

Vodní režim rostlin

- **Transport vody v xylemu**
 - Transport půda-rostlina-atmosféra
 - Kohezní teorie
 - Kavitace
 - Metody měření

Transport v systému půda-rostlina-atmosféra

- Hnací síla gradient vodního potenciálu, transport v jednotlivých částech rostlin:
- $\mathbf{J}_w = \mathbf{L}_{rr} \Delta\psi_{wrr} = \mathbf{L}_{rl} \Delta\psi_{wrl} = \mathbf{L}_s \Delta\psi_{ws} = \mathbf{L}_{ll} \Delta\psi_{wll} = \mathbf{L}_{lr} \Delta\psi_{wlr}$
- (původně spojován i s transportem vodní páry, ale v tomto případě se nejedná o hromadný tok, ale o difúzi; hnací silou je gradient vlhkosti nikoli vodního potenciálu)
- vztah mezi ψ_w a vlhkostí vzduchu: $\psi_w = (RT / V_w) \ln(e/e_s)$

Transport v xylemu a floemu

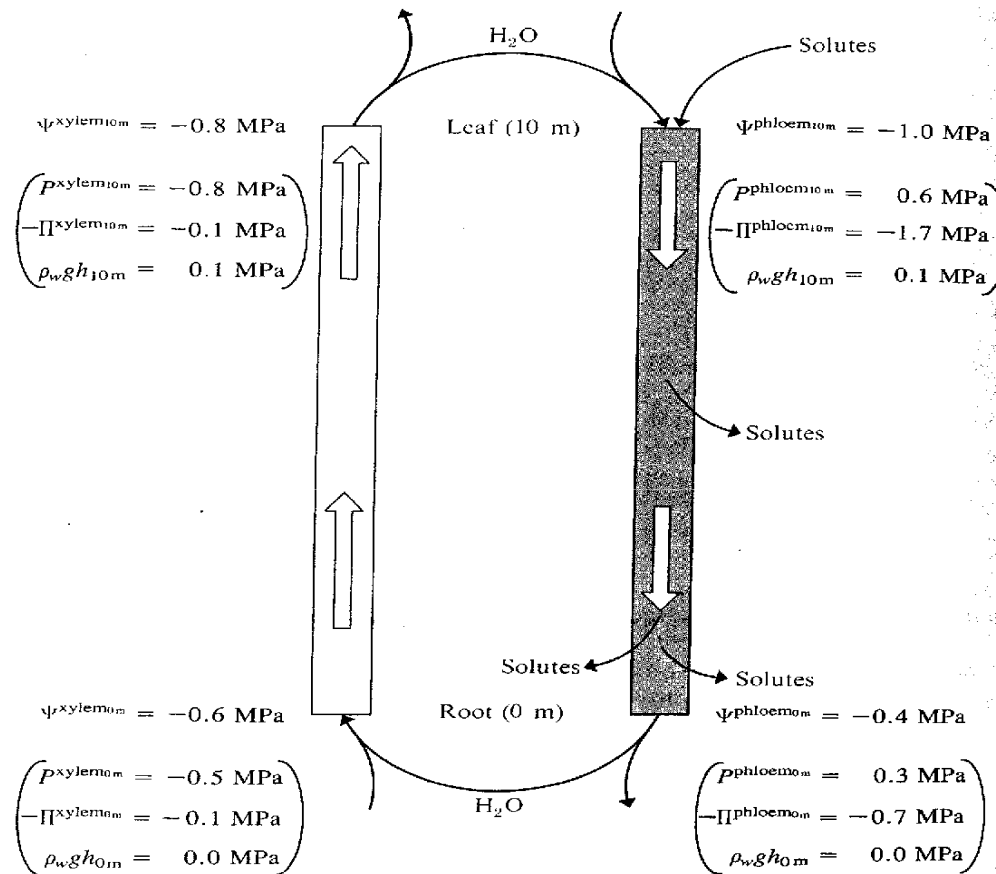


Figure 9-11. Idealized representation of xylem and phloem flow driven by gradients in hydrostatic pressure. Water enters and leaves the phloem by passively moving toward regions of lower water potential. The conducting cells of the xylem generally have a low and relatively constant osmotic pressure (here 0.1 MPa). Solutes either diffuse or are actively transported into and out of the sieve elements, leading to a decrease in the phloem osmotic pressure from 1.7 MPa in the leaf to 0.7 MPa in the root.

Úloha kapacit

- Denní chod rychlosti transpirace a absorpce vody - ukazuje využití zásobní vody a zpětné doplňování zásob
- $J_w = J_{wl} \pm J_{wc}$
 J_{wc} - transport vody ze zásob
- Radiální transport vody
- Objemové změny
- kmeny stromů, stonky, plody, závisí na druhu rostliny, stáří, podmínkách prostředí

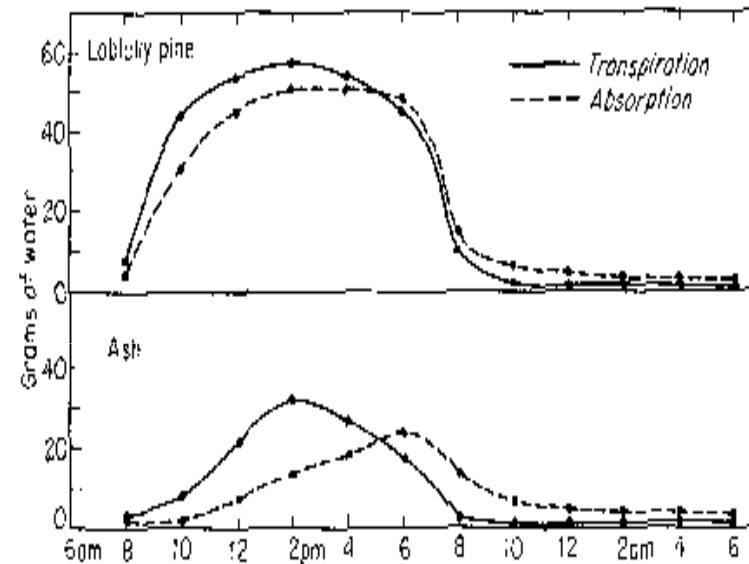
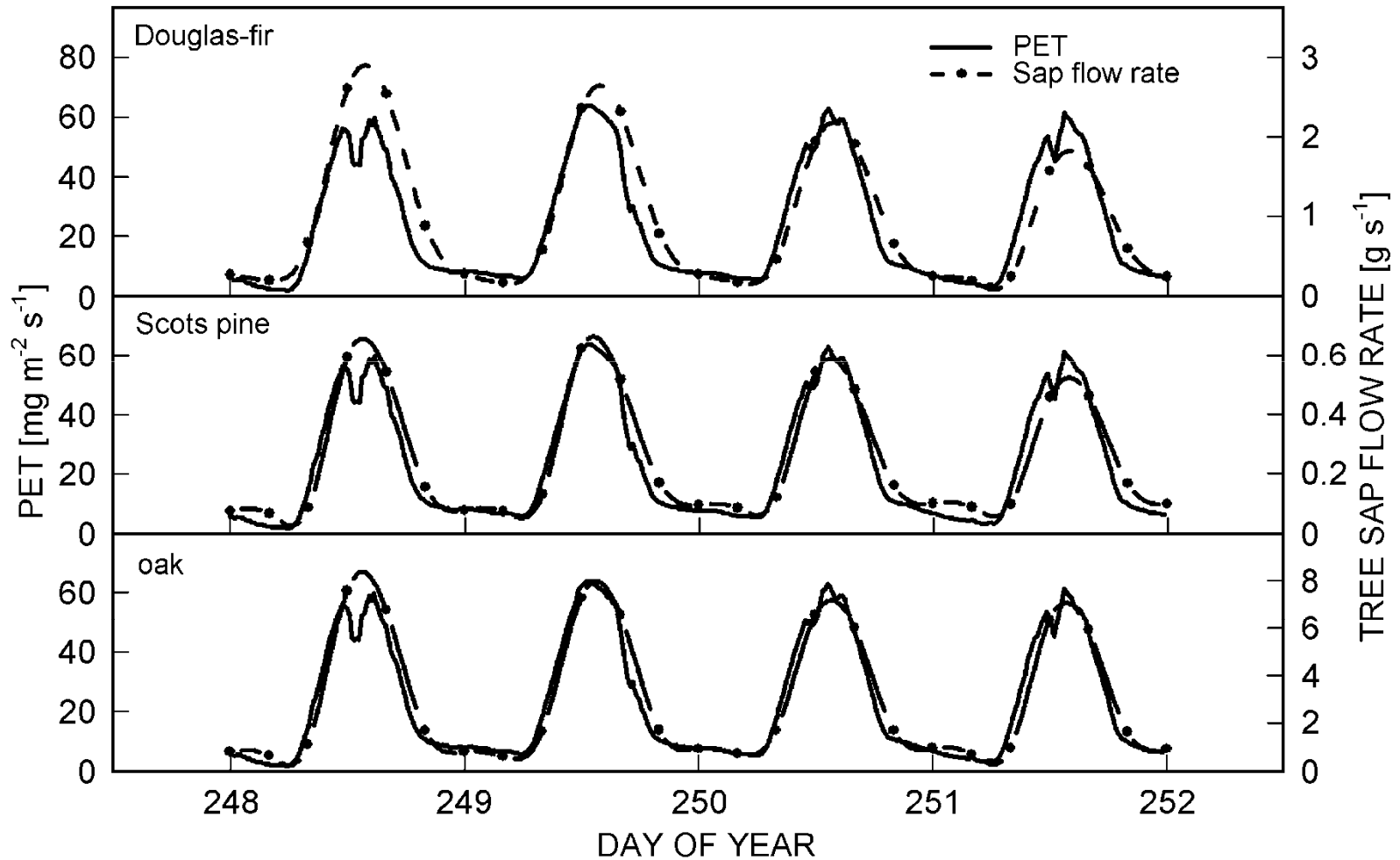


