

# Vodní režim rostlin

- **Transpirace**
  - Energetická bilance listu
  - Fickovy zákony
  - Hraniční vrstva
  - Kutikula
  - Průduchy

## Energetická bilance listu

- Zdroje energie:
  - krátkovlnné sluneční záření
  - dlouhovlnné záření emitované oblohou a okolními předměty
- dopadající záření může být odraženo, absorbováno, nebo listem prochází (poměr podle vlnové délky)
- Energetická bilance:
- $SR_{net} + LR_{net} + C + \lambda E + M = 0$
- $SR_{net}$ ,  $LR_{net}$  - absorbované krátkovlnné a dlouhovlnné záření,  $C$  - transport tepla vedením (tok zjevného tepla),  $\lambda E$  - spotřeba tepla na výpar (tok latentního tepla),  $M$  - využití event. uvolnění energie při metabolismu
- Bowenův poměr = tok zjevného tepla/tok latentního tepla ( $C/\lambda E$ )

# Energetická bilance listu

*Ovlivnění energetické bilance rostlinou*

Absorpce slunečního záření - velikost listové plochy (LAI), postavení listů vůči dopadajícímu záření, kvalita listového povrchu, anatomie listu

Tok latentního tepla - transpirace

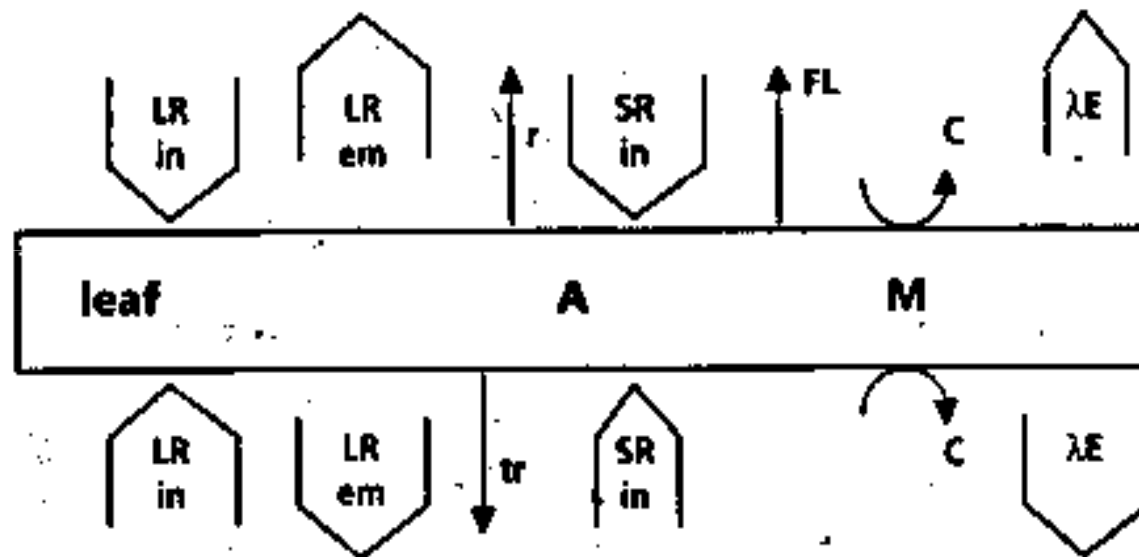


FIGURE 1: Schematic representation of the components of the energy balance of a leaf consisting of short-wave radiation (SR), long-wave radiation (LR), both incident (in) and emitted (em), convective heat transfer (C), and evaporative

heat loss ( $\lambda E$ ). Reflection ( $r$ ), transmission ( $tr$ ), and fluorescent emission (FL) are only given for SR incident on the upper side of the leaf. A and M are  $CO_2$ -assimilation and heat-producing metabolic processes, respectively.

## Penman-Montheitova rovnice

$$\lambda E = \frac{s R_{\text{net}} + \rho c (e_s - e)/r_a}{s + \gamma [(r_a + r_s)/r_a]}$$

$\lambda E$  - tok latentního tepla

$s$  - změna tlaku vodní páry s teplotou,

$R_{\text{net}}$  - absorbované záření,

$\rho$  - hustota,

$c$  - specifické teplo,

$e_s - e$  - rozdíl mezi nasyc. a aktuálním tlakem vodní páry,

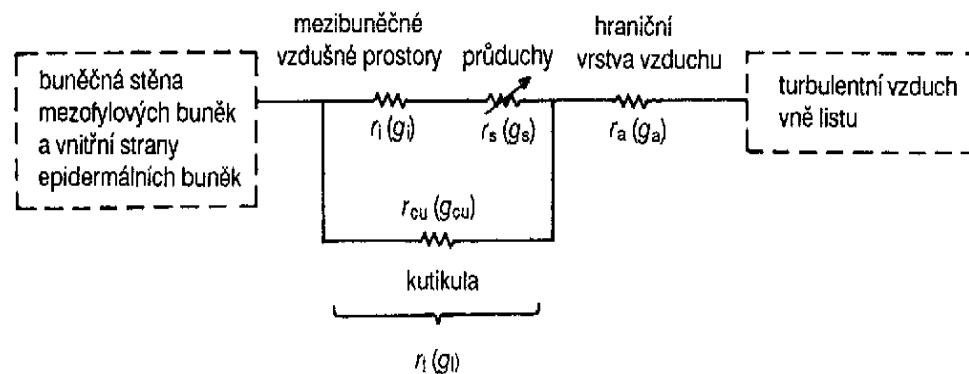
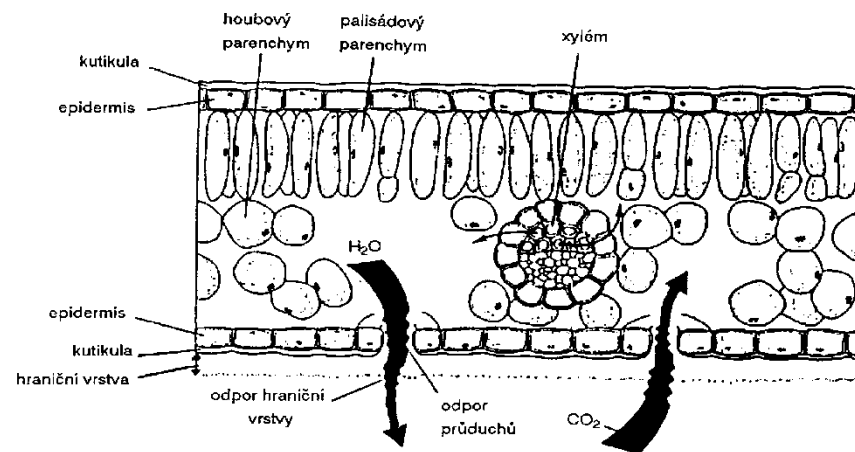
$\gamma$  - psychrometrická konstanta,

$r_a$  - odpor hraniční vrstvy,

$r_s$  - odpor průduchů,

## Fickovy zákony

- 1. Fickův zákon:
- $\mathbf{J}_v = -\mathbf{D} (dc / dx)$
  
- 2. Fickův zákon:
- $dc / dt = - d\mathbf{J}_v / dx = \mathbf{D} (d^2c / dx^2)$
  
- $J_v$  - rychlost transportu,  $D$  - difuzní koeficient,  $dc/dx$  - gradient koncentrace,
- $t$  - čas
- Uplatnění: podprůduchové štěrby, průduchy, hraniční vrstva vzduchu

