

III. Rostlina a voda, minerální prvky a vnější prostředí

5. Vodní režim rostliny

Život vznikl ve vodě a **voda zůstala základním prostředím, v němž životní procesy probíhají**. Životu na souši se rostliny přizpůsobily tím, že vyvinuly strukturní i metabolické mechanismy, které jim umožňují vytvořit a udržet dostatečně hydratované vnitřní prostředí a přežít kritická období nedostatku vody. Podle charakteru **adaptace** a převažující **strategie** se rostliny označují jako **poikilohydrické** nebo **homoiohydrické**.

Rostliny poikilohydrické jsou **zcela závislé na vlhkosti prostředí** a vodní poměry uvnitř rostliny nejsou schopny regulovat. Buňky poikilohydrických rostlin, stejně jako jiných poikilohydrických organismů (sinic, hlenek, bakterií, hub a lišejníků), mají **malé buňky bez velké centrální vakuoly**. Při nedostatku vody životní procesy postupně ustávají, buňky vysychají rovnoměrně bez narušení a destrukce důležitých struktur. Při dostatečné hydrataci se metabolická aktivita obnovuje. Poikilohydrické rostliny jsou nejen rostliny s jednoduchou stélkou ale i se stélkou značně členitou (mechy, vranečky), z kormofyt jsou poikilohydrické některé kapradiny a výjimečně i rostliny semenné (např. ramondie - *Ramondia serbica*). Zralá embrya v semenech a pylová zrna jsou poikilohydrická stadia homoiohydrických rostlin.

Rostliny homoiohydrické mají buňky s velkou centrální vakuolou, efektivní kořenový systém pro příjem vody, soustavu vodivých pletiv, která umožňuje snadný pohyb vody v rostlině, a struktury omezující výdej vody z nadzemní části rostliny. **Velká centrální vakuola** udržuje značnou zásobu vody umožňující dostatečnou hydrataci buněčných struktur v období nedostatku vody. **Kořenový systém** s neukončeným růstem a schopností tvořit postranní kořeny umožňuje rostlině pronikat do oblastí s vyšším obsahem vody. **Výdej vody** ve formě vodní páry – **transpirace** – je výrazně omezen vytvořením ochranné vrstvy – **kutikuly** – a řízen **funkčními průduchy**.

Termín **vodní režim rostliny** (syn. vodní provoz rostliny) zahrnuje **příjem** vody rostlinou z okolního prostředí, **vedení** (pohyb) **vody v rostlině** a **výdej** vody z rostliny do okolního prostředí. Je **neoddělitelně spjat** s dalšími důležitými procesy, které se týkají rostliny jako individua i její interakce s prostředím. Je to především **příjem minerálních látek**, **transport látek v rostlině**, **termoregulace** a **výměna energie s prostředím**.

Velmi dobře zpracoval téma vodního režimu rostliny Ing. J. Šantrůček v příručce Fyziologie rostlin (Procházka a kol., Academia Praha 1998).

5.1. Důležité fyzikální vlastnosti vody

1. Molekula vody je **malá** a jako celek je **elektroneutrální** - nenese elektrický náboj.
2. Molekula vody je **silně polární** (obr. 5-1.). Atom kyslíku nese silný negativní náboj a spolu s malým objemem atomu vodíku působí, že atom vodíku v molekule vody má vlastnosti podobné iontu H^+ . Disociace vody na H_3O^+ a OH^- je však velmi nízká, v 1 kg H_2O (tj. 55,5 molů) je při 25°C přítomno 10^{-7} molů H_3O^+ (stejně jako OH^-).

▼ Polarita dává molekulám vody schopnost **vytvářet intermolekulární interakce** s jinými polárními molekulami. Na základě této **elektrostatické přitažlivosti** se mezi molekulami tvoří **vodíková vazba** (syn. vodíkový můstek), v níž je atom vodíku na jedné straně vázán silně polární kovalentní vazbou s atomem kyslíku a na druhé straně elektrostatickou interakcí s polární částí jiné molekuly vody nebo s polární částí molekuly jiné látky. Energie vodíkové vazby je ve srovnání s vazbami jiného charakteru **relativně slabá** (8 – 40 kJ . mol⁻¹).

Pro srovnání si připomeňme hodnoty energie některých **iontových vazeb**: 582 (CsI) až 1004 (LiF) kJ . mol⁻¹, **kovalentních vazeb**: C-C 347 kJ . mol⁻¹, C=C 607 kJ . mol⁻¹, C≡C 828 kJ . mol⁻¹, C-H 414 kJ . mol⁻¹, O-H 460 kJ . mol⁻¹, C-O 351 kJ . mol⁻¹.

Energie **Van der Waalových** přitažlivých sil je 4,2 kJ . mol⁻¹.

Interakce mezi molekulami vody nebo interakce molekul vody s polárními molekulami jiných látek se nazývá **koheze**. Vzájemná **přitažlivost** neboli **soudržnost molekul vody** je příčinou **povrchového napětí vody** (angl. *surface tension*), neboť molekuly na rozhraní se vzduchem (na povrchu) jsou k molekulám vody vázány více než k molekulám plynů ve vzduchu. Díky této skutečnosti má voda tendenci zaujímat **tvár s minimální plochou povrchu**. Povrchové napětí je síla působící v rovině povrchu vody (nebo jiné kapaliny, pro vodu má při teplotě 20°C hodnotu $0,0728 \text{ J} \cdot \text{m}^{-2} = 7,28 \cdot 10^{-8} \text{ MPa} \cdot \text{m}$). Při větším objemu vody gravitace překoná kohezní síly a voda se rozlije nebo zaujímá tvar vymezený pevnou látkou, na rozhraní se vzduchem však povrchové napětí působí i za těchto podmínek.

Polarita dává molekulám vody schopnost oddělovat částice z jiných látek a pojímat je mezi sebe – látky rozpouštět. Voda je **výborné rozpouštědlo** nejen pro disociované látky nebo polární molekuly, ale **váže se také na povrch makromolekul, pokud mají na povrchu skupiny s nábojem**, např. –OH nebo –NH₂. Voda je schopna narušovat vazby těchto makromolekul mezi sebou a udržovat makromolekuly v roztoku.

Ve vodném prostředí také **sílí vzájemné působení nepolárních částí molekul**, vznikají **hydrofobní vazby** (hydrofobní interakce). Tyto síly jsou významné při tvorbě různých biologických struktur, zejména membrán.

Molekuly vody jsou schopny tvořit **interakce také s pevnými látkami**, které mají **polární povrch**. Tento typ interakce se nazývá **adheze**. Projevuje se smáčením (hydratací) povrchů, např. vzlínáním vody po povrchu buněčné stěny nebo skla. Adheze je významná např. při **imbibici** (bobtnání) **koloidů**.

Koheze, adheze a povrchové napětí dávají vodě **schopnost stoupat v kapiláře** (pokud je její povrch polární, smáčlivý). Tento fyzikální jev se nazývá **kapilární elevace** (obr. 5-2.).

▼ **Kapilariní elevace** je specifická **interakce mezi povrchem pevné látky a kapalinou**, která pevnou látku **smáčí**. Spojené síly adheze, koheze a povrchového napětí zakřivují povrch kapaliny v místě styku s pevnou látkou a v trubičkách s malým průměrem (kapilárách) působí vzestup kapaliny nad její okolní hladinu. Na rozhraní s plynnou fází se v kapalině tvoří **konkávní meniskus**. Kapilarita **působí proti gravitaci** a kapalina v kapiláře vystupuje do výšky, v níž je kapilarita v rovnováze s působením gravitace. Kapilarita je přímo úměrná povrchovému napětí kapaliny, cosinu úhlu, který svírá stěna kapiláry s povrchem kapaliny v oblasti působení adheze (tzv. zakřivení menisku) a nepřímo úměrná poloměru kapiláry, gravitačnímu zrychlení a specifické hmotnosti kapaliny. Za **míru kapilarity** se považuje **výška, do které kapalina v kapiláře vystoupí**. Lze ji vypočítat ze vztahu:

$$h = \frac{2 \cdot T \cdot \cos \alpha}{r \cdot d \cdot g} \quad (\text{m})$$

h – výška sloupce kapaliny v kapiláře (m), T – povrchové napětí (pro vodu $0.072 \text{ kg} \cdot \text{s}^{-2}$ při 20°C), α – úhel zakřivení menisku, r – poloměr kapiláry (μm), d – specifická hmotnost (pro vodu $998,2 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-3}$ při 20°C), g – gravitační zrychlení ($9,806 \text{ m} \cdot \text{s}^{-2}$). Některé hodnoty jsou uvedeny v tabulce tab. 5.1.

Tab. 5-1. Výška sloupce vody v kapiláře při různých poloměrech (Salisbury F.B., Ross C.W.: Plant Physiology. Waldsworth Inc., Belmont, California, 1992).

r = poloměr kapiláry (μm)	h = výška sloupce vody v kapiláře (m)
1,0	14,87
10	1,489
100	0,1487
1000	0,01487
40 (céva)	0,3719
0,005 (mikrofibrilární pór v buněčné stěně)	2975

Kapilární elevace se významně uplatňuje při **udržování vody v pórech kapilárního charakteru v půdě, v prostorech mezi buňkami, ve vodivých pletivech** a především v **mikroskopických pórech buněčných stěn**, kde je její hodnota obzvlášť vysoká (tab.5-1.).

3. Voda je chemicky značně inertní. Tato vlastnost je důležitá pro funkci vody jako transportního media.

4. Voda udržuje stálý objem. Má vysokou schopnost **odolávat kompresi** (tj. pozitivnímu hydrostatickému tlaku) - je **obtížně stlačitelná**. Má však také vysokou schopnost **odolávat tenzi** (tj. negativnímu hydrostatickému tlaku) – je **obtížně roztažitelná**. Díky soudržnosti molekul má vysokou tzv. **tažnou sílu** (asi 10% tažné síly drátu z Cu nebo Al stejného průměru).

Tažná síla vody je však ovlivněna plyny, které jsou v ní za normálních podmínek rozpuštěny. Za sníženého tlaku má **plyn**, který je na rozdíl od vody **roztavitelný**, tendenci z roztoku unikat a **tvořit bubliny**.

5. Voda má vysoké specifické teplo (syn. molární tepelná kapacita při konstantním tlaku, měrná tepelná kapacita, molární teplo), tj. množství energie nutné ke **zvýšení teploty 1g vody v kapalném stavu o 1 K** při zachování stejného tlaku. Pro vodu má tato veličina hodnotu $4,2 \text{ J} \cdot \text{g}^{-1} \text{ K}^{-1}$. Voda také **výborně vede teplo**. Tyto vlastnosti vody **minimalizují teplotní změny uvnitř rostliny** a udržují **teplotní rovnováhu** (balanci) v rostlině.

6. Voda má vysoké molární teplo fázového přesunu (syn. molární skupenské teplo, molární latentní teplo, teplo kondenzační, teplo výparné), tj. množství tepla nutné pro přechod 1 molu látky ze skupenství kapalného do plynného při konstantním tlaku a teplotě okolí 25°C . Pro vodu se uvádí $44 \text{ kJ} \cdot \text{mol}^{-1}$ při 25°C ($2,44 \text{ MJ} \cdot \text{kg}^{-1}$) a je u kapalin nejvyšší. Díky této vlastnosti vody se rostlina při **transpiraci**, tj. výdeji vody ve formě vodní páry, **ochlazuje**.

5.2. Obsah a funkce vody v rostlině

Rostlina vodu **neustále přijímá a vydává**. Aktuální obsah vody v rostlině je ovlivněn vnějšími podmínkami. Za optimálních vnějších podmínek celkový obsah vody v rostlině závisí na druhu rostliny a zastoupení jednotlivých pletiv, která rostlinu v daném vývojovém stadiu tvoří. **Obsah vody** v rostlině, nebo v její části, se obvykle udává v % čerstvé hmotnosti, hodnotí se kritérii vodní sytostní deficit (VSD) nebo relativní obsah vody (RWC; z angl. *relative water content*). **Stav** vody v rostlině charakterizuje fyziologická veličina zvaná vodní potenciál (viz. kap. 5.3.).

Obsah vody v rostlině vyjádřený v % čerstvé hmotnosti lze vypočítat z následujícího vztahu:

$$\text{obsah vody (\%)} = \frac{\text{čerstvá hmotnost} - \text{suchá hmotnost}}{\text{čerstvá hmotnost}} \cdot 100$$

Nejvyšší obsah vody mají listy dvouděložných bylin, např. salát (*Lactuca sativa*) asi 94 %, listy trav obsahují vody asi 85 %. Obsah vody v listech dřevin se udává v rozmezí 80 až 85%. Dřevo aktivních cévních svazků obsahuje asi 75% vody, nefunkční jádrové dřevo podstatně méně. Dužnaté plody obsahují, dle charakteru, různé množství vody, např. jahoda 89 %, banán asi 77 %. Nejnižší obsah vody mají dormantní semena (tj. semena ve stádiu klidu), obvykle se uvádějí hodnoty od 5 do 15%.

Vodní sytostní deficit (VSD) udává, kolik vody rostlině nebo její části chybí do maximálního nasycení. Vyjadřuje se v % a vypočítává se podle následujícího vzorce:

$$\text{VSD (\%)} = \frac{\text{hmotnost po nasycení vodou} - \text{čerstvá hmotnost}}{\text{hmotnost po nasycení vodou} - \text{hmotnost sušiny}} \cdot 100$$

Relativní obsah vody (RWC) vyjadřuje, kolik vody z maximálního možného množství rostlina skutečně obsahuje, udává se v procentech a vypočítává se podle následujícího vzorce:

$$\text{RWC (\%)} = \frac{\text{hmotnost po nasycení vodou} - \text{hmotnost sušiny}}{\text{čerstvá hmotnost} - \text{hmotnost sušiny}} \cdot 100$$

Voda celou rostlinu prostupuje a tvoří **prostředí pro pohyb rozpuštěných anorganických i organických látek** v buňce, mezi buňkami i v celé rostlině. Voda **hydratuje** buněčnou stěnu i cytoplazmu, **ovlivňuje strukturu molekul** proteinů, nukleových kyselin a polysacharidů. Tvoří prostředí, ve kterém probíhá většina biochemických reakcí, a do mnoha procesů vstupuje jako **reakční agens** (např. hydrolýza zásobních látek, fotosyntéza). Vnitřní pozitivní hydrostatický tlak vody **pomáhá udržet tvar** rostliny. Voda zprostředkuje spojení rostliny s půdou, umožňuje příjem látek z půdy a díky svým fyzikálním vlastnostem je významný **termoregulační činitel stabilizující teplotní poměry v rostlině i v jejím okolí**.

Voda je v rostlině v neustálém, kontrolovaném a funkčním pohybu, což významně usnadňuje **distribuci látek** mezi pletivy a orgány. Na dlouhé vzdálenosti se voda pohybuje **hromadným tokem** (konvekci, viz 3.4.3.), při pohybu na velmi krátké vzdálenosti a v plynné fázi se uplatňuje **difúze**. Různá prostředí v rostlinách jsou, stejně jako v jiných biologických systémech, oddělena specifickými **selektivně propustnými bariérami**, na nichž dochází k osmóze. **Osmóza má pro příjem, udržení i vedení vody v rostlině základní význam**.

▼ **Osmóza** je specifický proces vyrovnávající rozdíl koncentrací rozpuštěných látek mezi dvěma různě koncentrovanými roztoky, které jsou odděleny **polopropustnou**, tj. **semipermeabilní membránou**. Semipermeabilní membrána propouští (bez dodání energie) pouze molekuly rozpouštědla. V rostlinách, stejně jako v ostatních biologických systémech, je základním rozpouštědlem voda. Vlastnosti biologických membrán, např. plazmalemy a tonoplastu, se blíží vlastnostem semipermeabilních membrán. Molekuly vody spontánně pronikají – **difundují** – do roztoku s vyšší koncentrací rozpuštěných látek, čímž se jeho **objem zvětšuje**. Pronikání molekul vody do roztoku s vyšším obsahem rozpuštěných látek lze zamezit tím, že je koncentrovanější roztok vystaven tlaku. Tlak, který **působení rozdílu koncentrací vyrovná** a zamezí pronikání vody do koncentrovanějšího roztoku, se nazývá **tlak osmotický** a obvykle se označuje π . Jeho velikost je závislá na **rozdílu koncentrací rozpuštěných látek** a na **teplotě**. **Záporná hodnota osmotického tlaku $-\pi$ udává osmotický potenciál roztoku**.

Rychlost osmózy je ovlivněna **rozdílem koncentrací rozpuštěných látek** a **rozdílem tlaků** na opačných stranách membrány, **teplotou** a vlastnostmi membrány, které určují její **vodivost** neboli permeabilitu.

5.3. Vodní potenciál

Termín **vodní potenciál** je **základní pojem** vodního režimu rostliny. Používá se prakticky jen ve fyziologii rostlin. Označuje **veličinu**, která **charakterizuje stav vody** v rostlině, v její části nebo v jejím nejbližším okolí (v půdě, v atmosféře). Používání této **fyziologické veličiny** pro systém půda – rostlina – atmosféra zavedli Australan R. O. Slatyer a Američan S. A. Taylor v 60. letech 20. stol. Symbolem vodního potenciálu je obvykle řecké písmeno Ψ_w (velké psí). Hodnota vodního potenciálu je **relativní**, srovnávací (referenční) hodnotou je **potenciál čisté vody**, který je **konvenčně považován za nulový**. Vodní potenciál udává **rozdíl** mezi chemickým potenciálem vody, která je **složkou určité soustavy**, a **čisté vody**, na kterou působí atmosferický tlak, stejná teplota prostředí a stejná síla gravitačního pole jako na vodu v uvažované soustavě. **Vodní potenciál je odvozen z potenciálu chemického.**

▼ **Chemický potenciál** vyjadřuje množství **volné Gibbsovy energie** (kap. 2.) určité složky (např. vody) v dané soustavě, značí se μ , pro vodu jako složku soustavy se obvykle používá označení μ_w . Chemický potenciál se **udává v jednotkách energie na jednotkové množství látky** ($J \cdot kg^{-1}$ nebo $J \cdot mol^{-1}$). Neznáme absolutní hodnotu chemického potenciálu, jeho hodnota se vztahuje k určitému stavu, který považujeme za standardní (není-li stanoveno jinak $0^\circ C$, atmosférický tlak). **Standardní potenciál** se značí μ^0 , pro vodu μ_w^0 .