FIGURE 12.21. Relationship between water absorption and transpiration of white ash and loblolly pine. Note the lag between absorption and transpiration in both the morning and evening. From Kramer (1937).

Denní chod potenciální evapotranspirace (PET) a rychlosti transportu vody u douglasky, borovice a dubu během začínajícího sucha (Bequet *et al.* 2010)



Ovlivnění toku vody
ozářeností u různých
druhů rostlin:

Balizia elegans

Hymenolobium

mesoamericanum

Cecropia insignis

Lecythis ampla

Cecropia obtusifolia

Minquartia guianensis

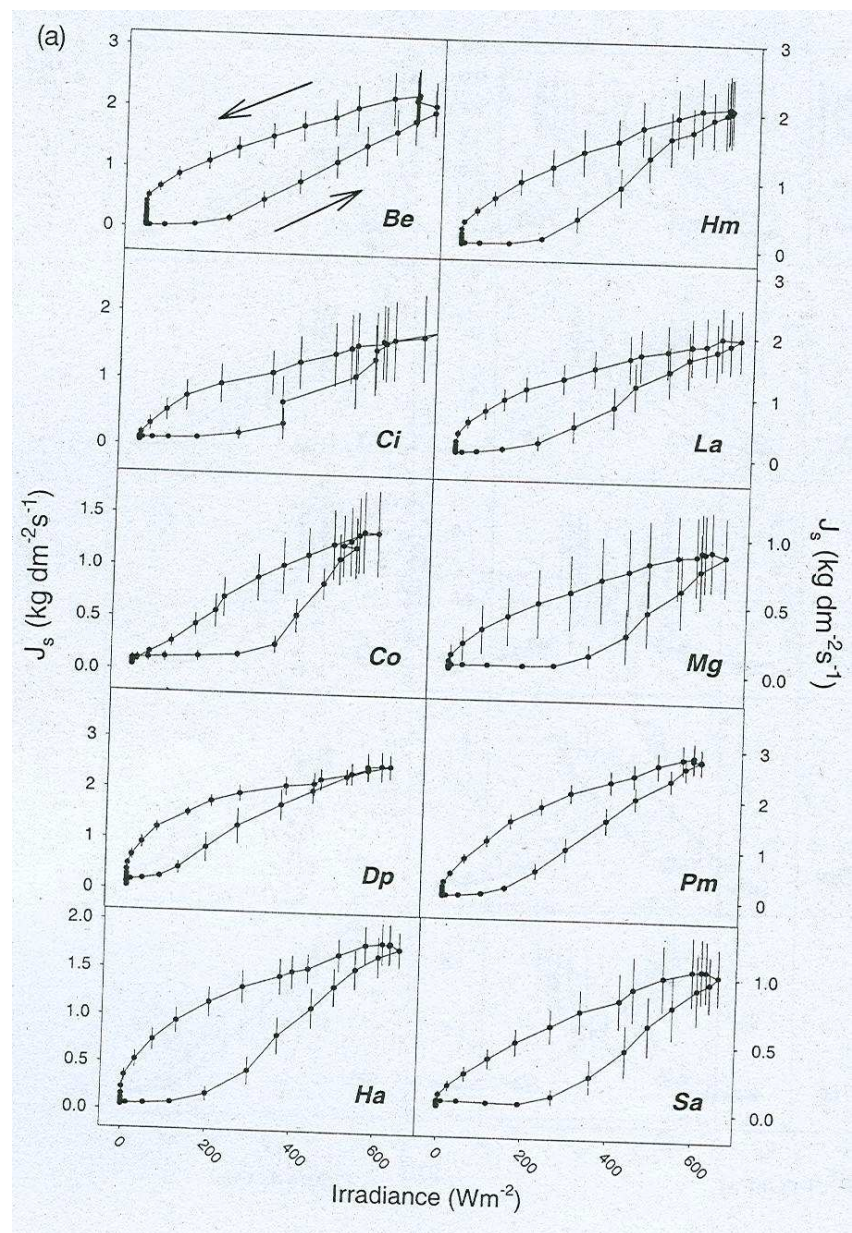
Dipteryx panamensis

Pentaclethra macroloba

Hyeronima alchorneoides

Simarouba amara

(O'Brien *et al.* 2004)



Transport v cévách kořenů, stonků a listů - transport v kapilárách

- Poiseuillův zákon
- $J_w = (\pi r^4 / 8 \eta) \times (-dP/dx)$
- J_w - transport vody v kapiláře, r - poloměr kapiláry, η - koeficient viskozity, dp/dx - gradient hydrostatického tlaku
- pro xylém stonku: $dP/dx \cong \Delta\psi_{ws}$; $\pi r^4 / 8 \eta \cong L_{ws}$
- vysoká vodivost (poloměr cév např. u kukuřice protoxylém 10 μm , primární metaxylém 20 μm , pozdní metaxylém 100 μm , jakmile vytvořeny cévy rychlost longitudinálního transportu na kratší vzdálenost většinou není limitující, rychlost transportu v určitém orgánu závisí na celkovém průměru vodivého pletiva
- viskozita je závislá na teplotě

Transport vody v různých místech na průřezu kmene v závislosti na anatomické stavbě

(Fernández *et al.* 2006)

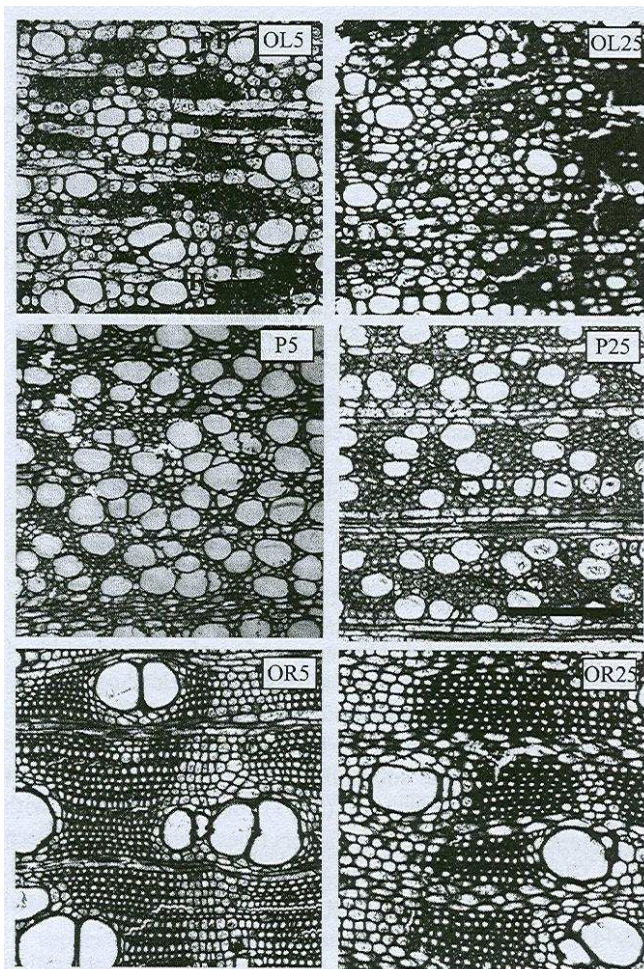


Figure 6. Transverse sections of olive (OL), plum (P) and orange (OR) wood at 5 and 25 mm below the cambium. Samples were taken from the south side of the trunk of one tree of each species growing next to the excised tree, and at the same height at which the heat pulse velocity probes were located (Table 1). Abbreviations: F = fiber; PP = paratracheal parenchyma; R = ray; and V = xylem vessel. Scale bar = 200 μm .