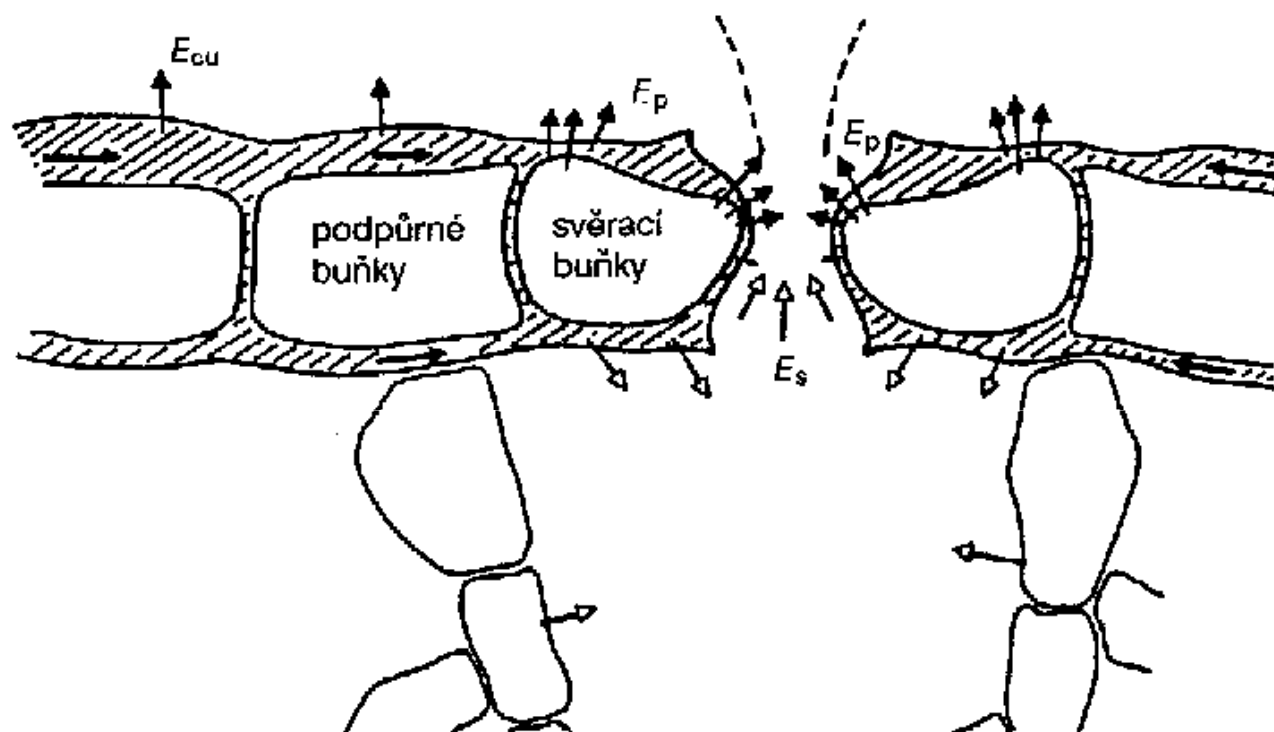


Obr. 2.29 Dráha vodní páry ven z listu v podobě analogické elektrického obvodu. Buněčná stěna představuje „zdroj“, atmosféra „spotřebič“. Průduchy jsou analogií regulovatelného odporu zapojeného paralelně s konstantním odporem kutikuly a v sérii s odpory hraniční vrstvy a mezibuněčných prostorů. Hodnoty průduchového odporu  $r_s$  se pohybují v jednotkách  $s\ cm^{-1}$ , hodnoty kutikulárního odporu  $r_{cu}$  v desítkách  $s\ cm^{-1}$  (od 30 do 100). (Podle Nobela 1991.)

## Rychlost transpirace

- $E = g_l \Delta c$
- $E$  - rychlost transpirace [ $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ] nebo [ $\text{g m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ]
- $g_l$  - vodivost listu ( $g_l = -D$ ) [ $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ] nebo [ $\text{m s}^{-1}$ ]
- $\Delta c$  - rozdíl koncentrace vodní páry mezi vnějším vzduchem podprůduchovými dutinami ( $dc/dx$ ) [ $\text{mmol mol}^{-1}$ ]
- $g_l = g_s + g_c$
- $1/g_l = 1/g_a + 1/g_s + 1/g_i$
- $g_s$  - vodivost průduchů,  $g_c$  - vodivost kutikuly,
- $g_a$  - vodivost hraniční vrstvy vzduchu,  $g_i$  - vodivost uvnitř listu
- $g = 1/r$
- Transport v jednotlivých částech rostliny, nebo i jednotlivých tkáních, řazení seriové (sčítají se odpory) nebo paralelní (sčítají se vodivosti)

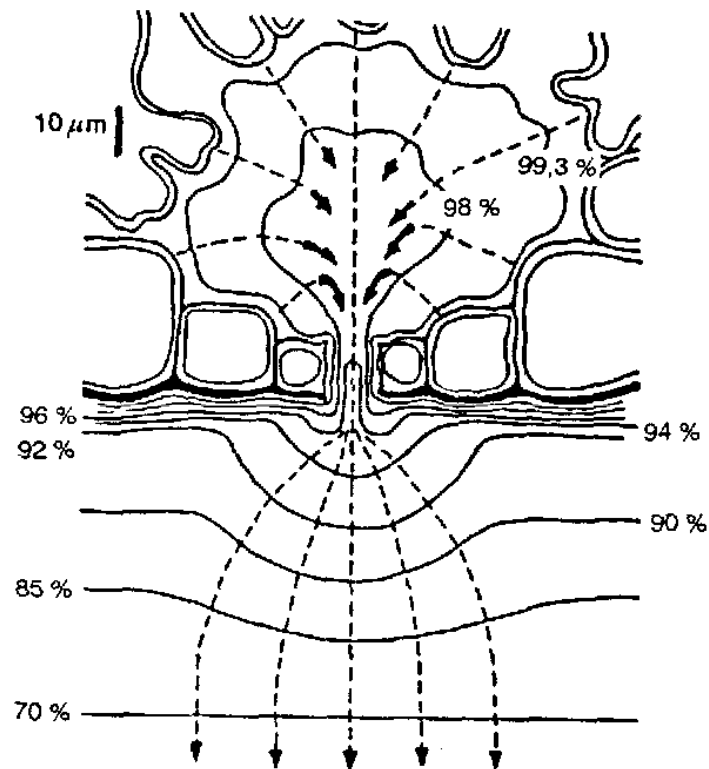
## Transpirace stomatální, kutikulární a peristomatální



Obr. 2.28 Schematické znázornění míst výparu v listu a rozdělení toku vodní páry na průduchovou transpiraci  $E_s$ , peristomatální transpiraci  $E_p$  a kutikulární transpiraci  $E_{cu}$ .



## Koncentrace vodní páry



Obr. 2.26 Izočáry relativní vlhkosti v prostoru podprůduchové dutiny, průduchového póru a hraniční vrstvy vzduchu nad listem (plná čára). Tok vodní páry je naznačen čárkovanou čarou s šipkami jako vektor směřující po spádu gradientu vlhkosti. (Podle Weyerse a Meidnera 1990.)

koncentrace vodní páry

v podprůduchových dutinách ( $c_1$ ):