Chemický potenciál dané složky v soustavě je dán **součtem potenciálu koncentračního, tlakového, gravitačního a elektrického** (potenciál náboje). Zvýšení **koncentrace** (přesněji aktivity) dané látky působí zvýšení koncentračního potenciálu a tím i zvýšení jejího chemického potenciálu. **Tlakový potenciál** je rozdíl **tlaku** působícího **na složku v soustavě** a **tlaku atmosférického**. Změna polohy v gravitačním poli ve směru působení gravitace je spojena s uvolněním energie (gravitační potenciál klesá), změna polohy v opačném směru je spojena s dodáním energie (vykonáním práce) a se zvýšením gravitačního potenciálu složky v soustavě. Hodnota **gravitačního potenciálu** se vztahuje k určité referenční poloze, např. 0 m nad hladinou moře, a závisí na hmotnosti složky a gravitačním zrychlením. **Elektrický potenciál** závisí na velikosti náboje, molekula vody je elektroneutrální a její elektrický potenciál chemický neovlivňuje. **Chemický potenciál vody** v kapalně soustavě lze vypočítat ze vztahu:

$$\mu_w = \mu_w^0 - R \cdot T \cdot c_s \cdot V_w + P \cdot V_w + g \cdot h \cdot m_w$$

kde μ_w je chemický potenciál vody v soustavě, μ_w^0 - potenciál vody za standardních podmínek ($0^\circ C$, atmosférický tlak), R – univerzální plynová konstanta ($8,314 J \cdot mol^{-1} \cdot K^{-1}$), T - teplota v kelvinech, c_s - koncentrace solutů, tj. rozpuštěných látek (počet molů všech částic rozpuštěných v m^3 vody; soluty snižují koncentraci vody, tím i její chemický potenciál, člen má tedy zápornou hodnotu), V_w – molární objem vody ($m^3 \cdot mol^{-1}$), P – tlak (rozdíl mezi tlakem v soustavě a tlakem atmosférickým), g – gravitační (tíhové) zrychlení, h – vzdálenost od referenční hladiny (m), m_w – hmotnost vody.

Vodní potenciál je chemický potenciál vztažený na objem 1 molu vody (molární nebo molový objem vody = $18 \cdot 10^{-6} m^3 \cdot mol^{-1}$).

$$\Psi_w = \frac{\mu_w - \mu_w^0}{V_w} \quad (Pa)$$

μ_w – chemický potenciál vody v soustavě
 μ_w^0 – potenciál vody za standardních podmínek
 V_w – molární objem vody
 Pa = paskal (jednotka tlaku) = $J \cdot m^{-3}$

Vodní potenciál se udává v jednotkách tlaku, tj. v **Pa** (obvykle v MPa = megapaskal). Takto konstruovaná a definovaná veličina je výhodná zejména z toho důvodu, že pomocí některých zařízení lze tlak v určité části systému měřit přímo.

Vodní potenciál má stejně jako potenciál chemický několik složek, které působí aditivně, tj. ovlivňují vodní potenciál nezávisle a paralelně, kladně nebo záporně. **Složky vodního potenciálu jsou potenciál osmotický (koncentrační), tlakový, gravitační a matriční**. Vztah lze vyjádřit následovně:

$$\Psi_w = \Psi_s + \Psi_p + \Psi_g + \Psi_m \quad (\text{Pa})$$

Ψ_w – vodní potenciál, Ψ_s – osmotický potenciál, Ψ_p – tlakový potenciál, Ψ_g – gravitační potenciál, Ψ_m – matriční potenciál

Jednotlivé složky jsou v různých literárních pramenech velmi často různě značeny, což může při studiu působit značné obtíže.

Ψ_s – osmotický potenciál vody v roztoku (syn. osmotická, koncentrační složka) závisí na koncentraci, přesněji řečeno na **aktivitě**, látek v ní rozpuštěných. Rozpuštěné látky – **soluty** – **snižují koncentraci vody** v soustavě (nebo její části), tím také její chemický a tedy i **vodní potenciál**. Osmotický potenciál vody je **číselně** roven osmotickému tlaku, který se obvykle značí π , **hodnota** osmotického potenciálu vody je však **záporná**, neboť rozpuštěné látky potenciál vody snižují.

$$\Psi_s = -\pi = -R \cdot T \cdot c_s \quad \text{Pa}$$

R = univerzální plynová konstanta ($8,314 \text{ J} \cdot \text{mol}^{-1} \cdot \text{K}^{-1}$), T – absolutní teplota v kelvinech ($273 + ^\circ\text{C}$), c_s – koncentrace solutů (počet molů všech částic rozpuštěných v 1 m^3 vody). Osmotický potenciál vody závisí na **množství rozpuštěných částic** (přesněji aktivitě), nikoli na jejich kvalitě. Ψ_s 0,1M roztoku NaCl, který je ve vodě plně disociován na dvě částice – ionty Na^+ a Cl^- , je -0,488 MPa, Ψ_s 0,1M roztoku sacharózy je -0,244 MPa neboť sacharóza se ve vodě rozpouští ale nedisociuje.

■ V některých učebnicích je činitel c_s nahrazen součinem $c \cdot i$, kde c je koncentrace rozpuštěné látky ($\text{mol} \cdot \text{m}^{-3}$) a i je tzv. izotonický koeficient $= 1 + \alpha (n - 1)$, kde α je stupeň disociace a n = počet částí vzniklých disociací (pro NaCl je $i = 2$, pro sacharózu je $i = 1$).

Je-li koncentrace solutů vně protoplastu, tj. v apoplastu, vyšší než uvnitř, nachází se protoplast v prostředí, které označujeme jako **hypertonické**. Za těchto podmínek voda z protoplastu přechází do apoplastu, objem protoplastu se zmenšuje až přestane vyplňovat prostor ohraničený buněčnou stěnou. Tento proces se nazývá **plazmolýza** (obr. 5-3.).

Je-li v apoplastu koncentrace solutů stejná jako v protoplastu, nachází se protoplast v prostředí **izotonickém**. Za těchto podmínek je příjem vody z apoplastu do protoplastu stejný jako

výdej vody z protoplastu do apoplastu a objem protoplastu se nemění. Je-li koncentrace solutů v apoplastu nižší než v protoplastu, protoplast se nachází v prostředí **hypotonickém** a voda osmoticky vstupuje do protoplastu, **protoplast zvětšuje objem a tlačí na buněčnou stěnu**.

Ψ_p - tlakový potenciál vody v roztoku (syn. složka tlaková, hydrostatický tlak; často se značí P). Udává **rozdíl mezi tlakem vody v soustavě a tlakem atmosférickým** a může být kladný, nulový nebo záporný. **Kladný tlakový potenciál** má např. voda v protoplastech v hypotonickém prostředí. Tomuto pozitivnímu tlaku protoplastu na buněčnou stěnu se říká **tlak turgorový** neboli **turgor**. Tlakový potenciál je vyrovnáván pevností buněčné stěny a tlakem okolních pletiv. U buněk ve fázi objemového růstu turgor rozpíná primární buněčnou stěnu, což vede ke zvětšování její plochy, a stimuluje zvětšování objemu buňky. Je-li turgor větší než síly, které ho vyrovnávají, dojde k **plazmoptýze**, tj. k narušení celistvosti buněčné stěny a desintegraci protoplastu (vzhledem k pevnosti buněčných stěn za normálních okolností k plazmolýze obvykle nedochází). Kladný tlakový potenciál může mít také voda v apoplastu, např. ve vodivých elementech xylému kořene při vysoké koncentraci solutů a dostatečném množství vody v prostředí. Kladný tlakový potenciál vody v xylému kořene tlačí vodu do nadzemní části rostliny. Tato síla se nazývá **kořenový vztlak**. Specifickým projevem kořenového vztlaku je gutace (kap. 5.4.2.3.).

Při nedostatku vody může naopak docházet ke smršťování protoplastu, který přestane vyplňovat prostor vymezený buněčnou stěnou, a **hydrostatický tlak** v buňce je nižší než tlak atmosférický, tedy **záporný**. Záporný tlakový potenciál může mít i voda v apoplastu – v xylému, v mezibuněčných prostorech nebo v buněčných stěnách – při vysoké transpiraci a nedostatečném zásobení rostliny vodou z půdy. Voda je při transpiraci ve stavu **tenze**. Vně se záporný hydrostatický tlak projevuje ochablostí – **vadnutím**.

Ψ_g – gravitační potenciál (syn. gravitační složka) je dán působením gravitace a polohou vody v gravitačním poli vzhledem k poloze, která je považována za referenční. Je roven součinu vzdálenosti od referenční úrovně (**h** v m), hustoty (specifické hmotnosti) vody **ρ** ($10^3 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-3}$) a gravitačního zrychlení **g** (gravitační konstanta $9,806 \text{ m} \cdot \text{s}^{-2}$).

$$\Psi_g = h \cdot \rho \cdot g \quad (\text{Pa})$$

Vertikální změna polohy o **10 m** působí změnu gravitačního potenciálu **0,1 MPa**.

V plynné fázi je potenciál vodní páry úměrný logaritmu relativní vlhkosti. Relativní vlhkost se obvykle značí **RH** (z angl. *relative humidity*) nebo také φ a udává poměr aktuální (skutečné, okamžité) koncentrace vodní páry ke koncentraci, která je za daných podmínek (teploty a tlaku) saturační (maximální možná). Potenciál vody v plynné fázi lze vypočítat z následujícího vzorce, který je odvozen z Raoultova zákona:

$$\Psi_w = - \frac{RT}{V_w} \ln RH \quad (\text{Pa})$$

Ψ_m – matriční potenciál (značený též Y_m nebo τ) je potenciál **tenké vrstvy vody** (1 až 2 molekuly vysoké), která se udržuje **v kapilárních prostorech** buněčných stěn, suché půdy a suchých semen nebo pevně lne k povrchům bobtnajících koloidů. Snižuje celkový vodní potenciál. U hydratovaných pletiv je matriční potenciál zahrnut v potenciálu osmotickém a tlakovém a zanedbává se. Při bobtnání koloidů, např. při klíčení semen, je však matriční potenciál významný.

Vodní potenciál v rostlině, Ψ_w , má obvykle negativní hodnotu (je záporný, složky tlaková a gravitační nevyrovnají snížení vodního potenciálu způsobené obsahem rozpuštěných látek ani když jsou kladné).

Voda se pohybuje z míst s vyšším, tj. méně negativním, vodním potenciálem do míst s nižším, tj. negativnějším, vodním potenciálem.

Hodnoty vodního potenciálu v různých částech systému půda – rostlina – atmosféra, jak je udává Nobel (1991), uvádí tabulka (tab. 5-2.).

Tab. 5-2. Hodnoty vodního potenciálu v různých částech systému půda – rostlina – atmosféra (Nobel P.S.: Physicochemical and Environmental Plant Physiology. Academic Press, Inc. San Diego, California 1991.

část systému	vodní potenciál Ψ_w (MPa)	osmotický potenciál Ψ_s (MPa)	tlakový potenciál Ψ_p (MPa)	gravitační potenciál Ψ_g (MPa)
půda 10 cm pod povrchem 1 cm od kořene	-0,3	-0,1	-0,2	0
půda v blízkosti kořenů	-0,5	-0,1	-0,4	0
xylém v kořenech na úrovni povrchu půdy	-0,6	-0,1	-0,5	0
xylém v listech 10 m nad povrchem půdy	-0,8	-0,1	-0,8	0,1
vakuola mezofylové buňky 10 m nad povrchem půdy	-0,8	-1,1	0,2	0,1
buněčná stěna mezofylové buňky ve výšce 10 m	-0,8	-0,5	-0,4	0,1
vzduch v průduchové šterbině 95% relativní vlhkosti	-6,9	-	-	0,1
vzduch v okolí průduchů při relativní vlhkosti 60 %	-70,0	-	-	0,1
vzduch hned za hraniční vrstvou při relativní vlhkosti 50%	-95,1	-	-	0,1

Hodnoty uváděné v různých literárních pramenech se někdy značně liší. Pro listy dostatečně hydratovaných rostlin se hodnoty **vodního potenciálu** Ψ_w pohybují mezi $-0,2$ až $-0,6$ MPa, za podmínek extrémního sucha však mohou dosáhnout -2 až -5 MPa. Hodnoty **osmotického potenciálu** Ψ_s se u dostatečně hydratovaných rostlin pohybují od $-0,5$ do $-1,2$ MPa. V pletivech, která obsahují velké množství osmoticky aktivních látek, např. sacharózy v kořeni cukrové řepy nebo ve stonku cukrové třtiny, mohou hodnoty osmotického potenciálu dosáhnout až $-2,5$ MPa. Údaje o hodnotách **tlakového potenciálu** Ψ_p se pohybují nejčastěji od $0,1$ do -1 MPa.

V daném systému **půda – rostlina – atmosféra vodní potenciál od půdy k atmosféře klesá.**

V různých částech systému se jednotlivé složky na vodním potenciálu podílejí různou měrou.

Pro transport vody do protoplastů je významná především složka osmotická, pro transport v apoplastu, např. ve vodivých elementech xylému, je významná složka tlaková.

Z hodnoty vodního potenciálu lze vyvodit několik informací: 1. Ψ_w do jisté míry charakterizuje **obsah vody** v určité části systému, 2. **porovnáním hodnot** na dvou místech lze zjistit **směr a hnací sílu pohybu vody** mezi nimi. Z hodnot vodního potenciálu v různých místech systému lze tedy usoudit, odkud kam se může voda pohybovat. Absolutní hodnota rozdílu vodního potenciálu mezi dvěma místy, obvykle označená $|\Delta\Psi|$, udává **hybnou sílu** transportu, avšak výpověď o tom, jakou rychlostí se bude voda mezi těmito místy skutečně pohybovat je značně omezená, neboť v systému půda – rostlina – atmosféra i v rostlině samé, voda prochází různými prostředími, která mohou mít velmi odlišné schopnosti vodu propouštět. **Propustnost prostředí**, např. půdy, pletiva, buňky nebo membrány, **rychlost pohybu vody silně ovlivňuje**. Veličina, která prostupnost prostředí pro vodu charakterizuje, se nazývá **vodní permeabilita**, syn. **hydraulická vodivost**, **hydraulická konduktivita**, a označuje se L_p . Vyjadřuje se v jednotkách objemu vody, který projde jednotkovou plochou za jednotku času na jednotku rozdílu vodního potenciálu, tj. v $\text{m}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$ ($= \text{m} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$). **Rychlost pohybu vody (J_v)** lze vypočítat ze vztahu:

$$J_v = L_p \cdot |\Delta\Psi_w|$$

▲ Pokud další faktory rozdíl potenciálu mezi danými místy neudrží, **rychlost pohybu vody** se časem **snižuje** neboť transportem vody se hnací síla $\Delta\Psi_w$ zmenšuje.

Propustnost plynné fáze se někdy charakterizuje také **odporem**, který klade difúzi molekul vody. **Odpor je převrácená hodnota vodivosti.**

5.4. Příjem, vedení a výdej vody rostlinou

5.4.1. Voda a půda

Rostliny jsou schopné přijímat vodu celým povrchem těla. Suchozemské rostliny však přijímají naprostou většinu vody **kořeny z půdy**. Voda se v půdě vyskytuje v půdním roztoku.

Pro příjem vody rostlinou je důležitý nejen **obsah vody v půdě** ale i **její dostupnost**, daná rozdílem vodního potenciálu půdního roztoku a buněk kořene.

Voda v půdě má původ především v dešťových nebo sněhových **srážkách**. Obsah vody v půdě závisí nejen na **množství srážek** ale také na **schopnosti půdy vodu zadržet**. Schopnost zadržet vodu je dána především **druhem půdy** (syn. typem půdy).

▼ **Půda** je komplexní útvar fyzikálních, chemických a biologických složek. Zvětráváním **matečné horniny** vzniká **půdotvorný substrát**. Zvětrávání působí činitelé fyzikální a biologičtí. Hlavní **fyzikální činitelé** jsou **teplota** (především velikost a rychlost jejích změn), **srážky** a **výpar**. Působení těchto činitelů závisí na klimatických podmínkách. **Biologičtí činitelé** – půdní flóra, půdní fauna a vegetace – působí **biologické zvětrávání** mateřské horniny, jejich činnost je však rozhodující především pro poslední vývojovou fázi, tzv. **vlastní vznik půdy**. Biologičtí činitelé jsou půdní flóra, půdní fauna a vegetace. **Půdní flóru** tvoří půdní bakterie, aktinomycety, houby, sinice, řasy a lišejníky, **půdní faunu** tvoří půdní prvoci, roztoči, chvostokoci, hlístice, žížaly, roupice, členovci, plži a další živočichové včetně obratlovců, **vegetaci** tvoří cévnaté rostliny. Souborně se tyto organizmy (biologičtí půdní činitelé), představující **živou složku** půdy, označují jako **edafon**. Edafon výrazně ovlivňuje strukturu půdy nejen vlastní přítomností ale i tím, že ji obohacuje organickými látkami. **Neživou složku** půdy tvoří **anorganické zvětralin** **matečné horniny** (písek, jíl), **půdní roztok** (voda s rozpuštěnými látkami anorganickými i organickými), **plyny** (půdní atmosféra) a pevná **organická složka – humus**.

