

## 3/ Rostlina a voda

Všechny organismy, tedy i rostliny, jsou zcela závislé na vodě. Vyšší rostliny, zvláště suchozemské, se ale svým vztahem k vodě od jiných, např. živočišných, organismů podstatně liší. Svědčí o tom tyto jejich znaky: **1)** Fotoautotrofie, neboť voda spolu se zářivou energií a oxidem uhličitým tvoří její surovinový základ; **2)** Schopnost získávat vodu a v ní rozpuštěné minerální živiny z půdy; **3)** Vnitrobuněčný hydrostatický tlak (turgor).

**Téměř všechny vyšší rostliny** udržují ve svých orgánech určitý, většinou poměrně vysoký obsah vody, patří mezi organismy **homoiohydrické**. Jen pylová zrna, semena a některé suchovzdorné rostliny jako je vápnomilná kapradina sleziník routička (*Asplenium ruta-muraria*) jsou **poikilohydrické** což znamená, že mohou vyschnout, aniž by ztratily schopnost dále žít. Je pro ně typické, že v buňkách nemají vakuolu.

**Průměrný obsah vody** v živých rostlinných orgánech je 60–90 %. V měkkých pletivech a orgánech (např. v listech a kořenech) je to obvykle 80–90 %, a ve dřevu čerstvě poražených stromů asi 50 %. Nízký obsah vody (obvykle 5–15 %) mají suchá semena.

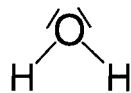
**Změny obsahu vody v pletivech** v důsledku nerovnováhy mezi jejím příjmem a výdejem vnímají rostliny citlivě a snaží se je vyrovnávat. Pro suchozemské rostliny to je životně důležité, neboť potřeba přijímat z atmosféry oxid uhličitý je vystavuje nebezpečí dehydratace.

### Voda v rostlinách slouží jako:

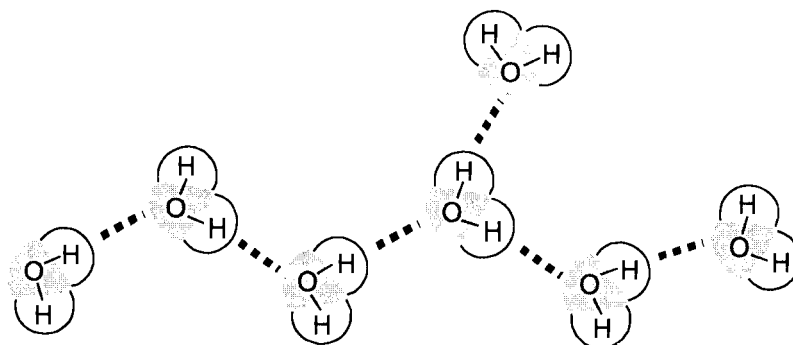
- rozpouštědlo anorganických a organických látek a prostředí pro pohyb molekul a iontů,
- metabolická surovina fotosyntézy a dalších procesů, např. těch, které zahrnují hydrolýzu a hydrataci,
- stavební materiál buňky, zvláště ve vakuolách,
- transportní prostředek, který svým prouděním (hromadným tokem) unáší rozpuštěné látky,
- prostředek snižování teploty transpirujících orgánů.

### Vlastnosti vody podmiňující její biologické funkce

Biologické funkce vody závisí na jejích fyzikálně-chemických vlastnostech, které jsou, ve srovnání s vlastnostmi jiných podobných sloučenin, pozoruhodné. Vyplývá to z její molekulární struktury, pro kterou je charakteristické to, že **1)** atomy nejsou uspořádány v přímce (H-O-H), nýbrž v úhlu asi 104 °, molekula je tedy lomená, **2)** vazebné elektrony jsou posunuty směrem k jádru kyslíku a že **3)** na kyslíku se navíc nacházejí dva páry ne vazebných elektronů:



Záporný náboj je proto soustředěn kolem jádra atomu kyslíku, zatímco jádra obou vodíků jsou částečně „odcloněná“. Molekuly vody jsou tedy polární a vodíkovými můstky vytvářejí trojrozměrnou asociaci (H<sub>2</sub>O)<sub>n</sub> (**obr. 20**). Vodíkový můstek představuje elektrostatickou interakci mezi „odcloněným“ jádrem vodíku a párem ne vazebných elektronů na kyslíku. Molekula vody se proto může podílet na tvorbě až čtyř vodíkových můstků, dvou vycházejících z odcloněných jader vodíku a dvou vycházejí-



**Obr. 20.** Vodíkové můstky (...) mezi slabě pozitivním vodíkem jedné molekuly a elektronegativním kyslíkem druhé molekuly.

cích z ne vazebných elektronových párů kyslíku. Vodíkové můstky jsou silnější než Van der Waalsovy síly, ale slabší než iontová nebo kovalentní chemická vazba. (Existují např. i v nukleových kyselinách.) V důsledku tepelného pohybu molekul neustále zanikají a zase vznikají.

Vodíkové můstky drží molekuly vody pohromadě **kohezní silou**, která se projevuje, když je kapalina roztahována. Odolnost vody proti roztahování, tensi, je velká. V rostlinách se uplatňuje zvláště při dálkovém transportu v xylemu, kde voda bývá vystavena podtlaku. Zvláštní polární charakter molekul vody je odpovědný také za jejich **adhezi**, tj. tendenci lnout k molekulám jiných látek, které mají elektrický náboj (např. k celulóze, bílkovinám, půdním částicím apod.). Je rovněž příčinou velké **rozpouštěcí schopnosti**, která spočívá v tvorbě vodíkových můstků (např. při rozpouštění cukru, nebo v disociaci a izolaci jednotlivých iontů (při rozpouštění soli). Koheze je příčinou vysokého povrchového napětí vody a spolu s adhezí i příčinou její **vzlínivosti (kapilarity)**.

Voda má poměrně vysokou tepelnou kapacitu (vyjadřovanou počtem jouleů potřebných ke zvýšení teploty 1 kg vody o 1 °C). Zůstává kapalinou v širokém teplotním rozpětí. Vzdoruje mrznutí i zahřívání: Tepelná energie dodaná vodě musí nejprve rozpojit vodíkové vazby mezi molekulami a teprve pak může zrychlit jejich pohyb, tj. zvýšit teplotu. Když se voda vypařuje, absorbuje teplo ze svého okolí a tím je ochlazuje. Dobrá propustnost vody pro všechny druhy viditelného záření je důležitá pro fotosyntézu i další fotobiologické funkce (např. fotoperiodismus).

To, že led má menší hustotu než voda a tvoří se na hladině, umožňuje přežít vodním rostlinám i dalším organismům zimní období, aniž by zmrzly.

### 3.1 Základní způsoby pohybu vody v rostlině

Základní způsoby pohybu vody v rostlině jsou: **1)** difuze a na difuzi založená osmóza, **2)** hromadný tok (konvekce, mass flow).

#### 3.1.1 Difuze

Obecně je difuze spontánní pohyb částic (molekul, iontů, atomů) z oblasti vyšší koncentrace (**vyššího chemického potenciálu** – viz **Dodatek 1**) do oblasti nižší koncentrace (**nižšího chemického potenciálu**). Je projevem jejich **translační kinetické** energie. Při teplotách nad absolutní nulou (tj. nad  $-273\text{ °C}$ ) jsou všechny tyto částice v pohybu, to jest, mají určité množství translační kinetické energie. Jejich pohyb je přímočarý a zcela neuspořádaný – probíhá ve všech směrech se stejnou pravděpodobností. Částice do sebe často narážejí a vyměňují si svou kinetickou energii. Směr difuze je určen výhradně gradientem koncentrace (chemického potenciálu) látky a nezávisí na difuzi jiných látek.

Fick zjistil, že rychlost difuzního pohybu v homogenním prostředí je přímo úměrná koncentračnímu gradientu  $[dc/dx]$ . Tento vztah je vyjádřen v prvním Fickově zákonu:

$$J_s = - D_s \frac{dc_s}{dx} \quad (1)$$

Rychlost transportu (látky, substance  $s$ ) nebo hustota toku  $[J_s]$  je množství látky procházející jednotkou plochy za jednotku času ( $c$  = koncentrace,  $x$  = délka difuzní dráhy).  $J_s$  může být vyjádřeno jako počet molů na čtvereční metr za sekundu  $[\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}]$ . Difuzní koeficient  $D_s$   $[\text{m}^2 \text{s}^{-1}]$  je konstanta úměrnosti, která udává jak snadno se látka pohybuje určitým mediem. Je definována jako množství látky, které za standardních podmínek tlaku a teploty difunduje během jedné sekundy jednotkou plochy při koncentračním spádu  $1 \text{ mol m}^{-4}$ . Charakterizuje danou látku (větší molekuly mají menší difuzní koeficient) a závisí na mediu (např. difuze ve vzduchu je mnohem rychlejší než v kapalině). Koncentrační gradient  $[dc_s/dx]$  se přibližně vyjadřuje jako  $\Delta c_s/\Delta x$  – tj. jako koncentrační rozdíl mezi dvěma body vzdálenými  $\Delta x$ . Záporné znaménko v rovnici znamená, že tok směřuje po koncentračním gradientu dolů. První Fickův zákon říká, že látka se bude pohybovat tím rychleji čím bude koncentrační gradient strmější nebo když vzroste difuzní koeficient. Rovnice se týká jen pohybu v důsledku koncentračního gradientu a nikoliv pohybu vyvolaného jinými silami (např. tlakem, elektrickým polem apod.).

Z druhého Fickova difuzního zákona lze odvodit závislost doby difuze látky na vzdálenosti. Čas ( $t$ ) potřebný k tomu, aby difundující látka dosáhla v kterékoliv vzdálenosti ( $x$ ) od výchozího bodu poloviční koncentrace ( $t_{c=1/2}$ ,  $c$  = koncentrace) ve srovnání s koncentrací výchozí je dán následující rovnicí:

$$t_{c=1/2} = \frac{x^2}{D_s} K \quad (2)$$

$K$  je konstanta závislá na charakteru systému. Rovnice ukazuje, že čas potřebný pro difuzi látky na určité vzdálenosti vzrůstá se čtvercem vzdálenosti. Co z toho vyplývá si můžeme ukázat na následujících dvou příkladech: **1)** Uvažujme o difuzi malé molekuly z jednoho konce buňky na druhý. Difuzní koeficient pro malou molekulu jako je glukosa je asi  $10^{-9} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$  a velikost buňky může být asi  $50 \mu\text{m}$ . Hodnota  $K$  bude (pro zjednodušení) rovna jedné. Potom:

$$t_{c=1/2} = \frac{(50 \times 10^{-6} \text{ m})^2}{10^{-9} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}} = 2,5 \text{ s} \quad (3)$$

**2)** Uvažujme o difuzi na vzdálenost  $1 \text{ m}$  (např. v parenchymu primární kůry kmene stromu). Potom:

$$t_{c=1/2} = \frac{(1 \text{ m})^2}{10^{-9} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}} = 10^9 \text{ s} = 32 \text{ let} \quad (4)$$

Z druhého Fickova zákona vyplývá, že **difuze v roztoku je účinná (tj. dostatečně rychlá) na úrovni buňky, avšak příliš pomalá na dlouhé vzdálenosti.** (Jak bude uvedeno dále, velký fyziologický význam má difuze v plynné fázi – při transpiraci a při transportu oxidu uhličitého do listů).