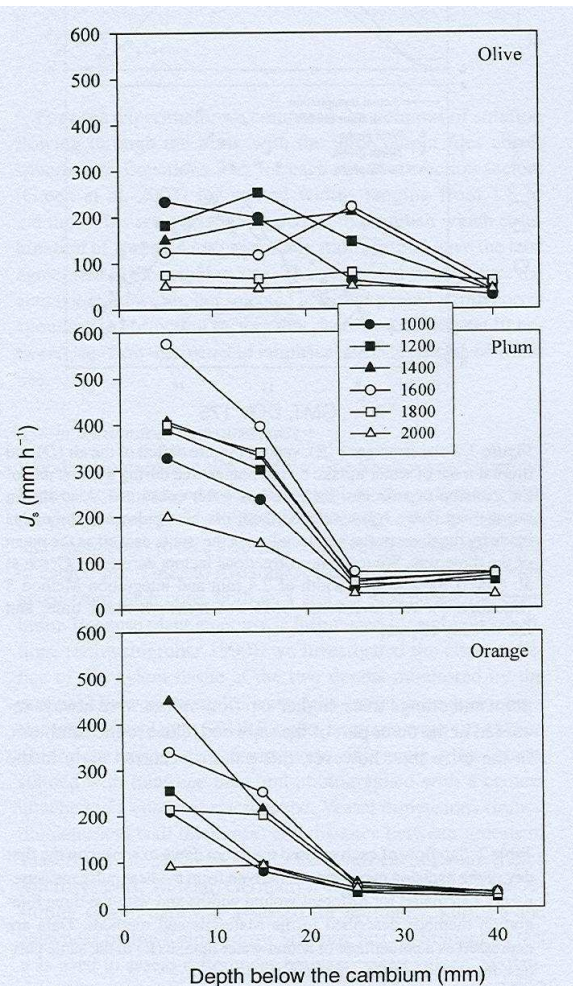


Figure 4. Profiles of sap flux density (J_s) for a single probe set in each excised tree, recorded at different times on the first day of the excision experiment. For each species, we chose the probe set for which estimated sap flow agreed best with actual water uptake, which was the west probe in all cases. See Table 1 for details on trunk diameters and probe locations.

Ovlivnění anatomické stavby listu čiroku zasolením

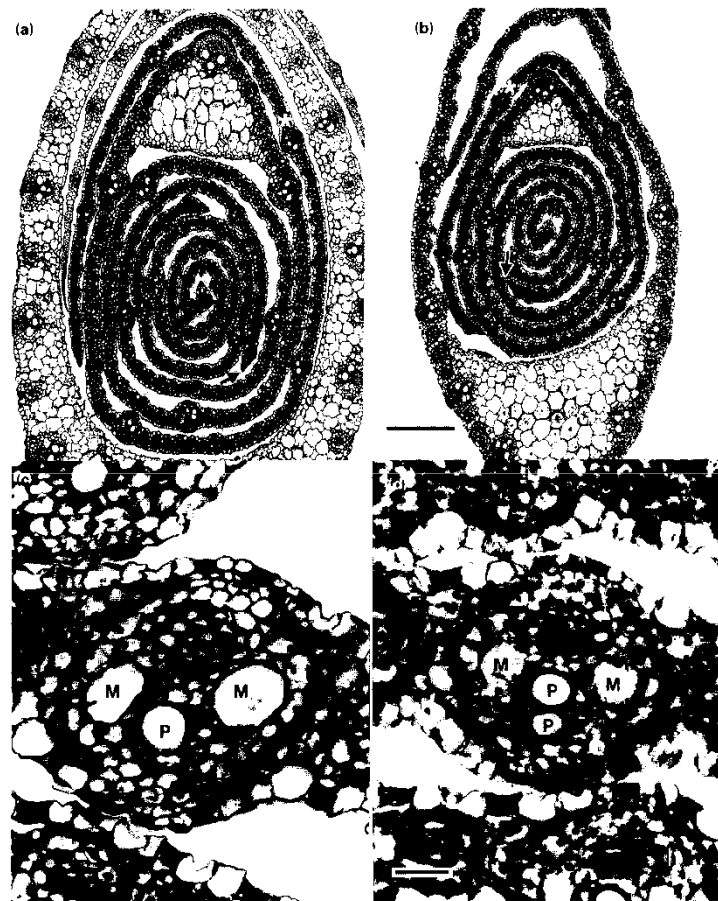
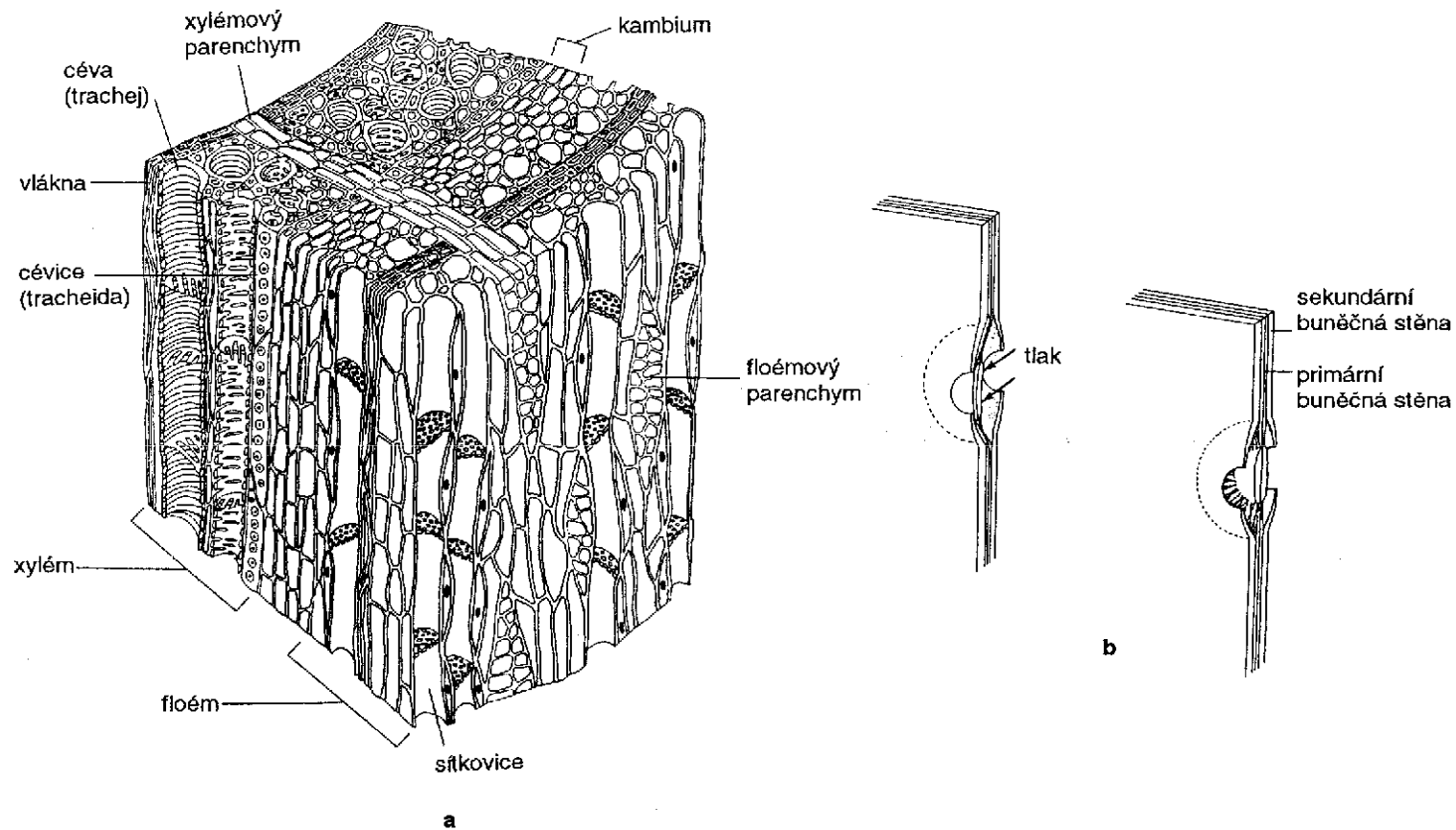
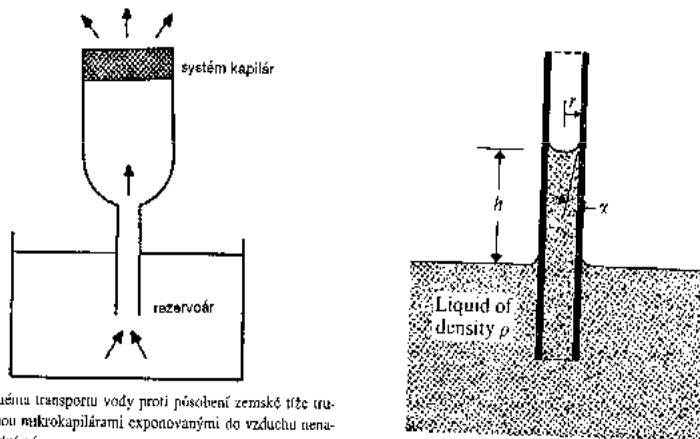
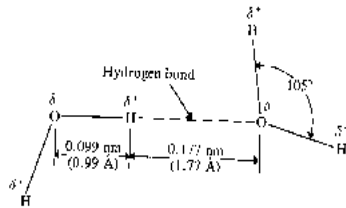


