

7. STAV A POHYB VODY V ROSTLINĚ

7.1. VÝZNAM VODY V TĚLE ROSTLINY A JEJÍ OBRAT

Snížení obsahu vody v cytoplasmě způsobuje poruchy metabolismu a posléze smrt u většiny buněk a mnohobuněčných organismů. To je společné rostlinám i živočichům. Mnohé mikroorganismy, a výjimečně mnohobuněčné organismy, mohou ztratit velké množství vody (několik váhových procent vody v nich vždy zůstává), takže se jeví suché a přesto po navlhčení znovu „obživnou“. Ze suchozemských rostlin sem patří některé mechy, z vyšších rostlin např. kapradina sleziník routička (*Asplenium ruta-muraria*). Nazýváme je rostliny poikilohydrické na rozdíl od rostlin homoiohydrických, které mohou žít jen v úzkém rozmezí hodnot obsahu vody a při jeho poklesu pod přibližně 60% u nich dochází k nevratnému poškození a uhynutí. Také lišejníky mohou přetrvávat dlouhá období v silně dehydratovaném stavu. Konečně mnohé rozmnožovací prvky, jako spory mikroorganismů, hub a výtrusných rostlin snášejí „úplné“ vyschnutí. Semena vyšších rostlin jsou také silně dehydratovaná, obsah vody, který se v nich musí zachovat, aby přežila, je však různý podle druhu rostliny.



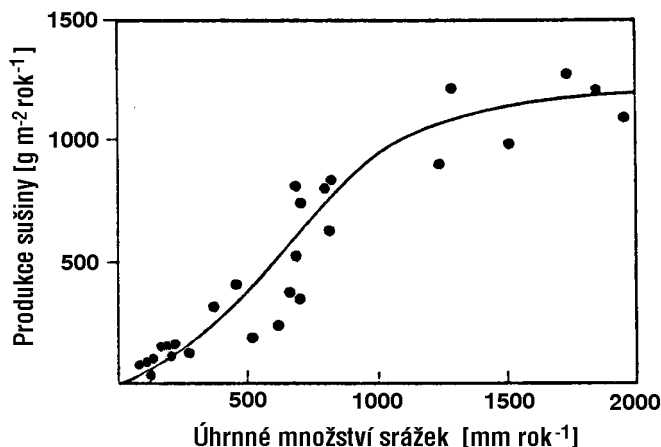
Obr. 7.1-1. Sleziník routička *Asplenium ruta-muraria* L., kapradina z čeledi sleziníkovitých. Vpravo celá rostlinka, vlevo spodní strana části listu s výtrusy. Tento druh roste ve skalních štěrbinách a na kamenité suti vápencové, na kamenných i cihlových zdech často mezi vápnitou omítkou. Kresba A. Skoumalové-Hadačové z Květeny české republiky.

Vedle významu pro strukturu cytoplasmy a pochody v ní má dostatečný obsah vody v těle vyšších rostlin ještě další zvláštní úlohu. U bylin a nezdřevnatělých měkkých částí dřevin tvoří kostru (mechanickou oporu) celulosní buněčné stěny, které nabývají potřebné pevnosti tím, že jsou napjaty tlakem vody obsažené v buňce (nejčastěji je to roztok ve vakuole). Při ztrátě vody tyto části vadnou, mění svůj tvar a tím někdy přestávají plnit svou úlohu dříve, než tkáň zahyne. Z lehkého zavadnutí se rostliny mohou zotavit přísunem vody, za určitou mezí hynou.

Otázkami vodního režimu (hospodaření vodou) se badatelé zabývají především u suchozemských rostlin. Některé otázky mají stejnou podobu u vodních rostlin, jiné jsou u nich pozměněny a mnohé u nich nejsou vůbec.

U suchozemských rostlin je hospodaření vodou, právě tak jako fotosyntéza, jednou z ústředních fyziologických otázek. Stále musí řešit to, co Salisbury a Ross výstižně nazvali „kompromis mezi fotosyntézou a transpirací“, což Šantrůček parafrázuje „vyhladovět nebo vyschnout“. Aby mohl oxid uhličitý z ovzduší vstupovat do buněk asimilačního pletiva listů (a dále do jejich chloroplastů), musí být povrch těchto buněk okolní atmosféře otevřen a to znamená, že se do ovzduší odpařuje voda. Omezí-li se tok vodní páry z mezofylových buněk do atmosféry, stejnou měrou se omezí tok oxidu uhličitého do fotosyntetického ústrojí, a rostlina hladoví.

Pouštní tučnolisté rostliny s metabolismem typu CAM jsou krajním řešením tohoto kompromisu. Vystačí s výrazně nižší spotřebou vody nežli ostatní vyšší rostliny a dokazují, že rostliny mohou i v podmínkách krajního sucha účinně omezit odpar vody, mají-li na povrchu těla silnou kutikulu a drží-li průduchy ve dne zavřené. Cena, kterou za svůj zvláštní způsob vázání CO₂ rostliny CAM platí, jsou nízké denní výkony fotosyntézy a pomalý růst. Tím také dokazují, že suchozemské rostliny z půdy vysávají a do atmosféry odpařují velká množství vody jen proto, aby zajistily dostatečnou rychlost fotosyntézy listů.



Obr. 7.1-2. Produkce různých ekosystémů jako funkce ročního úhrnu srážek. Produkci se tu míní nahromadění nadzemní suché organické hmoty za 1 rok.

Každodenní zkušenost nás přesvědčuje o tom, jak silně závisí růst rostlin a množství hmoty, kterou rostliny vytvoří (produkce, úroda) na jejich zásobení dostatečným množstvím vody. Dokazují to i údaje o růstu rostlin, získané ve velkém měřítku (viz **Obr. 7.2-2**).

Příčinou toho, že suchozemské rostliny potřebují velká množství vody, je odpar vody z listů, které působí jako sací čerpadlo. Odpařování vody z povrchu rostlin říkáme transpirace. Kvantitativní stránce tohoto pochodu a jeho regulaci je věnována Kap. 8. Téměř všechna voda, kterou rostliny potřebují ke svému růstu, jimi pouze proteče a je zase odpařena transpirací; proto tento tok nazýváme transpirační. Množství vody, které se rozloží ve fotosyntéze a jejíž vodík se využije pro stavbu organických látek, je méně než jedno procento z tohoto toku: Průměrná hodnota rychlé transpirace z listu, v němž fotosyntéza běží velmi rychle, je $4 \text{ mmol(H}_2\text{O).m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. Velká rychlost fotosyntézy může být např. $20 \text{ } \mu\text{mol(CO}_2\text{).m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, což znamená, že se rozloží $40 \text{ } \mu\text{mol(H}_2\text{O).m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, tedy 1 % množství vody, která se odpaří. O mohutnosti transpiračního proudu vypovídá také to, že při uvedené středně velké rychlosti transpirace list průměrné struktury odpaří za jednu hodinu množství vody, které odpovídá obsahu vody v tomto listu: specifická plošná váha průměrného listu je přibližně 300 g.m^{-2} a při obsahu vody v pletivech listu asi 85 % je v 1 m^2 listové čepele obsaženo přibližně 250 g vody. $4 \text{ mmol(H}_2\text{O).m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ odpovídá $14,4 \text{ mol(H}_2\text{O).m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ a to je přibližně $260 \text{ g(H}_2\text{O).m}^{-2}.\text{h}^{-1}$.

Ve skutečnosti ovšem list na rostlině za hodinu neuschne, poněvadž má stálý přísun vody transpiračním proudem z kořenů a když tento nestačuje, list přivře nebo zavře průduchy a tím silně omezí odpar (také ovšem fotosyntézu). Ani odříznutý list za uvedenou dobu nevyschne, protože také zprvu sníží odpar zavřením průduchů a později, když již buňky mohou být odumřelé, stoupá koncentrace rozpuštěných látek v buněčných roztocích a tím se také snižuje odpar.

Transpirační proud pohání energie slunečního záření, které dopadá na list, dodává specifické výparné teplo pro odpaření vody a udržuje takovou teplotu v mezibuněčných prostorách listové čepele, že je tam parciální tlak vodní páry (obsah vodní páry) výrazně vyšší, než v okolní atmosféře. Tento rozdíl parciálních tenzí je silou vyvolávající

cí difuzní tok vodní páry z listu do atmosféry, tedy transpiraci. O činitelích, kteří určují rychlost toku vodní páry z listu (a také rychlost toku oxidu uhličitého do mezibuněčných prostor v listu a do buněk asimilačního pletiva) se píše v Kap. 8. 3.

Nejvyšší rychlosti transpirace naměřené u rostlin v přírodě s plně otevřenými průduchy jsou uvedeny v **Tab. 7.1-1**. Rychlost transpirace se udává nejvhodněji v jednotkách $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (rozumí se $\text{mmol H}_2\text{O}$ odpařené z 1 m^2 povrchu listu za sekundu), ale najdou se údaje i v jiných jednotkách, např. $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ (přepočten je $1 \text{ g}(\text{H}_2\text{O})\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1} = 0,0154 \text{ mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$).