Při difuzi v heterogenním prostředí můžeme difuzní tok formulovat analogicky jako Ohmův zákon ( $R$  je difuzní odpor difuzní bariéry):

$$J_s = - \frac{1}{R} \Delta c \quad (5)$$

### Difuze přes membránu

Při úvahách o difuzi můžeme membránu pokládat za speciální případ difuzní bariéry. Difuze přes membránu nazýváme **permeace** a propustnost membrány označujeme termínem **permeabilita**. Kvantitativní mírou permeability je **koeficient permeability** ( $P$ ), který závisí na difuzním koeficientu a na tzv. rozdělovacím koeficientu. (Rozdělovací koeficient je definován jako poměr koncentrace látky v membráně ku koncentraci ve vodném prostředí při dosažení rovnováhy.) Koeficient permeability má rozměr vodivosti [ $\text{m s}^{-1}$ ]. Pro tok částic membránou o zanedbatelné tloušťce, s neomezeným počtem prostupných, míst platí analogie 1. Fickova zákona:

$$J_s = -P (c_1 - c_2) \quad (6)$$

### Difuze přes membránu prostřednictvím akvaporinů

Akvaporiny jsou bílkovinné kanály prostupující membránu a sloužící k selektivní usnadněné difuzi vody membránou (viz Minerální výživa). Jsou přítomné téměř ve všech typech rostlinných buněk. Jejich funkce je regulována prostřednictvím enzymatické fosforylace a defosforylace. Fosforylace je katalyzována proteinkinasou závislou na vápenatých iontech (viz 11.2). Tento enzym je součástí signálně-regulačního mechanismu citlivě reagujícího na vodní stres. Difuze vody skrz akvaporiny může - zejména při silné transpiraci - usnadňovat pohyb vody symplastem (viz dále).

### 3.1.2 Osmóza

Osmóza je difuze rozpouštědla (vody) **přes semipermeabilní membránu** z oblasti nižší koncentrace rozpuštěné látky (solutu) do oblasti vyšší koncentrace. Semipermeabilní membrána je dobře propustná pro molekuly rozpouštědla, ale málo propustná nebo nepropustná pro molekuly (ionty) solutu. Voda je osmózou transportována téměř v každé rostlinné buňce, např. v buňce parenchymatické. Typická parenchymatická buňka má (1) pevnou, ale částečně elastickou buněčnou stěnu, která je zcela propustná pro vodu, ionty a menší molekuly solutu, (2) protoplast ohraničený semipermeabilní plasmalemou a (3) vakuolu ohraničenou semipermeabilním tonoplastem (**obr. 21**).

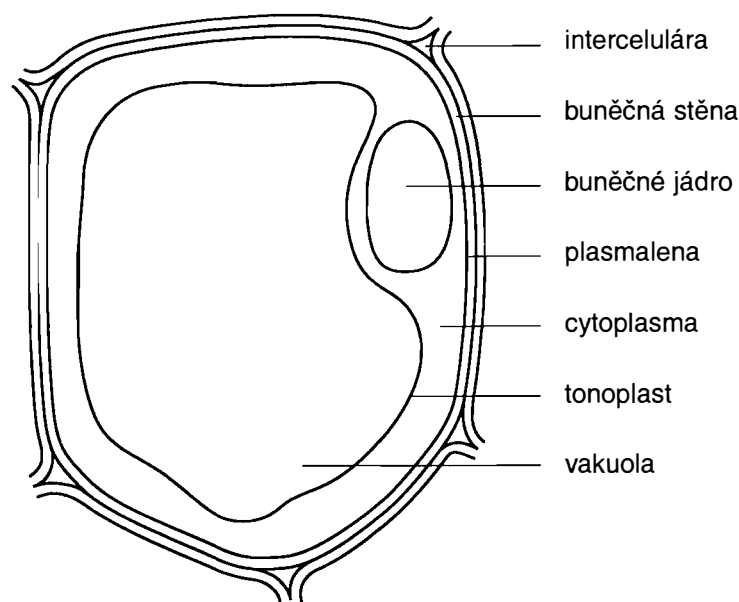
Osmózu probíhající v rostlinných buňkách si můžeme znázornit pomocí **osmometru**. To je v podstatě nádoba, jejíž vnitřní a vnější (okolní) prostor jsou odděleny pevnou semipermeabilní membránou, kterou může procházet jen voda, nikoliv solut (**obr. 22**).

Předpokládejme, že ve vnitřním prostoru je roztok sacharosy, ve vnějším čistá voda. Molekuly vody se pohybují difuzí z jednoho prostoru do druhého v obou směrech. Na začátku je rychlost pohybu vody z vnějšího do vnitřního prostoru vyšší než ve směru opačném, protože čistá voda má vyšší chemický potenciál, vyšší translační kinetickou energii, než voda v roztoku sacharosy. V čisté vodě se volně pohybuje víc molekul. V roztoku sacharosy je volný pohyb určité části molekul vody redukován jejich asociací s molekulami rozpuštěné látky. Za těchto podmínek přibývá vody ve vnitřním prostoru, roztok se zředuje. Zvětšuje se jeho objem a zvyšuje se jeho tlak na membránu (který je analogický tzv. turgoru, viz dále). Přibývání vody ve vnitřním prostoru se zpomaluje, až se při dosažení určitého hydrostatického (turgorového) tlaku zcela zastaví. Tento tlak, který můžeme nahradit tlakem pístu, bude roven osmotickému tlaku roztoku (viz dále).

### Osmotický tlak a osmotický potenciál

Z pokusu s modelovým osmometrem vyplývá, že **osmotický tlak roztoku ( $\pi$ ) je tlak nutný k zastavení difuze (osmózy) čisté vody do roztoku**. Je to tlak potenciální (nikoliv aktuální). Rostlinní fyziologové proto místo výrazu osmotický tlak používají výraz **osmotický potenciál** a označují jej symbolem  $\Psi_s$ . Osmotický tlak je tedy pozitivní hodnotou (negativního) osmotického potenciálu ( $\pi = -\Psi_s$ ).

**Poznámky:** a) **Osmotický tlak** je jednou z tzv. kolligativních vlastností roztoků, které závisí na počtu částic v roztoku (atomů, iontů, molekul) a nikoliv na jejich povaze. Další kolligativní vlastnosti jsou:



**Obr. 21.** Model parenchymatické buňky.

snížení tlaku páry, zvýšení bodu varu a snížení bodu mrazu. **b)** Tlak se udává v **paskalech** [Pa] a jejich násobcích [kPa, MPa]. Jeden paskal vyjadřuje tlak, který vyvolává síla 1 Newtonu působící na plochu  $1 \text{ m}^2$  ( $\text{N m}^{-2} = \text{Pa}$ ). Staršími, již neplatnými, jednotkami tlaku jsou bar a atmosféra ( $10^5 \text{ Pa} = 1 \text{ bar} \approx 1 \text{ atm}$ ).

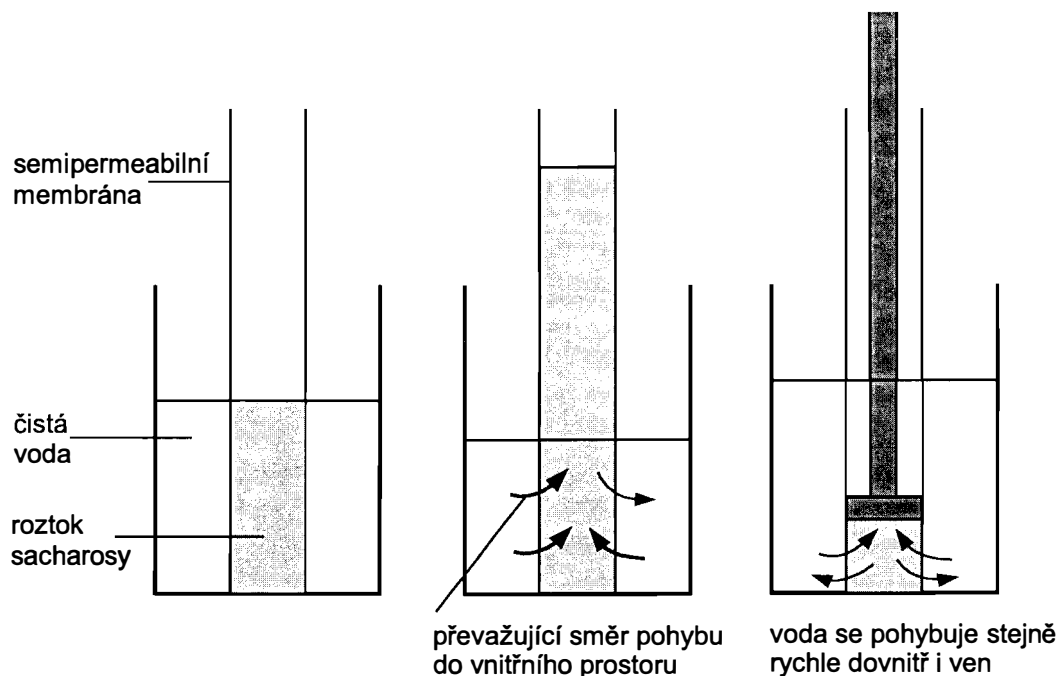
**Osmotický potenciál** je definován vztahem van't Hoffa. Ten zjistil, že stavová rovnice ideálního plynu ( $p V = n R T$ , kde  $p$  = tlak plynu,  $V$  = objem plynu,  $n$  = počet molů,  $R$  = plynová konstanta [ $8.314 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$ ],  $T$  = absolutní teplota [ $\text{K} = ^\circ\text{C} + 273$ ]) platí i pro roztoky, když se tlak plynu nahradí osmotickým tlakem a počet molů plynu v daném objemu koncentrací rozpuštěné látky. Protože koncentraci látky v roztoku vyjadřujeme jako počet molů na objem, platí, že  $\pi = c_s i R T$ . Pro správné vyjádření koncentrace rozpuštěné látky byl zaveden tzv. isotonický koeficient ( $i$ ), který zohledňuje skutečnost, že část elektroneutrálních částic (molekul a iontových párů) disociuje ve vodném roztoku na ionty. Osmotický potenciál vyjadřuje úbytek energie v roztoku ve srovnání s čistou vodou a má proto zápornou hodnotu:

$$\Psi_s = - c_s i R T \quad (7)$$

$\Psi_s$  = osmotický potenciál [MPa],  $c_s$  = koncentrace ( $c$ ) solutu ( $s$ ) v roztoku [ $\text{mol kg}^{-1}(\text{H}_2\text{O})$ ], tj. koncentrace molální,  $i$  = isotonický koeficient [ $1 + \alpha(n - 1)$ ],  $\alpha$  = stupeň disociace solutu,  $n$  = množství iontů vzniklých při disociaci jedné částice.