Zvětralin

matečné horniny jsou podle velikosti klasifikovány jako kamení, štěrk, **hrubý písek** (velikost částic 2 až 0,2 mm), **jemný písek** (0,2 až 0,02 mm) **prach a jílnaté částice** (0,02 až 0,002 mm) a **jíl** (částice <0,002 mm až 1 μm). *Pozn.: hranice mezi jednotlivými kategoriemi se v různých pramenech poněkud liší.* Zastoupení jednotlivých kategorií pevných částic určuje **zrnitostní složení půdy**, které spolu s dalšími vlastnostmi charakterizuje **půdní druh** (např. půda písčitá, hlinitopísčitá, jílovitá, jíl apod.). Pevná neživá organická složka – **humus** – je tvořena produkty (exudáty a exkrementy) živých organismů a odumřelými zbytky mikroorganismů, rostlin a živočichů žijících v půdě. Obsah plynů v půdě, tzv. **půdní atmosféra**, tvoří obvykle 5 až 30% celkového objemu půdy. Pro schopnost zadržovat vodu je rozhodující tzv. **pórovitost půdy**. Toto kritérium charakterizuje poměr pevné fáze a volných prostorů mezi půdními částicemi. Vyjadřuje se v % jako objem pórů v celkovém objemu půdy, hodnoty se obvykle pohybují mezi 40 až 50% (u dobrých orných půd nemá klesat pod 40%). **Póry** se dle velikosti klasifikují jako **hrubé – nekapilární**, které jsou za normálních podmínek vyplněny vzduchem neboť voda z nich díky gravitaci vytéká (mají průměr větší než 0,2 mm), **střední – semikapilární**, vyplněné vodou nebo vzduchem podle aktuálních meteorologických podmínek, a **jemné – kapilární**, v nichž se voda adhezí udržuje. Velikost pórů je do jisté míry proměnlivá, mění se sesycháním půdy, mrazem nebo tlakem. Humus, který obecně zvyšuje vodní jímavost (vodní kapacitu) půdy, v jílovitých půdách tvoří s jílem strukturní agregáty a pórovitost půdy zvyšuje. Anorganické i organické **půdní částice mají na povrchu záporný náboj, adsorbují kationty** K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , NH_4^+ a udržují je v půdě. V půdě se udržují také **anionty** $H_2PO_4^-$, které s kationty na povrchu půdních částic interagují svými hydroxylovými skupinami. S povrchu pevných částic se tyto ionty uvolňují do půdního roztoku, z něhož jsou přijímány rostlinami. Anionty NO_3^- a Cl^- jsou v půdě zadržovány slabě, srážkami se vymývají do spodních vrstev půdního horizontu a mohou být splavovány do podzemních vod.

Půdní roztok, dle struktury půdy (pórovitosti a charakteru pórů) a aktuálního zásobení vodou ze srážek, zcela nebo částečně vyplňuje prostory mezi pevnými složkami půdy nebo se udržuje jen v kapilárních pórech a jako tenká adhezní vrstva lnoucí k povrchu pevných půdních částic. Schopnost půdy zadržovat vodu je charakterizována tzv. **vodní kapacitou půdy**, která udává maximální množství vody v půdě při plném nasycení (udává se v % objemu). Půdy písčité mají vodní kapacitu nízkou, půdy jílovité vysokou. Faktor, který významně ovlivňuje vodní kapacitu půdy, je **obsah humusu**. Také edafon, zejména **kořenové vlášení** a spleti **hyf**

mykorhizních hub na povrchu kořenů, tvoří struktury, které významně zvyšují schopnost půdy zadržovat vodu.

▲ Většina rostlin (83% dvouděložných, 79% jednoděložných a všechny rostliny nahosemenné) žije v symbióze s půdními houbami, která se nazývá **mykorhiza**. Zřídka se mykorhiza vyskytuje jen u rostlin čeledi *Cruciferae*, *Chenopodiaceae* a *Proteaceae*. Houby tvoří spleť jemných vláknitých hyf zvanou **mycelium**. Nejčastější formy symbiózy kořenů s houbami jsou mykorhiza ektotrofní a mykorhiza vezikulárně arbuskulární. Vedle těchto dvou forem se vyskytují specifické podoby mykorhizy u čeledi *Ericaceae* a *Orchidaceae*. **Ektotrofní mykorhizní houby** tvoří na povrchu kořene husté masivní mycelium, jednotlivými hyfami zasahují do mezibuněčných prostorů primární kůry (tvoří tzv. Hartigovu síť) i do vzdálenějších oblastí půdy (obr. 5-4.a). V oblasti interakce se hmotnost houby může rovnat hmotnosti kořene. Tento typ mykorhizy se vyskytuje nejčastěji u stromů (nahosemenných i krytosemenných rostlin). Hyfy **vezikulárně arbuskulárních hub** vstupují do buněk primární kůry kořene, kde tvoří oválné struktury zvané vezikuly nebo větvené struktury zvané arbuskuly, kolem kořene netvoří masivní mycelium a jednotlivými hyfami zasahují do půdy, kde vznikají reprodukční struktury (obr. 5-4.b). Hmotnost houby v oblasti interakce s kořenem tvoří asi 10% jeho hmotnosti. Tento typ mykorhizy se vyskytuje především u bylin.

Vodní potenciál půdního roztoku tvoří složka osmotická, tlaková a matriční. Koncentrace solutů v půdním roztoku je **obvykle nízká** a **vodní potenciál vysoký** (v normálních půdních podmínkách se hodnota Ψ_s udává kolem $-0,02$ MPa). Osmotický potenciál je významný u půd zasolených (Ψ_s až $-0,2$ MPa).

Tlakový potenciál Ψ_p v půdách dostatečně zavodněných je také blízký 0, s klesajícím obsahem vody v půdě se tlakový potenciál snižuje. Při **vysychání půdy** voda z centrálních oblastí největších prostorů mezi pevnými částicemi mizí a je nahrazována vzduchem. Styčná plocha vodné a plynné fáze v půdě se zvětšuje a v semikapilárních a kapilárních pórech se tvoří konkávní menisky. Voda se dostává do stavu tenze, **tlakový potenciál klesá, vodní potenciál půdního roztoku se snižuje**. V těchto podmínkách nabývá na významu potenciál matriční.

▲ Hodnotu **tlakového potenciálu půdního roztoku** lze vypočítat pomocí následujícího vzorce: $\Psi_p = -2T/r$, kde T je povrchové napětí vody ($7,28 \cdot 10^{-8}$ MPa) a r je poloměr zakřivení menisku (v m).

Vodní potenciál půdy je přímo **ovlivněn vodním potenciálem atmosféry**, neboť půda ztrácí vodu také výparem ze svého povrchu. **Výpar vody s povrchu půdy** se nazývá **evaporace**. Snížení vodního potenciálu v půdě je v přírodě obvykle kombinováno s nízkým vodním potenciálem atmosféry, který je dán vysokou teplotou a silným prouděním vzduchu.

V **suchých půdách**, kde voda tvoří jen tenkou vrstvu na povrchu pevných částic a udržuje se pouze v kapilárních pórech, může tlakový potenciál Ψ_p dosahovat hodnot -1 až -2 MPa. Za těchto podmínek se může stát, že vodní potenciál Ψ_w půdy je stejný nebo nižší než vodní potenciál buněk kořene. V těchto případech **se voda stává pro rostlinu nedostupnou** a dochází k vadnutí rostliny. Obsah vody v půdě v situaci, kdy se voda stane pro určitý druh rostlin ne-

dostupnou, se nazývá **koeficient** neboli **bod vadnutí**. Hodnota bodu vadnutí závisí na **vlastnostech půdy i na druhu a stavu rostliny** (značně proměnlivá charakteristika).

Voda se v půdě **pohybuje** především **hromadným tokem**. Díky příjmu vody rostlinou tlak v nejbližším okolí kořenů klesá. **Odpařování vody s povrchu půdy do atmosféry** působí pohyb půdního roztoku směrem k povrchu půdy. Difúze hraje při pohybu vody v půdě roli podstatně méně významnou než hromadný tok.

5.4.2. Příjem a vedení vody rostlinou

Suchozemské rostliny přijímají naprostou většinu vody **kořeny** z půdního roztoku současně s minerálními látkami. **Od povrchu kořene** je voda vedena **radiálně živými pletivy** přes rhizodermis, primární kůru a endodermis do parenchymu centrálního válce. Parenchymem centrálního válce je voda transportována **k vodivým pletivům radiálního cévního svazku**, kde vstupuje do **xylému** (obr. 5-5.).

Xylémem je voda vedena **axiálně do prýtu**. V prýtu je **z xylému vedena radiálně živými pletivy do buněk stonku, listů a dalších orgánů** nadzemní části. Také ve starších částech kořene, kde je vlastní příjem nízký, může být voda distribuována radiálně. Voda, která vstoupí do protoplastů, se může účastnit metabolických procesů, hydratovat vnitřní buněčné struktury, tvořit potřebnou zásobu ve vakuolách nebo se vrátit do transportních cest mimo protoplast (do apoplastu).

Ve fotosyntetizujících pletivech je značné množství **vody z xylému vedeno do floému a slouží transportu asimilátů** do míst jejich aktuální potřeby nebo ukládání. Určité množství vody se touto cestou **vrací do kořenů** (viz. kap. 3.5.). Na vnějším i vnitřním **povrchu nadzemní části rostliny** voda mění skupenství kapalné v plynné a **ve formě vodní páry přechází do atmosféry**.

5.4.2.1. Transport vody živými pletivy

Živá pletiva mají obecně daleko nižší hydraulickou vodivost než specializované transportní elementy xylému a voda je v nich transportována pouze na **krátké vzdálenosti**.

▼ **Výjimkou je floém**, jehož **živé buňky** jsou transportu vysoce přizpůsobené a slouží transportu látek na **dlouhé vzdálenosti**. Floémem jsou však distribuovány **asimiláty** (ze zdroje do sinku) a **voda má ve floému především funkci transportního media** (viz kap. 3.5.).

V živých pletivech je voda vedena apoplastem nebo buňkami. **Apoplast** je oblast vně plazmatických membrán tvořená **buněčnými stěnami a mezibuněčnými prostory**. Buněčné stěny jsou hydrofilní a pro vodu i většinu v ní rozpuštěných látek snadno prostupné. V submikro-

skopických interfibrilárních pórech je zadržována určitá zásoba vody. **Buněčná cesta** zahrnuje symplast a transmembránový transport. **Symplast** je cytoplazmatické kontinuum, vzniká neúplným oddělením protoplastů při dělení buněk, které spolu zůstávají propojeny specifickými strukturami – **plazmodezmy** (kap. 3.5.). Při **transmembránovém transportu** voda opakovaně **překonává membrány**. Z apoplastu voda přes plazmatickou membránu vstupuje do cytosolu, který na jiném místě přes plazmatickou membránu opouští, a do apoplastu se vrací. V protoplastu může voda překonávat i další membrány (např. membrány organel), zejména tonoplast. Voda může být ve vakuole zadržována a sloužit jako zásoba.

Voda překonává membrány (nejen plazmalemu a tonoplast ale i membránu endoplazmatického retikula) prostou difúzí, především však **vysoce specifickými transportními kanály**. Proteiny, které tyto kanály tvoří, se nazývají **akvaporiny**. Vlastní **transport vody akvaporiny je pasivní** (není třeba dodávat energii), probíhá **osmoticky** po spádu koncentrace vody (tedy po gradientu solutů). **Koncentrace solutů v cytosolu** je však **regulována aktivně**, např. příjmem iontů, množstvím osmoticky aktivních sacharidů nebo tvorbou tzv. kompatibilních solutů v případě stresu z nedostatku vody.

▲ **Akvaporiny** patří do velké skupiny proteinů označovaných **MIP** (z angl. *major intrinsic protein*), které fungují jako membránové kanály. Akvaporiny jsou proteiny o 25 až 30 kDa s šesti transmembránovými doménami, N- i C-konec jsou v cytoplazmě, na mimomembránových částech proteinu zasahujících do cytoplazmy jsou místa pro fosforylaci. Akvaporiny se v membránách vyskytují jako oligomery, nejčastěji jako homotetramery, každý monomer však tvoří vlastní pór, který má v místě největšího zúžení průměr 0,3 až 0,4 nm, což prakticky vylučuje transport jiných látek než vody. Akvaporiny **nejsou průchozí pro protony**, což svědčí i o dalších selekčních mechanismech, než je jen velikost póru. Nelze také zcela vyloučit, že za určitých podmínek mohou akvaporiny sloužit i transportu některých iontů. Vlastnosti póru **neurčují směr transportu**. Ten je dán hodnotami vodního potenciálu na opačných stranách membrány. Akvaporiny plazmatické membrány se označují jako **PIP** (z angl. *plasma membrane intrinsic protein*), akvaporiny tonoplastu jako **TIP** (z angl. *tonoplast intrinsic protein*). Akvaporiny NIP (z angl. *nodular membrane intrinsic protein*) se vyskytují v membráně peribakterioidu v nodulech, tvořených symbiotickými bakteriemi, které fixují vzdušný dusík. Jako **SIP** (z angl. *small intrinsic protein*) jsou označovány malé bazické akvaporiny, jejichž lokalizace a funkce zatím není přesně známa (byly nalezeny analýzou genomu, nebyly zatím fakticky a funkčně identifikovány). V genomu *Arabidopsis thaliana* bylo zatím nalezeno 35 genů pro akvaporiny, z nich 13 kóduje akvaporiny plazmatické membrány. U jiných druhů rostlin se předpokládá přibližně stejný počet genů. Exprese jednotlivých genů závisí na funkci buňky, typu membrány, stáří pletiva a dalších faktorech. V jedné buňce se vyskytuje několik typů akvaporinů, míra specifity je různá. Meristematické buňky, buňky, které se prodlužují a diferencují, kořenové vlásky, primární kůra, epidermis, parenchym cévních svazků, floém i dormantní semena mají **specifické akvaporiny**. Některé akvaporiny se vyskytují v kořeni i v nadzemní části rostliny, jiné jen v kořenu. Tonoplastové akvaporiny jsou podstatně méně specifické než ostatní typy akvaporinů, hrají však důležitou roli v regulaci osmotických poměrů cytosolu a při vytváření zásoby vody ve vakuole. Značné **množství** akvaporinů se vyskytuje v membránách buněk, které se intenzivně dělí nebo prodlužují (pro dlouhivý růst buňky však není určující množství akvaporinů ale především expanzní kapacita buněčné stěny). Množství akvaporinů je vysoké také v membránách buněk, které interagují se symbiotickými houbami, řasami nebo bakteriemi a v membránách buněk blizny a čnělky, které interagují s pylovou láčkou.

Expese genů pro akvaporiny je regulována na úrovni transkripce, translace i subcelulární lokalizace proteinů. Vlastní aktivita akvaporinů je regulována **fosforylací** proteinů (fosforylace stimuluje ote-

vření kanálu). Mezi vnější faktory, které expresi genů pro akvaporiny ovlivňují, patří např. sucho, zasolení půdy, teplota. Exprese genů podléhá vnitřní hormonální regulaci i endogenní rytmicitě. Příčné působení rozdílu osmotického nebo tlakového potenciálu na opačných stranách membrány nebylo prokázáno.

Rozhodující bariéra pro vstup vody do buňky je **plazmatická membrána** a **transport vody je na úrovni PIP akvaporinů dynamicky regulován**. PIP a TIP akvaporiny hrají důležitou roli ve vodním režimu buňky, tím však současně ovlivňují vodní poměry i na úrovni pletiv a orgánů.

Akvaporiny nejsou jediné proteiny umožňující transport vody přes membránu. Voda může procházet přes membránu i jinými membránovými transportními proteiny, např. iontovými kanály. Propustnost těchto proteinů pro vodu je však výrazně nižší (20- a vícekrát nižší než propustnost akvaporinů).

Transport apoplastem není selektivní, transport buněčnou cestou je na úrovni membrán aktivně řízen a regulován. **Transport apoplastem a buňkami jsou koordinované procesy**. Cesty se dynamicky **kombinují** dle dostupnosti vody, aktuálního stavu a potřeb rostliny a možností daných strukturním uspořádáním pletiv. Poměry závisí na rychlosti transpirace a na tom, zda hnací silou transportu je gradient tlakového nebo osmotického potenciálu. Signály a mechanismy koordinace nejsou zatím dostatečně známy.

5.4.2.2. Transport vody xylémem

Z kořene do prýtu je voda a v ní rozpuštěné látky transportována specializovaným vodivým pletivem – **xylémem**. Transport cévními elementy xylému je považován za **transport apoplastem**.

▼ **Xylém** sestává z **cévních elementů**, které tvoří vlastní transportní cestu, **sklerenchymatických vláken** a **parenchymatických buněk**.

Cévní elementy jsou **tracheidy** (syn. **cévce**) nebo **tracheální články** (syn. **články cév**). Články cév jsou sestaveny v řadě nad sebou a tvoří **tracheje** (syn. **cěvy**). Tracheální články i tracheidy jsou buňky, jejichž **protoplast** během funkční specializace **programovaně a zcela odumřel** (včetně plazmatické membrány). **Buněčné stěny** cévních elementů zůstávají **zachovány**, **transport xylémem** (prostorem vzniklým po odumřelých protoplastech) je tedy transport **apoplastem**. Před odumrtím protoplastu buněčné stěny **sekundárně ztloustnou**, ztlustliny jsou **impregnovány ligninem** (obr. 5-6.).