Tab. 7.1-1. Nejvyšší rychlosti transpirace naměřené u různých typů rostlin na jejich přirozených stanovištích. Čísla v závorkách jsou řídce se vyskytující krajní hodnoty. Podle Larchera z různých zdrojů. Údaje označené hvězdičkou považuje většina autorů za výjimečné a vázané na situace, kdy přísun teplého suchého vzduchu z okolí zvyšuje výdej vodní páry nad hodnoty odpovídající radiační bilanci.

Skupina rostlin	rychlost transpirace $\text{mmol}(\text{H}_2\text{O})\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$
dvouděložné byliny	
- - na slunných a suchých stanovištích	5,2 - 7,5
- - na stinných stanovištích	1,5 - 3,0
- - horské rostliny	(1,5) 3,0 - 6,0
trávy, ostřice a sítiny	
- - na lukách	3,0 - 4,5
- - na suchých stanovištích	(1800) - 4500 - (9300)
- - rákosiny	5,0 - 10,0
opadavé lesní stromy mírného pásma	
- - přizpůsobené slunným stanovištím	(1,5) - 2,5 - 3,7
- - přizpůsobené růstu ve stínu	(0,8) - 1,2 - 2,2
stálezelené jehličnany	1,4 - 1,7
stromy deštného a mlžného pralesa	méně než 2,0
keře subtropických pouští	2,8 - 7,0 - (10,0)
pouštní rostliny	1,0 - 5,0 - (8,0)
listnaté sukulenty a kaktusy	0,6 - 1,8
vodní rostliny s listy nad hladinou	5,0 - 12,0

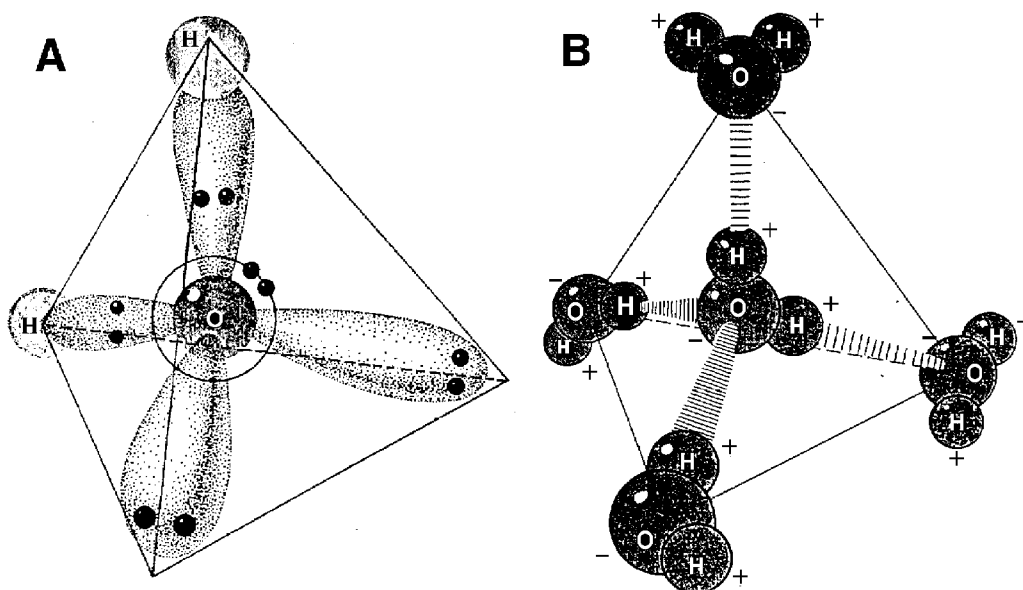
V úvodu jsme uvedli, že transpirace je nutným zlem, které provází fotosyntetickou asimilaci oxidu uhličitého. Důležitým znakem rostliny je, kolik vydá vody transpirací na to, aby si fotosyntézou osvojila jisté množství CO_2 . Tato hodnota se nazývá transpirační kvocient. Z poměru hodnoty pro středně vysokou rychlost fotosyntézy, tj. $20 \mu\text{mol}(\text{CO}_2)\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ a středně vysokou rychlost transpirace, $4 \text{ mmol}(\text{H}_2\text{O})\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ plyne, že molární poměr při fotosyntéze je asi 200 mol H_2O na 1 mol CO_2 . Pro celý život rostliny je to však více, protože rostlina transpiruje i když nefotosyntetizuje a za slunečných dnů a mírného nedostatku vody v poledne rostliny často asimilují slabě, ale transpirují silně. Také ve stáří rostliny často transpirují relativně více než asimilují. Průměrné transpirační kvocienty za celý život rostliny se udávají nejčastěji jako váhový poměr odpařené vody a nahromaděné sušiny. Příklady hodnot jsou v **Tab. 7.1-2**.

Tab. 7.1-2. Průměrné transpirační kvocienty různých typů rostlin podle Larchera (1994) z různých pramenů. Hodnoty s hvězdičkou jsou převzaty z Curtise a Clarka (1950).

Rostlina	Transpirační kvocient [kg (H ₂ O)/kg(sušina)]
C ₃ -rostliny	300 - 850
- tykev	830*
- vojtěška	830*
- jetel	800*
- obilniny	500 - 650
- luštěniny	700 - 800
- brambory a řepa	400 - 650
- slunečnice	280 - 680
Dřeviny	
- tropické listnaté stromy (kulturní)	600 - 900
- listnaté stromy mírného pásma	200 - 350
- jehličnaté stromy	200 - 300
- olejové palmy	asi 300
C ₄ -rostliny	220 - 350
- kukuřice	260 - 360
- čirok	320*
- proso	310*
CAM rostliny	50 - 100

7.2. VLASTNOSTI VODY

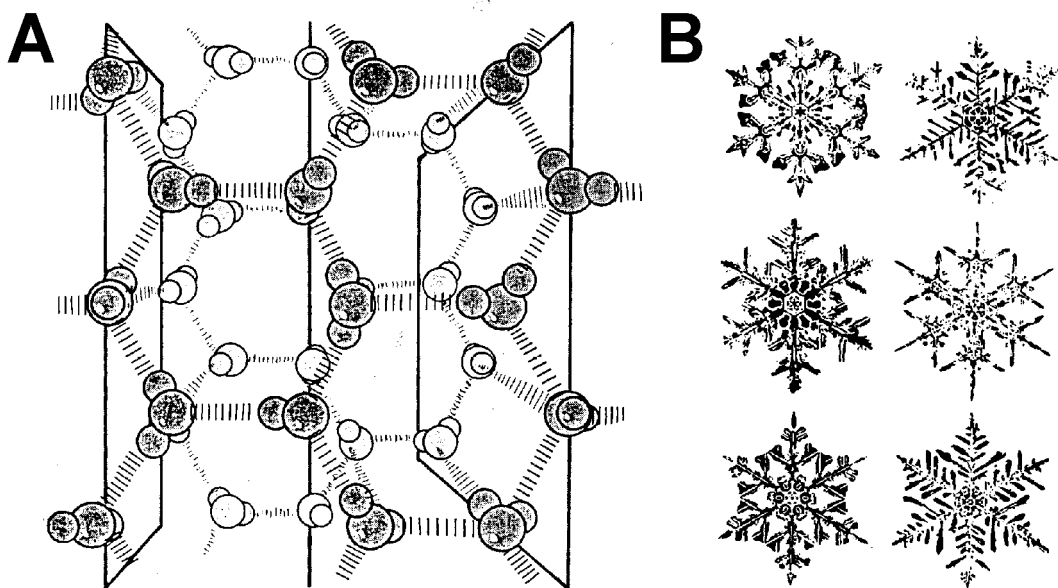
Nežli se začneme podrobněji zabývat stavem a pohybem vody v rostlině, je vhodné připomenout některé zvláštnosti vody, které jsou významné pro živé bytosti všeobecně a pro některé otázky v této kapitole zvláště.



Obr. 7.2-1. Schéma polohy a tvaru elektronových orbitalů v molekule vody (A) a vodíkových můstků mezi molekulami vody (B).

Voda má řadu výjimečných vlastností a většina těchto vlastností je důsledkem polární povahy molekul vody. **Obr. 7.2-1A** znázorňuje naše představy o struktuře molekul vody. Po zaplnění druhé energetické hladiny sdílenými elektrony 2s orbital a tři 2p orbitály jsou deformovány a směřují do rohů myšleného čtyřstěnu, v jehož středu leží jádro kyslíkového atomu. Úhel spojníc jader vodíkových atomů s jádrem atomu kyslíku je 105° . Sdílené elektrony jsou blíže kyslíku, takže molekula H_2O připomíná spíše atom O se dvěma protony na povrchu.

Proto má také slabý kladný náboj na jedné a slabý záporný náboj na druhé straně, je to molekula polární. A protože kladná strana jedné molekuly přitahuje zápornou stranu druhé molekuly, vytváří se mezi nimi vazba a protože každý z protonů přitahuje jeden kyslík, říkáme té vazbě vodíkové můstky. Molekuly vody tak vytváří strukturu, kde jsou umístěny ve středu a v rozích čtyřstěnu (**Obr. 7.2-1B**). V krystalické formě vody, v ledu, tyto čtyřstěny vytvářejí hexagonální strukturu (**Obr. 7.2-2A**) dobře patrnou na sněhových vločkách (**Obr. 7.2-2B**).



Obr. 7.2-2. A - poloha molekul a vodíkové můstky vody v krystalové mříži ledu. **B** - příklady tvaru sněhových vloček.