**Hnací silou osmózy** je gradient chemického potenciálu vody. Při osmóze, stejně jako při prosté difuzi, se voda pohybuje z oblasti vyššího do oblasti nižšího chemického potenciálu.

**Osmóza vody do buňky** závisí na koncentraci solutů (minerálních iontů, cukrů apod.) v buňce v poměru k jejich koncentraci ve vnějším prostředí. Do buňky jsou soluty transportovány i proti koncentračnímu spádu prostřednictvím přenašečů vázaných na membrány (plasmalemu a tonoplast). Činnost těchto přenašečů závisí na metabolické energii (viz 4.4.3).



Obr. 22. Osmometr (zjednodušený model).

### 3.1.3 Hromadný tok (proudění, konvekce, mass flow)

Hromadný tok vody v rostlině je společný pohyb molekul vody a solutů jedním směrem, probíhající hlavně (a) v xylemu, kde jeho hnací silou je podtlak vyvolávaný transpirací nebo kořenový vztlak vyvolávaný osmózou (viz dále) a (b) ve floemu, kde jeho hnací silou je tlak vyvolávaný osmózou (viz Dálkový transport a distribuce asimilátů). (Mezi nejnápadnější případy hromadného toku patří proudění vody ve vodovodním potrubí nebo v řece.) Hromadný tok vody neboli vodní tok,  $J_w$ , vyjadřujeme jako objem vody [ $\text{m}^3$ ] procházející jednotkou plochy [ $\text{m}^2$ ] za jednotku času [s]. Jeho jednotkou je  $\text{m}^3 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , zjednodušeně  $\text{m s}^{-1}$ , což je vlastně jednotka rychlosti ( $J = \text{tok}$ ,  $w = \text{voda}$ ). Vodní tok závisí na dvou faktorech: na hnací síle (gradientu vodního potenciálu, viz dále, resp. na rozdílu tlaků,  $\Delta P$ ) a na snadnosti, s jakou se voda po určité cestě pohybuje, tj. na hydraulické vodivosti cesty,  $L_p$ , nebo na reciprokové hodnotě vodivosti, hydraulickém odporu,  $r$  ( $p = \text{cesta}$ ). Hydraulická vodivost  $L_p$  je vyjádřena délkou pohybu [m] na jednotku tlaku [Pa] za jednotku času [s]: [ $\text{m Pa}^{-1} \text{s}^{-1}$ ] a vodní tok

$$J_w = L_p \Delta P \quad (8)$$

Rychlost hromadného toku kapalin trubicí (resp. vodivost trubice) závisí na poloměru trubice, viskozitě kapaliny a tlakovém gradientu, který tok pohání. Tyto vztahy jsou definovány Poiseuille(ovou) rovnicí, která ukazuje mimo jiné, že hromadný tok je velmi silně ovlivňován poloměrem trubice: vzrůstá s jeho čtvrtou mocninou. Například když se poloměr zdvojnásobí, rychlost objemového toku vzroste 16 (tj.  $2^4$ ) krát.

## 3.2 Vodní potenciál

Základní veličinou vodního režimu rostlin je vodní potenciál ( $\Psi_w$ ), odvozený od chemického potenciálu vody:

$$\Psi_w = (\mu_w - \mu_w^0) / V_w \quad (9)$$

kde  $\mu_w$  = chemický potenciál vody v systému,  $\mu_w^0$  = chemický potenciál čisté vody a  $V_w$  = molální objem vody.

Vodní potenciál, stejně jako chemický potenciál vody, značí Gibbsovu volnou energii jednoho molu vody, která je schopna konat práci, ale vyjádřenou nikoliv v jednotkách energie, nýbrž tlaku. Pro biologické systémy je vyjádření v jednotkách tlaku výhodnější. Jednotky energie [J mol<sup>-1</sup>] můžeme převést v jednotky tlaku tak, že chemický potenciál vody vydělíme molálním objemem vody (objemem jednoho molu vody, 18 cm<sup>3</sup> mol<sup>-1</sup>):

$$\frac{\text{J mol}^{-1}}{\text{m}^3 \text{ mol}^{-1}} = \frac{\text{N m mol}^{-1}}{\text{m}^3 \text{ mol}^{-1}} = \text{N m}^{-2} = \text{Pa} \quad (10)$$

kde J = joule, jednotka energie, J = N m, N = Newton, jednotka síly.

Vodní potenciál se skládá ze složek osmotické ( $\Psi_s$ ), tlakové ( $\Psi_p$ ), matriční ( $\Psi_m$ ) a gravitační ( $\Psi_g$ ):

$$\Psi_w = \Psi_s + \Psi_p + \Psi_m + \Psi_g \quad (11)$$

Osmotická složka vodního potenciálu, tj. **osmotický potenciál**, je číselně roven zápornému osmotickému tlaku –  $\pi$  (viz Osmóza). Tlaková složka, **tlakový potenciál**, může být pozitivní nebo negativní. Není to absolutní tlak, ale tlakový rozdíl od atmosférického tlaku (pozitivní nebo negativní). Negativní tlak (tense) v xylemu se může pohybovat od 0 do (v extrémních případech) -8MPa. **Gravitační složka** je číselně rovna součinu gravitační konstanty, polohové výšky a molární hmotnosti (viz Chemický potenciál). Její hodnota je poměrně malá (asi 0,01 MPa na každý metr výšky) a proto se při výpočtech toku vody v buňce zanedbává.

V případě vodního potenciálu jemně porézních pevných látek a hydrofilních adsorbentů (včetně buněčných a půdních koloidů) se uplatňuje ještě tzv. **maticový potenciál**  $\Psi_m$ , který odpovídá zmenšení Gibbsovy volné energie vody adsorbované na površích těchto struktur. Významně se může uplatňovat ve vysychající půdě, při bobtnání suchých semen a v mladých buňkách na začátku dlouhého růstu, zatímco v dospělých vakuolizovaných buňkách je jeho význam pro pohyb vody zanedbatelný.

**Vodní potenciál dospělých vakuolizovaných buněk** prakticky závisí jen na tlakovém a osmotickém potenciálu:

$$\Psi_w = \Psi_p + \Psi_s \quad (12)$$

### Turgor

Pozitivní tlakový potenciál v buňce se projevuje jako hydrostatický tlak protoplastu na buněčnou stěnu a nazývá se turgor. Stejným tlakem působí buněčná stěna na protoplast. Turgor udržuje buňku, pletivo i celou rostlinu ve stavu napětí, ve stavu turgescenčním. Buňka je plně turgescenční, když turgor dosahuje maximální hodnoty. Takováto buňka (podobně jako plně nahuštěná pneumatika) má vysoce stabilní strukturu. Maximální turgor většiny rostlinných buněk se pohybuje v oblasti 0,5–1,5 MPa. Když rostlina vodu ztrácí, turgor klesá a rostlina vadne, ztrácí strukturní stabilitu. Na změnách turgoru jsou založeny důležité regulační mechanismy, např. mechanismus otvírání a zavírání průduchů a některé pohyby rostlinných orgánů, zvl. listů a květů (turgorové tropismy a nastie).

**Buňky nejsou v rostlinách izolované**, nýbrž jsou obklopeny jinými buňkami, nebo s nimi sousedí. Jejich vodní potenciál závisí proto i na tlaku, kterým na ně působí okolní pletivo.

## Měření vodního potenciálu, osmotického potenciálu a turgoru

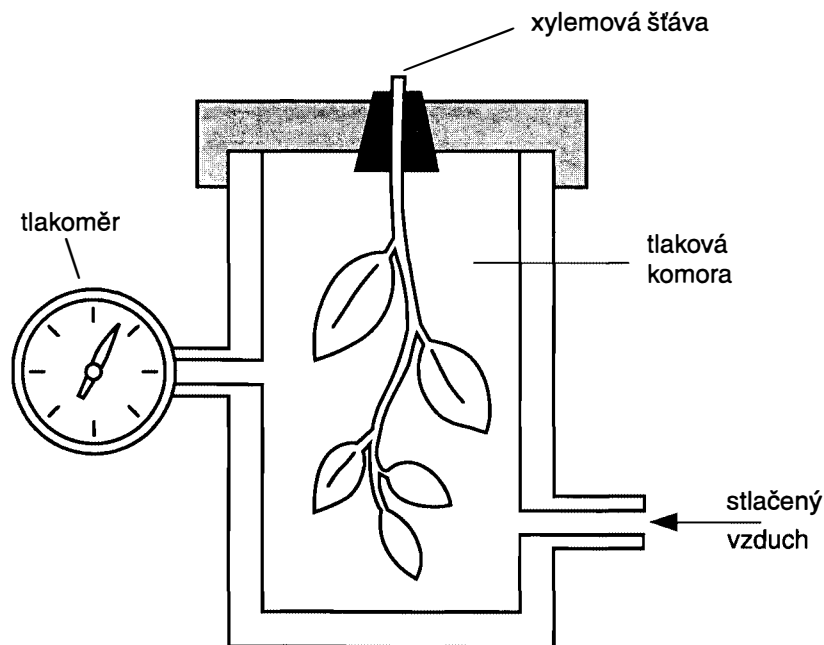
**Vodní potenciál** ( $\Psi_w$ ) můžeme měřit několika metodami. (1) **Psychrometrická metoda** spočívá ve stanovení koncentrace vodní páry ve vzduchu, který je v rovnováze s vodním potenciálem vzorku rostlinného pletiva nebo orgánu. Vzorek se hermeticky uzavře v měřicí komůrce a po ustavení rovnováhy tlaku vodní páry a teploty mezi vzorkem a vzduchem se přesně změří tlak vodní páry a teplota vzduchu a z těchto veličin se vypočte vodní potenciál pletiva. Vlhkost vzduchu v komůrce se měří termočlánkem, který se při průchodu elektrického proudu ochladí (Peltierův efekt). Snížení teploty termočládkového spoje způsobí, že se na jeho povrchu zcondenzuje vodní pára. V okamžiku kondenzace má povrch spoje teplotu rosného bodu okolního vzduchu, z čehož lze zjistit koncentraci vodní páry. (2) **Stanovení pomocí tlakové komory** spočívá v měření tlakového potenciálu xylemu (tj. podtlaku, který existuje v xylemu většiny rostlin). Předpokládá se, že je velmi blízký průměrnému vodnímu potenciálu celého orgánu. (Osmotický potenciál xylemu je zanedbatelný, takže hlavní složkou vodního potenciálu xylemu je tlakový potenciál). Postupuje se takto: Např. koncová část větve odříznutá od rostliny se uzavře do komory připojené k tlakové bombě, jak je znázorněno na **obr. 23**. Tlak vzduchu v komoře se postupně zvyšuje a xylemová tekutina je vytlačována k řeznému povrchu. Tlak, při kterém se tekutina právě objeví na povrchu, přesně vyrovnává původní podtlak, je jeho mírou a tím i mírou původního vodního potenciálu xylemu.

**Osmotický potenciál** ( $\Psi_s$ ) se stanovuje ve šťávě vylišované z pletiva. Šťáva je směsí cytoplasmy, vakuolárního obsahu a tekutiny přítomné v apoplastu. Koncentrace osmoticky účinných solutů ve šťávě se měří osmometrem na principu kryoskopického snížení bodu mrazu.