Lignin je vysoce větvený polymer aromatických alkoholů, především konyferylalkoholu, kumarylalkoholu a sinapylalkoholu (kap. 7.6.1.1.). Syntéza těchto základních jednotek vychází z fenylalaninu, probíhá v endoplazmatickém retikulu a v Golgiho aparátu, polymerace v buněčné stěně. Lignin se váže s polysacharidy buněčné stěny i střední lamely. Dodává pletivu pevnost v tlaku i tahu. Po celulóze je to druhá nejčtenější organická látka na naší planetě. Pro život rostlin na souši má základní význam.

Sekundární tloustnutí a impregnace buněčných stěn cévních elementů nejsou rovnoměrné. Mezi sekundárními ztlustlinami jsou oblasti tvořené pouze primární buněčnou stěnou. Impregnovaná **sekundární buněčná stěna** je pro vodu a v ní transportované látky prakticky **nepropustná** (udržuje tedy tyto látky v transportní cestě) a dává cévním elementům **pevnost**. Oblasti, kde je pouze **primární buněčná stěna**, ponechávají cévním elementům **propustnost** a **pružnost**. Pevnost a pružnost dávají cévním elementům schopnost odolávat pozitivnímu i negativnímu hydrostatickému tlaku. Sekundární buněčná stěna může tvořit **kruhy** (anulární neboli kruhovitě tloustnutí), **šroubovici** (helikální neboli šroubovitě tloustnutí), **bloky** podobné příčkám žebříku (avšak bez kolmých dlouhých spojek, tloustnu-

tí stupňovité, schodovité neboli skalariformní), **sít'** s různě velkými oky (síťovité tloustnutí) nebo **větší souvislé plochy** (obr. 5-7.). Uspořádání v kruzích a ve šroubovici umožňuje prodlužování cévního elementu a vyskytuje se především v protoxylému v prodlužovacích zónách proximálně přiléhajících k apikálním meristémům.

V místech, kde sekundární buněčná stěna tvoří větší souvislé plochy, jsou oblasti tvořené pouze primární buněčnou stěnou redukovány na tzv. **ztenčenininy** neboli **tečky** (angl. *pits*). Ztenčeniny jednoho cévního elementu přiléhají k obdobné struktuře v elementu sousedním. Ztenčeniny mohou být **jednoduché** (angl. *simple pits*) nebo strukturně poněkud komplikovanější, tzv. **ztenčeniny dvůrkaté** (angl. *bordered pits*). **Jednoduché ztenčeniny** mají obvykle tvar válce, jehož dno tvoří primární buněčná stěna. U **dvůrkatých ztenčenin** sekundární buněčná stěna na vnitřní straně přesahuje nad

ztenčeninu. Uprostřed přesahující sekundární stěny zůstává otvor a prostor pod přesahem má propojení s hlavním prostorem cévního elementu. U konifer bývá střed primární stěny ve ztenčenině ztlustlý a tvoří tzv. torus (obr. 5-8.). Mezikruží, tvořené primární stěnou mezi torem a obvodem ztenčeniny se nazývá **margo**. Celulózní mikrofibrily jsou v této oblasti řídké a radiálně uspořádané, margo je propustné ale pevné a pružné. Torus se může vychylovat do stran a přerušit tak propojení se sousedním elementem, který byl poškozen nebo v němž došlo k přetržení vodního sloupce. **Dvůrkaté ztenčeniny se vyskytují u tracheid i u tracheálních článků.**

Tracheidy jsou větvenovité buňky protáhlé v axiálním směru. Tvoří řadu, v níž se zúženými konci překrývají, a jsou propojeny ztenčeninami. Tracheidy jsou delší a užší než tracheální články. Průměr tracheid se udává od 8 do 25 μm, délka 1 až 10 mm. Tracheidy se vyskytují u rostlin nahosemenných i krytosemenných (obr. 5-9.).

Články cév jsou uspořádány nad sebou do řad a stěny, jimiž se články dotýkají, jsou v určitých místech nebo v celé ploše zcela rozpuštěny (obr. 5-9.). Částečně perforované stěny tvoří tzv. perforační desky s póry, v nichž (na rozdíl od ztenčenin) chybí primární buněčná stěna i střední lamela. Tak je vytvořen **souvislý na koncích však ohraničený prostor zvaný céva**, který je **od počátku diferenciacce a po celou dobu funkčnosti zcela vyplněn**, nejprve materiálem dezintegrujícího se protoplastu a později vodou s rozpuštěnými anorganickými i organickými látkami. Obsah cévy se pohybuje **axiálním směrem** od kořene do nadzemní části (opačný směr je však ve výjimečných případech také možný, např. v aridních oblastech při poklesu nočních teplot může voda z kořenů pronikat do okolního písku nebo v experimentálních situacích). Cévy mohou být dlouhé několik milimetrů, centimetrů i několik metrů. Průměr trachejí se obvykle pohybuje od 40 do 80 μm (nejširší cévy mohou mít průměr až 500 μm = 0,5 mm), tracheální články jsou dlouhé 0,2 až 3 mm, délka cévy je značně variabilní i v jedné rostlině, udávají se hodnoty v rozmezí od 1 cm až do 10 m. Tracheje se vyskytují pouze u rostlin krytosemenných a čeledi *Gnetaceae*.

Sklerenchymatická vlákna dodávají pletivu pevnost. Jsou častější u krytosemenných rostlin, jejichž cévy jsou širší a ve srovnání s trachejemi a tracheidami nahosemenných mají horší mechanické vlastnosti. Sklerenchymatická vlákna, u nichž zůstal zachován protoplast, mohou sloužit k ukládání zásobních látek.

Parenchymatické buňky slouží **k transportu** látek do vlastních cévních elementů nebo z cévních elementů a také **k ukládání zásobních látek** nebo látek odpadních. Parenchymatické buňky mohou být v xylému roztroušeny, častěji jsou však uspořádány do řad, tvořících radiální paprsky.

Xylém, především u krytosemenných rostlin, je jednoduchá **cesta s vysokou vodivostí**. Roztok v cévách ani v cévicích nepřekonává membrány, cévní články jsou propojeny perforačními deskami nebo stěny mezi nimi zcela chybí. Uvádí se, že vodivost cévy může být o 10 řádů vyšší (tj. 10^{10} -krát) než vodivost buňky (Taiz L. a Zieger E.: Plant Physiology. - Sinauer Ass., Inc., Publ. Sunderland, Massachusetts 1998).

Voda s rozpuštěnými látkami se v xylému pohybuje **hromadným tokem** (angl. *mass flow*, *bulk flow*), rychlost pohybu je dána **rozdílem vodního potenciálu** (hybnou silou $|\Delta\Psi|$) na začátku a na konci cévního svazku a **vodivostí elementů, tvořících transportní dráhu**.

▼ Cévu lze do jisté míry považovat za trubici. Hydraulická **vodivost** trubice je závislá především na **průměru a délce trubice** a na **viskozitě protékající kapaliny**. Pohyb kapaliny v trubici není homogenní, nejrychleji se kapalina pohybuje v centrální části trubice, směrem ke stěnám se rychlost snižuje třením. Hydraulická vodivost trubice se obvykle značí **L** a lze ji vypočítat z následujícího vzorce, který je odvozen z matematického vyjádření Hagen-Poiseuillova zákona pro průtok kapaliny trubicí:

$$L = \frac{\pi \cdot r^4}{8\eta \cdot \Delta x}$$

π = Ludolfovo číslo, r = poloměr trubice, η = dynamická viskozita protékající kapaliny, Δx = délka trubice.

Vzorec vyjadřující Hagen-Poiseuillův zákon nelze použít pro výpočet vodivosti tracheid a tracheí bez výhrad. Je nutné vzít v úvahu, že **stěny cévních elementů nejsou hladké**, čímž se jejich **hydraulická vodivost snižuje**. Na základě tohoto zákona **lze připustit**, že i **vodivost** cévních elementů do jisté míry **roste se čtvrtou mocninou poloměru**. S jistotou však lze z téhož zákona vyvodit a přijmout, že **tracheidy mají nižší vodivost než tracheje**. Vodivost **sloupce tracheid** je snížena dále tím, že při přechodu z jedné tracheidy do druhé voda musí překonat primární buněčnou stěnu, která mezi články cév chybí.

S rostoucí velikostí poloměru cévního elementu sice **roste jeho vodivost**, ale síla, která drží sloupec vody v kapiláře **klesá** (je poloměru úměrná nepřímo; viz kap. 5.1.). **Vedení vody tracheidami** je tedy sice **méně rychlé než vedení tracheami** (v tracheidách je větší odpor), síly držící vodu v tracheidách jsou však silnější a vedení vody **je bezpečnější**, neboť pro transport cévou nebo řadou cévic je **souvislý vodní sloupec** významný.

Tracheje a tracheidy se často přirovnávají ke kapilárám a v souvislosti s **pohybem** vody cévními elementy se připomíná schopnost vody stoupat v kapiláře (kapilární elevace, kap. 5.1.). **Význam kapilární elevace v tracheích a tracheidách je pro pohyb vody v xylému omezen**, zejména u stromů, které mohou dosahovat výšky až několika desítek metrů (údaje o nejvyšších stromech na Zemi se liší, jedním z nejvyšších je jistě blahovičník *Eucalyptus regnans* ve státě Viktoria v Austrálii, u něhož se uvádí výška 132 m).

■ Chápat cévy a cévice jen jako kapiláry je zavádějící. Kapilára je na obou koncích otevřená, sloupec vody v kapiláře je ukončen konkávním meniskem a voda je držena jen adhezí, kohezí a povrchovým napětím. Vodivé elementy xylému (stejně jako floému) tvoří systém na obou koncích navazující na systém mikrokapilár a od počátku zcela vyplněný proudícím obsahem. Voda vstupuje do cévních elementů na základě rozdílu vodního potenciálu, který je aktivně tvořen, udržován a řízen živými buňkami xylémového parenchymu.

Pohyb vody řadou cévic nebo **cévou působí** zejména **transpirace**, vstup vody do **protoplastů buněk živých pletiv** nadzemní části rostliny a **kořenový vztlak**. Pro **udržení souvislého vodního sloupce v tracheách i tracheidách**, nezbytného pro transport, mají však **koheze, adheze i povrchové napětí** bezesporu **zásadní význam**.

Rychlost pohybu roztoku v xylému u stromů s tenkými cévami je při dostatečném zásobení vodou 1 až 6 m . h⁻¹ a 16 až 45 m . h⁻¹ u stromů s širokými cévami. Rychlost pohybu roztoku v xylému u konifer je nižší než u rostlin krytosemenných.

5.4.2.3. Vedení vody kořenem a prýtem

Základní **morfologický typ kořene** (kořen hlavní s kořeny postranními, kořeny svazčité; obr. 5-10.) je dán geneticky, skutečná individuální podoba kořenového systému je však silně ovlivněna **strukturou půdy, vodními poměry na stanovišti a množstvím minerálních látek v půdním roztoku**.

Kořeny přijímají vodu z půdního roztoku **celým svým povrchem**. Významným faktorem **příjmu** vody je **velikost kontaktní plochy** kořene a půdního roztoku. Růst kořene je teoreticky neukončený a povrch kořene je dále zvětšován **větvěním**, tj. tvorbou kořenů postranních, a tvorbou **kořenových vlásků** (obr. 5-11.). Postranní kořeny se tvoří v oblastech zralých již diferencovaných pletiv a dávají kořenu možnost využívat nové oblasti půdy podle měnících se podmínek v půdě i podle stoupajících požadavků rostliny. Různé zóny a pletiva kořene mají různou schopnost vodu přijímat a vést.

Meristematická pletiva v apikální části kořene mají malou kontaktní plochu s půdním roztokem a nízkou hydraulickou vodivost. Příjem vody pokrývá především potřeby vlastního meristému. **Zóna**, v níž se buňky **prodlužují**, je sice pro vodu propustnější než oblast meristematická, neboť v této oblasti **se začínají diferencovat vodivé elementy**, kontaktní plocha s půdním roztokem je však malá a buňky této oblasti mají vysokou vlastní potřebu vody. Podíl těchto dvou zón na celkovém příjmu vody je velmi malý.

Kořen přijímá nejvíce vody v oblasti **zóny s kořenovými vlásky**, která leží proximálně od zóny prodlužovací (obr. 5- 12.). Pletiva kořene v této oblasti jsou mladá, buňky jsou však již diferencované. Kořenové vlásky jsou **vychlípeniny buněk pokožky kořene – rhizodermis**. Dlouhé jsou obvykle 0,2 až 0,3 mm, mohou však být i delší než 1 mm.

U rostlin žita starých 4 měsíce tvoří povrch kořenových vlásků asi 60% celkového povrchu kořene a odhaduje se, že u dospělé rostliny může povrch kořenových vlásků tvořit až 400 m². Buňky s kořenovými vlásky mají velkou centrální vakuolu, cytoplazma tvoří tenkou vrstvu přiléhající k plazmalemě, jádro a většina organel leží ve větším objemu cytosolu ve špičce

vlásku. Buňky rhizodermis, které vytvořily vlásky, jsou spojeny s buňkami primární kůry **množstvím plazmodezmů**.

Voda vstupuje do kořene **apoplastem**. Apoplastem (aniž překonala plazmatickou membránu) může být voda transportována pletivem primární kůry od povrchu kořene až k nejvnitřnější vrstvě buněk primární kůry – k **endodermis**. Voda se apoplastem pohybuje především hromadným tokem, jehož hybnou silou je snižování vodního potenciálu směrem k endodermis. Snižování vodního potenciálu je působeno **aktivním příjmem rozpuštěných látek** do protoplastů buněk primární kůry, který je následován **pasivním osmotickým vstupem vody**.

Také snížení tlakové složky působené transpirací je významné. V kořenových vláscích nebo v buňkách primární kůry může voda **překonat plazmatickou membránu** a dále se pohybovat **buňkami**.

Pro radiální transport vody v kořeni je důležitá zejména propustnost endodermis. **Endodermis**, nejvnitřnější vrstva buněk primární kůry kořene, se diferencuje v oblasti, kde se buňky již neprodlužují, rhizodermis má vytvořeny kořenové vlásky a příjem vody je nejvyšší. Buňky endodermis mají ve směru radiálního transportu buněčné stěny impregnované **suberinem** a někdy i ligninem. Impregnovaná oblast tvoří v buněčné stěně souvislý plochý prstenec, tzv. Casparyho proužek (obr. 5-13.). **Casparyho proužky** sousedních buněk jsou propojeny.

Suberin a lignin, látky hydrofobní povahy, vyplňují mikrokapilární prostory v buněčné stěně, oddělují apoplast primární kůry od apoplastu středního válce a **přerušují kontinuitu apoplastové transportní cesty**.

▼ **Suberin** je silně hydrofobní látka lipoidní povahy, **sít'ovitý polymer** vzájemně propojených **mastných kyselin** s délkou uhlíkového řetězce 20 až 26 atomů C, **alkoholů** s dlouhým řetězcem a **fenolických látek**. Z fenolických látek se vyskytuje nejčastěji kyselina kumarová.

Na úrovni Casparyho proužků nejen **voda** ale také **látky v ní rozpuštěné překonávají plazmatickou membránu** a vstupují do cytosolu.

Nucený transport látek přes plazmatickou membránu v endodermis umožňuje řízení vstupu vody do středního válce a udržování takového **rozdílu vodního potenciálu mezi primární kůrou a centrálním válcem**, který zajistí příjem dostatečného množství vody pro rostlinu. U některých rostlin, např. u trav, primární kůra kořene může odumírat a endodermis plní současně i funkci povrchového krycího pletiva.

▲ **Ve starších částech kořene** (bez kořenových vlásek) se pod rhizodermis často vytváří **hypodermis**, jejichž buněčné stěny jsou, podobně jako buňky endodermis, impregnovány hydrofobními látkami suberinem a někdy i ligninem. Pokud jsou tyto vrstvy vyvinuty, mají podobnou funkci jako endodermis. Mohou i snižovat schopnost kořene přijímat vodu, za sucha však současně brání úniku vody ze starších částí kořene zpět do půdy a chrání buňky primární kůry před patogeny. Ve starších částech kořene rhizodermis často odumírá a exodermis nebo hypodermis plní i funkci krycího pletiva. Anato-

mická studie ukázala, že z 213 sledovaných druhů, které patřily do 52 čeledí, byla exodermis vyvinuta u 94%.

Za endodermis se voda dále radiálně pohybuje buňkami nebo apoplastem. Pod endodermis je jedna nebo několik vrstev parenchymatických buněk, které se nazývají **pericykl**. Ve starších částech kořene se v pericyklu zakládají postranní kořeny. Endodermis postranních kořenů navazuje na endodermis kořene hlavního a pletiva stéle hlavního kořene jsou funkčně propojena s pletivy středních válců kořenů postranních. Centrálně od pericyklu je **parenchym středního válce a radiálně uspořádaná vodivá pletiva – xylém a floém**. Voda a v ní rozpuštěné látky jsou do starších částí kořene s omezeným příjmem vody a do nadzemní části rostliny transportovány **axiálně** především **xylémem**. Za určitých podmínek, např. u opadavých dřevin na jaře, může být voda z kořene do prýtu transportována i floémem.