Vodíkové můstky mají energii vazby 8 až $42 \text{ kJ}\cdot\text{mol}^{-1}$. Pro srovnání uvádíme obsah energie v jiných druzích chemických vazeb: Kovalentní vazby obsahují v $\text{kJ}\cdot\text{mol}^{-1}$: 138 pro O–O, přes 293 pro C–N, 347 C–C, 351 C–O, 414 C–H, 460 O–H ve vodě, 607 C=C, 828 C≡C. Iontové vazby: 582 CsI, 766 NaCl, 1004 LiF. Van der Waalsovy síly jsou asi $4,2 \text{ kJ}\cdot\text{mol}^{-1}$

Vlastnosti, kterými se voda liší od podobných molekul jiných sloučenin (např. H_2S), jimiž je tedy výjimečná, jsou:

(1) Voda ($M_w = 18$) je při fyziologických teplotách kapalná, zatímco obdobně těžší molekuly (H_2S , $M_w = 34$) jsou plynné.

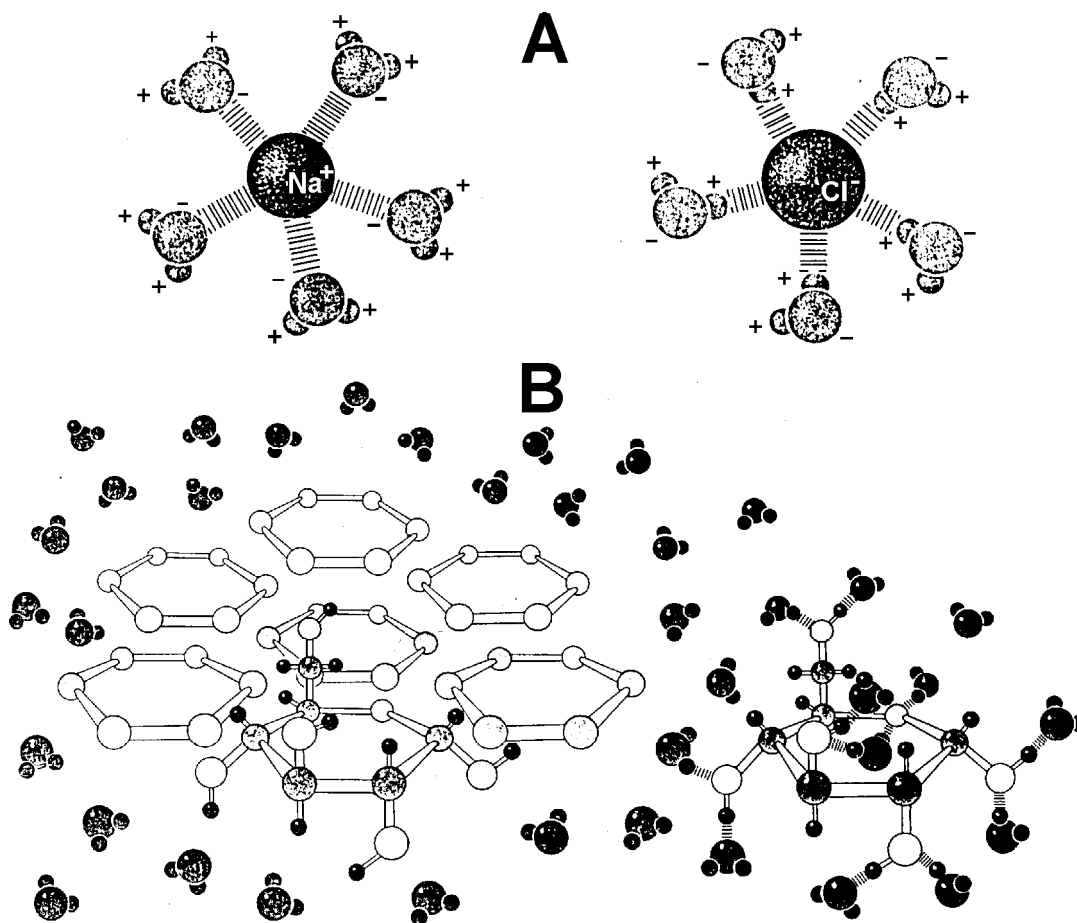
(2) Vodíkové můstky brzdí pohyby molekul, proto všechny tepelné vlastnosti mají neobvykle vysoké hodnoty:

(a) specifické teplo je $4,184 \text{ J}\cdot\text{g}^{-1}$ ($1 \text{ cal}\cdot\text{g}^{-1}$) čili $75,31 \text{ J}\cdot\text{mol}^{-1}$; tato hodnota platí pro 25°C , se stoupající teplotou nepatrně klesá.

(b) skupenské teplo vypařování je $2,442 \text{ kJ}\cdot\text{g}^{-1}$ ($583 \text{ cal}\cdot\text{g}^{-1}$), čili $44,0 \text{ kJ}\cdot\text{mol}^{-1}$ při 25°C ;

(c) latentní teplo tání je $335 \text{ J}\cdot\text{g}^{-1}$ ($80 \text{ cal}\cdot\text{g}^{-1}$) čili $6,03 \text{ kJ}\cdot\text{mol}^{-1}$.

(3) Voda je výjimečná také tím, že její objem se při mrznutí zvětšuje, molekuly tekuté vody jsou hustěji poskládány než v krystalické mříži. Proto je led také lehčí, plave na vodě, což je pro život ve vodě zásadně důležité. Při zvýšeném tlaku led taje při teplotě nižší než 0°C .



Obr. 7.2-3. A - Schéma řezu hydratační sférou iontu Na^+ a iontu Cl^- . B - Schéma znázorňující rozpouštění krystalu glukosy ve vodě.

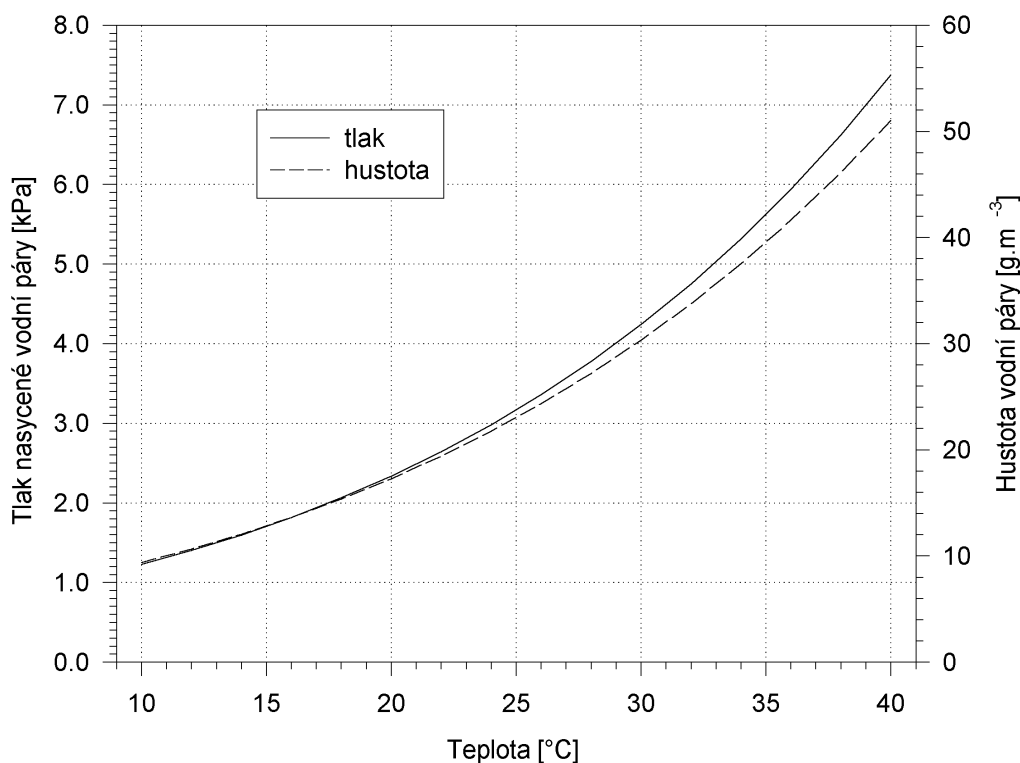
(4) Díky vodíkovým vazbám se molekuly vody také silně přitahují, mají vysokou kohesi. Vodní sloupec v trubici se smáčivými stěnami (jako jsou cévy a cévice ve dřevě) a bez plynových bublin dosahuje pevnosti v tahu až -30 MPa , což je asi 10 % pevnosti v tahu kovů jako hliník nebo měď.

(5) Silná kohese vodních molekul je také příčinou toho, že voda má jednu z nejvyšších hodnot povrchového napětí mezi kapalinami. Proto kapka vody na nesmáčivém povrchu se chová, jako by byla potažena pružnou slupkou. Vysoké povrchové napětí vody má mnoho důležitých důsledků v rostlinné fyziologii. Spolu s adhesí způsobuje silnou kapilární vzlínavost. Dále např. bublinky vzduchu neprojdou otvory ve stěnách cév a cévic z jedné buňky do druhé, protože povrchové napětí vrstvičky vody obklopující bublinu nedovolí, aby se bublina deformovala.