$$c_1 = c_s e^{\psi_w(V_w/RT)}$$

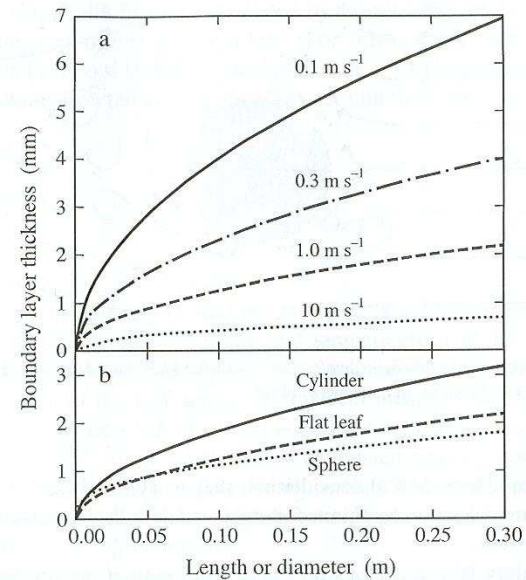
$c_s$  - saturační koncentrace,

$\psi_w$  - vodní potenciál listu

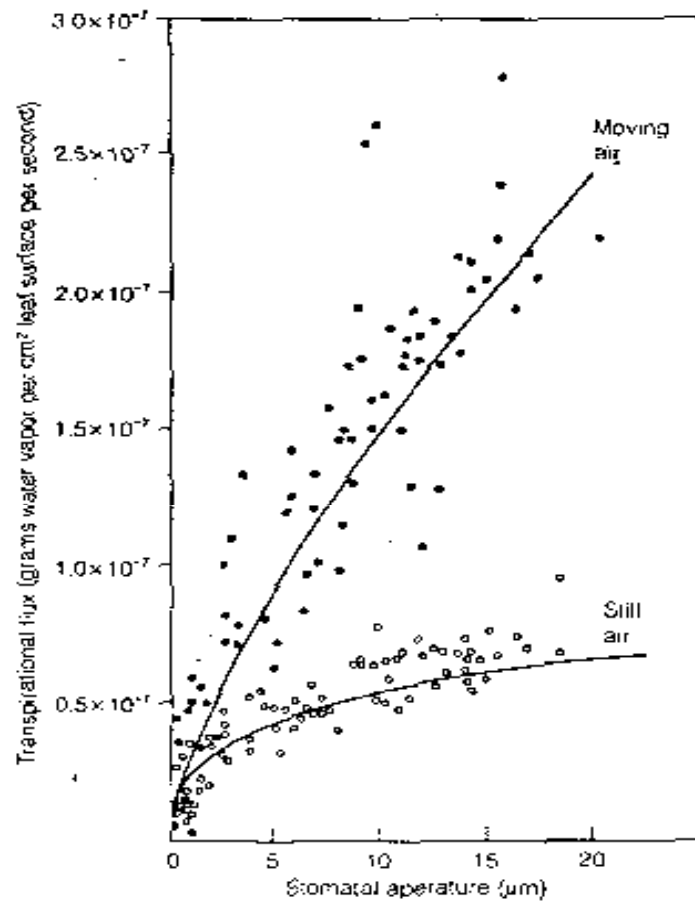
Rozdíly v koncentracích vodní páry uvnitř listu a na jeho povrchu

## Hraniční vrstva vzduchu

- tloušťka ( $d_a$ ) závisí na rychlosti větru, tvaru listu a drsnosti povrchu, přítomnosti a morfologii trichomů (0,01 - 1 mm)
- $d_a = 4 \sqrt{L/v}$
- L - délka listu ve směru proudění,
- v - rychlost větru



- i. Mean thickness of the air boundary layer adjacent to a flat leaf at various wind speeds indicated next to the curves (a) and adjacent to objects of three different geometries at a wind speed of 1 m s<sup>-1</sup> (b). The length for a flat leaf represents the mean distance across it in the direction of the wind; the diameter is used for the bluff bodies represented by cylinders and spheres. Note that 1.0 m s<sup>-1</sup> = 3.6 km h<sup>-1</sup> = 2.2 mile h<sup>-1</sup>.



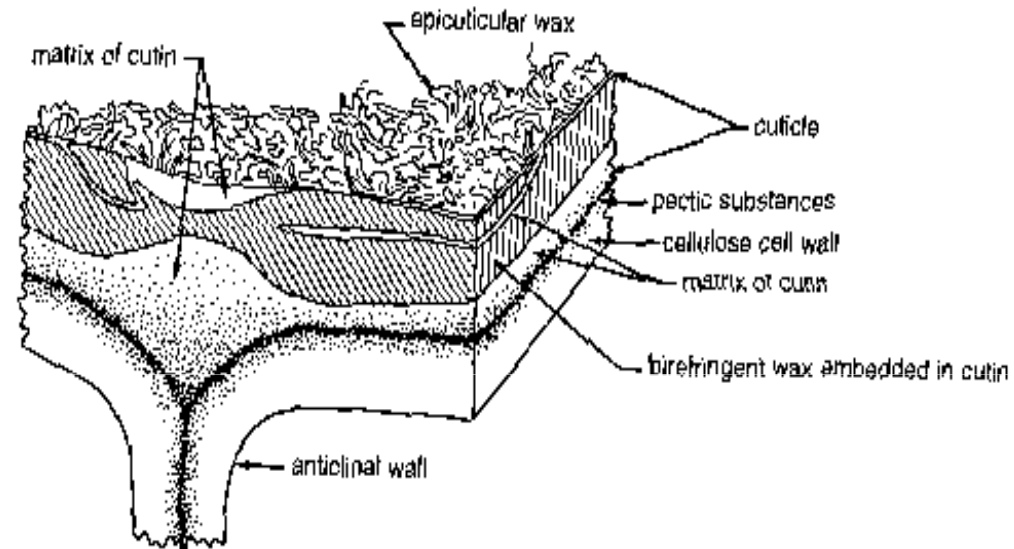
**FIGURE 4.11.** Dependence of transpiration flux on the stomatal aperture of zebra plant (*Zebra pendula*) in still air and in moving air. The boundary layer is larger and more rate-limiting in still air than in moving air. As a result, the stomatal aperture has less control over transpiration in still air. (From Bange, 1953.)

- Závislost rychlosti transpirace na otevřenosti průduchů je výrazně ovlivněna rychlostí větru, tedy tloušťkou hraniční vrstvy

## Kutikula

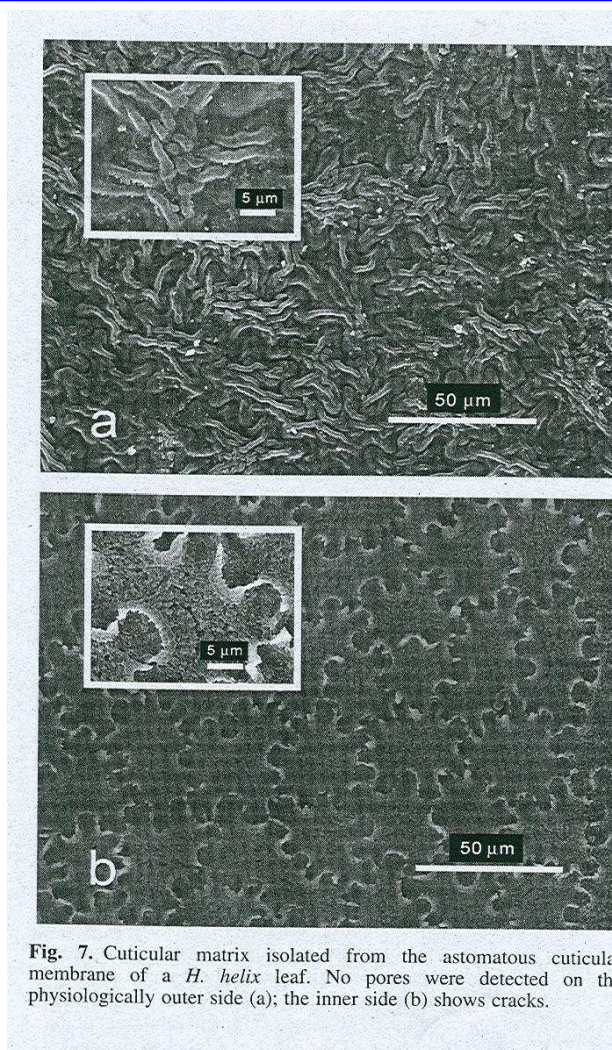
- Kutikula se vytvořila jako adaptace k suchému prostředí
- Složení a struktura: vrchní vrstva buněčné stěny epidermis je impregnována kutinem, na povrchu dále vosky (epikutikulární nebo endokutikulární).
- Vodivost kutikuly pro vodu je 1.7 - 28.6 % vodivosti průduchů. Vodivost pro CO<sub>2</sub> je jenom asi 6 % vodivosti pro vodu.
- Větší význam v době když průduchy jsou méně otevřené.
- Vodivost kutikuly je závislá na druhu rostlin, stáří a podmínkách. Velmi nízká u druhů adaptovaných k suchu a naopak vysoká u rostlin *in vitro*. Snižuje se při dehydrataci. Zvyšuje se u starých listů.