**Tlakový potenciál buňky – turgor** ( $\Psi_p$ ) je možné stanovit jako rozdíl vodního a osmotického potenciálu. Přesnější je stanovení pomocí tlakové kapilární sondy, kterou lze turgor měřit i v jednotlivých buňkách. Jednoduchý způsob, který byl použit pro obří buňky řas, je znázorněn na **obr. 24**.

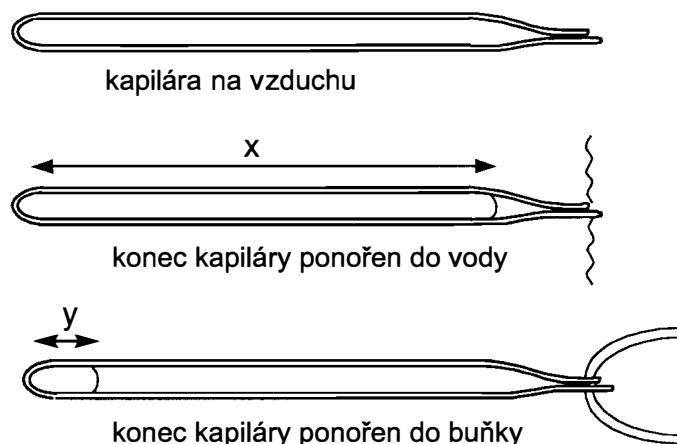
## Gradient vodního potenciálu jako hnací síla pohybu vody v rostlině

Gradientem vodního potenciálu obvykle rozumíme rozdíl hodnot vodního potenciálu mezi různými částmi rostliny, případně mezi půdou a kořeny, mezi listem a obklopující jej atmosférou a podobně.



**Obr. 23.** Stanovení vodního potenciálu pomocí tlakové komory.





**Obr. 24.** Stanovení turgoru v obřích buňkách řas. (a) Malá, na jednom konci uzavřená kapilární pipeta. Konec pipety je nejprve ponořen do vody (b) a poté vpíchnut do vakuoly testované buňky (c). Turgorový tlak stlačí vzduch uvnitř kapiláry a stupeň stlačení ( $x-y$ ) je úměrný turgoru.

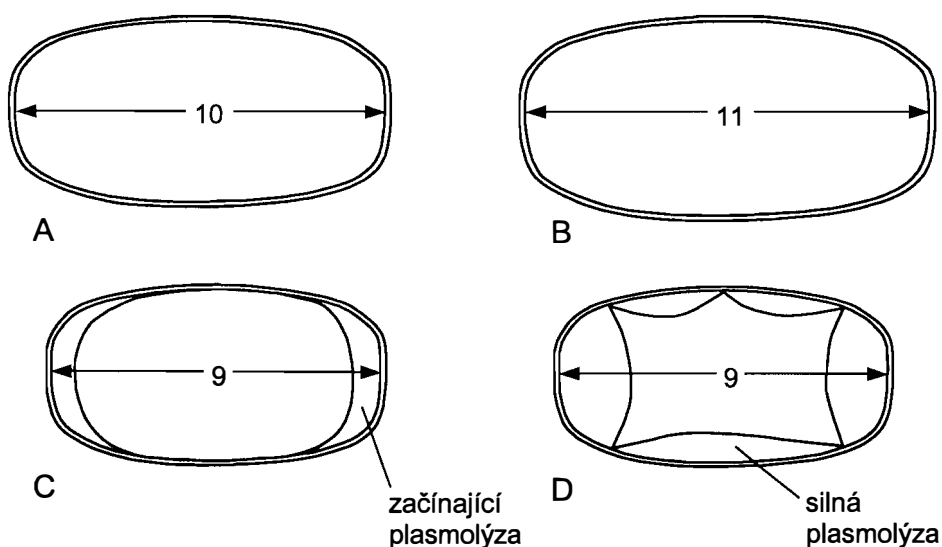
**Na úrovni buňky, pletiva i celé rostliny je gradient vodního potenciálu příčinou pohybu vody. Voda se vždy pohybuje z místa s vyšším vodním potenciálem do místa s nižším potenciálem.**

#### **Buňka v prostředí isotonickém, hypertonickém a hypotonickém**

Rostlinná buňka může být obklopena vodním prostředím, které je:

- a) isotonické (má stejný osmotický tlak i osmotický potenciál jako buněčná šťáva),
- b) hypertonické (má vyšší osmotický tlak, tzn. nižší osmotický potenciál),
- c) hypotonické (má nižší osmotický tlak, tzn. vyšší osmotický potenciál)

**V isotonickém prostředí buňka vodu nepřijímá ani nevydává (obr. 25 A). V hypotonickém prostředí voda vniká do buňky, probíhá endosmóza, turgor vzrůstá. Výjimečně to může vést až k plasmoptýze,**



**Obr. 25.** Chování živé rostlinné buňky, původně dlouhé 10 jednotek, v prostředí isotonickém (A), hypotonickém (B) a hypertonickém (C, D).

tj. k prasknutí plasmatické membrány i stěny. K tomu někdy dochází v plodech s vysokým obsahem cukrů za vlhka a projevuje se to jejich pukáním (například třešní). Nadměrnému rozpínání protoplastů ale ve většině případů účinně brání pevná buněčná stěna (**obr. 25 B**). V **hypertonickém** prostředí buňka vodu vydává, probíhá **exosmóza**, turgor klesá, protoplast se smršťuje. V krajní situaci může nastat až **plasmolýza**, při které se protoplast odděluje od buněčné stěny. Slabá plasmolýza může být vratná, silná nevratná, letální (**obr. 25 C, D**). V přirozených podmínkách taková situace obvykle nenastává, může však být snadno vyvolána pokusně. Když se buňka na vzduchu v důsledku výdeje vody smršťuje, protoplast a buněčná stěna se zhortí, aniž by se od sebe oddělily. Tento jev se vyskytuje při vadnutí rostlin a nazývá se **cytorhiza**. Při cytorhize se buněčná stěna skládá v záhyby směrem do buňky.

### 3.3 Pohyb vody na úrovni celé rostliny: příjem, vedení a výdej

Voda se v rostlině téměř neustále pohybuje. Rostlina ji svými kořeny **přijímá**, **rozdává** ji ve svém těle a nadzemními orgány, zvláště listy, ji většinou v podobě páry **vydává** do atmosféry. **Dálkový pohyb vody** v rostlinách se uskutečňuje **transpiračním proudem a kořenovým vztlakem**.

#### 3.3.1 Transpirační proud

**Je to proud vody směřující z kořenů do listů (a dalších transpirujících orgánů), kde přechází v proud vodní páry unikající do atmosféry.** Spočívá v hromadném toku i difuzi. V době, kdy rostliny mají vyvinuté listy, jimiž vodu intenzivně vydávají, se v nich transpiračním proudem pohybuje téměř všechna přijímaná a vydávaná voda. Transpirační proud závisí na řadě faktorů, z nichž nejdůležitější jsou:

- Transpirace** – zdroj tažné síly transpiračního proudu a jeho konečná etapa.
- Koheze** vody, tj. soudržnost jejich molekul prostřednictvím vodíkových můstků, zajišťující kontinuitu vodních sloupců ve vodivých drahách.
- Adheze**, přilnavost vody ke stěnám vodivých drah, přispívající ke stabilitě vodních sloupců.
- Kapilární síly** v submikroskopických kapilárních prostorech buněčných stěn, jejichž pomocí jsou vodní sloupce xylemových drah pevně fixovány (nebo „zakotveny“) v listech i v jiných transpirujících orgánech.
- Hydraulická vodivost** resp. **hydraulický odpor** vodní cesty a **difuzní odpor** proudu vodní páry z listů do vnější atmosféry.

Transpirační proud můžeme rozdělit do čtyř etap: V **první etapě** se voda pohybuje z půdy do xylemu kořene. **Ve druhé** se pohybuje vodivými drahami xylemu do listů. **Ve třetí** proniká listovými pletivami. **Ve čtvrté** difunduje v podobě páry mezibuněčnými prostory do vnější atmosféry.

##### 3.3.1.1 Z půdy do xylemu kořene

Z půdy do kořenů voda difunduje převážně **kořenovými vlásky**, v menší míře i ostatními epidermálními buňkami (pokud jejich stěny nejsou impregnovány hydrofobním suberinem). Kořenové vlásky jsou nahloučeny ve zvláštní zóně kořene, nedaleko od špičky. Jejich celkový **absorbční povrch** je obrovský a permeabilita (propustnost) pro vodu vysoká. Pronikají mezi půdní částice, které jsou při dostatečné vlhkosti půdy pokryty tenkou vrstvou vody (půdního roztoku). Voda difunduje do buněčných stěn kořenových vlásků, protože jejich vodní potenciál je nižší než vodní potenciál půdního roztoku (např.  $-100 \text{ kPa}$  :  $-50 \text{ kPa}$ ).

Volnými submikroskopickými prostory v buněčných stěnách a prostory mezi buňkami se voda pohybuje difuzí a hromadným tokem dále ve směru radiálním do středu kořene (**obr. 26**). Je to pohyb tzv. apoplastickou cestou. Voda se touto cestou dostává až k suberinovým **Caspariho proužkům** v endo-

dermis, které jsou pro ni těžce propustnou bariérou. Proto přechází z apoplastu do symplastu a po obejití Caspariho proužků se dále pohybuje směrem k trachejím (tracheidám) buď **symplastem** nebo **apoplastem** (obr. 27). Symplastem se část vody pohybuje již z kořenových vlásků, když osmózou pronikne do jejich protoplastů. Pohybuje se tam difuzí i hromadným tokem a to dvěma cestami: **a) skrz plasmodesmy**, **b) přes membrány**.

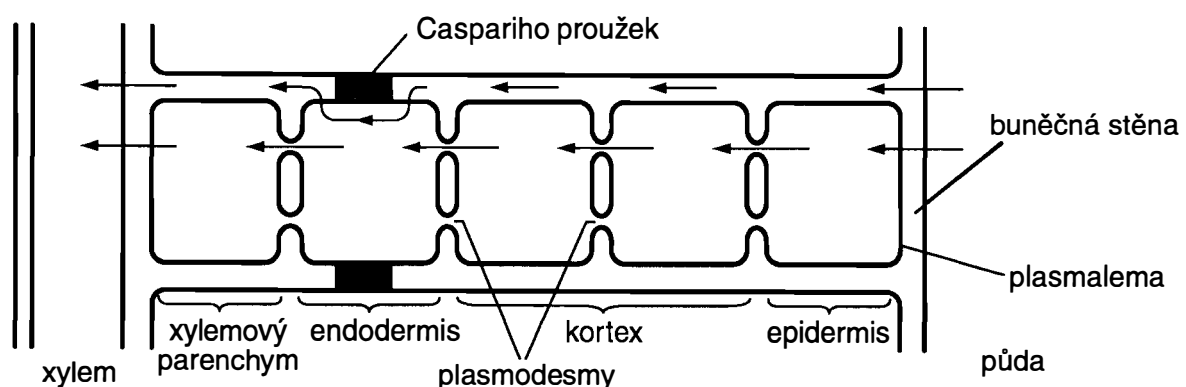
Transport molekul vody osmózou do kořenového symplastu je fyzikální proces, ale jeho existence závisí na respirační energii (ATP). Pomocí této energie jsou do buněk kořene transportovány minerální ionty a jejich koncentrace v symplastu je udržována na poměrně vysoké úrovni (mnohem vyšší než v apoplastu). Voda proto proniká osmózou z apoplastu do symplastu. Celková hydraulická vodivost kořenů je malá a zvláště při vysoké rychlosti transpirace může limitovat rychlost pohybu vody v celé rostlině.