(6) Díky polární povaze jsou molekuly vody přitahovány částmi molekul mnoha organických látek (např. polysacharidy buněčné stěny nebo molekuly bílkovin) a jeví tedy silnou adhesi. To je velmi důležité pro její chování v buněčné stěně, která poskytuje vodě mnoho kapilárních prostor, jejichž povrchy jsou naplněny hydroxylovými skupinami, s nimiž voda vytváří vodíkové můstky.

(7) Voda je velmi dobrým rozpouštědlem. Příčinou je z velké části to, že voda má jednu z nejvyšších dielektrických konstant. Dielektrická konstanta je mírou schopnosti neutralizovat přitažlivé síly mezi náboji částic (např. iontů). Voda uvolňuje iontové vazby solí a každý z iontů obklopí kulovým obalem, tzv. hydratační sférou, která s iontem tvoří jediný útvar podobný molekule (**Obr. 7.2-3A**). Voda je však také dobrým rozpouštědlem neiontových sloučenin, pokud jsou polární, např. glukosa. Takové sloučeniny nazýváme hydrofilními. Rozpouštějí se, protože nabitě části jejich molekul přitahují elektrostaticky opačně nabitě póly molekul vody (**Obr. 7.2-3B**). Stejně ale působí i hydroxylové skupiny nerozpustných polysacharidů, např. celulosy buněčných stěn a právě tyto přitažlivé síly z nich činí povrchy smáčivé. V hydrofilních bílkovinách jsou to vedle hydroxylů karboxyly a aminové skupiny v postranních řetězcích aminokyselin, které je činí hydrofilními.

Rozpuštěné molekuly a hydrofilní povrchy se obklopují pravidelně uspořádanými útvary vody, tzv. vázanou vodou. Ta je v podstatě nepohyblivá, jednotlivé její molekuly nemají stejný kinetický pohyb jako volné molekuly. Rozpuštěné látky a hydrofilní povrchy v daném objemu jakoby snižují koncentraci vodních molekul. To se projeví tak, že nejrůznější fyzikálně chemické vlastnosti roztoku (nebo vody nasáklé v buněčných stěnách) jsou odlišné, tj. mají jiné hodnoty, nežli tytéž vlastnosti čisté vody.



Obr. 7.2-4. Závislost parciálního tlaku a koncentrace vodní páry ve vzduchu nasyceném vodní parou na teplotě.

Při úvahách o transpiraci a výpočtech její rychlosti v Kap. 8. budeme potřebovat hodnoty obsahu vodní páry ve vzduchu, který se silně mění s teplotou. Parciální tlak vodní páry ve vzduchu, který je vodní parou nasycen, lze v intervalu teplot 0 - 60 °C vypočítat z rovnice

$$p_V = q e^{-\frac{A}{T}\left(1+\frac{B}{T}\right)}$$

kde p_V vyjde v [Pa] a hodnoty konstant jsou: $q = 1,424 \times 10^{10}$ [Pa], $A = 3839,31$ [K] a $B = 56,53$ [K].

Jiná empirická rovnice, v níž se počítá s t vyjádřenou ve $^{\circ}\text{C}$, je

$$p_V = 613,753 e^{\frac{t(4722,68-t)}{254,4(t+255,57)}} \text{ [Pa]}$$

Hodnoty koncentrace (hustoty) vodní páry v $\text{g}\cdot\text{m}^{-3}$ získáme ze vztahu

$$c_V \text{ [g}\cdot\text{m}^{-3}] = \frac{p_V \text{ [Pa]} M \text{ [g]}}{RT \text{ [m}^3 \text{ Pa]}} = \frac{2,17 p_V}{T}$$

Graficky jsou závislosti p_V a c_V znázorněny na **Obr. 7.2-4**.

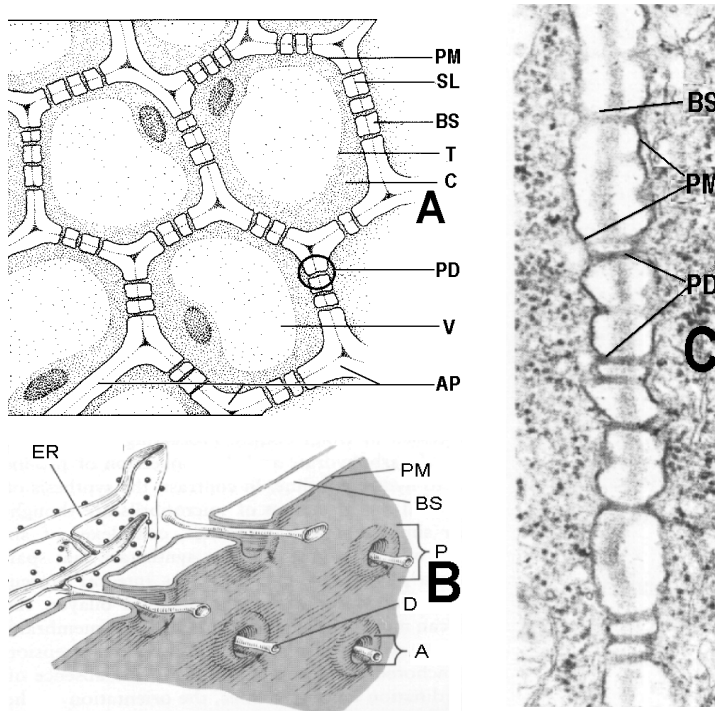
7.3. POHYB VODY ROSTLINOU

7.3.1 JAK SE VODA V ROSTLINĚ POHYBUJE

Voda se v rostlině pohybuje třemi způsoby:

(1) Difuzí vodní páry ve vzduchu vyplňujícím mezibuněčné prostory listů. O difuzi a matematických funkcích, jimiž se řídí, je podrobněji psáno v Kap. 8.1.

(2) Difuzí kapalné vody v pletivech rostlinného těla, která sestávají z buněk. Voda tu difunduje dvěma spojitými soustavami, které jsou odděleny plasmatickou membránou (viz **Obr. 7.3-1**). Jednu soustavu, symplast, tvoří protoplasma buněk, která ve většině pletiv prochází z jedné buňky do druhé otvory v buněčné stěně, zvanými plasmodesmy (jednotné číslo to plasmodesma). Druhá soustava, apoplast, je tvořena souvislou strukturou buněčných stěn z celulosy a jiných polymerů, jejichž vlákna tvoří tkanivo podobné knotu, v němž se voda velmi silně drží přilnavostí (adhesí) a s ní související kapilární vztlakovostí (viz Kap. 7.2. a Kap. 7.3.4.). Ve většině pletiv stěny sousedních buněk na sebe těsně nasedají a apoplast je proto také souvislá struktura.



Obr. 7.3-1. Apoplast, symplast a plasmodesmy.

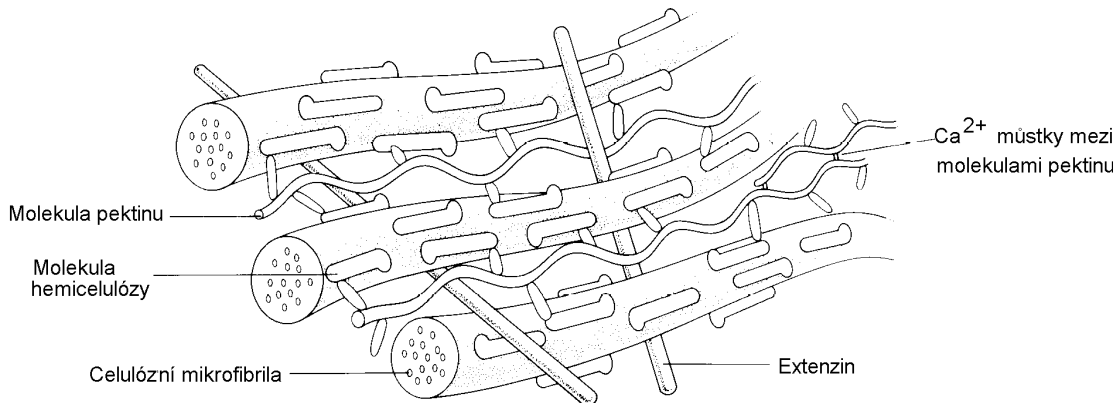
A - schéma řezu skupinou parenchymatických buněk. **AP** - apoplast; **PD** plasmodesma; **BS** - buněčná stěna; **SL** - střední lamela; **PM** - plasmatická membrána; **C** - cytoplasma; **V** - vakuola; **T** - tonoplast; **B** - kresba části buněčné stěny s plasmodesmy. **A** - annulus; **D** - desmotubulus; **ER** - endoplasmatické retikulum; ostatní symboly viz (**A**).

C - elektronmikroskopický snímek řezu buněčnou stěnou s plasmodesmy. Značky jako v (**A**).