## Struktura epidermis listů



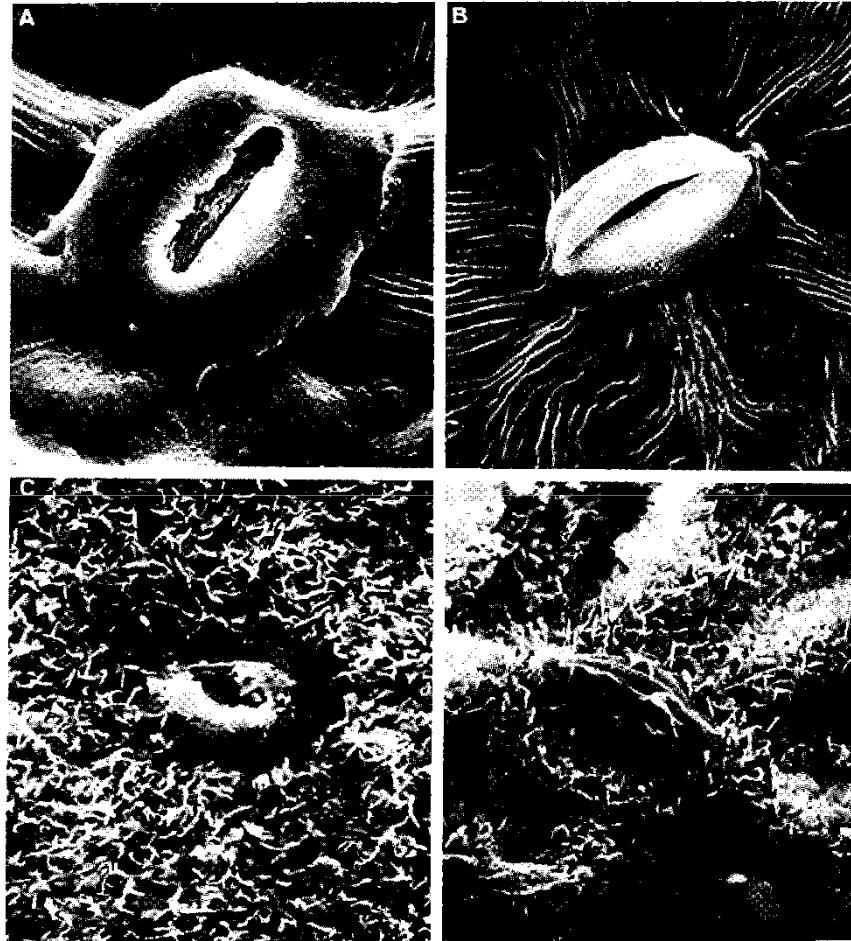
**FIGURE 2.6.** Diagram of the outer cell wall of the upper epidermis of a pear leaf showing details of cuticle and wax. From Norris and Bukovac (1968).

## Kutikulární matrix



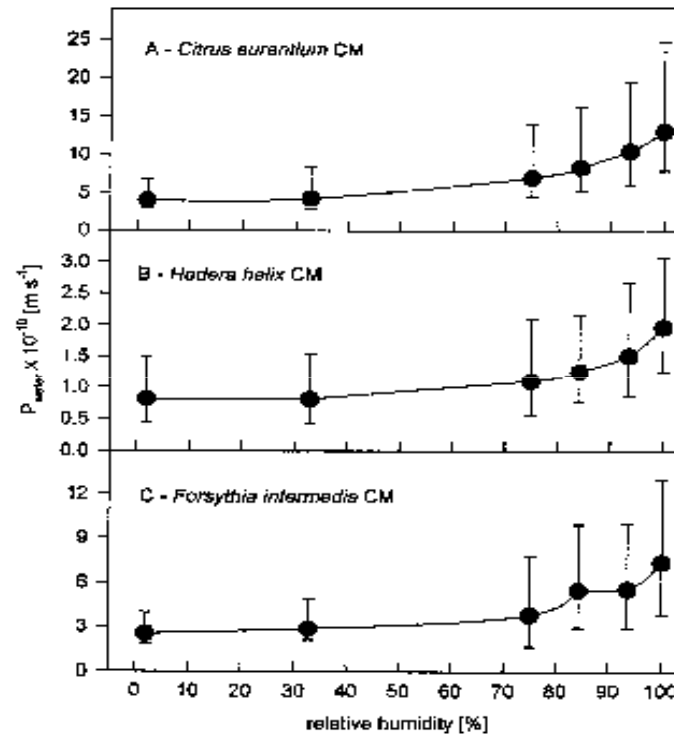
**Fig. 7.** Cuticular matrix isolated from the astomatous cuticular membrane of a *H. helix* leaf. No pores were detected on the physiologically outer side (a); the inner side (b) shows cracks.

## Uspořádání kutikulárních vosků na povrchu epidermis (u jilmu, jasanu, javoru a zmarliky)



**FIGURE 8.4.** Variations in leaf waxes of broad-leaved trees: (A) American elm ( $\times 2000$ ), (B) white ash ( $\times 2000$ ), (C) sugar maple ( $\times 2000$ ), and (D) eastern redbud ( $\times 2000$ ). Photos by W. J. Davies.

## Permeabilita kutikuly různých rostlin a její ovlivnění vlhkostí vzduchu

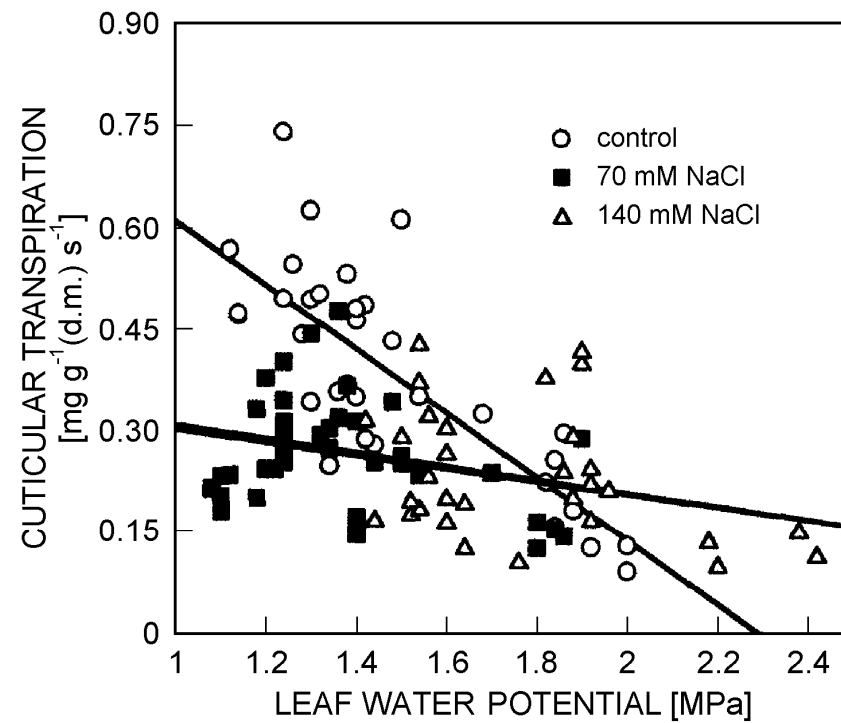


**Fig. 7** Water permeances  $P$  ( $\text{m s}^{-1}$ ) of isolated CMs of *Citrus aurantium* (A), *Hedera helix* (B) and *Forsythia intermedia* (C) at different external air humidities. **A** Mean response of  $P$  of 15 *C. aurantium* CMs to increasing air humidity. **B** Mean response of  $P$  of 15 *H. helix* CMs to increasing air humidity. **C** Mean response of  $P$  of 15 *F. intermedia* CMs to increasing air humidity. Error bars represent 95% confidence intervals



## Kutikulární transpirace - vliv vodního potenciálu listu a NaCl

Závislost kutikulární transpirace na vodním potenciálu listu *Lotus creticus creticus* pěstovaného při různé koncentraci NaCl



## Průduchy

Otvory průduchů asi 1 % plochy listu, přesto výdej vody odpovídá výparu z volné hladiny.