Fig. 1. Transverse sections of sorghum leaves 6 and 7 taken 13 mm from the base of leaf 6 (the region of highest growth rate in both treatments). (a) Control plant, (b) Salt-treated plant. (a) and (b) are presented at the same magnification; bar, 0.3 mm. Large arrows point to the inside edge of leaf 6, small arrows point to that of leaf 7. White asterisks, location of an outside lateral bundle 4 (O4). (c, d) Magnified view of the fourth lateral bundle on the outside edge of sorghum leaf 6 at 13 mm; bar, 25 μ m. (c) Control plant, (d) Salt-treated plant. M, metaxylem vessel; P, protoxylem vessel. The metaxylem vessels are immature (i.e. lignified secondary wall is absent in all four metaxylem cells).



Obr. 2.13 (a) Trojrozměrný (radiální, tangenciální a příčný) řez dřevitým stonkem dvouděložné rostliny s dělivým pletivem (kambiem) produkujícím dostředivě xylémové elementy (dřevo) a odstředivě buňky floému (lýko). Na cévách jsou schematicky znázorněny spirálovité ztlustliny sekundární buněčné stěny a otvůrky ve stěně (tečky a dvojtečky). Příčné přepážky cévních elementů jsou perforované. Průměr cév 40–100 μm až 500 μm , cévic 10–25 μm . (b) Schéma struktury a funkce dvojtečky ve stěně cévy: při vyrovnaných tlacích působících na stěnu z obou stran je dvojtečka průchozí pro kapalinu nebo plyn (vpravo); při rozdílu tlaků se otvor ve stěně uzavře (vlevo). (Podle Salisburyho a Rosse 1992.)

Kohezní teorie



Obr. 2.4 Schéma transportu vody proti působení zemské tíže trubicí ukončenou mikrokapilárami exponovanými do vzduchu nenasyceného vodní párou.

Fyzikální základy:

vodíkové můstky

→ povrchové napětí ($\sigma = 0.07 \text{ N m}^{-1}$ při $20 \text{ }^\circ\text{C}$);

→ kohese

→ adheze

kapilární elevace (adheze > kohese) nebo deprese (adheze < kohese)

$$h = (2\sigma \cos\alpha) / r\rho g$$

r - poloměr kapiláry, ρ - hustota, g - gravitace

cévy zakončeny systémem mikrokapilár o průměru $0.1 - 0.01 \text{ } \mu\text{m}$,

vodní sloupce však musí být kontinuální.

při transpiraci je voda nasávána

v cévách je tlak nižší než atmosferický ($\Psi_p < 0$).

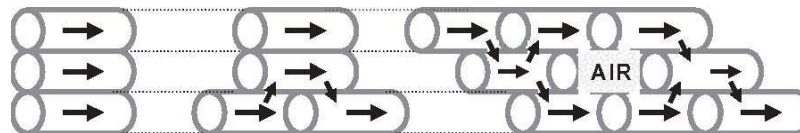
$$d\Psi_p / dx \cong 0,01 \text{ MPa m}^{-1}$$

Ψ_p se rychle mění při změně transpirace nebo změně absorpce vody

sloupce vody se prodlužují při růstu.

Přerušení kontinuálních vodních sloupců

- Kavítace - při vysoké transpiraci nebo při mrznutí a tání
- homogenní - při extrémním zvýšení podtlaku dochází k přeměně kapalné vody v páru
- heterogenní - bubliny plynů nasáté dvůrky v cévních stěnách (vzduch obsažený v mezibuněčných prostorech, CO₂ nebo O₂ vznikající při metabolismu)
- větší poloměr cév - vyšší vodivost, ale větší nebezpečí kavítace
- závisí též na vlastnostech cévních stěn
- vodní potenciál při kterém dochází ke kavítaci - Ψ_{cav} je druhově specifický a závislý na podmínkách prostředí



Kavitace - srovnání různých druhů rostlin (Lopez *et al.* 2005)

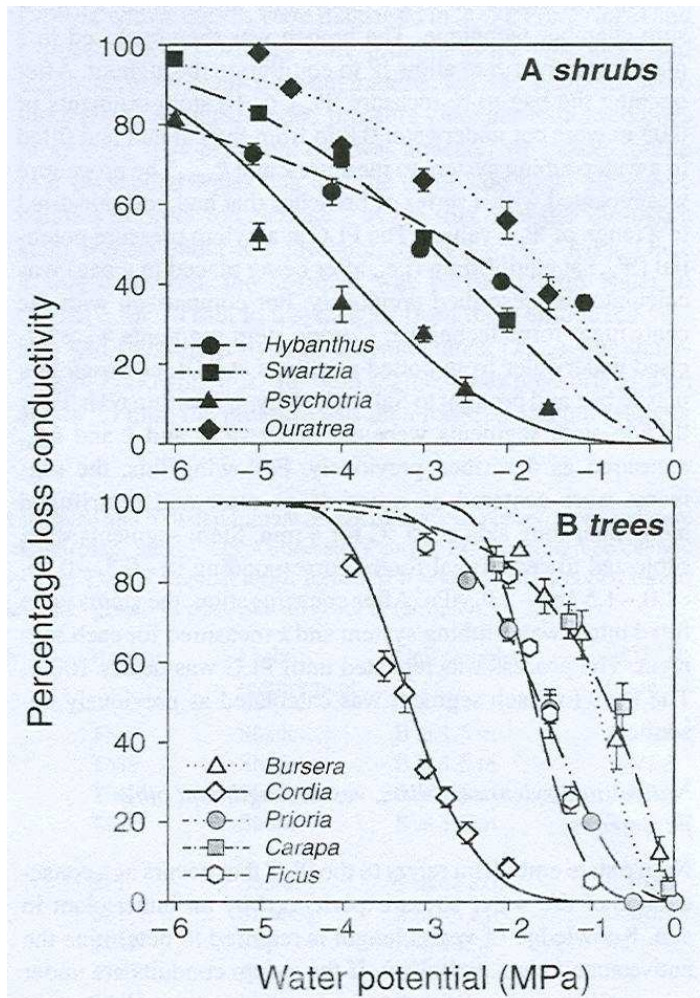


Figure 1. Vulnerability of xylem to cavitation in shrub (A) and tree (B) species, presented as the percentage loss of conductivity with decreasing xylem water potential. Gray symbols represent the two species from seasonally flooded forests. See Table 2 for comparisons of parameter estimates from the Weibull function fitting.