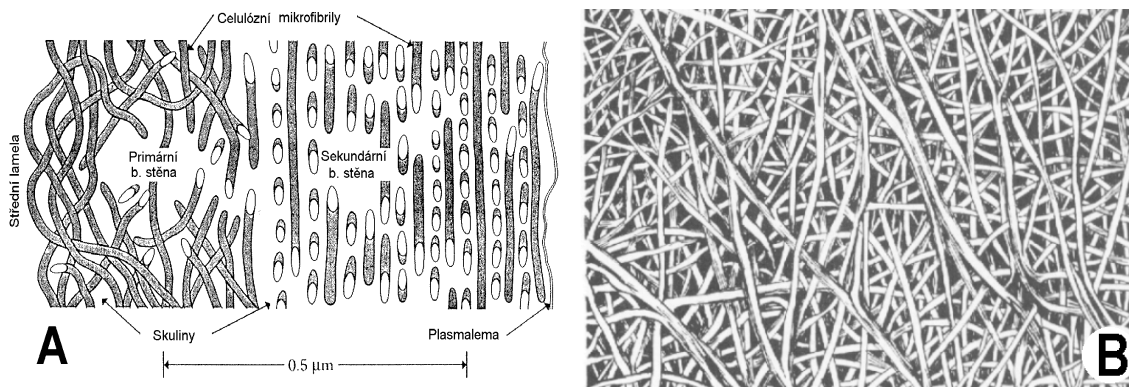
Voda snadno prostupuje plasmatickou membránou, která je pro většinu rozpuštěných látek a zejména pro ionty neprostupná. Rozpuštěné

látky procházejí zvláštními kanály nebo je přes membránu dopravují přenašeče. Pro pohyb vody skrze plasmatickou membránu, jsou rozhodující osmotické poměry (viz Kap. 7.3.3).

(3) Tokem kapalné vody v trubicovitých vodivých prvcích dřeva a lýka, tedy v cévách, cévicích a v sítkovicích. Rychlost toku v těchto vodivých drahách je dána rozdílem tlaků na začátku a na konci dráhy (tlakovým spádem v trubici) a odporem, který stěny trubice kladou pohybující se vodě. Tyto závislosti vyjadřuje Poiseuillova rovnice, o níž je více v Kap. 7.3.5.



Obr. 7.3-2. Schéma uspořádání složek buněčné stěny, které ukazuje jejich propojení. Extensin je glykoprotein, který tvoří 5 - 10 % primárních buněčných stěn.



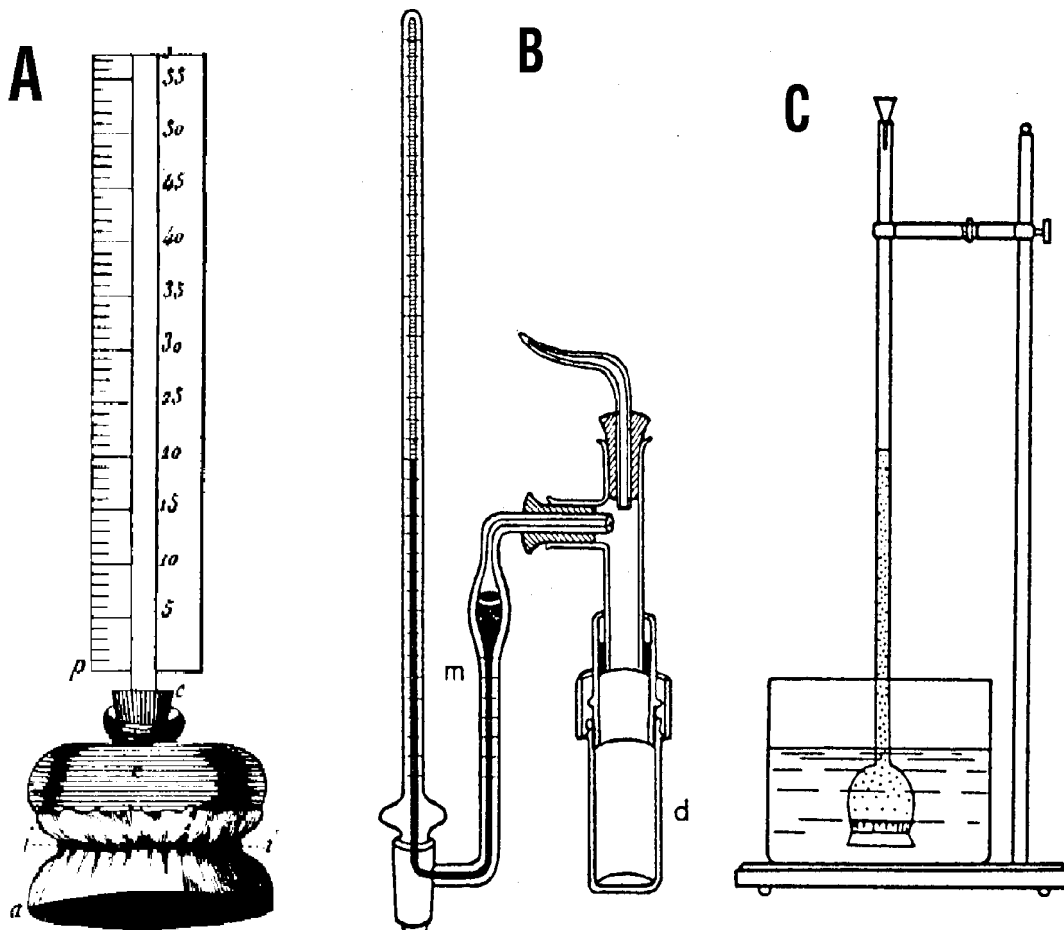
Obr. 7.3-3. **A** - Schéma uspořádání celulosních mikrofibril v primární a sekundární buněčné stěně. Jak je vidět průměrná světlost skulin, je okolo 50 nm, což umožňuje velmi silnou kapilární vztlakovost. **B** - Podle elektronmikroskopických snímků pořízená kresba propleteného uspořádání celulosních mikrofibril ve stěně mladé buňky zelené řasy *Valonia* (Z Mohra 1992 podle Stewarda a Mühlethaler 1953).

7.3.2 OSMOTICKÝ TLAK, OSMOTICKÁ HODNOTA ROZTOKU V BUŇKÁCH, TURGOR A PLASMOLÝZA

V pohybu vody rostlinou velmi významná úloha přísluší osmotickému nasávání vody. Způsoblost k osmotickému sání (nebo k osmotické ztrátě) vody mají všechny buňky proto, že jsou obdány polopropustnou plasmatickou membránou. Ta propouští poměrně dobře molekuly vody, ale nepropouští látky rozpuštěné, zejména ionty. Způsoblost k osmotickému sání se obvykle nazývá osmotickým tlakem, ačkoli způsoblost k tomu tlak vyvíjet, se projevuje jen za jistých okolností. U buněk je to tehdy, když buňky vložíme do roztoku s nižší koncentrací rozpuštěných látek, než má buňka, nebo do čisté vody. Obecné termodynamické směřování k rovnováze mezi propojenými systémy způsobí, že buňky nasávají vodu ze zředěnějšího roztoku. Kdyby proti nasávání nepůsobila žádná síla skončilo by tehdy, až by se koncentrace v obou roztocích vyrovnaly.

Když však nasávají vodu uzavřené buňky, zvětšováním objemu vyvíjejí tlak na svoji obálku. Živočišné buňky se posléze roztrhnou. Rostlinné buňky mají pevnou a do jisté míry pružnou celulosní buněčnou stěnu, která se nasávanou vodou napíná (nafukuje) a tak vyvíjí stále větší tlak na obsah buňky. Když tlak dosáhne jisté hodnoty ustane nasávání. Rychlost vstupu molekul vody do buňky je v tom okamžiku rovna rychlosti jejich výstupu z buňky. Zpočátku vstupuje voda rychleji do buňky, protože pravděpodobnost přestupu molekul vody membránou z roztoku obsaženého v buňce je oproti pravděpodobnosti pro čistou vodu (nebo pro zředěnější roztok) snížena. Přítomnost molekul rozpuštěné látky snižuje nejen molární zlomek vody v daném objemu, ale také aktivitu jejich molekul a to tím, že je váže na povrchu svých molekul nebo iontů. Zvýšení tlaku uvnitř buňky zvýší tam také aktivitu volných molekul vody (tlak je odraz kinetické energie molekul), až se nakonec vyrovná aktivitě ve zředěnějším roztoku. Stane se tak při hodnotě tlaku, která se nazývá osmotický tlak daného roztoku.

Tlak, kterým roztok v buňce působí na buněčnou stěnu (který je, až na znaménko shodný s tlakem, kterým buněčná stěna působí na obsah buňky), se nazývá turgorový tlak, nebo turgor. U všech buněk, které nemají zdřevnatělé buněčné blány, dodává turgor buněčným blánám pevnost a pletiva, která turgor ztratí, vadnou. Proto jsou osmotické sání a turgor, který je jeho důsledkem, nezbytnými podmínkami pro život suchozemské rostliny. Osmóza je však také velmi významná pro pohyb vody v rostlině (viz Kap. 8.).



Obr. 7.3-4. Různé typy osmetrů. **A** - osmetr Dutrochetův s měchýřem jako polopropustnou membránou; **B** - osmetr Pfefferův se semipermeabilní membránou z feroxyanidu měďnatého vysráženého v průlinčité nádobě; **C** - jednoduchý osmetr pro laboratorní cvičení.