U játrovek a mechorostů nepohyblivé, u ostatních vyšších rostlin v podstatě dvou typů "ledvinovitý" a "činkovitý".

Vývoj průduchů v průběhu ontogeneze listu

Hustota průduchů 20 - 2 000 mm<sup>-2</sup>, velikost, rozložení na adaxiální a abaxiální epidermis – amfistomatické, hypostomatické a epistomatické listy

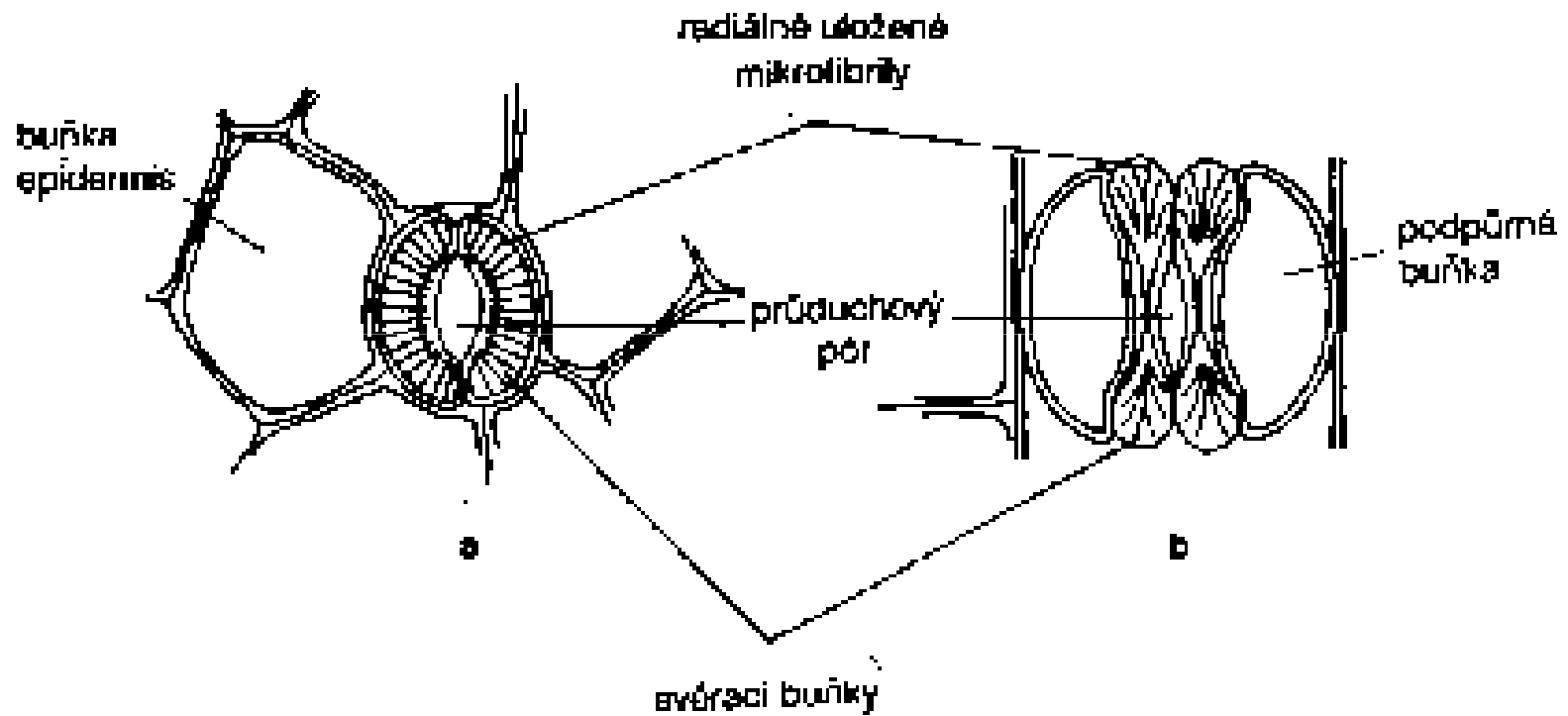
Příklady ad/ab: pšenice 33/14, kukuřice 48/52, oves - 25/23, slunečnice 85/156, rajče 12/130, jabloň 0/235

Slunné/stinné listy : buk 113/416, habr 170/365

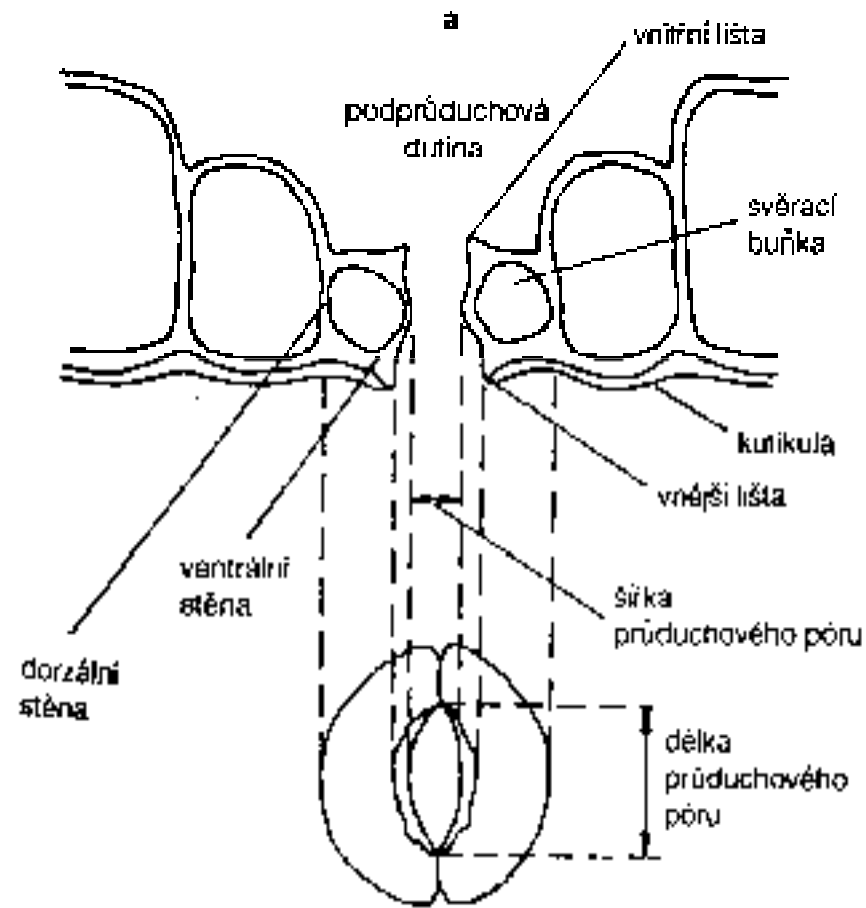
Heterogenita v rámci jednoho listu

„Stomatal patchiness“

Uspořádání mikrofibril v buněčné stěně svěracích buněk ledvinovitého a  
činkovitého typu průduchů



Příčný řez ledvinovitými svěracími a podpůrnými buňkami a jejich průmět do plochy