### 3.3.1.2 xylemem do transpirujících orgánů

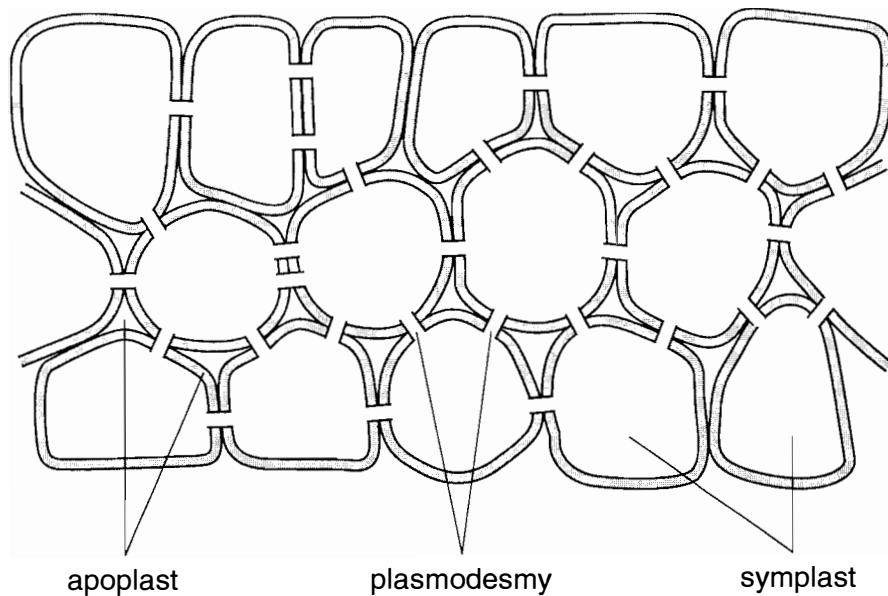
Xylemem, tj. trachejemi nebo tracheidami, se voda (přesněji: vodný roztok minerálních a dalších látek) pohybuje hromadným tokem z kořenů do stonků a odtud do listů i jiných nadzemních orgánů. Proud vody v xylemu často překonává velký výškový rozdíl. Například listy v korunách vysokých stromů mohou být vzdáleny od země až 100 m, ale nejvyšší známé exempláře *Sequoia sempervirens* měřily až kolem 130 m. Která síla umožňuje vodě vystoupit tak vysoko? Atmosférický tlak, ani kapilární síly v xylemových kanálech to nejsou. Atmosférický tlak (0,1 MPa) může vytlačit sloupec vody ve vakuu jen do výše 10,3 m. (Maximálně do této výše může být voda vyzdvižena sacím čerpadlem.) Kapilární síly, vyvolané adhezí vody na stěnách kapiláry a zakřivením její hladiny, jsou extrémně silné v mikrokapilárách, jaké existují v buněčných stěnách listů i jiných orgánů (jejich průměr je např. 5 nm), ale v cévách a cévicích o průměru např. 40 μm by mohly vyzvednout sloupec vody do výše maximálně 50 cm. (Uplatnit se tam však nemohou, neboť v nich neexistují otevřené menisky.) Vysvětlením je tzv. **kohezní teorie**, podle níž je sloupec vody držen pohromadě kohezními mezimolekulárními silami a pomocí kapilárních sil „fixován“ v mikrokapilárách buněčných stěn listů. Ke stabilitě vodních sloupců přispívá adheze vody na stěny cév a cévic. Hnací (tažnou) silou pohybu vodních sloupců je transpirace. Ta vyvolává v mikrokapilárách buněčných stěn transpirujících listových buněk podtlak, který se přenáší do cév nebo cévic.

#### Vodivé elementy xylemu: cévy a cévice

Cévy (tracheje) a cévice (tracheidy) jsou tvořeny prázdnými buňkami protáhlého tvaru. Jejich stěny bývají ztlustlé a lignifikované (obr. 28). Cévy se vyskytují u krytosemenných a jedné malé skupiny nahosemenných (*Gnetales*). Cévice jsou přítomné ve všech cévnatých rostlinách.



Obr. 26. Schéma radiálního pohybu vody napříč kořenem z epidermis do xylemu.



Obr. 27. Symplast a apoplast.

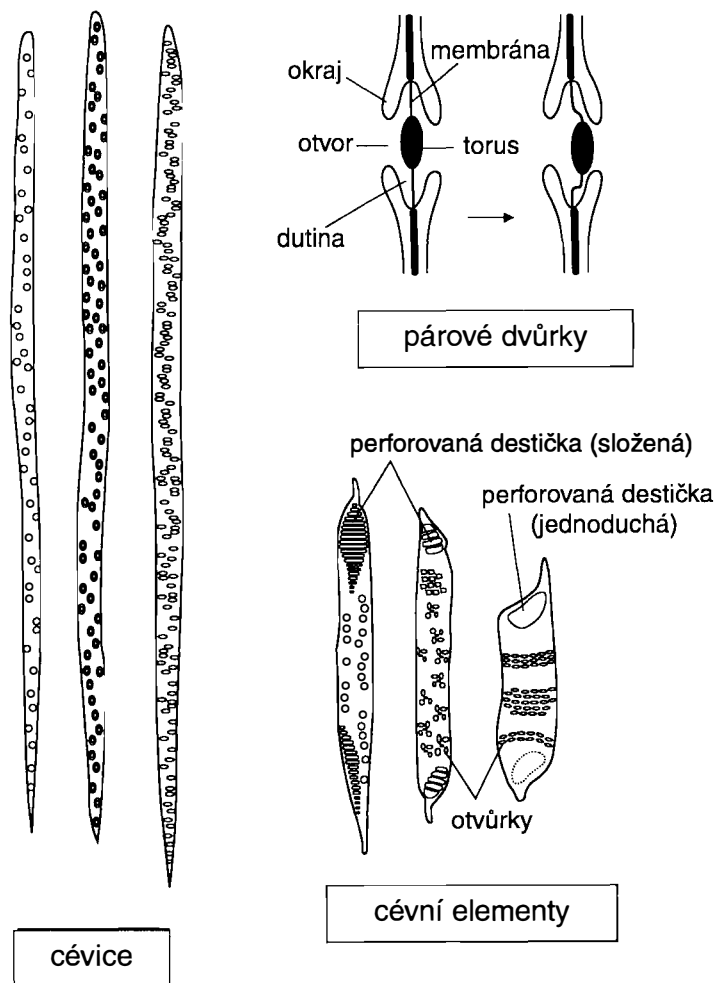
**Cévice** mají vřetenovitý tvar a vzájemně spolu komunikují prostřednictvím dvůrků v bočních stěnách. Dvůrky jsou místa, ve kterých buněčná stěna není druhotně ztlustlá a kde primární stěna je tenká a porézní. Dvůrky sousedních cévic, které k sobě přiléhají, tvoří páry dvůrků (tzv. dvojtečky). Membrány dvůrků v cévicích nahosemenných mívají centrální zesílení zvané torus. Torus funguje jako ventil uzavírající otvor dvůrku, když nastane nerovnováha tlaků působících na párový dvůrek z obou stran, např. v důsledku poškození některé cévice. Uzavřením otvoru dvůrku je zamezen průnik plynů dvůrkem (viz dále: kavítace a embolie). **Cévy** jsou tvořeny cévními elementy, které jsou analogické cévicím, ale jsou kratší a jejich koncové stěny v podobě destiček jsou perforované. Podobně jako cévice mají v bočních stěnách dvůrky. Zatímco cévice, uspořádané ve vertikálním sledu, se konci částečně překrývají, cévní elementy jsou konci spojeny a tvoří delší jednotky zvané cévy, které měří až jeden nebo i mnoho metrů.

### Kavítace a embolie

Vodivé elementy xylemu odolávají tensi (negativnímu tlakovému potenciálu) a nezbortí se díky svým pevným stěnám. Voda má při podtlaku tendenci k vypařování, ale kohezní síly tomu brání. Vodní sloupec v xylemu je poněkud nestabilní a dojde-li k přílišnému snížení tlakového potenciálu, nastane přerušení vodního sloupce (kavítace) a následná tvorba bublinek vzduchu a vodní páry (embolie). Vzduch může vyplnit část cévy a bránit tak pohybu vody v celém kanálu. K tomu dochází v těchto případech:

1. Při disproporcii mezi rychlejší transpirací a pomalejším příjmem vody kořeny.
  2. Když voda v xylemu zmrzne a led poté taje. V takovém případě se tvoří bublinky vzduchu.
- Embolie se v rostlinách vyskytuje často a může postihovat značnou část xylemu. Rostliny se jí brání několika způsoby:
- a) Živé buňky sousedící s xylemovými drahami jsou pod značným turgorovým tlakem a vylučují vodu skrz boční póry cév do vzduchových bublin, které se pak ve vodě rozpustí.
  - b) Bublinky jsou vytlačeny kořenovým vztlakem.
  - c) Jarní růstovou aktivitou vzniknou nové xylemové dráhy.

**Hydraulická vodivost** xylemu je poměrně velká (viz Hromadný tok). Mimo jiné je úměrná počtu pórů nebo perforovaných přepážek na rozhraní jednotlivých tracheí a tracheid, kterými musí voda protéci.



Obr. 28. Cévy a cévice.

### 3.3.1.3 Transport v listu

Voda je do listu přiváděna xylemem cévních svazků, které se zde jemně větví. Z xylemu je proud vody veden do přilehlých buněk a jejich stěn. Právě ve stěnách těchto listových buněk vzniká negativní tlak, který vyvolává pohyb vody xylemem. Dochází k tomu takto: Voda lne (adhezí) k celulosovým mikrofibrilám a dalším složkám stěny. Mesofylové buňky jsou v přímém kontaktu s atmosférou prostřednictvím intercelulár a když se voda z povrchu stěn hraničících s intercelulárou vypařuje, rozhraní voda – vzduch se v submikroskopických mezerách stěn (mikrokapilárách) zakřivuje, tvoří se mikroskopické menisky a povrchové napětí vyvolává ve vodě tensi neboli podtlak (negativní tlakový potenciál vzrůstá). Čím víc vody se z buněčné stěny vypařuje, tím víc se menisky zakřivují a tense se zvětšuje. Tento negativní tlak, který je tažnou silou transportu vody v xylemu, můžeme vyjádřit následující rovnicí:

$$\Psi_p = \frac{-2 T}{r} \quad (13)$$

kde T je povrchová tense vody [ $7,28 \times 10^{-8}$  MPa m] a r poloměr zakřivení menisku. Vysoké hodnoty negativního tlaku v mikrokapilárách buněčných stěn vyplývají z velmi malého r (několik nanometrů) jejich menisků.