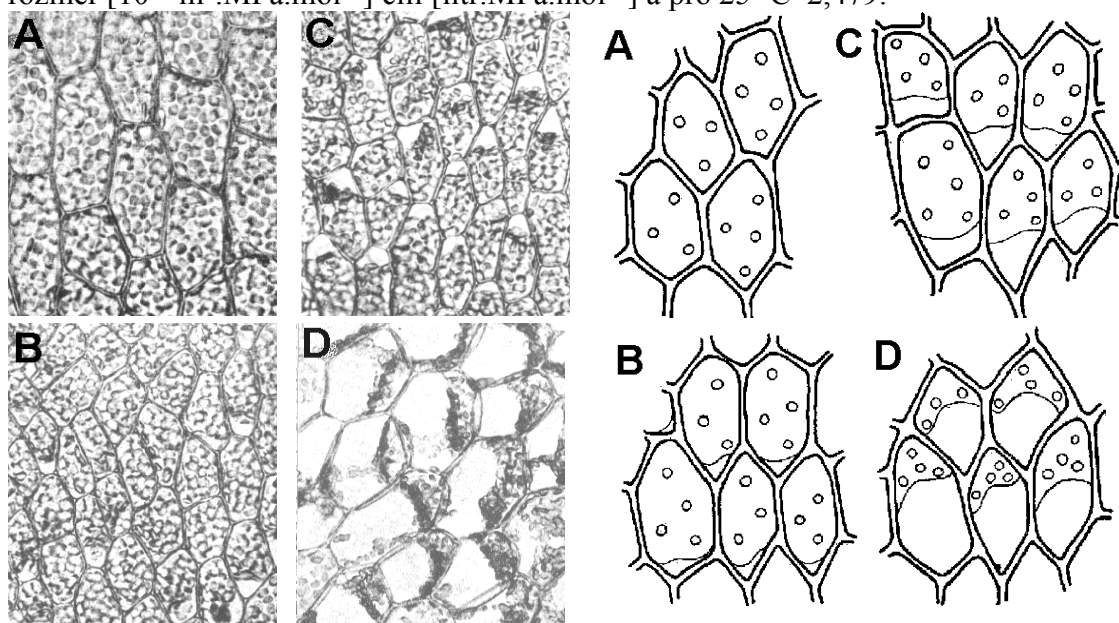
Jev osmózy byl znám již v 18. století, ale teprve Dutrochet v letech 1824-1837 jej demonstroval na zařízení, které nazval endosmetr (**Obr. 7.3-4**). Dutrochet se zajímal o vodní provoz rostlin a vysvětlení různých jevů našel v osmotickém tlaku, který

vzniká v buňkách jako v malých endosmometrech a kterým je voda z místa na místo filtrována. To, že použil v endosmometru jako membránu měchýř, který je pro ionty propustný, však zkreslovalo výsledky. Elektrolyty způsobovaly nižší osmotický tlak, než by ve skutečnosti měly a s časem se snižoval, jak ionty z osmometru unikaly. Rozpor vysvětlil a zároveň celou teorii zdokonalil a na exaktní základ postavil W. Pfeffer v sedmdesátých letech minulého století. Osmometr zkonstruoval tak, že v pórech průlinčité nádoby vysrážel blanku ferokyanidu měďnatého, která je selektivně nepropustná pro některé (ne všechny) rozpuštěné látky. Tento osmometr (**Obr. 7.3-4**) byl dostatečně dobrým modelem, aby jím bylo možno napodobit mnohé situace týkající se rostlinných buněk. Bylo na něm možné jasně ukázat to, co jsme výše popsali pro buňku. Tlak v osmometru stoupá a ustálí se na hodnotě, která právě vyrovnává snížení aktivity molekul vody rozpuštěnou látkou. Je tedy dosažený osmotický tlak v pevném vztahu ke koncentraci rozpuštěné látky.

Jak velký je tlak, při němž je v rovnováze roztok o koncentraci c , oddělený polopropustnou membránou od čisté vody, zkoumal v r. 1887 J.H. van't Hoff a dospěl k rovnici

$$\pi = ciRT$$

kde c je molální koncentrace molekul sloučeniny v roztoku, i je faktor, který udává, kolik částic se vytvoří z jedné molekuly disociací (pokud k ní dochází, ci je tedy aktivita, kterou obvykle značíme a), R je plynová konstanta a T absolutní teplota. Pro univerzální plynovou konstantu R se obvykle uvádí hodnota $8,314 \text{ [J.mol}^{-1}.\text{K}^{-1}]$, zde se používá táž hodnota s rozměrem $[\text{m}^3.\text{Pa.mol}^{-1}.\text{K}^{-1}]$, takže π nakonec vyjde v Pa^1 . Součin RT má rozměr $[10^{-3} \text{ m}^3.\text{MPa.mol}^{-1}]$ čili $[\text{litr.MPa.mol}^{-1}]$ a pro $25 \text{ }^\circ\text{C}$ $2,479$.

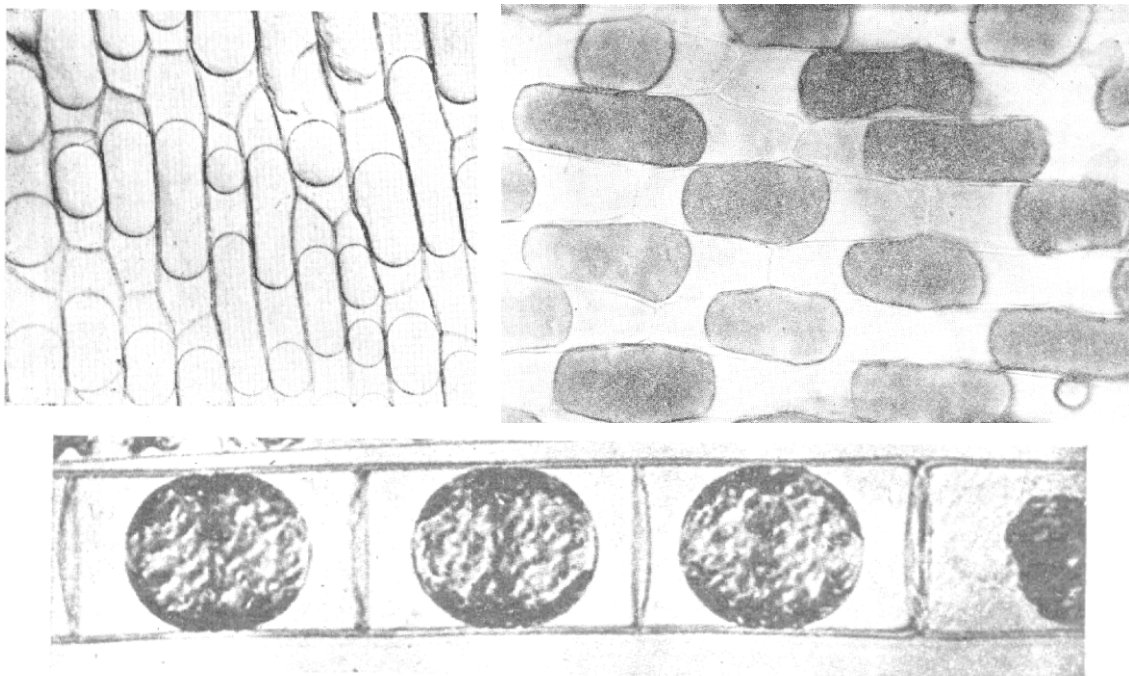


Obr. 7.3-5. Různé stupně plasmolýzy v buňkách mechu *Mnium*. Vlevo mikrofotografie, vpravo kresby těchto stupňů plasmolýzy.

Jestliže rozpustíme např. 1 mol sacharosy v 1 litru vody, dostaneme roztok, jehož osmotický tlak je při $25 \text{ }^\circ\text{C}$ $2,479 \text{ MPa}$. Podle naměřených osmotických tlaků je osmotická hodnota roztoku v buňkách nejčastěji mezi $0,05 \text{ M}$ a $0,3 \text{ M}$.

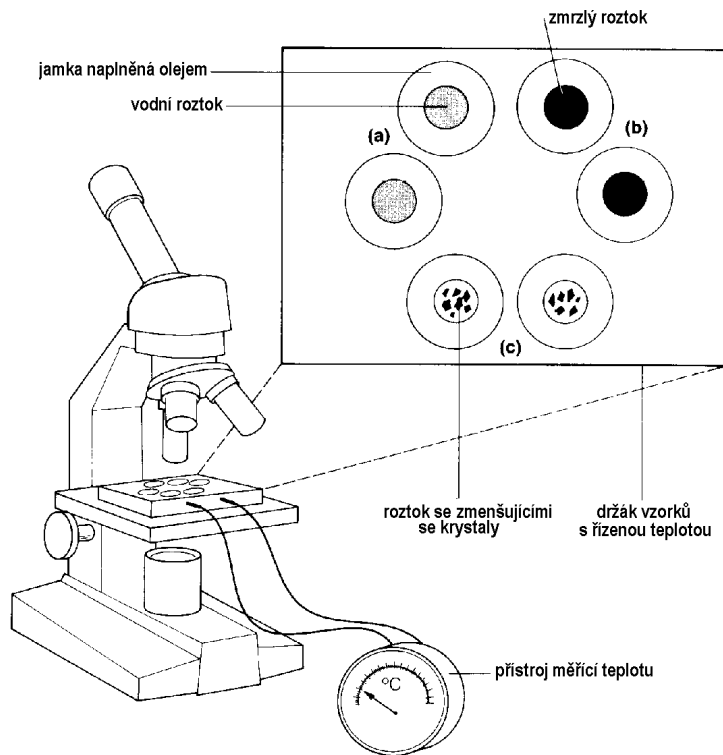
¹ Že energie dělena objemem je síla dělena plochou a tedy tlak plyne z rozměrů (definice) jednotek: protože energie (práce) je síla násobená dráhou tedy $[\text{J}] = [\text{N} \times \text{m}]$, a proto síla \times délka : objemem je rovno síla : plochou a tedy tlak, $[\text{J} : \text{m}^3] = [\text{N} \times \text{m} : \text{m}^3] = [\text{N} : \text{m}^2] = [\text{Pa}]$.

