glebowych. Bardzo niskie wartości przyjmuje w suchych nasionach i suchej glebie.
Potencjał grawitacyjny Ψg przedstawia wpływ ciążenia ziemskiego na zdolność wody do przepływu. Potencjał wody zwiększa się i przyjmuje wartości dodatnie w ksylemie łodygi (o około 0,1 bara na metr wysokości pnia drzew). Powoduje też zmianę potencjału wody opadowej i podsiąkowej dostępnej dla korzeni, na różnej głębokości w glebie.
O kierunku przepływu wody decyduje **zawsze sumaryczny,** wypadkowy potencjał wody w danym miejscu układu, zależny od jednoczesnego wpływu odpowiednich czynników.
Na średnią wielkość potencjału wody w uwodnionej komórce roślinnej, przy uwzględnieniu uwodnienia apoplastu i symplastu, wpływa stężenie roztworu komórkowego (składowa **Ψo**) oraz ciśnienie hydrostatyczne w komórce, zwane turgorem (składowa **Ψt**)
Ψ komórki = **Ψo + Ψt**

Wielkość potencjału wody w tkance zależy od stopnia uwodnienia komórek. W komórce maksymalnie uwodnionej, ujemny Ψs jest równoważony przez największy dodatni Ψt i Ψ komórki jest bliski zeru. W stanie **plazmolizy granicznej** (50 % komórek badanej tkanki wykazuje plazmolizę początkową) Ψt jest równy zero a wtedy Ψ komórki jest równy Ψo. Zależności prześledzić można na diagramie Höflera, przedstawiającym zależność Ψ komórki i jego składowych Ψo i Ψt od względnej zawartości wody w komórce RWC lub względnej objętości komórki. Kształt krzywej zależy od elastyczności ściany komórkowej.



(zobacz też Salisbury & Ross, Plant Physiology, 4ded, Fig. 3-3, p. 51).
Komórki wymieniają wodę z otoczeniem na zasadzie osmozy**.**

Osmoza jest zjawiskiem dyfuzyjnego przepływu wody przez błonę półprzepuszczalną to znaczy całkowicie przepuszczalną dla wody a nie przepuszczalną dla związków rozpuszczonych w wodzie, tworzących roztwory rzeczywiste.
Osmotyczny przepływ wody przez błony półprzepuszczalne pomiędzy roztworami zachodzi w kierunku zgodnym z różnicą ich potencjału osmotycznego. Pomiędzy **roztworami izotonicznymi**, o takim samym stężeniu i potencjale osmotycznym woda przepływa w jednakowym stopniu przez błonę półprzepuszczalną w obie strony tzn. występuje **stan równowagi wodnej** czyli netto nie stwierdza się przepływu. Jeśli roztwory różnią się stężeniami to roztwór o wyższym stężeniu nazywa się **hypertonicznym** a o niższym **hypotonicznym**. Woda przepływa osmotycznie przez błonę półprzepuszczalną z roztworu hypotonicznego (mniej substancji rozpuszczonej, więcej wody w jednostce objętości i wyższy, mniej ujemny Ψo tego roztworu) do roztworu hypertonicznego (więcej substancji rozpuszczonej, mniej wody i niższy, bardziej ujemny Ψo tego roztworu).
Błony komórkowe roślin są uznawane za błony półprzepuszczalne w tym sensie, że bardzo dobrze przepuszczają wodę przez białka tunelowe zwane akwaporynami a ich przepuszczalność w stosunku do jonów i cząsteczek jest selektywna i wielokrotnie mniejsza niż przepuszczalność dla wody. Ściany komórkowe umożliwiają zaś istnienie turgoru w komórkach roślinnych. Roztwory osmotycznie czynne w komórce roślinnej tworzą aminokwasy niebiałkowe i węglowodany małocząsteczkowe, zawarte głównie w protoplazmie oraz jony nieorganiczne i organiczne zgromadzone głównie w wakuoli. **O przepływie osmotycznym wody pomiędzy komórką i roztworem** decyduje różnica potencjału osmotycznego tego roztworu i potencjału wody w komórce.
Tkanka roślinna umieszczona w roztworze o mniejszym Ψo (roztwór hypertoniczny czyli o wyższym stężeniu substancji rozpuszczonej) oddaje osmotycznie wodę, zmniejszając swoją objętość i masę do czasu osiągnięcia równowagi wodnej z tym roztworem. Stan równowagi wodnej następuje wtedy gdy potencjały wodne po obu stronach półprzepuszczalnej błony komórkowej są równe. Oznacza to w tym przypadku, że woda przepływa w takim samym stopniu do komórki i z komórki a Ψ komórki jest taki sam jak Ψo roztworu zewnętrznego. Ψo roztworu może być obliczony na podstawie stężenia.
Tkanka roślinna umieszczona w **roztworze izotonicznym**, o takim samym stężeniu i Ψo jak w komórce, w zależności od wyjściowego turgoru, oddaje wodę lub jest w stanie równowagi z tym roztworem i wtedy **nie zmienia swojej objętości i masy**.
Tkanka roślinna umieszczona w roztworze o większym Ψo (roztwór hypotoniczny czyli o niższym stężeniu substancji rozpuszczonej), w zależności od wyjściowego turgoru, osmotycznie oddaje wodę, jest w stanie równowagi wodnej lub pobiera wodę zwiększając swoją objętość i masę do czasu osiągnięcia równowagi wodnej z tym roztworem. **Pobieranie wody jest więc możliwe tylko z roztworu hypotonicznego.**
Przepływ osmotyczny wody pomiędzy komórkami w tkankach roślinnych przebiega zgodnie z malejącym gradientem Ψ komórek Osmotyczny przepływ wody w roślinie, pomiędzy komórkami miękiszu korzenia lub liści czyli transport bliski drogą dyfuzji wody przez błony komórkowe, zależy zatem od różnicy potencjału wody w tych komórkach.
Osmotyczne pobieranie wody z gleby przez włośniki korzeni zależy od różnicy potencjału wody w glebie i potencjału wody w komórkach skórki korzenia. Składowymi potencjału wody w glebie są:
Ψ gleby = **Ψm + Ψo + Ψg**