Buňky parenchymu centrálního válce a parenchymu xylému **aktivně transportují do vodivých elementů ionty nebo jiné osmoticky aktivní látky**, jejichž zvýšená koncentrace **snižuje potenciál vody ve vodivých elementech**, a tím se tvoří hybná síla pro osmotický vstup vody. Vstupem vody do xylému se v této oblasti **zvýšuje tlak**. Hodnota tlakového potenciálu v oblasti příjmu vody v kořeni závisí nejen na množství vody, které do xylému za určitý čas vstoupí, ale také na tom, jakou rychlostí voda oblast příjmu opouští. Je-li **hodnota tlakového potenciálu** v kořenu **pozitivní**, tj. je-li tlak v xylému vyšší než tlak atmosférický, mluvíme o **kořenovém vztlaku**. Jako obvyklé se udávají hodnoty do 0,1 MPa, byly však naměřeny hodnoty i 0,5 až 0,6 MPa. Vyšší hodnoty se uvádějí u lián, u konifer je naopak kořenový vztlak velmi nízký. Obecně je kořenový vztlak vyšší, obsahuje-li půda dostatečné množství vody, je-li vlhkost vzduchu vysoká a výdej vody nízký. Kořenový vztlak stoupá v noci, kdy jsou průduchy uzavřené a transpirace nízká. Velmi významný je u opadavých dřevin na jaře, kdy transpirace je velmi nízká.

Při **vysokém kořenovém vztlaku** může u některých rostlin, např. u jahodníku nebo u trav, voda v kapalném skupenství pronikat strukturami, zvanými **hydatody** (obr. 5-14.), až na povrch rostliny a na konci nebo okraji listů tvořit kapky. Výdej vody v kapalném skupenství způsobený kořenovým vztlakem se nazývá **gutace**. (Voda může obsahovat i značné množství solí, které krystalizují na povrchu listů.).

Je-li výdej nebo spotřeba vody rostlinou vyšší než příjem, je hodnota tlakového potenciálu **záporná** a voda v xylému se nachází **ve stavu tenze**. Tenze v xylému pozitivně ovlivňuje příjem vody a u některých halofytů a mangrovů, které žijí na stanovištích s nízkým vodním potenciálem půdního roztoku a mají vyvinutý ultrafiltrační mechanismus odstraňující soli, má

záporná hodnota tlakového potenciálu zásadní význam. U těchto rostlin se udává hodnota tlakového potenciálu v xylému kořene až -3MPa .

Voda vstupující v kořenu do xylému nemusí přicházet bezprostředně z půdy. Přes parenchym cévního svazku může do xylému vstupovat **voda přicházející floémem** z nadzemní části rostliny, která sloužila transportu asimilátů z fotosyntetizujících pletiv do kořene.

Na vodivá pletiva kořene navazují cévní svazky nadzemní části rostliny. Xylém kořene s xylémem nadzemní části tvoří v rostlině kontinuální transportní cestu stejně jako floém kořene s floémem nadzemní části, i když jsou v centrálním válci kořene a nadzemní části vodivá pletiva odlišně uspořádána.

▼ V centrálním válci **kořene** jsou vodivá pletiva uspořádána **radiálně** (paprskovitě), ve stéle **stonku** vodivá pletiva tvoří **oddělené cévní svazky**, které jsou u dvouděložných a nahosemenných rostlin uspořádány **v kruhu**, u jednoděložných jsou v základním pletivu **roztroušeny**.

V nadzemní části rostliny je voda z kořenů transportována **xylémem cévních svazků centrálního válce axiálně ke vzrostnému vrcholu stonku** a **xylémem stop**, které z vodivých pletiv stonku odbočují, **do větví a listů**. V čepeli listu se cévní svazek větví a vytváří hustou, morfologicky druhově specifickou, síť tenkých cévních svazků – **listovou žilnatinu**.

Buňky stonku, řapíků a listových čepelí jsou zásobovány **vodou transportovanou z xylému radiálně** přes parenchym cévního svazku (obr. 5-15.). Uvádí se, že většina buněk mezofylu je od nejtenčích větví cévních svazků vzdálena méně než 0,5 mm. Stejně jako v kořenu se i v nadzemní části rostliny voda radiálně pohybuje živými pletivy **buněčnou cestou** (přes protoplasty buněk) nebo **apoplastem**.

Mezofylové buňky a také některé **parenchymatické buňky stonku**, jsou větší nebo menší částí svého povrchu v kontaktu s **plynnou fází**, která vyplňuje **mezibuněčné prostory**. Na rozhraní hydratovaných buněčných stěn a mezibuněčných prostorů **voda přechází do plynné fáze a difunduje do atmosféry**.

V buněčných stěnách je množství interfibrilárních pórů (kapiláry o průměru 10^{-7} až 10^{-8} m), v nichž se díky kapilaritě udržuje voda. Síla, která v těchto pórech na rozhraní vodné a plynné fáze drží vodu, je značná. V kapiláře o poloměru, který odpovídá poloměru póru v buněčné stěně (0,005 μm), by voda mohla, dle výpočtu, vystoupit až do výšky 2975 m (téměř 3 km; tab. 5-1.). Díky **kohezi, adhezi a povrchovému napětí**, které dávají vodě schopnost držet se v submikroskopických **pórech buněčné stěny** (v apoplastu), a **osmotickému potenciálu cytoplazmy živých buněk**, se udržuje **kontinuální vodní prostředí** od půdního roztoku přes vnitřní prostředí rostliny až k rozhraní s plynnou fází. Gravitace působící na sloupce vody v cévicích nebo cévách nemůže tyto síly překonat.

Při nedostatku vody se v mikropórech buněčných stěn na rozhraní s plynnou fází tvoří konkávní menisky a povrchové napětí vyvolává na povrchu vodné fáze **tenzi** (negativní tlak). Čím více vody přejde do plynné fáze, tím je zakřivení menisků ostřejší a tenze vody v kapalně fázi se zvyšuje. Tlaková složka vodního potenciálu klesá a **hybná síla transportu vody v rostlině ($\Delta\P$) se zvyšuje**, neboť tenze vody v submikroskopických kapilárních pórech buněčných stěn na rozhraní fází se promítá do hodnot vodního potenciálu jednotlivých složek kontinuálního vodného prostředí od rozhraní fází až po půdní roztok.

Tenze v xylému vede k tendenci vodivých elementů **zaujmout menší prostor**. Tenzi podléhají především oblasti, kde je zachována jen primární buněčná stěna, která se vchlipuje dovnitř vodivého elementu (obr. 5-16.). Tato snaha minimalizovat objem je **vyrovnávána pevností sekundárních buněčných stěn a tenzí v sousedních cévních elementech**.

Tenze, vedle tendence zmenšit objem, může vést k **nasávání vzduchu do xylému**. Tento děj se anglicky nazývá „*air seeding*“ (lze přeložit jako zasetí vzduchu – tento ani obdobný termín však není v české literatuře používán). Maličké bubliny, původně odpovídající velikosti pórů v buněčných stěnách, významně narušují soudržnost sloupce vody. Za tenze ve vodivých elementech se bubliny zvětšují, přijímají vzduch rozpuštěný ve vodě, spojují se a nakonec mohou způsobit přerušení vodního sloupce. Za sníženého tlaku dochází také snáze k přeměně vody ve vodní páru. Vznik bubliny se nazývá **kavitace** (obr. 5-17.), stav narušení transportu vody **embolie**. Cévice nebo cévní článek se stává nefunkčním.

▲ Tenze v cévě nebo cévici pod bublinou mizí, tenze v sousedních vodivých drahách vede k vychýlení primární stěny dvůrkatých ztenčenin směrem k sousedním elementům, v nichž tenze přetrvává. Primární stěna nebo torus (je-li vytvořen) přilne k převisu sekundární buněčné stěny a tenze v sousední vodivé dráze je zachována. Příčinou kavitace může být vedle **vysoké transpirace** také **nedostatek vody v půdě**. V přírodě tyto příčiny obvykle působí společně. Bubliny mohou vznikat také za **mrazu**. Ke kavitaci dochází častěji v cévách s nízkou vodivostí, např. v tenkých cévách listových čepelí, řapíků nebo v tenkých větévkách. Embolie tak poškozuje omezenou část rostliny.

Přerušení vodního sloupce se projeví zvukem, který se podobá prasknutí. Zvuk může být registrován citlivým mikrofónem a kavitace sledována.

Bublina nemusí zastavit tok vody v řadě tracheid nebo v cévě zcela. Bubliny se obvykle přes styčné plochy tracheid a perforované styčné plochy cévních článků nešíří. Vodivé elementy jsou propojeny a voda může poškozené místo sousedními elementy obcházet (obr. 5-17.).

Embolie je za určitých podmínek **reparovatelná**, kontinuita vodního sloupce může být obnovena. Vzduch tvořící bublinu v cévě je blízký nasycení vodní parou a za určitých podmínek, zejména v noci, kdy teplota i transpirace jsou sníženy a tlak v xylému se zvýší, vodní pára

kondenzuje a bublina může zmizet. Na odstranění embolie také pozitivně působí kořenový vztlak.

5.4.3. Transpirace

Voda opouští rostlinu ve formě **vodní páry**. Výdej vody rostlinou do atmosféry v této formě se nazývá **transpirace**. Voda přechází do plynného skupenství **na vnějším i vnitřním povrchu nadzemní části rostliny**. Největší část vnějšího i vnitřního povrchu je u naprosté většiny rostlin tvořena **povrchem buněk listových čepelí** (u opadavých druhů samozřejmě pouze ve vegetační sezóně).

Vnější povrch rostliny tvoří **vnější strany pokožkových a svěracích buněk**, je **kryt kutikulou** a je **v přímém kontaktu s atmosférou** mimo rostlinu. Z vnější strany buněk pokožky a buněk svěracích do oblasti pohybujícího se vzduchu **voda difunduje pevnou fází kutikuly a hraniční vrstvou vzduchu** (viz kap. 3.4.3.). Výdej vody touto cestou se nazývá **transpirace kutikulární**.

Vnitřní povrch rostliny tvoří plocha buněčných stěn, která je **v kontaktu s plynnou fází vyplňující mezibuněčné prostory**. Velikost vnitřního povrchu je pro přechod vody do plynné fáze a pro výdej vody rostlinou do atmosféry velmi významná. Uvádí se, že list má vnitřní povrch 7- až 30-krát větší než svou vnější plochu. (Plochou listové čepele se konvenčně rozumí její průmět, povrch listové čepele je tedy dvojnásobný.). Z vnitřního povrchu rostliny vodní pára difunduje mezibuněčnými prostory do **podprůduchových dutin** a odtud **průduchovými štěrbinami přes hraniční vrstvu** nehybného vzduchu **do atmosféry**. Výdej vody touto cestou se nazývá **transpirace stomatární**. Průměrná délka dráhy, kterou urazí molekula vody plynnou fází od rozhraní fází uvnitř listu do atmosféry za hraniční vrstvou, se odhaduje asi na 1 mm. Do podprůduchových dutin přechází také vodní pára z vnitřního povrchu svěracích buněk, což přímo ovlivňuje jejich vodní poměry a velikost průduchové štěrbin.

▲ Určité množství vody se může vypařit také přímo **ze svěracích buněk** v místech, kde buněčná stěna není vyztužena celulózními lamelami, tj. ze stěn tvořících vlastní štěrbinu nebo předprůduchovou dutinu, nebo které jsou v přímém kontaktu s hraniční vrstvou (nekryty kutikulou). Tento výdej vodní páry se označuje jako **transpirace peristomatární**. Její podíl na celkové transpiraci je velmi nízký, svěrací buňky však tímto způsobem přímo a rychle získávají informaci o změnách obsahu vodní páry ve vzduchu a reagují na ně.

Transpirace (kutikulární i stomatární) se charakterizuje její **rychlostí** a vyjadřuje se jako množství vody, které se vypaří z jednotkové listové plochy za jednotku času (obvykle v molech $\text{H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$). **Rychlost transpirace** je určena **hybnou silou** transpirace, tj. rozdílem vodního potenciálu vnitřního nebo vnějšího povrchu rostliny a vodního potenciálu atmosféry

za hraniční vrstvou vzduchu, a **vodivosti prostředí**, která tyto dvě oblasti odděluje. (Vodivost plynné fáze bývala často vyjadřována jako difúzní odpor, což je převrácená hodnota vodivosti.) Ve srovnání s fází pevnou nebo kapalnou je vodivost plynné fáze výrazně vyšší.

Schopnost vzduchu pojímat vodu s teplotou výrazně roste (obr. 5-18.), hodnota vodního potenciálu v plynné fázi je tedy teplotou výrazně ovlivněna. Teplota uvnitř listu a v atmosféře se může lišit.

■ **Potenciál vody v plynné fázi** je úměrný **logaritmu relativní vlhkosti** (RH; viz kap. 5.3.), která udává poměr skutečné a maximální možné **koncentrace vodní páry** ($\text{mol} \cdot \text{m}^{-3}$) za daných podmínek teploty a tlaku. Místo koncentrace vodní páry lze použít také hodnoty **parciálního tlaku vodní páry**, který je koncentraci vodní páry úměrný a vyjadřuje se v Pa.

Je-li plynná fáze vodní parou plně saturována (RH = 100) je vodní potenciál nulový (platí za jakékoli teploty), s poklesem relativní vlhkosti se vodní potenciál plynné fáze mění velmi výrazně. Ve 20 °C při relativní vlhkosti 98% hodnota vodního potenciálu klesá na -2,72 MPa. Další hodnoty vodních potenciálů uvádí tabulka 5.3.

Na základě výpočtů se uvádí, že vodní potenciál plynné fáze -3MPa udrží v cévě sloupec vody vysoký asi 277 m (Salisbury F.B., Ross C.W.: Plant Physiology. Waldworth Inc., Belmont California, 1992).

Tab.5.3. Hodnoty vodního potenciálu Ψ_w (MPa) v plynné fázi při teplotě 20°C a různých hodnotách relativní vlhkosti. Relativní vlhkost se často vyjadřuje v % (poměr aktuální koncentrace vodní páry a saturační koncentrace násobený 100).

RH (%)	Ψ_w (MPa)
100	0
98	- 2,72
90	- 14,2
50	- 93,5
10	-311

Koncentrace vodní páry v mezibuněčných prostorech je v rovnováze s koncentrací vody na hydratovaných površích buněčných stěn. Protože vnitřní povrch listu je velký a objem mezibuněčných prostorů je malý (asi 5% celkového objemu jehlice u borovice, 10% objemu listu u kukuřice, 30% u ječmene a 40% u tabáku), předpokládá se, že **vodní potenciály těchto dvou fází jsou si velmi blízké** a že se rovnováha mezi těmito dvěma prostředím ustavuje velmi rychle. Směrem k vnějšímu povrchu hraniční vrstvy vodní potenciál mírně **klesá**, největší rozdíl vodních potenciálů je mezi hraniční vrstvou a oblastí atmosféry, v níž se vzduch pohybuje.

Rozdíl mezi vodním potenciálem vnitřního prostředí rostliny a atmosféry za hraniční vrstvou je **značný** i při poměrně vysoké relativní vlhkosti vzduchu a je považován za **hlavní hybnou sílu transportu vody v systému půda – rostlina – atmosféra**. Proto se pohyb vody z kořenů do nadzemní části často označuje jako **transpirační tok**.

Pro rychlost transpirace z **vnějšího povrchu** rostliny je rozhodující **vodivost kutikuly**. Kutikula kryje 99 % povrchu nadzemní části rostliny, je pro vodu velmi málo prostupná a přechodu vody z rostliny do atmosféry klade značný odpor. Vlastnosti a odpor kutikuly odpovídají **dlouhodobému charakteru vodních a klimatických podmínek na stanovišti**. Vodivost kutikuly je dána její **výškou a složením**. Významný odpor difúzi vody klade především povrchová **vrstva vosků (obr. 5-19.)**. Z maximální celkové transpirace, tj. transpirace kutikulární a transpirace stomatární při všech průduchách maximálně otevřených, činí transpirace kutikulární obvykle asi 20%.

▼ **Kutin** je tvořen trojrozměrnou sítí **polymerovaných mastných kyselin**. Základní stavební jednotky jsou mastné kyseliny se 16 až 18 atomy C a s jednou nebo několika hydroxylovými nebo epoxydovými skupinami. Mastné kyseliny jsou do buněčné stěny transportovány z endoplazmatického retikula jako monomery vázané na koenzym A a transportní protein, k polymeraci dochází v buněčné stěně. Monomery jsou propojeny esterovými vazbami (karboxylová skupina jedné molekuly je vázána na hydroxylovou skupinu jiné molekuly). Vzniklý polymer je značně **pevný** a má **hydrofobní** charakter, jeho póry jsou však dostatečně velké na to, aby jimi voda mohla prostupovat. Kutin sám patrně nepředstavuje bezpečnou bariéru proti ztrátě vody, slouží pravděpodobně především ke zpevnění povrchu nadzemní části rostliny a směřuje proti turgoru. Do značné míry chrání také rostlinu před patogeny. Kutinová vrstva propojuje buněčnou stěnu s vrstvou vosků.

Vrstva vosků prostupuje a na vnější straně kryje vrstvu kutinu, je **silně hydrofobní** a snižuje ztráty vody o několik řádů. Složení vosků je značně individuální. Obecně jsou vosky **směsí mastných kyselin** s uhlíkovým řetězcem o 18 až 32 atomech C, jejich **modifikovaných produktů** (primárních i sekundárních alkoholů, aldehydů, ketonů nebo esterů) a **alkanů** s dlouhým uhlíkovým řetězcem. Jednotlivé složky jsou z protoplastu transportovány na povrch buněčné stěny, kde dochází k vlastní tvorbě vosku. Zastoupení jednotlivých složek určuje vnitřní i povrchovou strukturu voskové vrstvy. Povrchová struktura voskové vrstvy ovlivňuje sílu hraniční vrstvy listu, odraz dopadajícího záření a působí i jako ochrana před patogeny.