Osmotickou hodnotu roztoku v buňkách můžeme, pokud to objekt dovoluje, nejsnáze určit pomocí plasmolýzy. Plasmolýzu poprvé popsali nezávisle na sobě Pringsheim a Nägeli v padesátých letech minulého století. Ponoříme-li rostlinné pletivo do roztoku (např. sacharosu) o koncentraci vyšší, než je koncentrace roztoku v buňkách, bude se z pletiva vysávat voda, a když klesne turgor buněk na nulu, začne se protoplast odťahovat od blány buněčné, to je tzv. plasmolýza hraniční (**Obr. 7.3-5**). Budeme-li dále zvyšovat koncentraci ve vnějším roztoku, pokračuje odťahování protoplastu od blan. Někdy tvoří plasma povrch duté (plasmolýza konkávní, **Obr. 7.3-5**), jindy se její povrch zaokrouhlí a vytvoří se elipsoid nebo válec s polokulovými konci (plasmolýza konvexní, **Obr. 7.3-6**). Pro přibližné určení osmotické koncentrace roztoku v buňce stačí zjistit, při které koncentraci vnějšího roztoku dochází právě k hraniční plasmolýze. Pro přesnější výsledek je vhodné určit objem protoplastu při několika koncentracích a extrapolovat k objemu původnímu. To není objem, při němž dojde ke hraniční plasmolýze, ale objem větší, neboť buněčná blána je pružná. Plně turgescenční buňky mívají objem obvykle o 10 až 15 % větší než buňky, které turgor ztratily. Plasmometrická měření se nejlépe dělají na buňkách vláknitých řas (viz **Obr. 7.3-6**).



Obr. 7.3-6. Konvexní plasmolýza v buňkách pokožky cibule (*Alium cepa*) (A), pokožky listu *Tradescantia* (B) a v buňkách vláknité řasy *Spirogyra* (C).

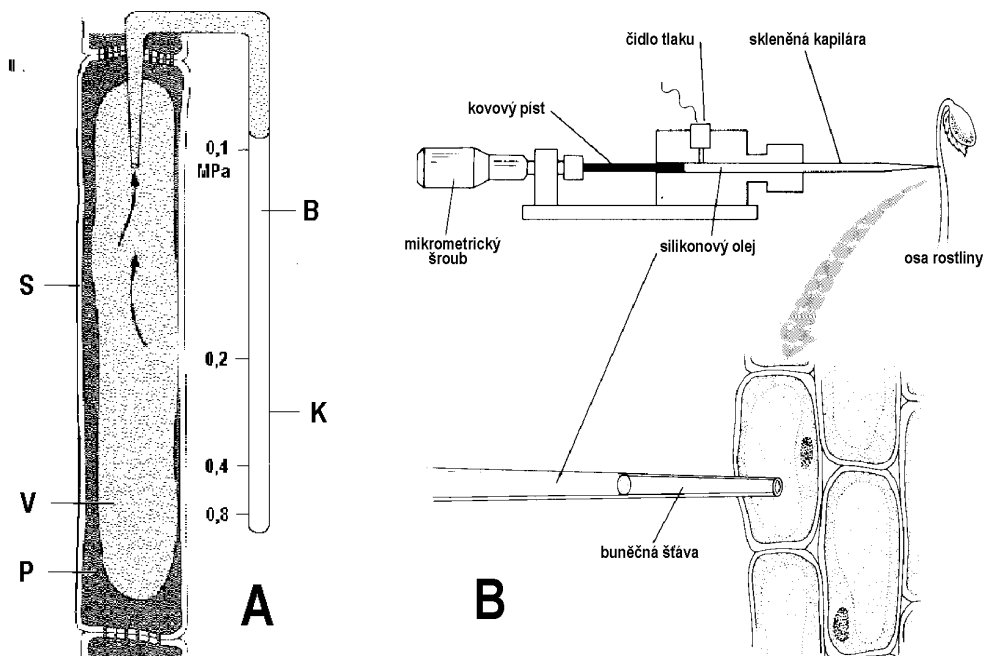
Jiné způsoby se používají pro měření osmotické koncentrace roztoku vylisovaného z buněk, o němž jde. Tyto metody dávají nepochybně přesnější výsledky, pokud jde o vlastní měření. Je při nich však vždy pochybnost, nakolik roztok z pletiva vylisovaný má stejnou osmotickou hodnotu jako roztok v živé buňce. Získává se totiž obvykle po porušení semipermeabilní membrány buněk. Toho se dosáhne buď mechanickým rozrušením pletiva nebo jeho zmrazením a rozmrazením. Krystalky ledu, které se při zmrazení v buňkách vytvoří, je většinou roztrhají. V obou případech se však obsah buněk zředí roztokem obsaženým původně v apoplastu, který mívá často nižší koncentraci.



Obr. 7.3-7. Stanovení snížení bodu tání mikroskopickou metodou. Na stolku mikroskopu je deska, jejíž teplotu lze přesně ovládat a měřit. Do prohlubní v desce se naka-pou vzorky, často do kapiček oleje, aby se zabránilo odpaření části vody před zmrazením. Rychlým zchlazením desky se roztok zmrazí. Deska se pak pomalu ohřívá a mikroskopem se sleduje, při které teplotě krystalky roztají.

Koncentraci osmoticky účinných rozpuštěných látek ve šťávě z buněk lze stanovit opět několika způsoby. Prvým je kryoskopická metoda. Ta se dříve velmi hojně používala ve své klasické variantě, známé z fyzi-

kální chemie. Její nevýhodou je mj. potřeba poměrně velkého množství buněčné šťávy. Dnes ji většinou nahrazuje metoda psychrometrická. Kryoskopická metoda se dosud používá v mikroskopické variantě (**Obr. 7.3-7**), kterou lze měřit vzorky nepatrného objemu, např. z jedné buňky.



Obr. 7.3-8. Měření turgorového tlaku v buňkách. **A** - Velmi jemná kapilára, která se vbodne do buňky, je na opačném konci zatavená. Podle míry stlačení vzduchu v kapiláře se posuzuje tlak, který vhání buněčnou šťávu do kapiláry. **B** - Do buňky se vpíchne kapilára, v jejíž špičce je silikonový olej. Rozhraní mezi olejem a buněčnou šťávou je dobře patrné. Na druhém konci je kapilára připojena k pistu, kterým se v kapiláře zvýší tlak natolik, že se buněčná šťáva stlačí zpět na rozhraní buňky. Tlak, při němž k tomu dojde, se odečte na tlakovém čidle.

Psychrometrická metoda se používá nejčastěji ke zjišťování hodnoty vodního potenciálu pletiv a buněk. Také k pochopení podstaty tohoto způsobu měření je třeba vědět, jak souvisí vodní potenciál s relativní vlhkostí vzduchu. Proto je popis psychrometrické metody posunut do další kapitoly 7.3.3.

Často je také důležité znát hodnotu turgorového tlaku v buňce. Hodnoty turgorového tlaku jednotlivých buněk lze zjistit pomocí kapilár, kterými se propíchnou buněčná stěna a buněčná membrána (**Obr.7.3-8**). Jednoduché zařízení používá kapilár na druhém konci zatavených, u nichž se turgorový tlak vypočítává z míry stlačení objemu vzduchu v kapiláře. Nepřesnost metody tkví v tom, že objem buněčného obsahu, který vnikne do kapiláry, sníží turgorový tlak v buňce. Přesnější je proto složitější zařízení, které používá měřidlo tlaku ke kapiláře připojené a pístem připojeným k mikrometrickému šroubu stlačí vzduch v kapiláře natolik, aby se obsah z buňky unikl do ní zase vrátil.

7.3.3 SAVÉ NAPĚTÍ A VODNÍ POTENCIÁL

Způsobnost k osmotickému sání je tedy dána osmotickou hodnotou roztoku v buňkách čili hodnotou osmotického tlaku, π , který může buněčný obsah vyvinout. Zda bude buňka skutečně vodu z okolí přijímat, nebo ji bude do okolí odevzdávat, závisí na koncentraci roztoků v prostředí, které buňku obklopuje (ať jsou to jiné buňky, nebo roztok), a na řadě dalších faktorů. Z nich především je třeba uvažovat turgorový tlak buňky, tedy tlak, kterým napjaté stěny působí na buněčný obsah.