### 3.3.1.4 Transpirace (Vypařování vody z povrchu listů a dalších nadzemních částí rostliny)

Proud vody přechází v mezibuněčných prostorech v páru. Tyto prostory jsou spojeny s průduchy, kterými je vodní pára odváděna do vnější atmosféry. To je **transpirace stomatární**. Cévnaté suchozemské rostliny mají průduchy převážně na spodní straně listů, ale mnohé dvouděložné byliny jsou amfistomatické podobně jako rostliny jednoděložné. Průduchy se vyskytují také na bylinných stoncích. Stomatární transpirace listů uvádí do pohybu **transpirační proud**. Její rychlost závisí na řadě vnitřních i vnějších faktorů (viz dále).

Listová pokožka vně průduchů je pro vodní páru většinou málo propustná, neboť bývá pokryta vrstvičkou vosku, kutikulou. V listech a stoncích mladých rostlin se slabě vyvinutou kutikulou může však fungovat i **transpirace kutikulární**. Ta se na celkovém výparu vody u listů podílí obvykle méně než 10 % a uplatňuje se hlavně za sucha a v noci, kdy jsou průduchy u většiny rostlin uzavřené. Výpar vody malými otvůrkami v kůře kmenů a větví, které se nazývají lenticely, je **transpirace lenticelární**. Ta má určitý význam zejména v období, kdy jsou stromy bez listů.

#### Stomatární transpirace jako difuze vodní páry průduchy

Voda se z listu do vnější atmosféry pohybuje převážně difuzí a tento pohyb závisí na koncentračním gradientu vodní páry. Jak bylo uvedeno, v kapalinách je difuze účinná jen na úrovni buňky. Nyní se můžeme ptát, jak dlouho bude vodní pára difundovat z povrchu buněk uvnitř listu do vnější atmosféry. Odpověď nám opět poskytne rovnice (2), která vyjadřuje vztah mezi vzdáleností a časem potřebným k tomu, aby koncentrace difundující látky dosáhla určité hodnoty, např. polovinu výchozí koncentrace. Vzdálenost, kterou musí vodní pára difundovat z vnitřních povrchů listů do vnější atmosféry je přibližně 1 mm ( $10^{-3}$  m). difuzní koeficient vodní páry je  $2,4 \times 10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$ . Následující výpočet ukazuje, že difuzní čas bude velmi krátký:

$$t_{c=1/2} = \frac{x^2}{\text{difuzní koeficient}} = \frac{(10^{-3} \text{ m})^2}{2,4 \times 10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}} = 0,042 \text{ s}$$

Rychlost difuze vodní páry z listu (tj. rychlost transpirace) přímo závisí na gradientu (resp. rozdílu) koncentrace vodní páry mezi intercelulárami listu a vnějším vzduchem a nepřímo na difuzním odporu difuzní cesty. Tento vztah vyjadřuje následující rovnice:

$$E = \frac{c_{\text{wv (list)}} - c_{\text{wv (vzduch)}}}{r_s + r_b} \quad (14)$$

kde  $E$  je rychlost transpirace [ $\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ],  $c_{\text{wv (list)}}$  je koncentrace vodní páry v listu,  $c_{\text{wv (vzduch)}}$  je koncentrace vodní páry ve vnější atmosféře – obě vyjádřené v molech na krychlový metr [ $\text{mol m}^{-3}$ ],  $r_s$  je odpor stomatární a  $r_b$  je odpor hraniční vrstvy vzduchu na povrchu listu – viz dále (wv = water vapour, s = stoma, b = border).

**Poznámka:** Rozdíl koncentrací vodní páry v listu a ve vzduchu je hnací silou transpirace. Namísto termínu „koncentrace“ se často užívá termín „tlak páry“ a rozdíl je označován jako „deficit tlaku vodní páry“. Tlak vodní páry ( $p_{\text{wv}}$ ) se měří v kilopaskalech (kPa) a je proporcionální její koncentraci. Koncentraci vodní páry ve vzduchu můžeme měřit snadno, v listu jen obtížně. V listu ji stanovujeme nepřímo, na základě předpokladu, že závisí na vodním potenciálu povrchu buněčných stěn ohraničujících interceluláry, který je stejný jako vodní potenciál listu. K výpočtu potřebujeme znát také teplotu listu.

Koncentrace vodní páry ve vzduchu a v listu i oba hlavní difuzní odpory jsou proměnné veličiny. Stomatární odpor závisí na otevřenosti průduchů a odpor hraniční vrstvy vzduchu závisí na rychlosti pohy-

bu vzduchu (resp. na rychlosti větru). Tloušťka hraniční vrstvy se pohybuje od setin milimetru do jednotek milimetru a za určitých okolností je pro transpiraci a příjem  $\text{CO}_2$  rozhodující.

### Vliv velikosti a tvaru listů na transpiraci

Malé listy mají často vyšší rychlost transpirace než listy velké. Listy členité mají vyšší rychlost transpirace než listy nečlenité (při přepočtu na jednotku listové plochy). Vysvětlením je v tzv. okrajový efekt (vlhká tkanina, prádlo a papír schnou nejrychleji na okrajích).

### Regulace stomatární transpirace

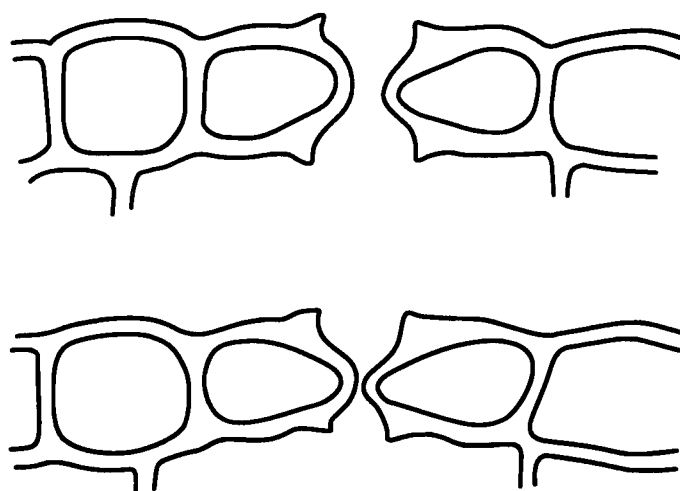
#### Struktura a mechanika průduchů

Regulace průduchů závisí, mimo jiné, na jejich struktuře: Průduchy sestávají ze dvou ledvinovitých (u trav činkovitých) svěřacích buněk, mezi nimiž je štěrbina (**obr. 29**). S funkcí svěřacích buněk jsou těsně spjaty přilehlé buňky epidermální, tzv. buňky podpůrné. Tvar svěřacích buněk při nízkém i vysokém turgoru je určován vlastnostmi jejich stěn: vnitřní stěna je v podélném směru méně elastická než stěna vnější. To je dáno orientací mikrofibril, a tím, že vnitřní stěna bývá zesílená. Díky tomu se svěřací buňky při zvětšení turgoru (a objemu) chovají zdánlivě paradoxně: místo aby k sobě těsněji přilehly, vyklenou se tak, že mezi sebou vytvoří skulinu.

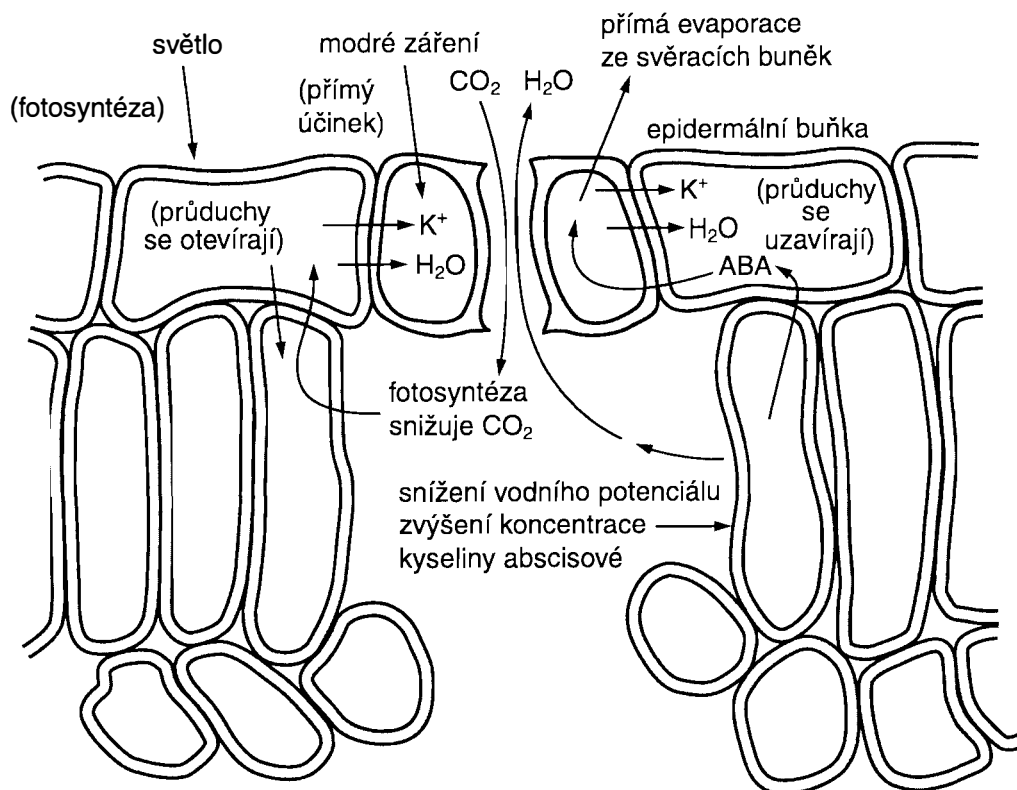
Svěřací buňky se obvykle (ale ne vždy) liší od ostatních epidermálních buněk i dalšími vlastnostmi, především tím, že (1) nejsou s okolními buňkami spojeny plasmodesmaty a (2) obsahují chloroplasty a v nich škrobová zrna. Tyto vlastnosti jsou důležité pro jejich funkci: Symplastická izolace umožňuje účinnou regulaci turgoru a z plastidového škrobu se tvoří (a) malát (viz dále) - hlavní aniont, který vyvažuje zvýšenou koncentraci kationtů (především  $\text{K}^+$ ), spojenou se zvětšením turgoru, nebo (b) se z něho tvoří osmoticky účinná sacharosa (viz dále).