Kavitace - srovnání různých druhů rostlin

(*Platanus acerifolia*, *Acer platanoides*, *Populus fremontii*, *Gleditsia triacanthos*, *Quercus gambelii*, *Quercus rubra* - Bush et al. 2008)

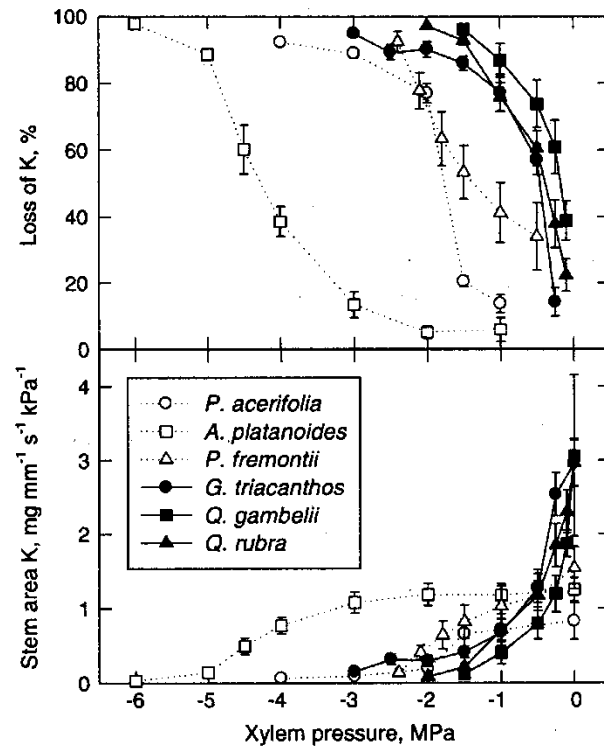


Fig. 7 The cavitation vulnerability of xylem (upper panel) and absolute stem area specific hydraulic conductance (lower panel) for diffuse-porous (open symbols) and ring-porous (closed symbols) species with increasing xylem tension

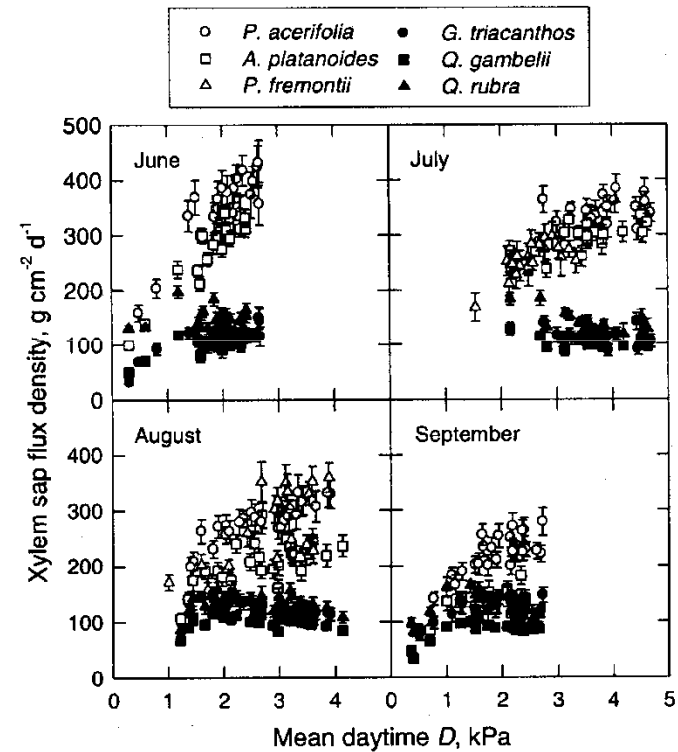


Fig. 5 Average daily sap flux density for diffuse-porous (open symbols) and ring-porous (closed symbols) species in response to average daytime D for June, July, August, and September

Aklimace k podmínkám prostředí (Holste *et al.* 2006)

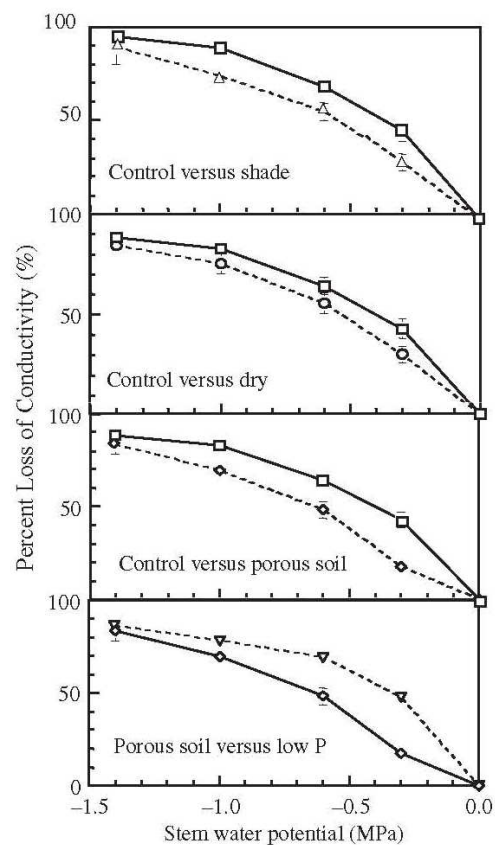


Figure 1. Effect of applied tension (in megapascals) on the per cent loss of conductivity (PLC) in *Phaseolus vulgaris* for 'control' (□), 'dry' (○), 'shade' (△), 'porous soil' (◇) and 'low P' (▽) treatments. Each point represents the mean (\pm SE, $n = 9$).

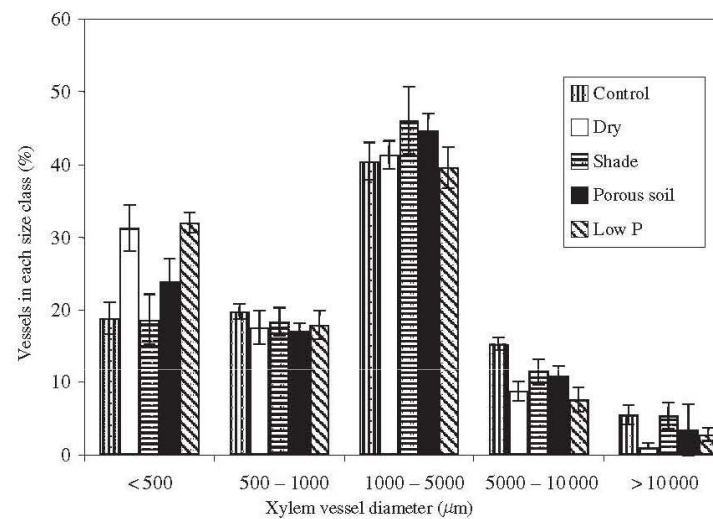


Figure 2. Average percentage of xylem vessels (\pm SE) in different size classes (ranging between <500 and $>10\,000$ μm in diameter) for *Phaseolus vulgaris*. For each treatment, all the vessels from seven to nine different stems were measured. There were ~ 50 – 150 vessels per stem. SE values are in parentheses.

Kavitace

- Ψ_{cav} není stejný ani v rámci jedné rostliny
- obvykle vyšší v periferních částech rostliny (řapíkách listů a v kořenech) než v centrálních částech (ve stoncích a kmenech)
- závisí na podmínkách prostředí - přizpůsobení suchu nebo zasolení
- Kavitace:
 - nereverzibilní - cévy vyřazené z funkce jsou nahrazovány novými cévami, letokruhy
 - reverzibilní po dlouhé době - význam kořenového vztlaku
 - reverzibilní krátkodobě - doplňování vody z okolního pletiva (parenchym, floém) - mechanismus nejasný, význam struktury pórů, aquaporinů, osmotického potenciálu

Denní chod vodivosti řapíku, kavitací a vodního potenciálu xylemu u řapíků listů vinné révy

(Zuffrey *et al.* 2011)

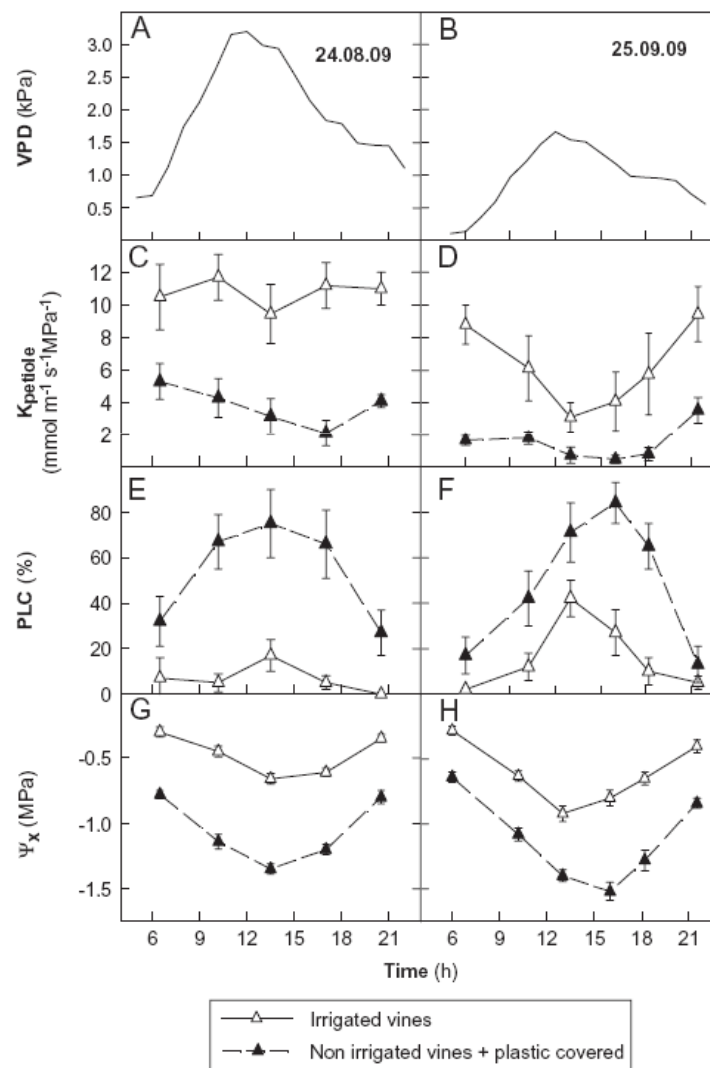


Fig. 3. Diurnal courses of leaf-atmospheric (VPD) (A, B), petiole hydraulic conductance (K_{petiole}) (C, D), vulnerability of petioles to cavitation (PLC, percentage loss of conductivity) (E, F), and stem xylem water potential (Ψ_x) (G, H) during two days (24 August and 25 September) for different irrigation treatments. Chasselas, Leytron (CH), 2009.