Pro cestu z **vnitřního povrchu listu** je rozhodující vodivost průduchů, zvaná **vodivost stomatární** (viz kap. 3.4.3). Stomatární vodivost závisí na velikosti průduchových štěrbin, její hodnota, a tedy i rychlost stomatární transpirace, je (na rozdíl od transpirace kutikulární) **proměnlivá a pohotově regulovatelná**. Velikost štěrbin je však vedle aktuálních vodních poměrů v rostlině ovlivněna ještě celou řadou dalších faktorů (viz. kap. 3.4.3.), na světle především dostupností CO₂ pro fotosyntézu. Při maximální možné vodivosti průduchů (všechny průduchy jsou maximálně otevřeny) je rychlost stomatární transpirace limitována faktory neproměnlivými, jako je **hustota** (počet průduchů na jednotku plochy), **plošné uspořádání průduchů** a jejich **poloha** vzhledem k povrchu listu (obr. 5-20.). Průduchy zanořené pod rovinu povrchu listu spolu s předprůduchovou dutinou snižují vodivost více než průduchy v rovině pokožky nebo průduchy, které nad ni vystupují.

Odpor hraniční vrstvy je úměrný především její **výšce** (syn. síle, tloušťce), která závisí na **ploše a tvaru listové čepele** a na **charakteru jejího povrchu**, a na rychlosti **proudění vzduchu** za hraniční vrstvou (viz kap. 3.4.3.). Rychlost difúze vodní páry hraniční vrstvou závisí,

mimo jiné faktory jako je např. teplota, na koncentraci vodní páry. Jsou-li průduchy v pokožce soustředěny v určitých oblastech, není koncentrace vodní páry v hraniční vrstvě homogenní. Nad oblastmi s průduchy je koncentrace vodní páry vyšší, strmost koncentračního spádu mezi průduchovou šterbinou a přiléhající oblastí hraniční vrstvy se snižuje a rychlost difúze klesá. Chaoticky se pohybující molekuly vodní páry tak mají také větší pravděpodobnost vrátit se do průduchových šterbin (obr. 5-21.). Zvyšuje se však rozdíl mezi vodním potenciálem v hraniční vrstvě a v oblasti pohybujícího se vzduchu.

Rychlost transpirace je proměnlivá, závisí na mnoha komplexně působících vnějších i vnitřních faktorech. Patří mezi ně především potřeba a dostupnost CO_2 na světle, teplota, vlhkost a proudění vzduchu v atmosféře a dostupnost vody v půdě (otvírání a zavírání průduchů viz kap. 7.3.1.1.; kap. 12.1.4.).

5.4.3.1. Transpirace a příjem CO_2

Na světle je transpirace ovlivněna především **potřebou CO_2** . Fotosyntetická **asimilace CO_2** je pro existenci rostliny nezbytná, neboť **sacharidy**, vznikající v chloroplastech, jsou zdrojem energie a organických látek pro životní procesy probíhající v cytosolu vlastní mezofylové buňky i pro životní procesy dalších buněk a pletiv, které nejsou fotosynteticky aktivní vůbec nebo jejichž fotosyntetická aktivita neodpovídá jejich potřebě. Vznik, transport a další **metabolismus sacharidů umožňuje vstup energie do metabolických procesů**, které zajišťují **udržování základní existence rostliny i tvorbu látek nezbytných pro její růst** (viz. kap. 3. a 4.). **Voda** je však také **nezbytná pro vznik, distribuci i pro další využití těchto látek v rostlině**. S růstem rostliny se potřeba vody zvyšuje.

Příjem CO_2 je bezprostředně spjat se značnými ztrátami vody stomatární transpirací. Oxid uhličitý vstupuje do listu **stejnou cestou**, kterou voda rostlinu opouští (difúze CO_2 přes kutikulu je minimální). **Difúze CO_2 z atmosféry do stromatu chloroplastů je asi 1,6-krát pomalejší než difúze vody z listu do atmosféry, neboť molekula CO_2 je větší než molekula vody (CO_2 má nižší difúzní koeficient). Koncentrace CO_2 (0,036% objemu) je o několik řádů nižší, než koncentrace vodní páry jak v mezibuněčných prostorech, tak v atmosféře, a proto za stejnou dobu opustí list daleko větší množství vody než je množství CO_2 , které do listu vstoupí. CO_2 je asimilován až ve stromatu chloroplastů, dráha difúze je delší a molekula CO_2 se pohybuje dalšími prostředím – buněčnou stěnou, plazmatickou membránou, cytosolem a membránami chloroplastu. Tato prostředí jsou pro CO_2 méně propustná než fáze plynná.**

Na světle rostlina musí mezi výdejem vody a příjmem CO₂ neustále udržovat optimální poměr, odpovídající stavu rostliny a podmínkám na stanovišti. Různé druhy rostliny tento problém řeší různě účinně. Člověk schopnost řešit tento problém číselně charakterizuje hodnotou tzv. **efektivity využití vody** WUE (z angl. *water use efficiency*), vyjádřenou v molech nebo jednotkách hmotnosti (užíváno častěji):

$$WUE = \frac{\text{fixovaný CO}_2 \text{ (mol)}}{\text{vytranspirovaná H}_2\text{O (mol)}} \quad (\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O})$$

$$WUE = \frac{\text{fixovaného CO}_2 \text{ (g)}}{\text{vytranspirovaná H}_2\text{O (kg)}} \quad (\text{g CO}_2 \cdot \text{kg}^{-1} \text{H}_2\text{O})$$

U rostlin C3 se uvádějí hodnoty efektivity využití vody 1 až 3 g CO₂ · kg⁻¹ H₂O. Rostliny C4 a CAM, které se na suché klima specificky metabolicky i strukturně adaptovaly, mají hodnoty WUE vyšší. U rostlin C4 se uvádějí hodnoty 2 až 5 g CO₂ · kg⁻¹ H₂O, u rostlin CAM 10 až 40 g CO₂ · kg⁻¹ H₂O.

5.4.3.2. Transpirace a energie

Transpirace je proces významný z hlediska **energetické bilance rostliny** i z hlediska **kolo-běhu energie** v atmosféře. Rostlina, stejně jako ostatní živé organizmy i neživé látky, se nachází v neustálém poli zářivé energie. Zdrojem energie je nejen **záření sluneční**, ale **energii vyzařují všechna tělesa** o teplotě vyšší než absolutní 0 (-273 °C; viz kap. 2.1.1.). Energie se uvolňuje také při mnoha **metabolických procesech** probíhajících v rostlině. Rostlina dopadající záření odráží, propouští nebo absorbuje. Rostliny absorbují především fotosynteticky aktivní záření a záření v tzv. vzdálené infračervené oblasti (λ nad 2000 nm). Jen malé množství absorbované energie v oblasti PAR je využito k fotosyntéze (max. 5%) a vstupuje do metabolických procesů rostliny. Většina energie se při deexcitaci mění na **teplo**, které může být vydáno do okolí v podobě dlouhovlnného infračerveného **záření**, **předáno do okolí vedením** nebo je využito ke **změně kapalného skupenství vody ve skupenství plynné** a přeneseno do okolí jako **teplo latentní** (obr. 5-22.; viz též kap. 2.1.3.).

Při **výdeji tepla vedením** je energie molekul na povrchu listu předávána molekulám vzduchu, které jsou s nimi v kontaktu (fáze zvaná kondukce). Teplejší vzduch zvětšuje objem, je lehčí a stoupá do vyšších vrstev vzduchu, kde energii předá vzduchu chladnějšímu (vlastní konvekce). Ochlazený vzduch se vrací do nižších vrstev atmosféry. Obě fáze vedení tepla – konduk-

ce i konvekce - se často zahrnují pod společné označení - **konvekce**. Toto teplo se označuje jako **teplo pocitové** (zjevné).

Značné množství energie je vydáno **transpirací**. S 1 kg vody 20 °C teplé, který ze skupenství kapalného přejde do skupenství plynného, odejde do atmosféry 2,45 MJ. Toto teplo se označuje jako **latentní teplo výparné**. **Transpirací se rostlina ochlazuje**.

Při vysoké transpiraci (nastává např. při dobrém zásobení vodou, vysoké teplotě, suchém proudícím vzduchu a nízké hladině asimilátů v chloroplastech) může být list o několik stupňů chladnější než okolní atmosféra. V atmosféře zcela nasycené vodní parou však list může mít, díky absorpci záření, teplotu vyšší než jeho okolí.

Na začátku noci může být rostlina teplejší než okolní vzduch a vydávat do okolí více energie než přijme. Jestliže se rostlina ochladí na teplotu nižší než okolní vzduch, může naopak přijímat energii z **vodní páry**, která na jejím chladnějším povrchu **kondenzuje** (tvorba rosy) a **teplo se uvolňuje do listu i do jeho okolí**.

Rostliny velmi **významně ovlivňují vodní a tepelné poměry v biosféře**. Kořeny rostlin příznivě ovlivňují schopnost půdy zadržet **vodu**, kterou velkou plochou svého vnějšího i vnitřního povrchu, spolu s **energií**, při transpiraci **vracejí ve formě vodní páry do atmosféry**. Voda se odpařuje také s povrchu půdy (evaporace). Výpar vody s povrchu půdy a s povrchu rostlin se nazývá evapotranspirace. **Evapotranspirace** je významný klimatický činitel. Energie vodní páry se při **kondenzaci** vrací do okolního prostředí. Rostliny tak **snižují teplotní rozdíly mezi dnem a nocí**, které na stanovištích bez vegetace mohou dosahovat až desítek °C. V deštných pralesích jsou naopak rozdíly teploty mezi dnem a nocí jen několik °C.

5.4.3.3. Transpirace a transport látek v rostlině

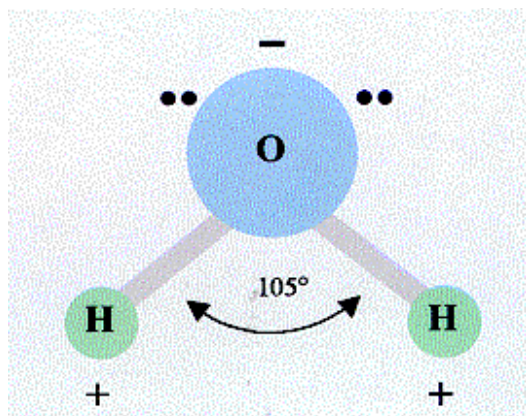
Transpirace významně ovlivňuje pohyb vody a v ní rozpuštěných látek z kořene do nadzemní části rostliny. Není však jedinou hybnou silou transportu vody v rostlině. U rostlin ve tmě nebo za nedostatku vody, kdy jsou průduchy zavřené, nebo u vodních rostlin, které žijí ve vodě zcela ponořené, je transpirace minimální nebo neprobíhá vůbec. I za těchto podmínek se musí voda v rostlině pohybovat neboť přináší stonkům, listům a stonkovým meristémům potřebné látky, které získává z půdy, nebo které byly v kořenu skladovány.

Pohyb vody v cévicích a cévách je vedle transpirace působen také **neustálým vstupem vody do protoplastů živých buněk**, jejichž osmotický potenciál je nižší než potenciál vody v apoplastu. Na snížení vodního potenciálu v proximálních oblastech xylému nadzemní části rostliny a na zvětšení hybné síly transportu vody z kořene do nadzemní části rostliny se významně podílí také **vstup vody do floému a do prodlužujících se a meristematických buněk**. Tyto

procesy tak do jisté míry přejímají funkci transpirace v transportu vody a v ní rozpuštěných látek z kořene do nadzemní části a do jisté míry transpiraci omezují.

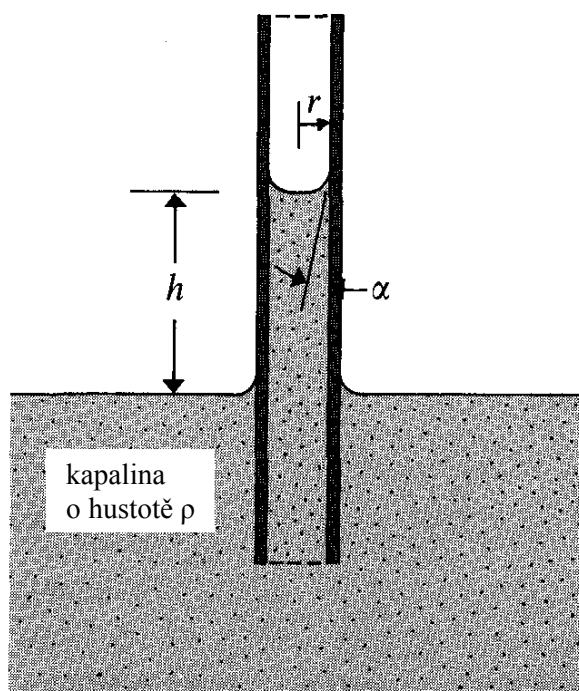
Pro dřeviny jsou důležité zásoby vody ve dřevě kmene. Tato voda se využívá při vysoké transpiraci během dne a doplňuje se během noci.

Obr. 5-1. Schéma molekuly vody. Dvě vazby mezi atomem kyslíku a atomy vodíku svírají úhel 105° . Molekula je silně polární, záporný náboj nese atom kyslíku, atomy vodíku mají náboj pozitivní.



[zpět do textu](#)

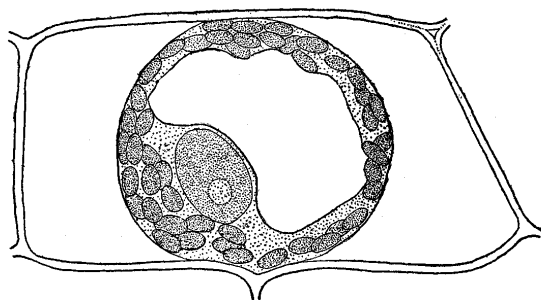
Obr. 5-2. Kapilarita. (Nobel P.S.: Physicochemical and Environmental Plant Physiology. Academic Press, Inc., San Diego, 1991. Upraveno.) r – poloměr kapiláry, α – úhel zakřivení menisku, h – sloupec kapaliny v kapiláře.



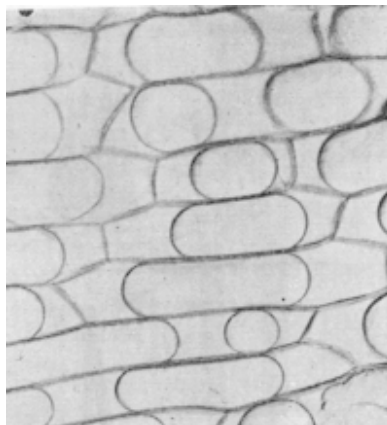
[zpět do textu](#)

Obr. 5-3. Plazmolýza. a – plazmolyzovaná buňka mezofýlu doušky vodní (*Elodea densa*).
b – plazmolyzované buňky vnitřní pokožky suknice cibule (*Allium cepa*). (a - Smith G.M.,
Gilbert E.M., Evans R.I., Duggar B.M., Bryan G.S., Allen Ch.E.: A Textbook of General
Botany. - The Macmillan Comp. New York, 1946. b – Němec B., Prát S., Kořínek J.:
Učebnice anatomie a fyziologie rostlin. - LKN Praha 1949.)