#### Regulační faktory

Stomatární transpirace je regulována prostřednictvím mechanismů, které otvírají a zavírají průduchy. Tyto mechanismy jsou založeny na změnách obsahu vody a tím i turgoru ve svěřacích buňkách. Zvýšení obsahu vody způsobuje otevření průduchů, snížení vede k jejich uzavření. Hlavními faktory vyvolávajícími tyto změny jsou (**obr. 30**):



**Obr. 29.** Příčný řez otevřeným a zavřeným průduchem.



**Obr. 30.** Hlavní faktory vyvolávající otevření a zavření průduchů.

- Vodní potenciál okolního buněčného prostředí a vlhkost vzduchu**, které mohou přímo ovlivnit obsah vody ve svěřacích buňkách.
- Světlo**, které vyvolává otevření průduchů (1) signálním působením své modré složky (11.6.2), a (2) prostřednictvím fotosyntézy. Fotosyntéza snižuje parciální tlak CO<sub>2</sub> v okolí průduchů (viz následující bod) a zvyšuje koncentraci sacharosy, působící jako osmotikum. Receptorem modrého světla ve svěřacích buňkách je chloroplastový karotenoid zeaxanthin. Signální dráha modrého světla (viz Příjem a přenos signálů) ve svěřacích buňkách zahrnuje přenos světelného signálu přes obal chloroplastů a aktivaci protonové pumpy v plasmalemě. Po rozednění (kdy je již dostatek světla) se průduchy během 30-90 min otvírají, po západu slunce se (obvykle rychle) zavírají. Výjimkou jsou rostliny CAM (viz Fotosyntéza) jejichž rytmus otvírání a zavírání je obrácený a je pod kontrolou tzv. biologických hodin (viz Biorytmy).
- Oxid uhličitý**, jehož nízký parciální tlak vede k otevření průduchů, vysoký naopak k uzavření. V přirozených podmínkách se jeho koncentrace v blízkosti svěřacích buněk mění jen v závislosti na fotosyntéze, respiraci a pohybu vzduchu. (Jak změny koncentrace CO<sub>2</sub> ovlivňují stav průduchů nevíme.)
- Kyselina abscisová (ABA)** - jeden z hlavních fytohormonů. Její koncentrace vzrůstá v buňkách vystavených vodnímu deficitu. Z vadnoucích pletiv je transportována do svěřacích buněk průduchů a vyvolává jejich uzavření (viz dále).

#### **Vnitrobuněčné mechanismy otvírání a zavírání průduchů**

Tyto mechanismy jsou založeny na koordinované souhře řady faktorů: membránových pump, kanálů a přenašečů, tzv. druhých posílů (Ca<sup>2+</sup>, IP<sub>3</sub>), kyseliny abscisové, pH, metabolismu škrobu, kyseliny jablčné, sacharosy a dalších faktorů.



**Upozornění:** K pochopení mechanismů otvírání a zavírání průduchů, které jsou popsány dále, je nezbytná znalost určitých částí kapitol Minerální výživa, Fotosyntéza a Faktory ovlivňující a regulující vývojové procesy.

### Otvírání průduchů

Průduchy se otvírají, když jejich svěřací buňky přijímají vodu a zvětšují svůj turgor. Příjem vody svěřacími buňkami je osmóza, v mnoha případech (např. při otvírání vyvolaném modrým světlem) závislá na aktivním transportu iontů. Primární úlohu přitom mají ionty  $K^+$  (u halofytů  $Na^+$ ) a  $P-H^+$ -ATPasa (jedna z protonových pump), která pumpuje protony přes plasmalemu do vnějšího buněčného kompartmentu. Vytvořený elektrochemický transmembránový gradient protonů pohání přítok iontů  $K^+$  zvláštními draslíkovými kanály do svěřacích buněk. Většina takto přijatých iontů je transportována do vakuoly zvláštním transportním mechanismem, který pravděpodobně zahrnuje vakuolární  $H^+$ -ATPasu pumpující protony do vakuoly, jež pak mohou být vyměněny za ionty  $K^+$  prostřednictvím přenašečů. Vzniklý elektrochemický gradient kationtů přes tonoplast pohání tok malátových a chloridových aniontů zvláštními kanály z cytoplasmy do vakuoly, kde tyto anionty neutralizují kationty. Tím je v buňce zajištěna stabilita pH. Malát (kyselina jablečná) je ve svěřacích buňkách produkován glykolytickou degradací chloroplastového škrobu a dalšími přeměnami vzniklého triosafosfátu (viz Fotosyntéza → Rostliny  $C_4$ ).

Jinou příčinou otvírání průduchů, než je hromadění draselných a dalších iontů v jejich vakuolách, může být hromadění sacharosy. Ta vzniká buď ze škrobu přítomného v chloroplastech svěřacích buněk, nebo je transportována z buněk listového mesofylu. V některých případech dochází k hromadění draselných iontů i sacharosy. V první, dopolední fázi otvírání se hromadí  $K^+$ , ve druhé, odpolední, sacharosa.

### Zavírání průduchů – funkce ABA

Průduchy se zavírají v důsledku zmenšení turgoru svěřacích buněk. K tomu dochází po přechodu ze světla do tmy (draselné ionty vytékají ze svěřacích buněk a sacharosa se přeměňuje na škrob) nebo při vodním deficitu buď přímou dehydratací svěřacích buněk nebo pod vlivem fytohormonu kyseliny abscisové (ABA). Uzavírání průduchů působením ABA zahrnuje (mimo jiné) tyto děje:

1. **ABA se váže na** dosud neidentifikovaný **receptor** v plasmalemě a/nebo v cytoplasmě.
2. Vazba ABA na receptor vyvolává hyperpolarizaci plasmalemy (zřejmě aktivací protonové pumpy,  $P-H^+$ -ATPasy) a otevření vápníkových kanálů v plasmalemě. To má za následek **zvýšení koncentrace  $Ca^{2+}$  v cytoplasmě**.
3. Interakce ABA s receptorem aktivuje fosfoinositidovou signální dráhu.  $IP_3$  vyvolává otevření vápníkových kanálů v tonoplastu, což opět vede ke **zvýšení koncentrace  $Ca^{2+}$  v cytoplasmě**.
4. **Koncentrace  $Ca^{2+}$  v cytoplasmě se dále zvyšuje** zpětným aktivačním působením cytoplasmatických vápenatých iontů na určité vápníkové kanály v tonoplastu (jev označovaný jako CICR, Ca induced Ca release).
5. Zvýšená koncentrace cytoplasmatického  $Ca^{2+}$  **inaktivuje (uzavírá) přítokové kanály pro  $K^+$**  v plasmalemě.
6. Zvýšená koncentrace cytoplasmatického  $Ca^{2+}$  vyvolává depolarizaci membrán a tím **otevření kanálů pro anionty  $Cl^-$  a malát $^{2-}$** , což membrány dále depolarizuje.
7. Depolarizace membrán způsobuje **otevření výtokových kanálů pro  $K^+$** .
8. Draselné, chloridové a malátové ionty a s nimi voda ze svěřacích buněk „vytékají“, turgor klesá, průduch se uzavírá.

### Vliv vnějších podmínek na transpiraci

Tyto podmínky jsou totožné s faktory, které ovlivňují odpařování vody z vodní hladiny. Jsou to:

- a – relativní vzdušná vlhkost
- b – teplota vzduchu

- c – světlo, tím že zvyšuje teplotu listů
- d – proudění vzduchu

### Transpirace a příjem oxidu uhličitého

Průduchy slouží nejen k transpiraci, ale i k příjmu oxidu uhličitého, neboť kutikula je bariérou jak pro difuzi vody, tak zejména oxidu uhličitého (méně brání difuzi kyslíku). Stomatární transpirace je pro rostlinu užitečná hlavně ze dvou důvodů:

- 1) transpirační proud s sebou nese minerální živiny z kořenů do nadzemních částí rostliny,
- 2) transpirace ochlazuje listy a působí proti jejich přehřátí.

Potřeba získávat CO<sub>2</sub> je však v rozporu s potřebou zachovat v rostlině vodu. Mechanismy regulující otvírání a zavírání průduchů fungují proto tak, aby bylo dosaženo kompromisu mezi oběma potřebami. Tento kompromis je tedy často rovnováhou mezi hladověním a vyschnutím. Výrazně se projevuje zvláště u rostlin s fotosyntézou typu CAM, přizpůsobených k životu v suchém (aridním) prostředí (viz Fotosyntéza).

### 3.3.2 Kořenový vztlak

**Kořenový vztlak je hromadný tok vody (resp. vodných roztoků minerálních živin a dalších látek) xylemem z kořenů do nadzemních částí rostliny poháněný pozitivním hydrostatickým tlakem.** Tento tlak vzniká v důsledku osmózy založené na aktivním vylučování minerálních iontů z buněk pericyklu a ostatních živých buněk středního válce do xylemu a dalších oblastí apoplastu v této části kořene. (Zpětná difuze iontů apoplastem směrem k periferii kořene není možná, neboť endodermis se svými Caspariho proužky je pro ně neprostupná.) Pokles osmotického a tím vodního potenciálu v xylemu je hnací silou absorbce vody, která v xylemu vytváří pozitivní hydrostatický tlak.

#### Fyziologický význam kořenového vztlaku

Voda může být působením kořenového vztlaku pomalu zvedána vodivými drahami xylemu **až do výše několika desítek metrů**. Hodnoty kořenového vztlaku se u různých druhů rostlin pohybují v rozmezí 0,1–0,3 MPa. Nejvyšší byly zjištěny u listnatých stromů v době rašení. Kořenový vztlak má zvláštní význam pro stromy a keře na začátku jara, kdy ještě nemají vyvinuté listy. Poté často slábne až ustává. U mnoha rostlin se však uplatňuje během celého jejich růstového období. Zjištěn nebyl u jehličnanů.

#### Exsudace

Vytlačování xylemové kapaliny z řezné rány působením kořenového vztlaku se označuje jako **ronění** nebo **exsudace**. Tento jev můžeme někdy pozorovat v lese: na čerstvé řezné ploše pařezů stojí tekutina. Je to míza, xylemová šťáva - projev kořenového vztlaku. Její výron lze studovat i pokusně: Když odřízneme stonek např. vinné révy, slunečnice nebo rajčete (dobře zásobených vodou) v několikacentimetrové vzdálenosti od kořenů a vzniklý pahýl spojíme pomocí hadičky s manometrem, můžeme se přesvědčit, že z kořenů je exsudát vylučován značnou silou.

#### Gutace

V neporušené rostlině se kořenový vztlak může projevit gutací. Gutace (gutta, lat. kapka) je výdej vody v kapalném stavu hydatodami, vodními skulinami podobnými průduchům, které se vyskytují na okraji listů a na rozdíl od průduchů jsou stále otevřené. Působením kořenového vztlaku je voda (správněji: roztok minerálních a dalších látek) z rostliny vylučována gutací při nízké až nulové transpiraci, zvláště za vlhkých a chladných nocí, které následují po teplých slunných dnech, během nichž rostlina načerpala dostatek energie. Třpytící se kapky gutační tekutiny můžeme někdy zrána pozorovat na špičkách listů a koleptilí trav i na okrajích čepelí dvouděložných (**obr. 31**).