Doplňování vody v kavitovaných cévách slunečnice

(Nardini *et al.* 2008)

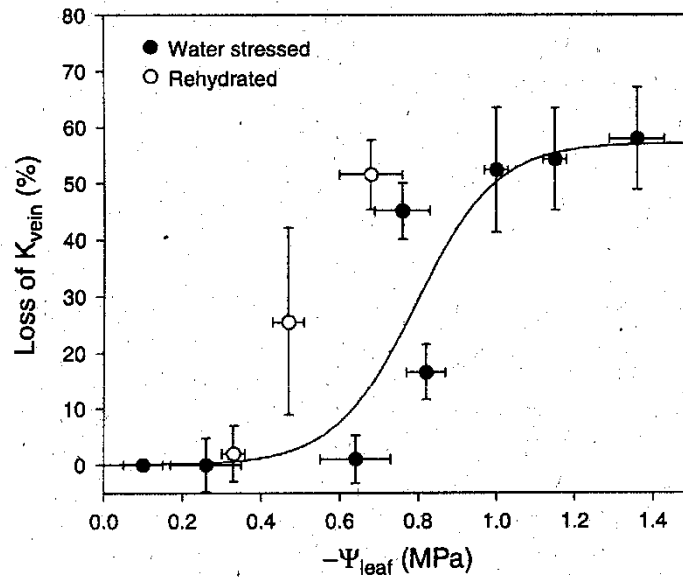


Fig. 2. Changes of loss of K_{vein} of sunflower leaves during dehydration (solid circles) and rehydration (open circles). Rehydration to different target Ψ_{leaf} was achieved by irrigating plants previously dehydrated to $\Psi_{\text{leaf}} = -1.1$ MPa with solutions of PEG at different concentrations (see text for details). Values are given as means \pm sb. The solid line represents the regression curve for loss of K_{vein} vs Ψ_{leaf} .

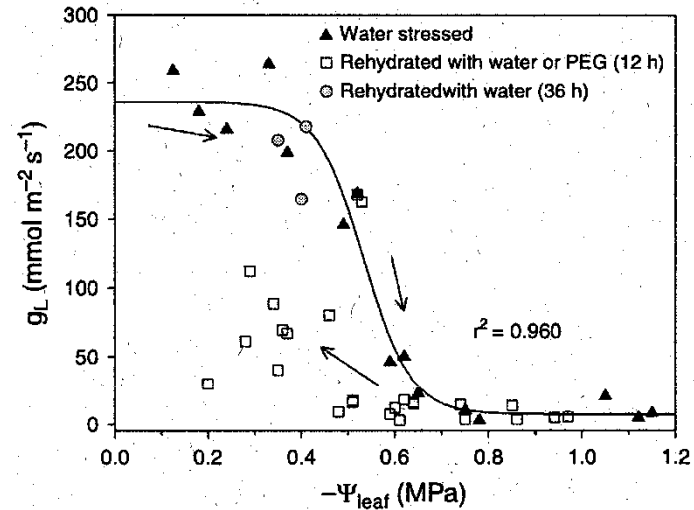


Fig. 4. Changes of g_L vs Ψ_{leaf} during dehydration (solid triangles) or after overnight rehydration (open squares) in sunflower plants. Rehydration was achieved by irrigating plants with distilled water or with solutions of PEG at different concentrations (see text for details). Data are also reported of three plants measured for g_L 36 h after irrigation (grey circles). The solid line represents the regression curve for changes of g_L vs Ψ_{leaf} during dehydration (r^2 is reported).

Model opravy kavitovaných cév

(Zwieniecki and Holbrook 2009)