## Ontogeneze průduchů u *Arabidopsis*

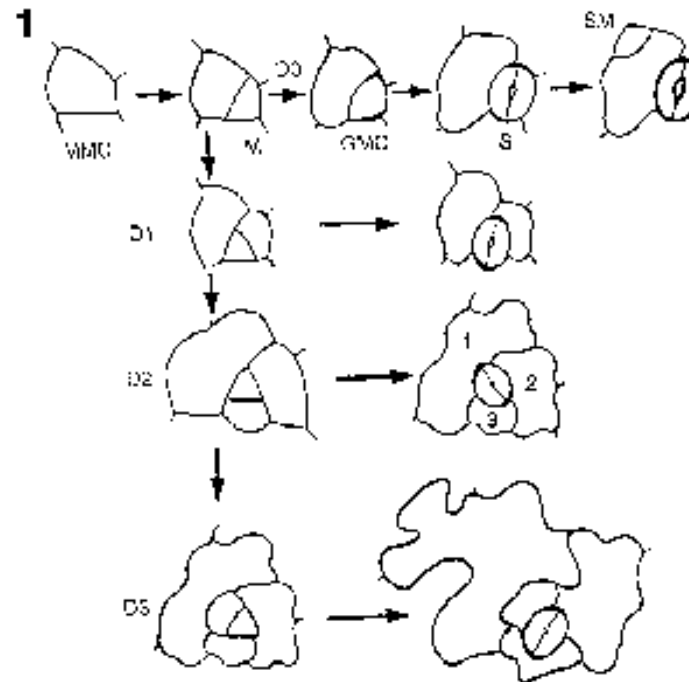


Fig.1. Summary of key cell types and some of the patterns of divisions in stomatal initiation and development in *Arabidopsis* leaves. Asymmetric division of meristemoid mother cell (MMC) produces a meristemoid (M), which converts into a guard mother cell (GMC). A symmetrical division of the GMC connecting to end wall thickenings produces two guard cells forming the stoma (S). The meristemoid may divide asymmetrically one to three times (D1 to D3) before converting into a GMC, but this conversion also appears to occur without a division of the meristemoid (D0). Some stomatal complexes are anisocytic with three neighbor cells of different sizes (D2, at right, cells numbered 1-3). Neighbor cells can also divide asymmetrically producing a satellite meristemoid (SM).

Ontogeneze průduchů u kukuřice (SMC – stomatal mother cell, ICSR – intervening cell of the stomatal row, Giannoutsou *et al.* 2011)

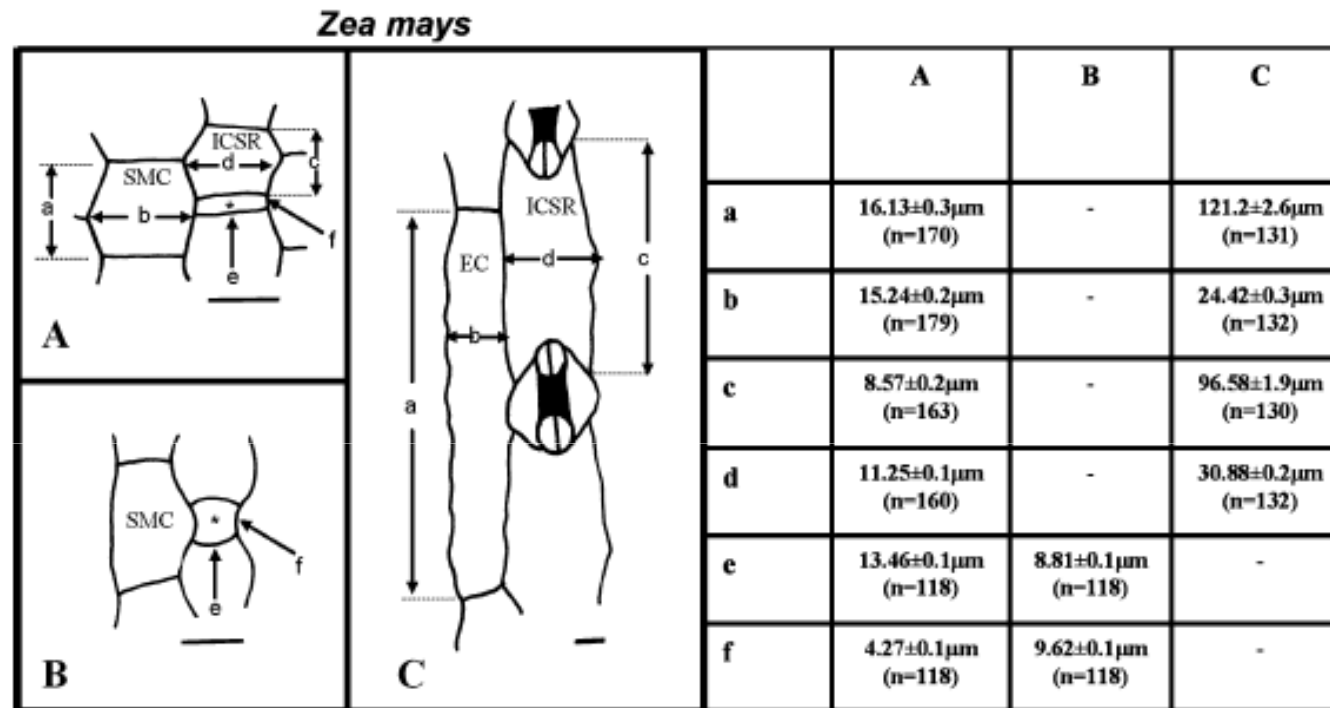
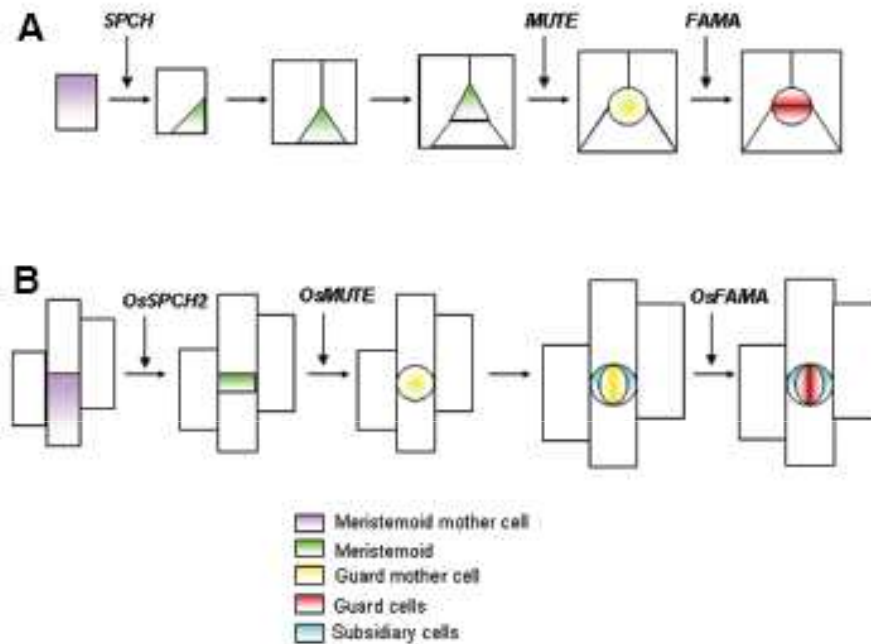


Fig. 2 Diagrams displaying the length (*a*, *c*, *f*) and the width (*b*, *d*, *e*) of SMCs, GMCs, and ICSRs in successive developmental stages of *Z. mays* protoderm. The cells of this figure, as well as the ones of Fig. 5, have been drawn using a light microscope equipped with a camera