### 3.4 Vodní deficit

#### a) jako normální stav

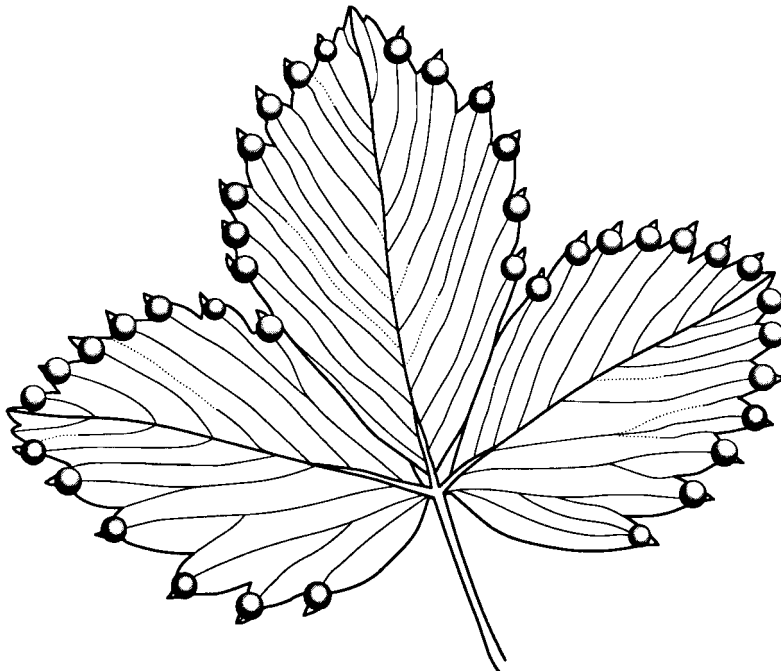
Za normálních podmínek mívají rostliny (volně rostoucí i pěstované) určitý vodní deficit, nejsou vodou plně nasycené. (Negativní vodní potenciál je nezbytný pro transport vody a v ní rozpuštěných minerálních živin). Příčinou vodního deficitu může být to, že vodní potenciál půdy je nižší než vodní potenciál listů a že rychlost transpirace je vyšší než příjem vody. Za těchto podmínek rostlina vadne. Může se však rychle rehydratovat, když se přívodem vody zvýší vodní potenciál půdy.

Stupeň vodního deficitu můžeme stanovit jednoduše: rostlinu nebo její část (obvykle terčíky vykrojené z listů korkovrtem) zvážíme ( $\check{c}_1$ ), nasýtíme vodou a zvážíme ( $\check{c}_2$ ), usušíme a zvážíme (suš.). Potom:

$$\text{vodní deficit [\%]} = \frac{\check{c}_2 - \check{c}_1}{\check{c}_2 - \text{suš.}} \times 100$$

#### b) při nízké teplotě půdy a snížené aeraci

Značná disproporce mezi absorpcí vody a jejím výdejem může nastat při nízké teplotě půdy, při které se zvětšuje hydraulický odpor půdy i kořenů (zvláště symplastické cesty). Studené kořeny v kombinaci s vysokou teplotou listů, silným větrem a suchým vzduchem jsou podmínky, za kterých mohou rostliny odumřít v důsledku vyschnutí. Jinou příčinou je snížená aerace půdy (snížení obsahu kyslíku) v důsledku slehnutí půdy nebo jejího zaplavení vodou. Za těchto podmínek je bržděno dýchání kořenů a produkce ATP. Tím je zeslabena absorpce minerálních iontů jako předpoklad transportu vody osmózou, která je základem kořenového vztlaku (viz Minerální výživa).



Obr. 31. Kapky gutační kapaliny na okrajích listu jahodníku.

### c) jako příčina změn objemu rostlinných orgánů

Při rychlé transpiraci může během dne dojít k disproporcii mezi množstvím vody vydávané listy a mezi rychlostí její absorpce z půdy. V důsledku toho může ve kmenech stromů nastat velká tense vody, tedy pokles  $\Psi_w$ , zejména v buňkách xylemového parenchymu. To se může projevit ve vratné kontrakci (smršťování) kmene, např. až o několik desítek mikrometrů (obr. 32). K objemovým změnám dochází i u listů a plodů.

## 3.5 Jak rostlina zužitkovává přijatou vodu

Z celkového množství vody, kterou rostlina přijímá a transpirací vydává, se jen malá její část, např. 1 %, v rostlině spotřebovává. Slouží zde jako zdroj elektronů a protonů při fotosyntéze a jako stavební materiál rostoucích buněk. Spotřebovává se i při hydrolytických a hydratačních reakcích.

Na každý gram organické hmoty vytvořené vyšší suchozemskou rostlinou připadá asi 500 g vody absorbované kořeny, transportované tělem rostliny a vydané do atmosféry. Poměr mezi množstvím vody vydané rostlinou ku množství vytvořené sušiny udává tzv. **transpirační koeficient**. Častěji se používá jeho převrácená hodnota vyjadřující **účinnost využití vody** vyjádřená jako g sušiny na 1 kg vydané vody. Vyšší suchozemská rostlina vytvoří asi 2-3 g sušiny na 1 kg vydané vody (1,7 g slunečnice, 2,3 g pšenice, 3,3 g borovice, 4,3 g smrk a 10,0 g opuncie - rostlina CAM).

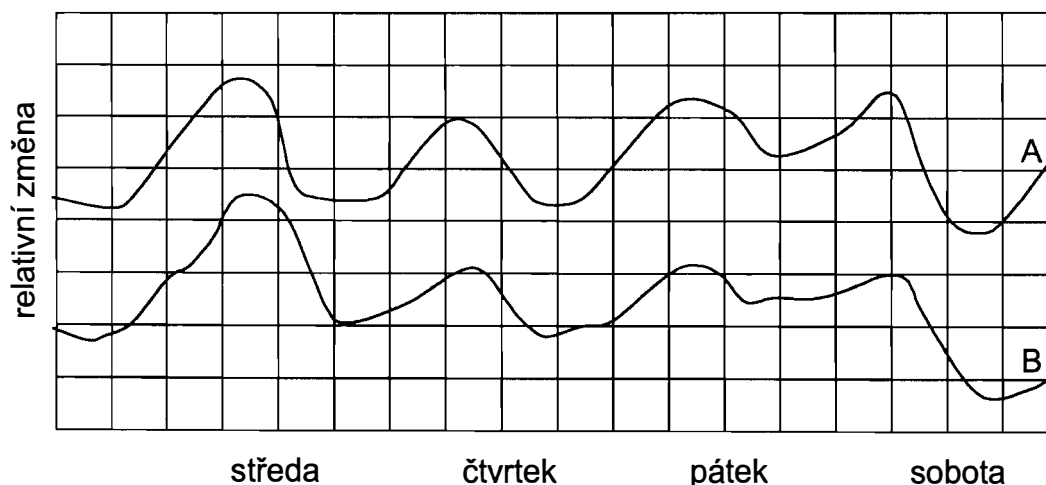
## 3.6 Adaptace rostlin na nedostatek vody

### Osmoregulace

Když půda vysychá, její vodní potenciál se snižuje a vzrůstá její hydraulická resistence. Tyto faktory zmenšují tok vody do kořenů. Rostlina se tomu brání snížením vodního potenciálu v buňkách kořene, čehož lze dosáhnout dvojím způsobem:

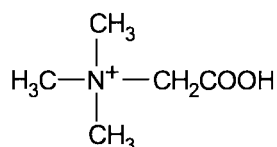
- snížením osmotického potenciálu,
- snížením turgoru

Prakticky jediným možným způsobem je snížení osmotického potenciálu spočívající ve zvýšené akumulaci anorganických iontů a organických solutů v buňkách. To je tak zvaná osmoregulace.

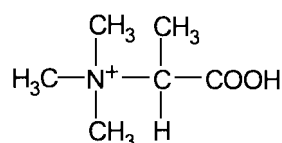


Obr. 32. Relativní změny průměru kmene v závislosti na čase. Kontrakce kmene v horní části (A) začíná o něco dříve než ve spodní části (B). Světlé pruhy – světlo, tmavé pruhy – tma.

Nejúčinnějším prostředkem snížení vodního potenciálu je nahromadění iontů a elektricky nabitých organických molekul solutu ve vakuole. Vakuola a cytoplasma ale musejí být v osmotické rovnováze a zvýšení koncentrace iontů v cytoplasmě není možné, neboť by narušilo konformaci a funkční stav makromolekul, zvláště bílkovin. Místo iontových solutů se v cytoplasmě hromadí elektricky nenabitě organické molekuly, které tam jsou syntetizovány. Jsou to tzv. **kompatibilní soluty**. U angiosperm jimi jsou aminokyselina (správněji iminokyselina) **prolin a kvartérní amoniové sloučeniny jako je betain** (glycinbetain). Tyto sloučeniny jsou odvozeny od amoniového iontu, ve kterém jsou čtyři atomy vodíku nahrazeny organickými skupinami:



betain (glycinbetain)



alaninbetain

**Celková adaptační úprava osmotického potenciálu** se v buňkách vyšších rostlin tedy uskutečňuje (1) akumulací anorganických iontů (někdy i organických solutů) ve vakuole a (2) akumulací kompatibilních solutů v cytoplasmě. Jak k této úpravě dochází? V plasmalemě existují **sensory turgorového tlaku**, které spouštějí syntézu a (nebo) akumulaci solutů v buňce, jestliže v důsledku ztráty vody došlo k významnějšímu poklesu turgoru.

### Rostliny na půdách slaných a suchých

Z půd slaných a suchých rostliny získávají vodu obtížně, a mohou vyschnout. Pro tato prostředí se u nich vyvinuly vlastnosti, které jim dovolují přežít. Například rostliny **slanomilné** (halofyta), mají silně vyvinutou osmoregulaci a sůl ze svého těla vylučují (viz Fyziologie stresu). Rostliny adaptované na život v suchém prostředí mají **zvláštní typ fotosyntézy** ( $C_4$  a CAM). K těmto suchomilným rostlinám patří tropické trávy a sukulenty (např. kaktusy a pryšce). Sukulenty svými mělkými kořeny velmi účinně absorbují povrchovou vodu a většinu přijaté vody ve svém těle ukládají. Jejich transpirace je omezená: kutikula je tlustá, průduchů je málo a u rostlin s fotosyntézou typu CAM se otvírají jen v noci. Při déletrvajícím suchu jsou jejich průduchy stále zavřené a oxid uhličitý uvolňovaný při respiraci je recyklován (znovu využit při fotosyntéze).

### Čerpání vody z hloubky

Některé rostliny vytvářejí pozoruhodně dlouhé kořeny a vodu čerpají z velké, například 30 metrové hloubky, ve které se teprve větví. Část kořene, která prochází suchou vrchní vrstvou půdy, je pokryta nepropustnou korkovou vrstvičkou. Příkladem takových rostlin jsou polopouštní stromové akácie.

### Vysychání semen

Semena na konci svého vývoje vysychají až na 10 nebo méně % vlhkosti. Při vysychání se v nich zvyšuje obsah fytohormonu kyseliny abscisové a to vede ke změnám, které přispívají k bezpečnému reverzibilnímu vyschnutí. Jednou z těchto změn je aktivace genu pro syntézu zvláštních vysoce hydrofilních bílkovin, která svým nízkým matricovým potenciálem (viz Vodní potenciál) působí jako ochrana proti nadměrné dehydrataci.