a

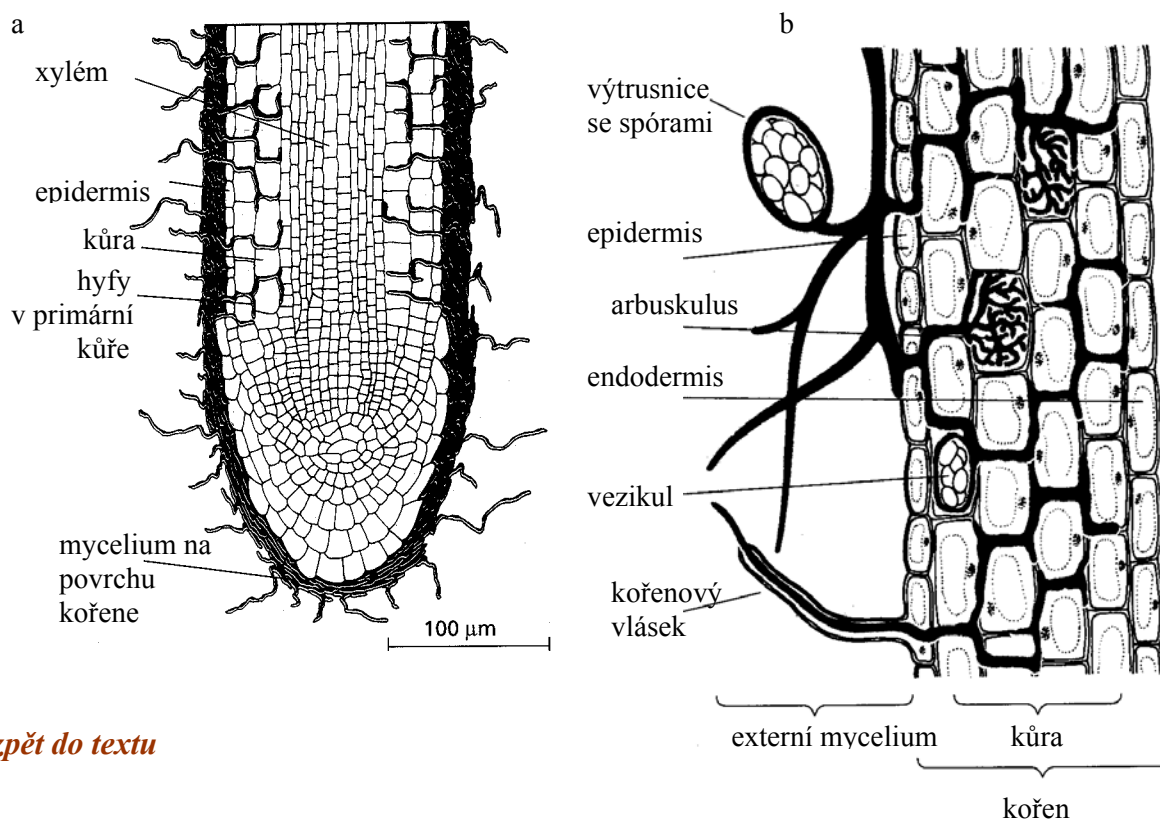


b



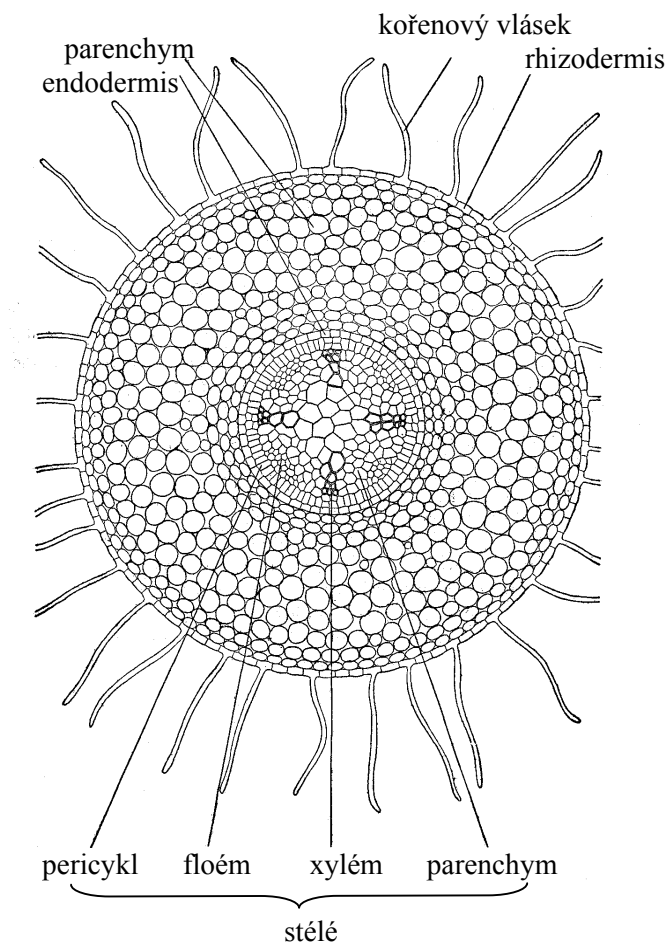
[zpět do textu](#)

Obr. 5-4. Mykorhiza. a – ektotrofní mykorhiza. b- vezikulárně arbuskulární mykorhiza. (Rovira A.D., Bowen C.D., Foster R.C.: The significance of rhizosphere microflora and mycorrhizas in plant nutrition. - In: A. Läuchli and R. Bielecki - eds: Inorganic plant nutrition. Encyclopedia of Plant Physiology, New series, vol.15B. Upraveno.)



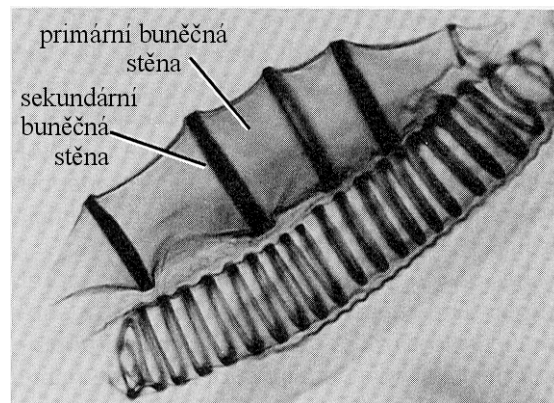
[zpět do textu](#)

Obr. 5-5. Příčný řez kořenem slunečnice v oblasti s kořenovými vlásky. Smith G.M., Gilbert E.M., Evans R.I., Duggar B.M., Bryan G.S., Allen Ch.E.: A Textbook of General Botany. – The Mackmillan Comp. 1946, New York. (Upraveno).



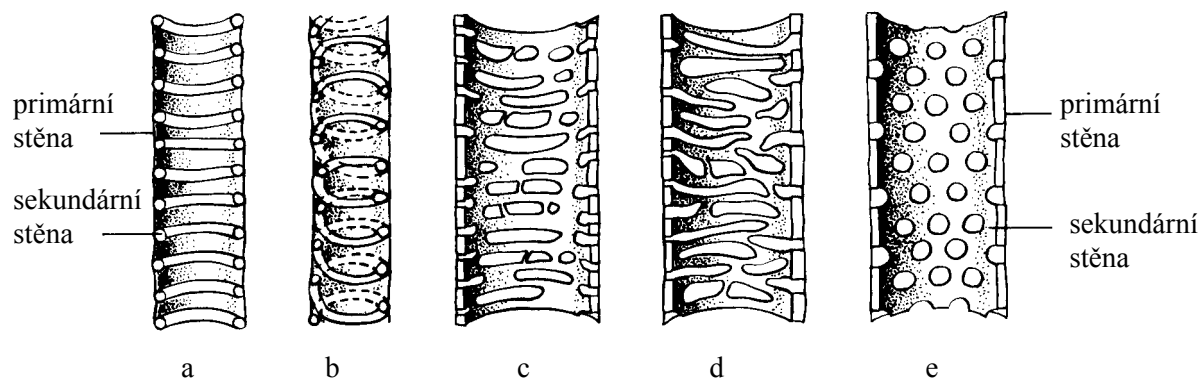
[zpět do textu](#)

Obr. 5-6. Tracheidy u *Notocactus schumannianus*. (Mauseth J.A.: Plant Anatomy. - The Benjamin/Cummings Publ. Comp., Menlo Park, California 1988. Upraveno.).



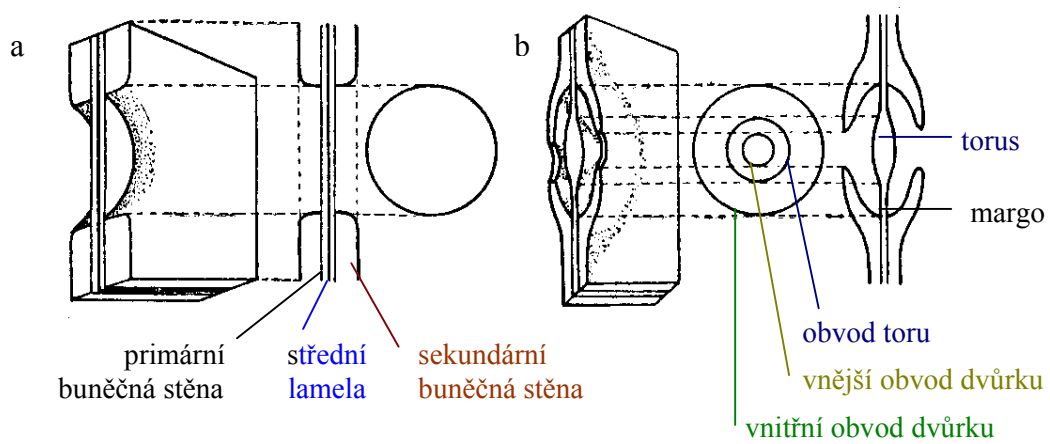
zpět do textu

Obr. 5-7. Typy sekundárního tloušťnutí buněčných stěn u tracheid a tracheí. a – kruhovitě (prstencovitě, anulární), b – šroubovitě (helikální), c - schodovitě (skalariformní), d – síťovité (retikulátní), e - plošné se ztenčeninami. (Mauseth J.A.: Plant Anatomy. – The Benjamin/Cummings Publ. Comp., Menlo Park, California 1988. Upraveno.).



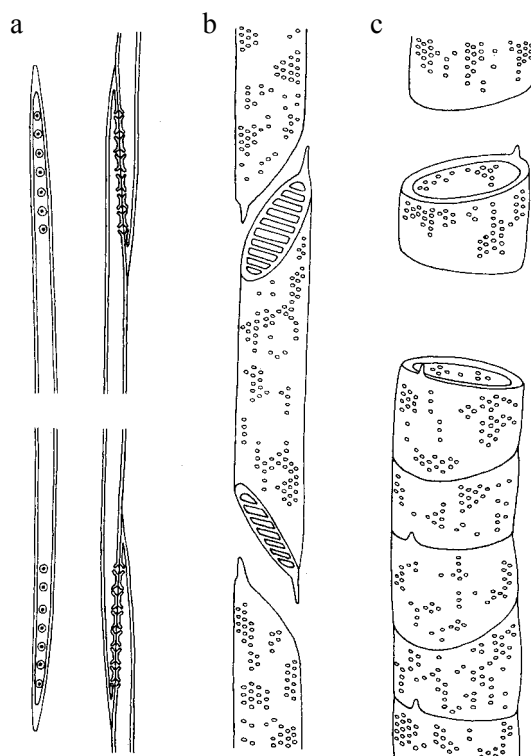
[zpět do textu](#)

Obr. 5-8. Ztenčenininy cévních elementů. a – jednoduchá ztenčenina. b - dvůrkatá ztenčenina. (Černohorský Z.: Základy rostlinné morfologie. - SPN Praha, 1964. Upraveno.).



zpět do textu

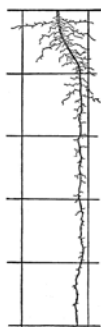
Obr. 5-9. Vodivé elementy xylému. a – tracheidy borovice lesní (*Pinus silvestris*) mají dvůrkaté ztenčeniny především v místech, kde se jejich protáhlé zašpičatělé konce dotýkají. Vnitřní průměr je asi 10 μm . b – cévní články břízy pýřité (*Betula pendula*). Styčné plochy cévních článků jsou perforované. c – cévní články dubu *Quercus robur*). Styčné plochy zcela vymizely, vnitřní prostor cévy je souvislý bez přepážek. Vnitřní průměr cév je 100 – 500 μm . (Mohr H., Schopfer P.: Plant Physiology. - Springer Berlin, 1995.).



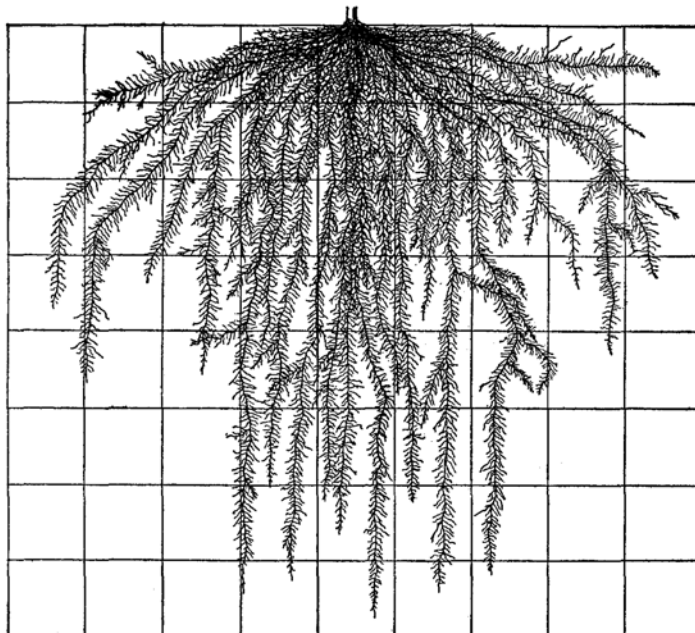
[zpět do textu](#)

Obr. 5-10. Základní typy kořenových systémů. a – kořen hlavní s kořeny postranními (vojtěška). b – kořeny svazčité (kukuřice). (Smith G.M., Gilbert E.M., Evans R.I., Duggar B.M., Bryan G.S., Allen Ch.E.: A Textbook of General Botany. - The Macmillan Comp., New York, 1946.)

a

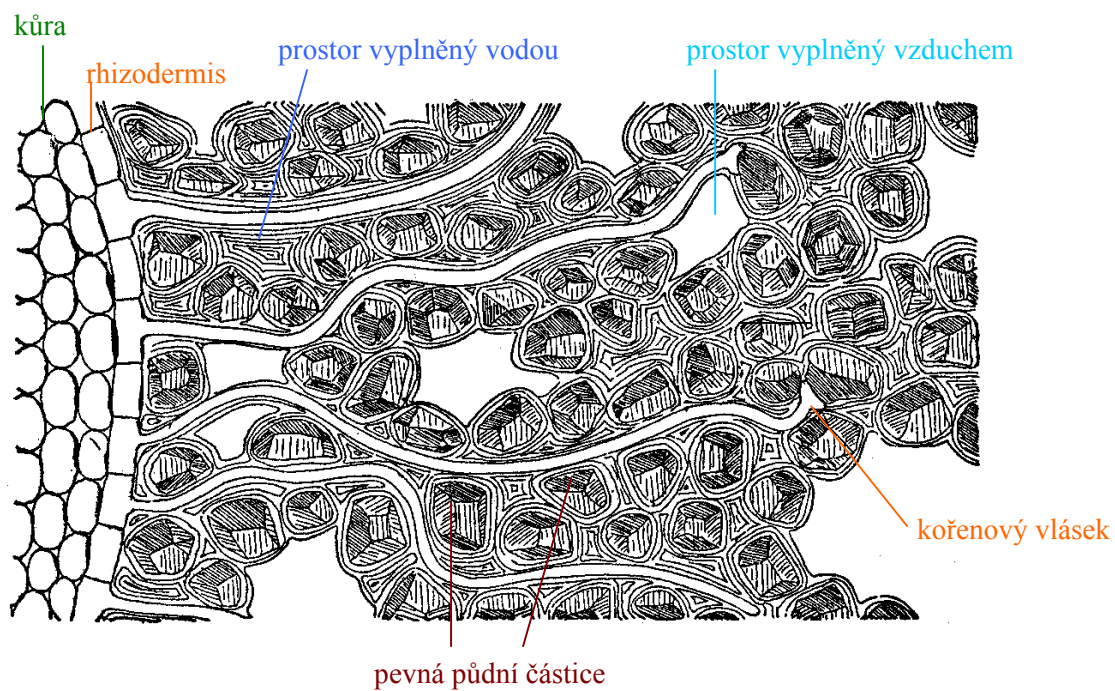


b



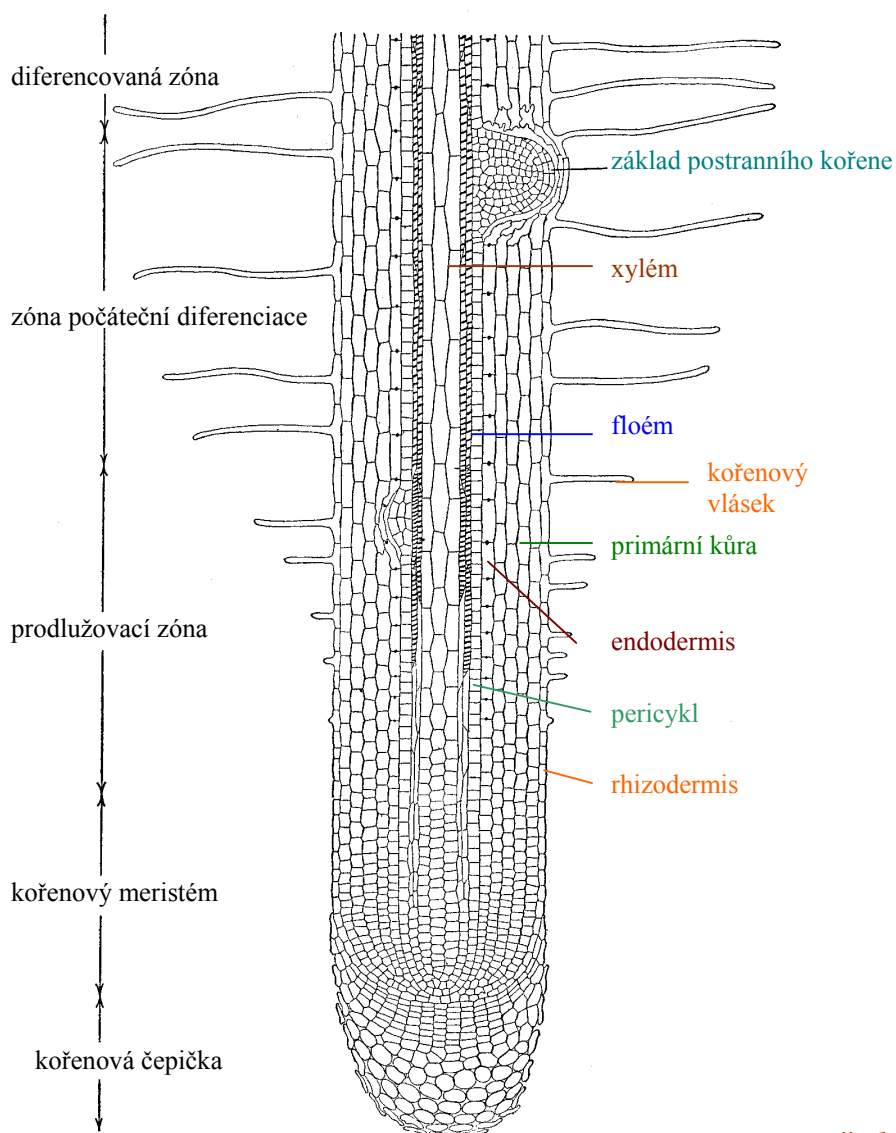
[zpět do textu](#)

Obr. 5-11. Kořenové vlásky a půda. (Smith G.M., Gilbert E.M., Evans R.I., Duggar B.M., Bryan G.S., Allen Ch.E.: A Textbook of General Botany. - The Macmillan Comp. New York, 1946. Upraveno.)