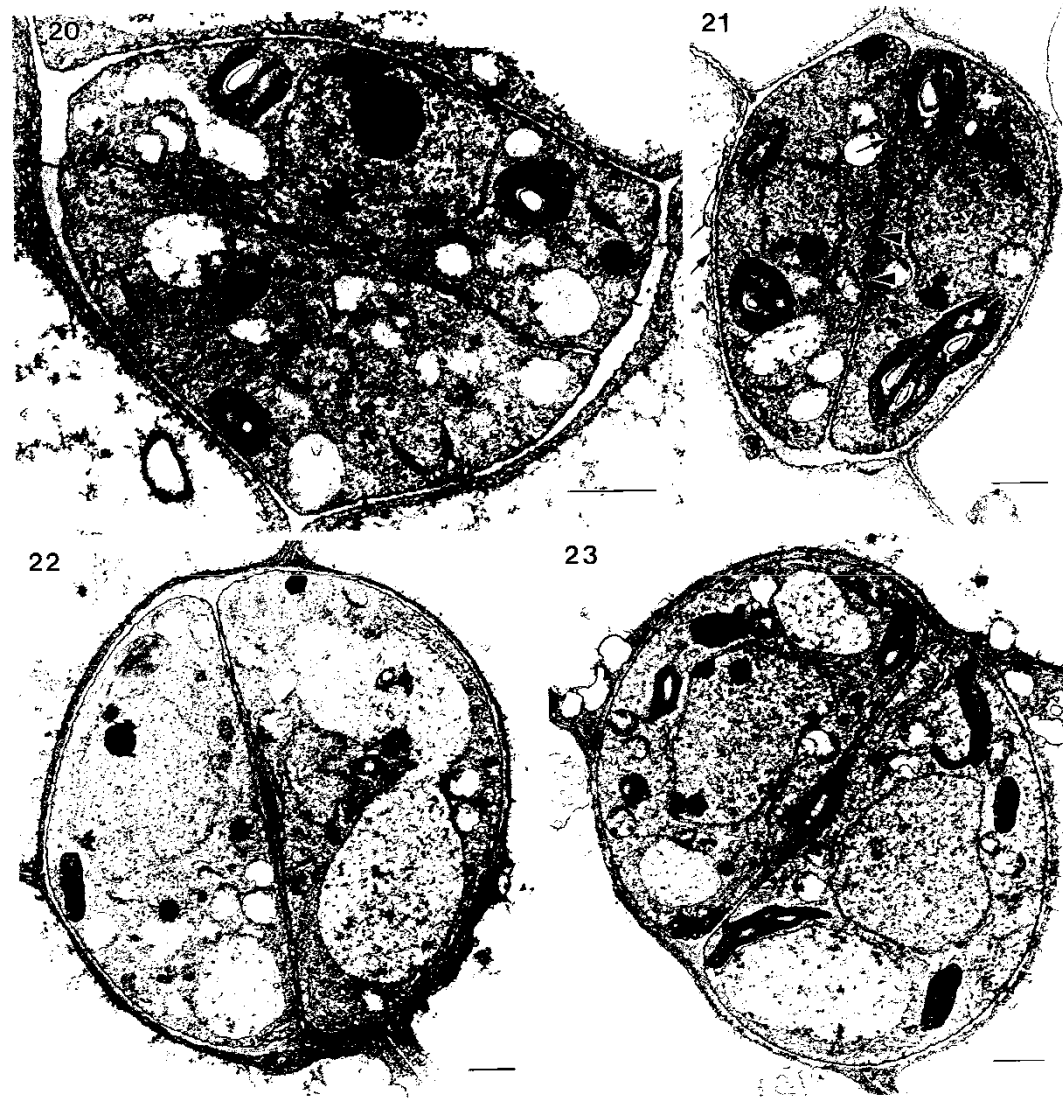
lucida. **a** Protodermal region with young GMCs, **b** protodermal region with GMCs capable of induction, **c** protodermal region with mature stomatal complexes. *n* The number of measurements. *Scale bars* 10 µm

## Ontogeneze průduchů u *Arabidopsis* a rýže (úloha jednotlivých genů, Serna 2011)



**Fig. 2. Stomatal development and *bHLH* genes.** (A) Arabidopsis. SPEECHLESS (SPCH) initiates stomatal development by inducing the first asymmetric division, which gives rise to the first meristemoid. Two or three divisions after SPCH, MUTE represses the stem cell character of meristemoids and induces guard mother cell formation. FAMA then drives the symmetric division that gives rise to the two guard cells. (B) Rice. OsSPCH2 regulates the first asymmetric cell division in the stomatal lineage, which produces a meristemoid. Immediately afterwards, OsMUTE represses the stem cell character of the meristemoid and triggers guard mother cell differentiation. Consequently, meristemoids do not manifest stem cell properties. The lateral neighbors of the guard mother cell then divide asymmetrically to form stomatal subsidiary cells. Finally, OsFAMA causes the guard mother cell to divide, producing two guard cells. Adapted from (Serna, 2007; Liu et al., 2009).

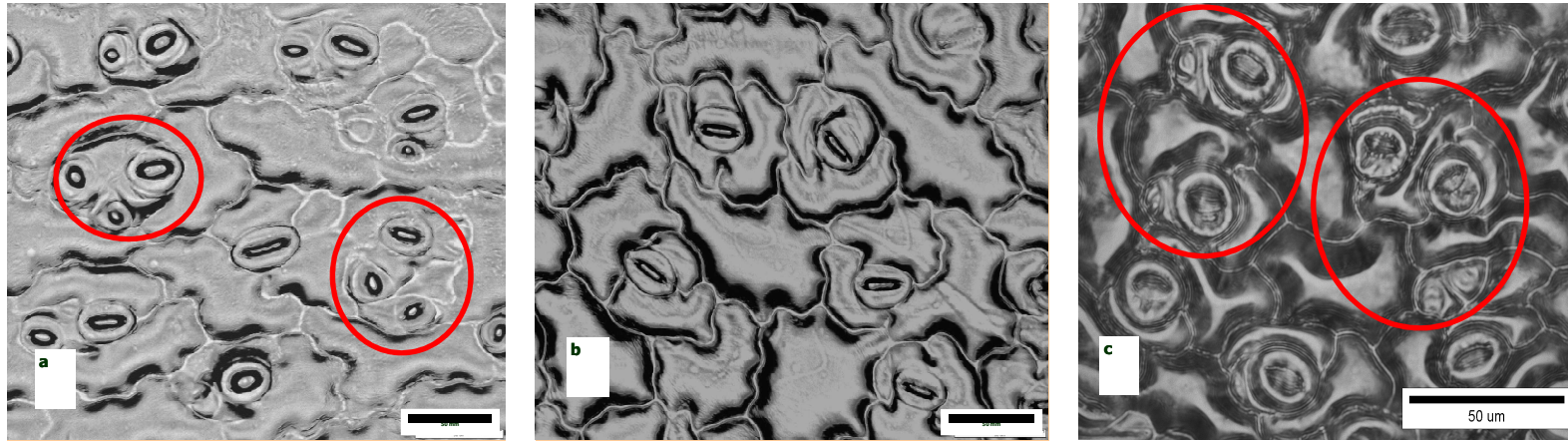
## Vývoj ultrastruktury



Figs. 20-23. Stages of stomatal development. 20. Late stage of GMC cytokinesis, as in Fig. 19. 21. Beginning of swelling of future pore site, which has a middle lamella that is slightly electron-lucent in some regions (arrowheads). Note plasmodesmata (arrows) and starch accumulation. Bar = 1  $\mu$ m. 22. Lens-shaped pore site thickening along mid-length of ventral wall with electron-dense middle lamella. Note increased vacuolation and semicircular shape of guard cells. The wall thickenings formed in the GMC are still detectible. Bar = 1  $\mu$ m. 23. Pore separation. Bar = 1  $\mu$ m.