Pobieranie wody z gleby wynika z obecności wody dostępnej w glebie (woda grawitacyjna i częściowo kapilarna), z temperatury gleby, z dostępności tlenu do oddychania korzeni i ze stężenia substancji rozpuszczonych w roztworze glebowym, które obniżają Ψo gleby. Susza glebowa, chłód (temperatura poniżej 10˚C), zasolenie gleby i zalanie gleby wodą ogranicza lub uniemożliwia pobranie wody przez korzenie lub kiełkujące nasiona.

Intensywność transpiracji jest regulowana przez czynniki związane z budową liści, a w szczególny sposób ze stanem otwarcia aparatów szparkowych. Ruchy aparatów szparkowych oraz proces parowania wody, czyli zmiana fazy ciekłej w gazową zachodząca na ścianach komórkowych miękiszu liścia, podlegają regulacyjnemu działaniu warunków atmosferycznych. Dyfuzja pary wodnej przez szparki z liścia do atmosfery zachodzi zgodnie z różnicą potencjału wody w powietrzu komory pod szparką wewnątrz liścia i potencjału wody w atmosferze zewnętrznej. Potencjał wody w powietrzu wysycanym parą wodną (RH 100%) wynosi zero a w powietrzu suchym jest ujemny i tym mniejszy, im jego wilgotność względna jest mniejsza

Uwodnienie tkanki roślinnej tzn. aktualna zawartość wody zależy od bilansu wodnego rośliny. Przy ujemnym bilansie wodnym rośliny, gdy ilość wody wytranspirowanej przeważa nad ilością wody pobieranej, zawartość wody w tkankach zmniejsza się i może wystąpić zjawisko **więdnięcia** czyli utraty sztywności tkanek na skutek zmniejszenia turgoru komórek.

Stopień uwodnienia tkanki może być oceniany na podstawie: wielkości Ψ, procentowej zawartości wody w świeżej masie oraz wskaźników względnej zawartości wody RWC i deficytu wysycenia wodą WSD. Potencjał wody w tkankach rośliny jest zwykle ujemny i tym niższy im mniejsze jest uwodnienie tkanki, zależy jednak w znacznym stopniu od cech gatunkowych, związanych z warunkami wodnymi w miejscu występowania, na przykład z przystosowaniami kserofitów do warunków niedoboru wody. RWC i WSD odnosząc aktualną zawartość wody w roślinie do zawartości maksymalnej w pełnym turgorze, stanowią dobry fizjologiczny wskaźnik stanu uwodnienia roślin.