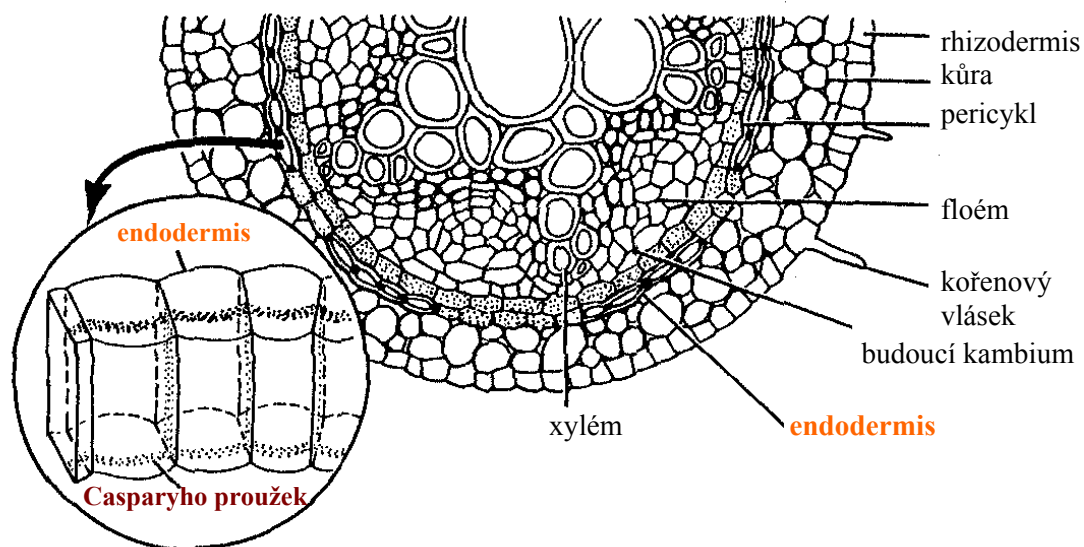
[zpět do textu](#)

Obr. 5-12. Schéma znázorňující jednotlivé zóny apikální části kořene. (Smith G.M., Gilbert E.M., Evans R.I., Duggar B.M., Bryan G.S., Allen Ch.E.: A Textbook of General Botany. - The Macmillan Comp., New York, 1946. Upraveno.).



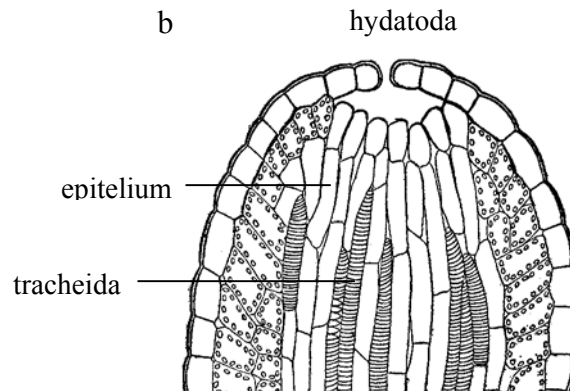
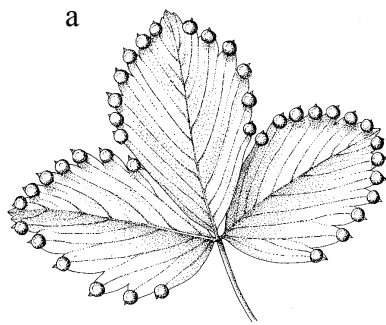
zpět do textu

Obr. 5-13. Řez kořenem pryskyřníku (*Ranunculus*). V detailu endodermis s Casparyho proužky. (Salisbury F.B., Ross C.W.: Plant Physiology. - Waldsworth Inc., Belmont California, 1992. Upraveno.).



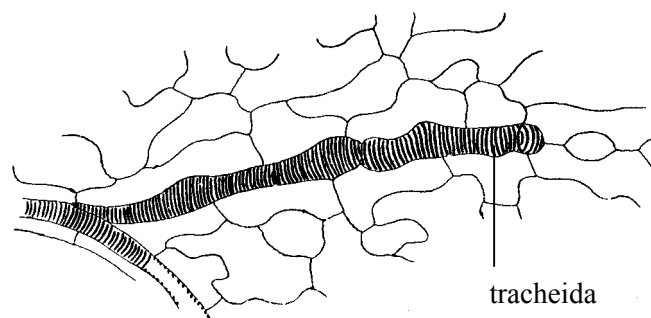
[zpět do textu](#)

Obr. 5-14. Gutace. Gutace je výdej vody v kapalném skupenství působený vysokým kořenovým vztlakem. a - kapky vody na okrajích listu jahodníku (Sinot E.W., Wilson K.S.: Botany: Principles and problems. - McGraw-Hill, New York, 1963). b – hydatoda na okraji listu fuksie (Smith G.M., Gilbert E.M., Evans R.I., Duggar B.M., Bryan G.S., Allen Ch.E.: A Textbook of General Botany. - The Macmillan Comp., New York, 1946. Upraveno.).



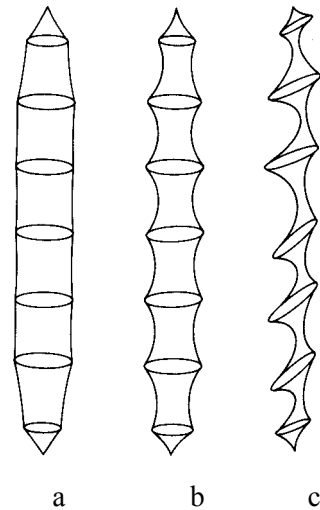
[zpět do textu](#)

Obr. 5-15. Zakončení xylému v mezofylu u pryšce *Euphorbia helioscopia*. Tracheidy jsou obklopeny parenchymatickou pochvou. (Němec. B.: Rostlinopis. II. – Aventinum, Praha. 1930.).



[zpět do textu](#)

Obr. 5-16. Působení tenze na tracheidy. Za nulového tlakového potenciálu je primární buněčná stěna v rovině s částmi sekundárně ztlustlými (a). Je-li v tracheidě tlak nižší než atmosférický, primární buněčná stěna se vchlipuje dovnitř tracheálního elementu (b, c; platí pro tracheidy i tracheje). (Mauseth J.A.: Plant Anatomy. - The Benjamin/Cummings Publ. Comp., Menlo Park, California 1988. Upraveno.).

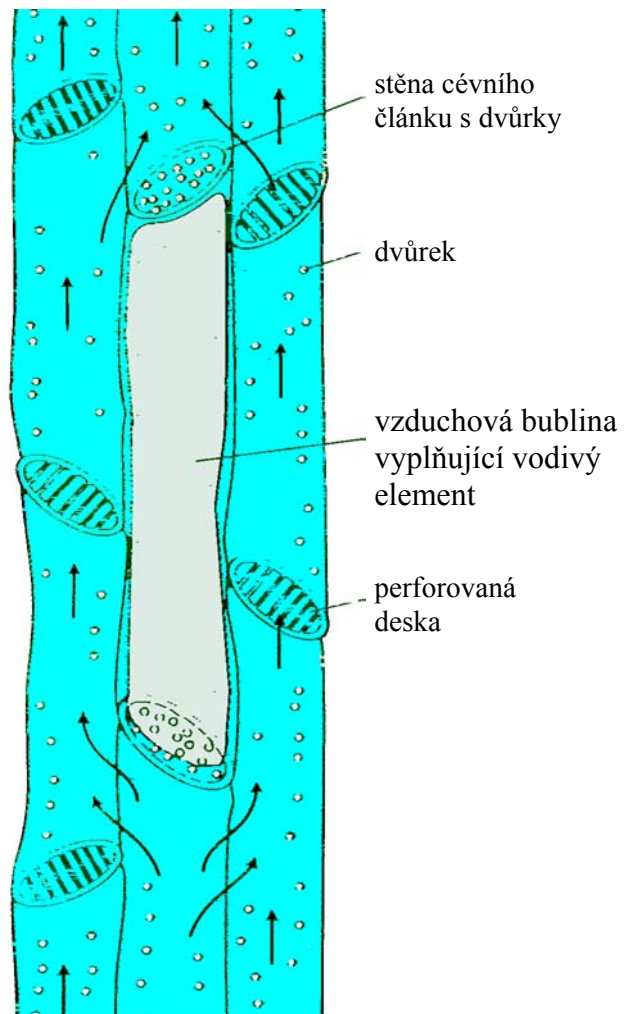


zpět do textu

Obr. 5-17. Kavítace.

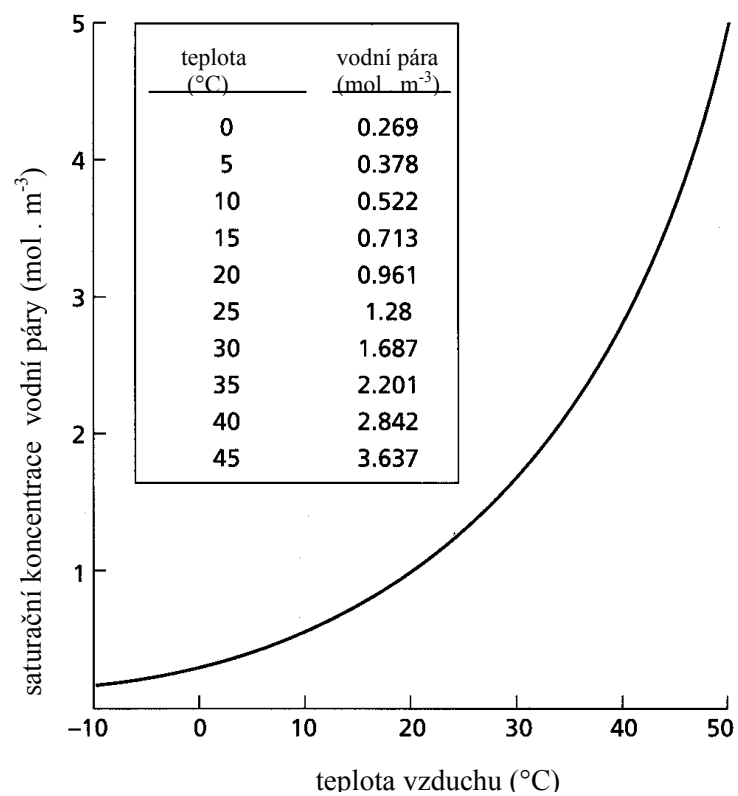
Transport vody cévním elementem je blokován vzduchovou bublinou. Voda poškozené místo obchází sousedními články.

(Podle Taiz L., Zieger E.: Plant Physiology. - Sinauer Assoc., Inc., Sunderland MA, 1998. Upraveno.).



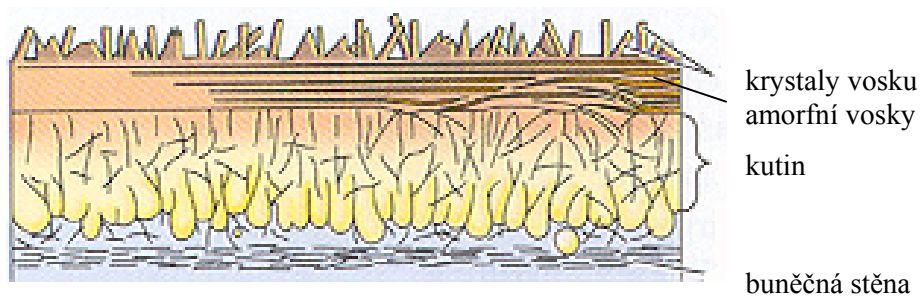
[zpět do textu](#)

Obr. 5-18. Saturační koncentrace vodní páry ($\text{mol} \cdot \text{m}^{-3}$) v závislosti na teplotě ($^{\circ}\text{C}$). (Podle Taiz L., Zieger E.: Plant Physiology. - Sinauer Assoc., Inc., Sunderland MA, 1998. Upraveno.).



[zpět do textu](#)

Obr. 5-19. Kutikula. (Podle Buchanan B.B., Gruissem W., Jones R.L.: Biochemistry & Molecular Biology of Plants. - Am. Soc. Plant. Physiologists, Rockville, USA, 2000. Upraveno.).

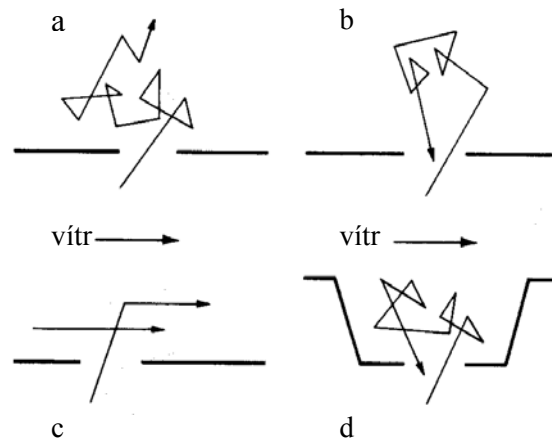


[zpět do textu](#)

Obr. 5- 20. Dráha molekul vody po výstupu z průduchové štěrbin.

V klidné atmosféře molekula vody naráží na molekuly vzduchu, odráží se, mění směr pohybu a nakonec se z okolí listu vzdálí (a). Je však jistá, byť malá, pravděpodobnost, že se molekula po průduchové štěrbině vrátí (b). Ve větru je molekula vody okamžitě stržena z bezprostředního okolí listu do proudícího vzduchu (c). Jestliže jsou průduchy zanořené, molekuly vody nejsou strhávány do atmosféry okamžitě, zvyšuje se pravděpodobnost, že se molekula vody vrátí do průduchové štěrbin (d).

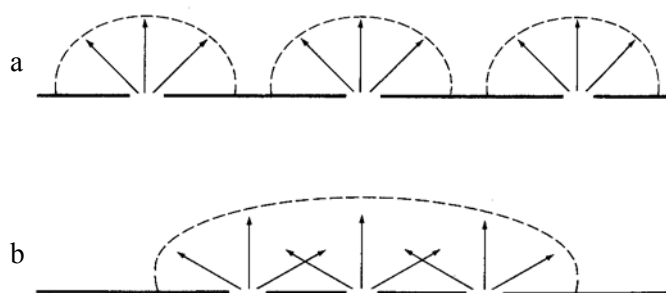
(Podle Mauseth J.A.: Plant Anatomy. - The Benjamin/Cummings Publ. Comp., Menlo Park, California, 1988. Upraveno.).



[zpět do textu](#)

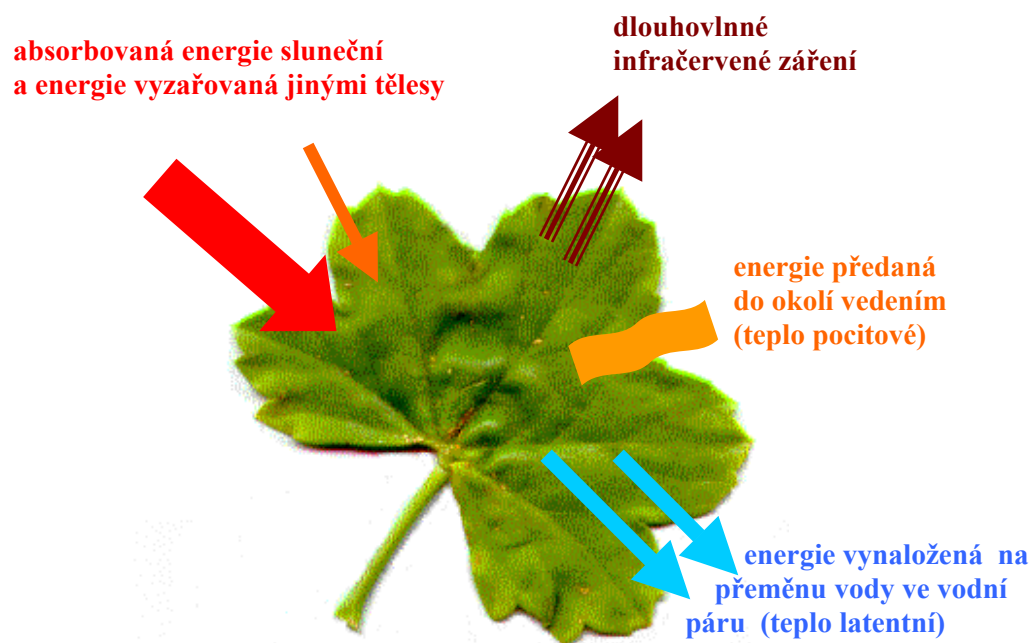
Obr. 5-21. Vliv hustoty průduchů na ztráty vody transpirací. Jsou-li průduchy od sebe vzdáleny, každý průduch si vytváří vlastní zónu zvýšené koncentrace molekul vody, z jejíhož povrchu molekuly vody přecházejí do oblasti suššího vzduchu (a). Jsou-li průduchy soustředěny do určitých oblastí, vytvářejí společnou zónu zvýšené vlhkosti a povrch, kterým je tato zóna v kontaktu se sušším vzduchem je menší (b). V zóně zvýšené vlhkosti mají molekuly vody větší pravděpodobnost vstoupit do štěrbiný kteréhokoli z průduchů.

(Podle Mauseth J.A.: Plant Anatomy. - The Benjamin/Cummings Publ. Comp., Menlo Park, California, 1988. Upraveno.).



[zpět do textu](#)

Obr. 5-22. List a energie.



[zpět do textu](#)