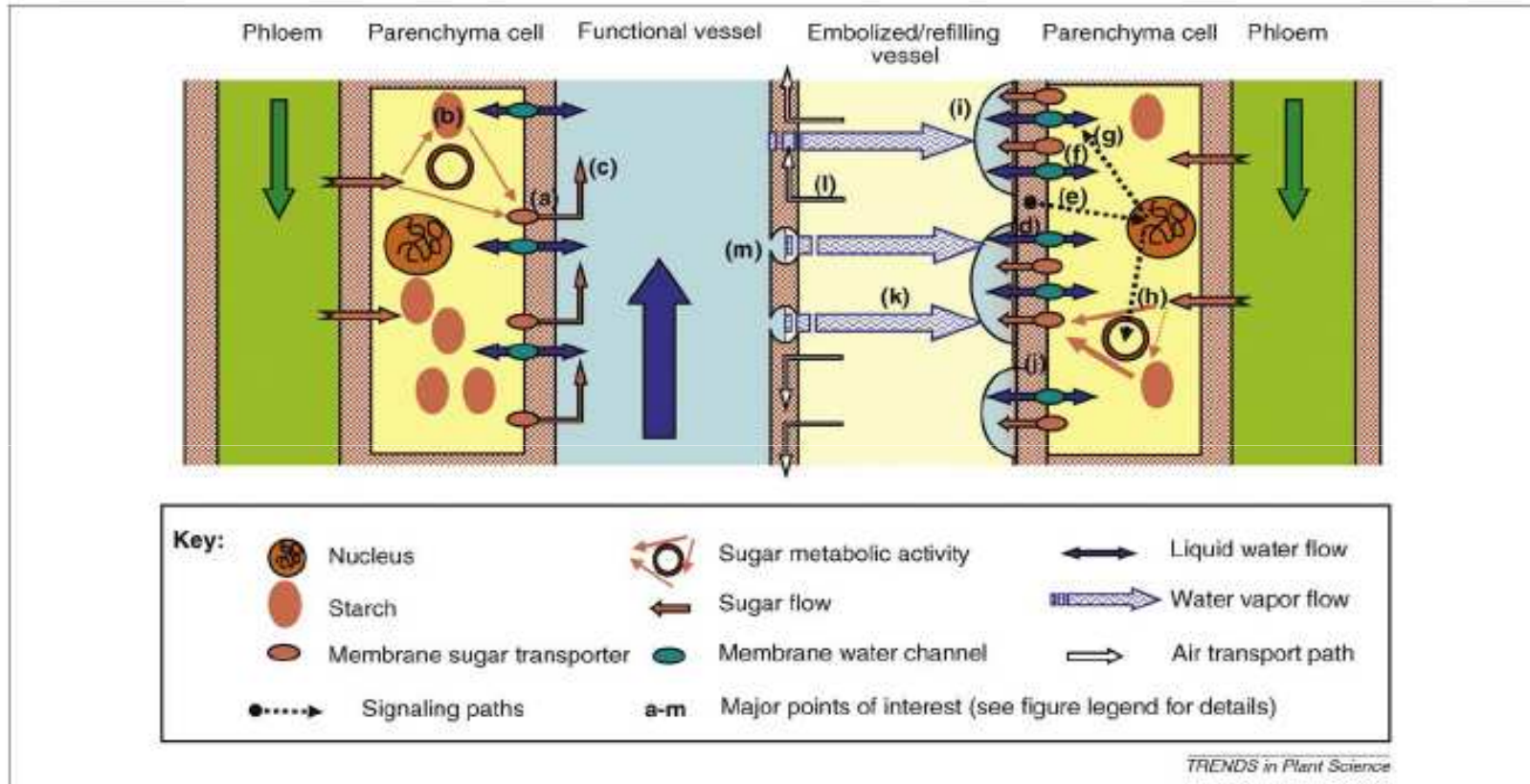


Figure 1. Embolism refilling scenario. (a) Living cells in contact with vessels release a small but steady amount of soluble carbohydrates into the xylem. (b) Starch stored in xylem parenchyma serves as a sugar capacitor. (c) These solutes are normally swept away by the transpiration stream, keeping concentrations at very low levels. (d) but accumulate in a vessel that has cavitated. (e) Sugar accumulation and the associated increase in apoplastic solute concentration triggers signaling pathways (f) for refilling that regulate sugar and (g) water membrane transport, as well as (h) sugar metabolic activity. (i) The accumulation of solutes results in water movement from xylem parenchyma cells by osmosis, forming droplets with high osmotic activity on internal vessel walls. (j) The partially non-wettable walls of xylem conduits prevent these droplets from being removed by suction from still-functional vessels. (k) Condensation of water vapor provides a second pathway by which water refills cavitated conduits, allowing adjacent conduits to provide water for refilling. (l) As the high osmotic droplets grow to fill the vessel, the embolus is removed both by forcing gas into solution and by pushing gas through small pores through the vessel walls to intercellular spaces. (m) The flared opening of the bordered pit chamber acts like a check valve until the lumen is filled, thus preventing contact with the highly wettable bordered pit membranes. Reconnection occurs once the pressure in the lumen exceeds that of the entry threshold into the bordered pit chambers; a hydrophobic layer within pit membranes might provide the needed simultaneity among multiple bordered pits.

Model opravy kavitovaných cév

(Nardini *et al.* 2011)

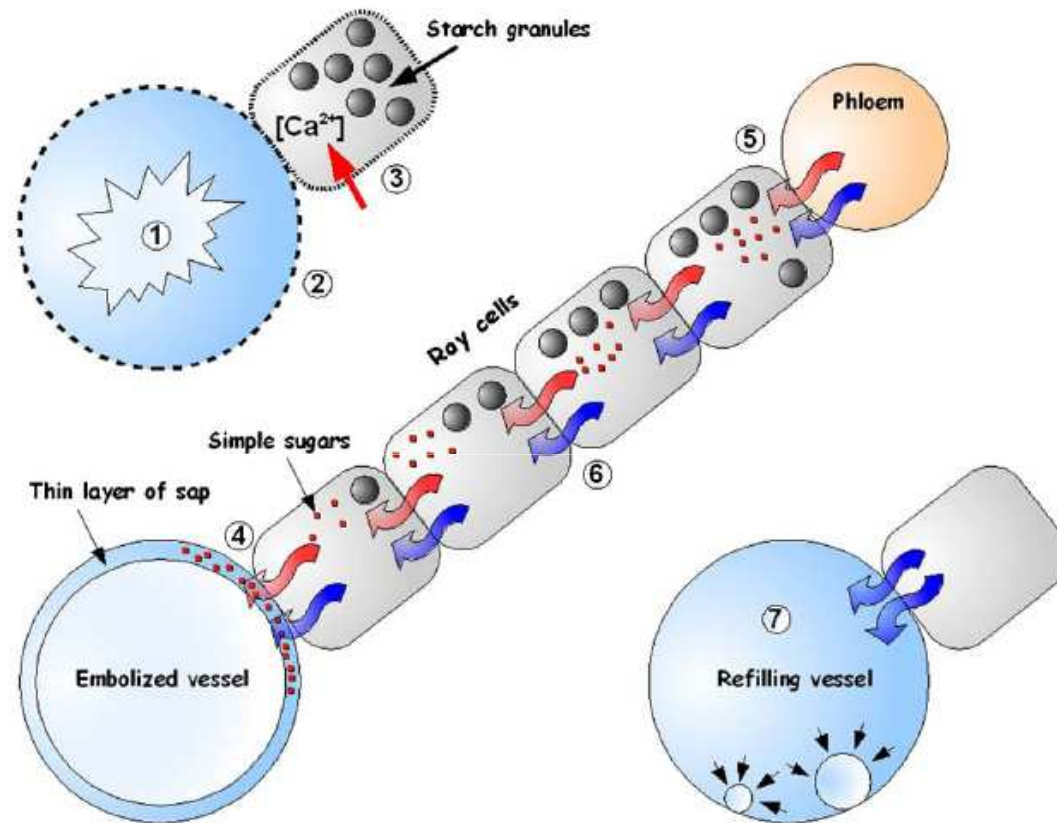


Fig. 1. Putative chain of events linking sensing of cavitation in xylem to embolism repair. The example refers to hypothetical embolism formation/reversal in a single vessel of secondary xylem connected to phloem via rays. Xylem cavitation (1) produces vessel wall vibrations (2) which are transmitted to adjacent vessel-associated cells. The mechanical stimulus induces opening of mechano-sensitive Ca^{2+} channels located on the plasma membrane and/or on endomembranes. Increase of intracellular $[Ca^{2+}]$ (3) activates a signal transduction cascade leading to changes in starch metabolism. Starch is depolymerised and simple sugars are loaded into the embolized conduit (4) thus lowering the osmotic potential of the thin layer of sap still adhering to the inner conduit wall. The osmotic potential inside the refilling conduit represents the first component of the driving force for embolism reversal. Vessel-associated cells become strong sinks to phloem inducing unloading of sugars and water (5). Solutes (red arrows) and water (blue arrows) are delivered from the phloem to the embolized conduit through the rays. Positive phloem pressure represents the second component of the driving force necessary to xylem refilling. Phloem-to-xylem hydraulic conductivity is eventually enhanced by activation and/or expression of aquaporins in ray cells (6). Water under positive pressure enters the embolized conduit and gradually refill it, while compressing and dissolving the entrapped gas. The refilling conduit remains isolated from adjacent functioning ones due to morphological features and biochemical composition of interconduit pits (see text for details).

Kavitace

- Hydraulický signál
- Při kavitaci v cévách dochází ke snížení vodivosti průduchů, tím ke snížení transpirace. Nedochozí tedy k dalšímu zvýšení tenze a dalším kavitacím.
- (mechanismus není jasný)
- Zjišťován vztah mezi vodivostí průduchů nebo rychlostí transpirace a hydraulickou vodivostí
- Hydraulická vodivost určuje maximální denní transpiraci
- Kapacita pro transport vody určuje maximální rozměry rostliny i velikost jednotlivých orgánů

Denní chod hydraulické vodivosti a vodního potenciálu listů stromů
Caryocar brasiliense a *Schefflera macrocarpa* (Bucci *et al.* 2003)