## Nepravidelné uspořádání průduchů

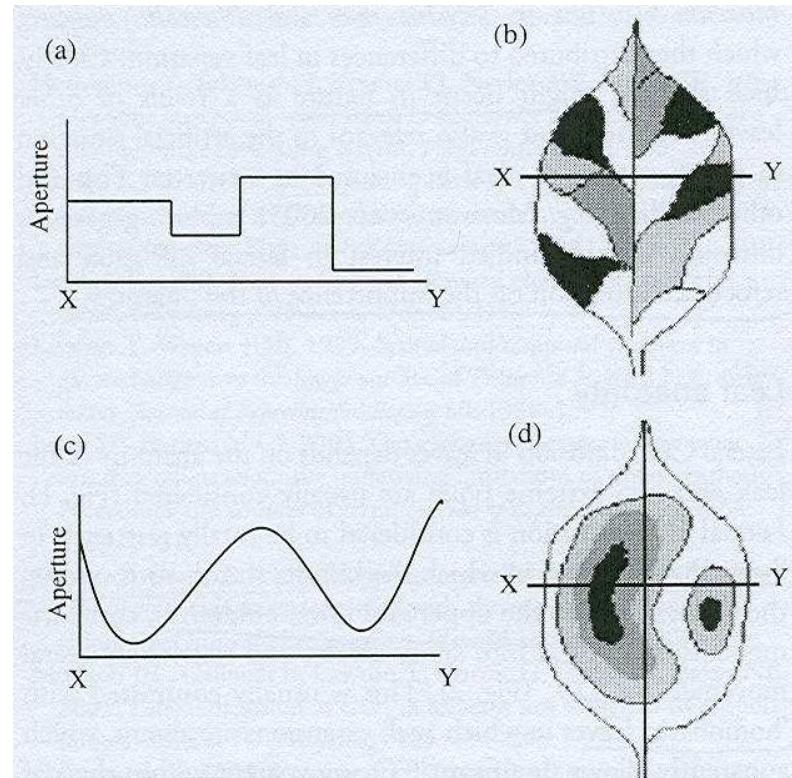


Stomata on leaves of *Lepidium sativum* grown in HelOx were often grouped in clusters of 2-4 (Fig. 1a) while those from NitOx were mostly separated by one pavement or subsidiary cell (Fig 1b). Stomatal clusters were formed also in absence of the inert gas component (helium or nitrogen) i.e. in plants grown under low vacuum conditions (Fig 1c).

Clustering was pronounced especially under high relative humidity (RH) of ambient atmosphere.

Santrůček *et al.* 2006

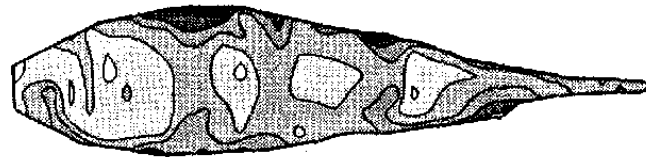
## Heterogenita průduchů na ploše listové čepele



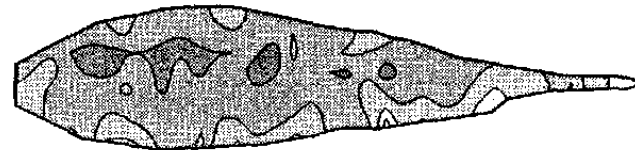
**Fig. 2** Diagrams illustrating possible transect and contour maps of different types of stomatal aperture heterogeneity. (a) Transect showing distinct patches in stomatal aperture; (b) leaf compartmentalisation into separate gas phases owing to vein bundle sheath extensions; (c) transect showing trends in stomatal aperture across a leaf; (d) contour map showing smooth trends in aperture owing to free gaseous movement permitted by the lack of vein extensions. Redrawn from Weyers & Lawson (1997).

# Heterogenita průduchů na ploše listové čepele u *Commelina communis*

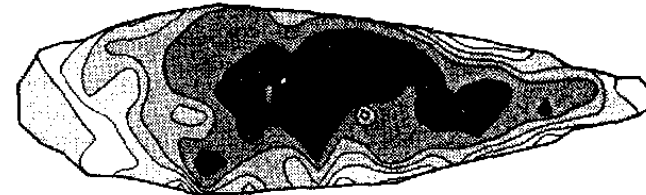
(a) Stomatal frequency



(b) Guard cell length



(c) Stomatal aperture

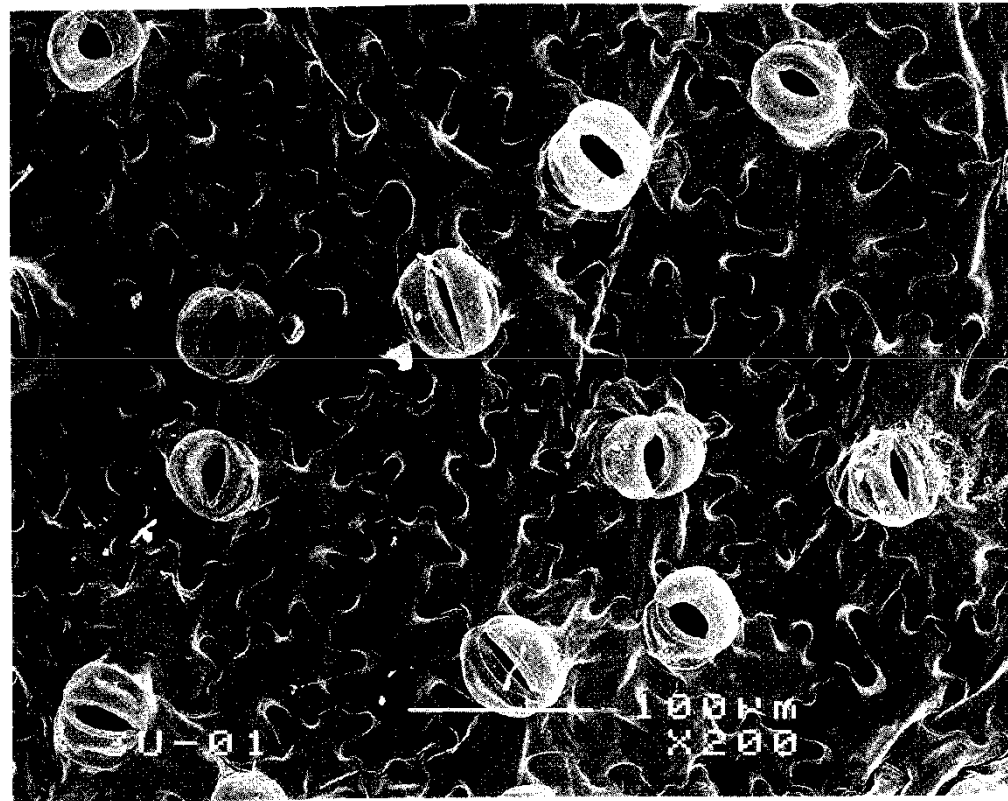


Key: units for contours and levels of shading used between contours



(a) Stomata $\text{mm}^{-2}$	30-35	35-40	40-45	45-50	50-55	55-60	65+
(b) $\mu\text{m}$		40-45	45-50	50-55	55-60	60+	
(c) $\mu\text{m}$	0-2	2-4	4-6	6-8	8-10	10-12	12-14

## Stomatal patchiness u *Nicotiana tabacum*



**Figure 1** Spatial variation in stomatal apertures over a microarea (about  $0.3 \times 0.5$  mm) of a tobacco (*Nicotiana tabacum*) leaf. (From Ref. 84.)

## Metody stanovení

- 1) *Gravimetrické metody stanovení spotřeby vody*
  - a) jednotlivých rostlin
  - b) porostů - lyzimetry
- 2) *Stanovení „transpiračních křivek“ pro rozlišení stomatální a kutikulární transpirace*
- 3) *Stanovení rychlosti transpirace měřením změn vlhkosti vzduchu v listové komoře*
- 4) *Výpočet rychlosti transpirace měřením transportu vody xylémem*
- 5) *Výpočet evapotranspirace z energetické bilance listu nebo rostliny*

## Metody stanovení

- 1) *Vodivost kutikuly*
- a) transport HDO, HTO izolovanou kutikulou nebo výřezy listu
- b) měření výdeje vody epidermis bez průduchů nebo se zavřenými průduchy
- c) měření výdeje vody při použití různých plynů (dusík, helium)
- 2) *Mikroskopické metody pro stanovení hustoty průduchů, tvaru, velikosti a otevřenosti*
- a) *in situ*
- b) otisky
- 3) *Porometry*
- a) difúzní
- b) vizkozní
- 4) *Součást měření výměny plynů*

Transpirační křivky u rostlin bramboru a tabáku pěstovaných *in vitro* a po převedení do *ex vitro* podmínek.