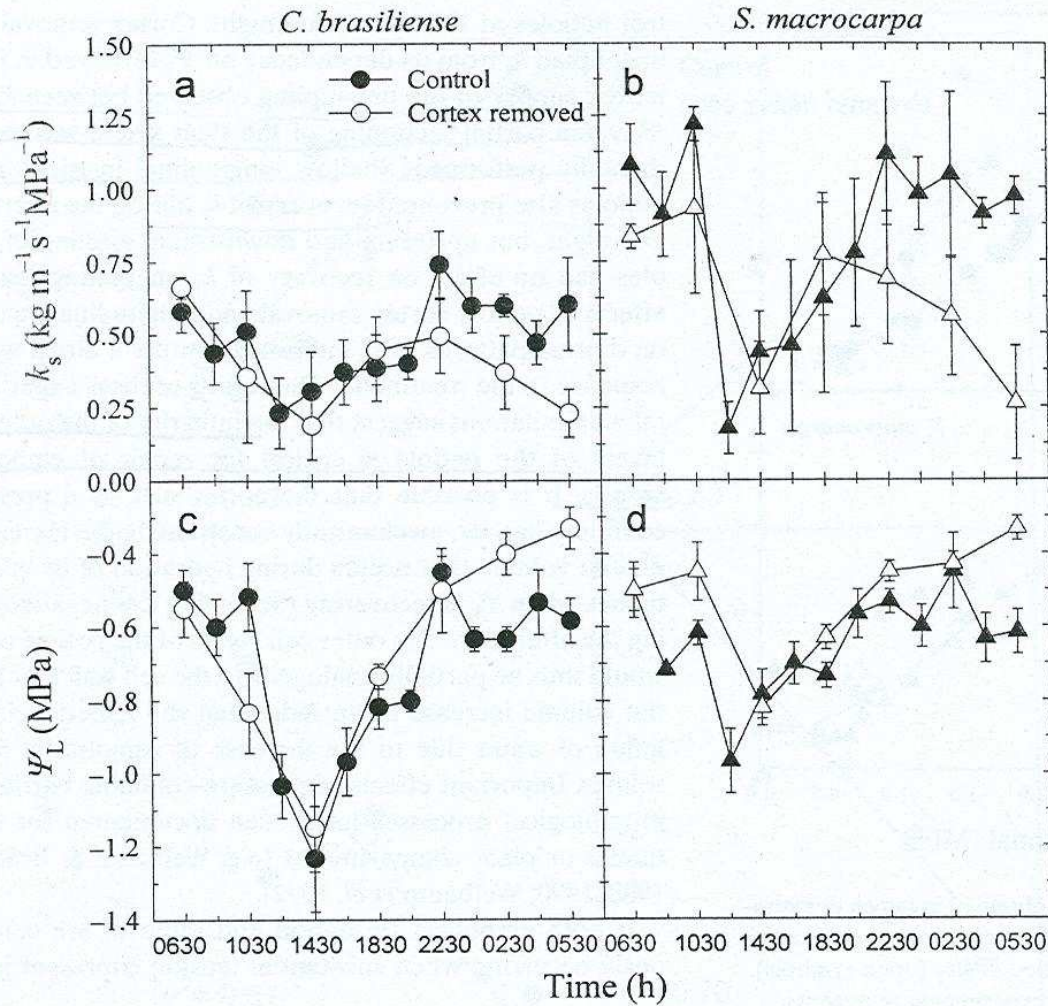


Figure 7. Diel courses of specific hydraulic conductivity (k_s) and leaf water potential (Ψ_L) in intact (control) *C. brasiliense* and *S. macrocarpa* petioles (closed symbols) and in petioles with the cortex removed (open symbols). Values are means ± 1 SE ($n = 3$, one leaf or petiole per tree for each data point). Measurements were made on 22 and 23 August 2002.

Měření transportu vody v xylemu

- Různé parametry
- lineární rychlost transpiračního proudu [m s^{-1}]
- množství vody transportované na jednotku průřezu za jednotku času [$\text{kg}(\text{H}_2\text{O}) \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$] nebo [$\text{dm}^3(\text{H}_2\text{O}) \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$]
- "Leaf-specific conductivity" - množství transportované vody určitou částí stonku na jednotku plochy listů které zásobuje
- "Huber value" - poměr plochy cévních svazků v určité části stonku a čerstvé hmotnosti odpovídajících listů

Metody měření transportu vody v xylemu

- a) transport HDO, HTO, H₂¹⁸O, barviv
- b) transport tepla
- c) nukleární magnetická resonance, např. "NMR imaging"
- d) měření rychlosti toku vody pod tlakem "High pressure flow meter"
- e) měření vodivosti jednotlivých cév po napojení mikrokapiláry
- f) pro měření tenze - použití tlakových sond plněných vodou nebo silikonovým olejem
- g) výpočet hydraulické vodivosti na základě měření rychlosti transpirace a rozdílu Ψ_w
- h) měření kavitací akustickými metodami
- i) stanovení kavitací mikroskopickými metodami

Měření transportu vody v cévách

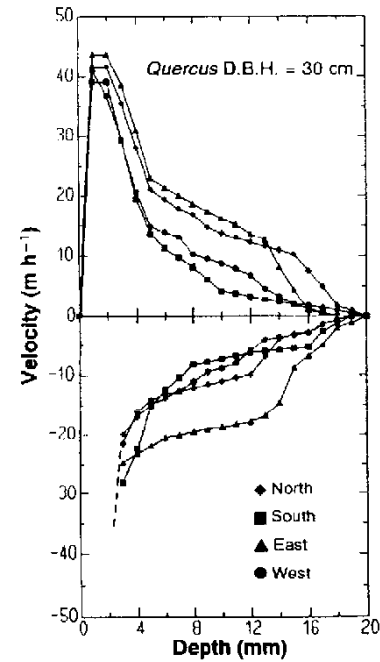
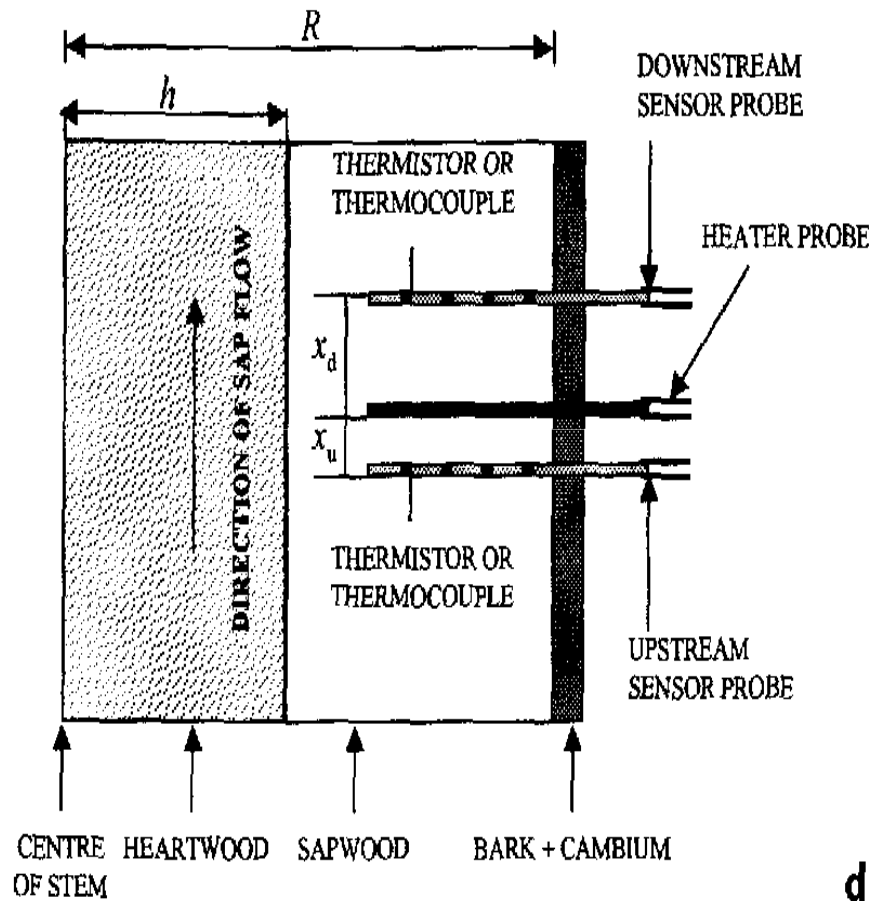
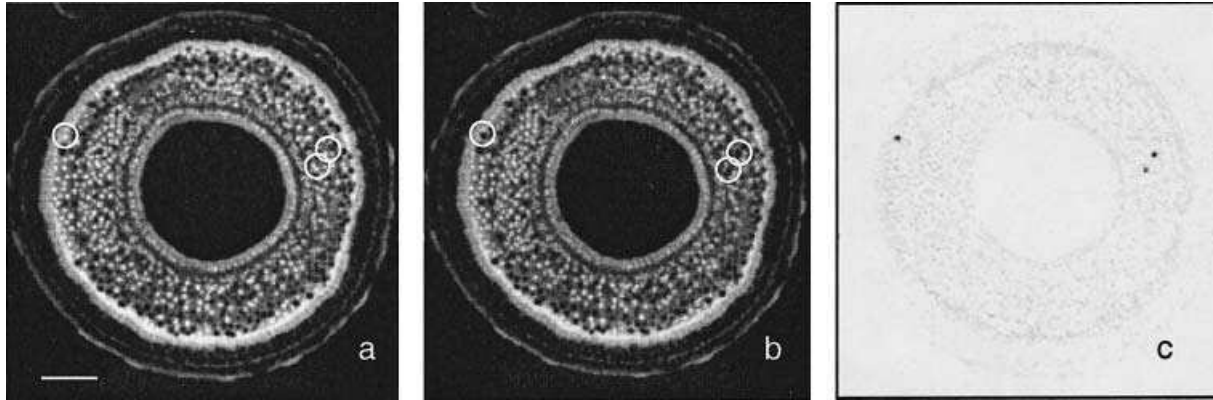


Figure 6. Acropetal and basipetal velocity profiles of a water or dye solution in the sapwood, at breast height, of a tall oak (dbh = 30 cm, visible sapwood depth = 25 mm) determined at the same time from four cardinal points from discs of a tree stained by a dye-injection technique. Peak basipetal values are missing because the dye entered the stump.

d

Detekce kavitací



Magnetic resonance imaging of cavitation in 1-year-old *Actinidia chinensis* stem *in vivo*. Images (a) and (b) were acquired 30 min apart. (c) The result of subtracting image (a) from (b), three cavitated vessels are visible. Scale bar: 2mm.
(Clearwater and Clark 2003)