Osmotický tlak, který buněčný roztok může vyvinout, je dán rozdílem koncentrací roztoku v buňce a v jejím okolí. Je-li buňka ochablá, bude nasávat vodu rychlostí úměrnou tomuto rozdílu. Je-li buňka v rovnováze s okolím, bude osmotické sání roztoku v buňce rovno turgorovému tlaku buněčných stěn a buňka již nemá schopnost nasávat další vodu ze svého okolí, pokud se v něm něco nezmění. To vedlo autory v prvé polovině tohoto století k vytvoření pojmu savé napětí buňky. Jeho hodnota byla dána právě poměrem mezi osmotickým sáním, které buňka v daném prostředí může vyvinout a tlakem buněčných stěn. Když se však uvažovaly poměry u buněk v různých částech rostlin, přistupovaly další faktory, jako např. (zejména u stromů) výšková poloha buňky, která určuje, jakým sáním na buňku působí sloupec vody mezi buňkou a hladinou vody, ze které rostlina vodu čerpá. Dnes se proto při posuzování pohybu vody v rostlině a výměny vody mezi rostlinou a okolím dává přednost pojmu vodní potenciál, ψ .

Veličina „vodní potenciál“ je v podstatě totéž co „chemický potenciál vody“, který je vyjádřen v jednotkách tlaku. Za základ tedy byla vzata termodynamická veličina, která obecně charakterizuje, jaká je volná energie dané složky, která je schopna konat práci, pokud se daná soustava bude přibližovat rovnováze. V našem případě srovnáním chemického potenciálu vody ve dvou propojených soustavách zjistíme, odkud kam se bude voda pohybovat a s jakou energií. O. Slatyer (Canberra, Australia) a S.A.Taylor (Utah State University) v r. 1960 navrhli, aby se chemický potenciál vody používal jako základ pro posuzování jejího chování v soustavě půda-rostlina-atmosféra. Dále navrhli, aby se vodní potenciál čisté vody považoval za rovný nule.

Při odvozování chemického potenciálu vody v roztocích postupovali takto:

Chemický potenciál μ složky j nějaké chemické soustavy je dán vztahem

$$\mu_j = \mu_j^0 + RT \ln a_j + PV_j + FEz_j + ghm_j$$

složka koncentrační tlaková elektrická gravitační

kde μ_j^0 je chemický potenciál složky ve standardním stavu, a_j je její aktivita, P a V_j jsou tlak a objem dané složky, z_j je počet nábojů, které nesou částice složky, E potenciální diference, která se při změně překonává, F Faradayova konstanta, g gravitační konstanta, h výška složky v gravitačním poli nad základní polohou a m_j hmotnost složky.

Chemický potenciál vody je bez složky elektrické, protože voda nenesé náboj.

Člen s aktivitou vody můžeme za jistých zjednodušujících předpokladů nahradit výrazem pro osmotický tlak. Lze k tomu dospět několika úvahami, z nichž volím tuto:

Aktivitu vody nahradíme molárním zlomkem vody:

$$\mu_{H_2O} = \mu_{H_2O}^0 + RT \ln N_{H_2O} + PV_{H_2O} + ghm_{H_2O}$$

Molární zlomek vody vyjádříme pomocí součtu molárních zlomků rozpuštěných látek, složek j

$$RT \ln N_{H_2O} = RT \ln (1 - \sum N_j)$$

Že tuto úpravu můžeme provést, plyne z definice molárního zlomku. Molární zlomek vody v soustavě, kde je voda a rozpuštěné složky j je

$$N_{H_2O} = \frac{n_{H_2O}}{n_{H_2O} + \sum n_j}$$

a tento výraz můžeme dále upravovat

$$\frac{n_{H_2O} + \sum n_j - \sum n_j}{n_{H_2O} + \sum n_j} = 1 - \frac{\sum n_j}{n_{H_2O} + \sum n_j} = 1 - \sum N_j$$

Při všech dalších zjednodušeních budeme vycházet z toho, že jde o zředěné roztoky, v nichž $n_{H_2O} \gg \sum n_j$. Za tohoto předpokladu

$$\ln(1 - \sum N_j) = -\sum N_j$$

[protože $\ln(1 - x)$ lze rozvinout v řadu $\ln(1 - x) = -x - x^2/2 - x^3/3 \dots$ a ta pro malá x rychle konverguje, takže lze brát jen první člen. Toto zjednodušení vyhovuje ještě i pro $1 - x = 0,9$ a můžeme je proto pro všechny situace s rostlinnými buňkami používat. I kdyby rozpuštěné látky měly úhrnnou koncentraci 1 mol, je jejich molární zlomek stále ještě okolo 1/50, protože voda má 55,5 mol.l⁻¹]

a dále

$$-\sum N_j = -\frac{\sum n_j}{n_{H_2O} + \sum n_j} = -\frac{\sum n_j}{n_{H_2O}}$$

[protože ve jmenovateli můžeme $\sum n_j$ zanedbat proti n_{H_2O} , jelikož $n_{H_2O} \gg \sum n_j$]

V dalším kroku poslední výraz, který jsme dostali, vydělíme molárním objemem vody, V_{H_2O} , a dostaneme

$$-\frac{\sum n_j}{n_{H_2O} V_{H_2O}} = -\frac{\sum N_j}{V_{H_2O}} = -\sum c_j$$

poněvadž $n_{H_2O} V_{H_2O}$ je objem vody v soustavě, ve které je rozpuštěno $\sum n_j$ molů rozpuštěných látek, je to tedy jejich molární koncentrace. Z poslední rovnice plyne

$$-\frac{\sum n_j}{n_{H_2O}} = -\sum N_j = -V_{H_2O} \sum c_j$$

a když tento výsledek dosadíme za $\ln N_{H_2O}$ v původní rovnici, kterou jsme začli upravovat, změní se člen

$$RT \ln N_{H_2O} \cong -RT \sum n_j \cong -RT V_{H_2O} \sum c_j = -\pi V_{H_2O}$$

na člen obsahující hodnotu osmotického tlaku, poněvadž podle vztahu odvozeného Van't Hoffem

$$\pi \cong RT \sum c_j$$

když pro úpravu posledního členu chemického potenciálu vody použijeme vztah $m = \rho V$ (hmotnost jednoho molu je hustota krát molární objem), dostaneme

$$\mu_{H_2O} = \mu_{H_2O}^0 - \pi V_{H_2O} + P V_{H_2O} + gh\rho_{H_2O} V_{H_2O}$$

V r. 1962 Taylor a Slatyer navrhli, aby se celá rovnice pro chemický potenciál vody dělila parciálním molárním objemem vody, a tak je **vodní potenciál** vyjádřen v jednotkách tlaku, což je v souladu s dlouhým užíváním osmotických tlaků pro posouzení stavu vody v rostlině. A poněvadž se vodní potenciál čisté vody podle definice považuje za rovný nule, můžeme psát

$$\psi_{H_2O} = \frac{\mu_{H_2O}}{V_{H_2O}} = -\pi + P + gh\rho_{H_2O} = \psi_{\pi} + \psi_P + \psi_g$$

s rozměry jednotlivých členů rovnice

$$[\text{Pa}] = [\text{J} \cdot \text{m}^{-3}] = -[\text{Pa}] + [\text{Pa}] + ([\text{m} \cdot \text{s}^{-2}][\text{m}][\text{kg} \cdot \text{m}^{-3}] = [\text{kg} \cdot \text{m} \cdot \text{s}^{-2}][\text{m}^{-2}] = [\text{N} \cdot \text{m}^{-2}] = [\text{Pa}])$$

Že energie dělena objemem je tlak, bylo odvozeno výše.

Je tedy vodní potenciál součtem tří složek: tlakové, což je tlak působící na roztok v soustavě, P ; osmotického potenciálu, což je záporně vzatá hodnota osmotického tlaku roztoku, $-\pi$; a gravitační potenciál, $gh\rho_{H_2O}$, který hodnotí, jak vysoko nad nejnižším bodem soustavy se daný objem roztoku nachází. Někdy se tyto tři složky označují také takto

$$\psi_{H_2O} = \psi_{\pi} + \psi_P + \psi_g$$

Při používání rovnice je třeba mít stále na paměti: Ve stavu rovnováhy jsou si navzájem rovny vodní potenciály obou (všech) soustav, které se stýkají polopropustnými membránami. Nulovou hodnotu potenciálu přisuzujeme čisté vodě za normálních podmínek. Osmotický potenciál roztoku je zápornou hodnotou „osmotického tlaku“ roztoku vypočteného podle van't Hoffovy rovnice. Čistá voda pod tlakem má kladné hodnoty, vystavena sání má záporné hodnoty ψ . Roztok vystavený tlaku může mít zápornou, nulovou i kladnou hodnotu ψ podle poměru hodnot $-\pi$ a P .

Jako složka vodního potenciálu se často uvádí matricový potenciál, označovaný jako ψ_{τ} nebo $-\tau$. Označuje se tak snížení vodního potenciálu působené pevnými povrchy, s nimiž voda přichází do styku (např. buněčné stěny, půdní částice). Toto působení (snížení) má tři hlavní složky: (1) přitažlivé síly mezi molekulami vody a molekulami pevného povrchu (adhesní síly, např. mezi vodou a celulosou nebo částicemi jílu); (2) osmotické působení iontů vázaných na nabitě funkční skupiny organických molekul (např. bílkovin); (3) kapilární vztlínavost po povrchu kapilárních otvorů na rozhraní voda-vzduch. Podíl jednotlivých těchto činitelů je těžké odlišit a shrnují se tedy pod jednu veličinu nazývanou matricový potenciál.

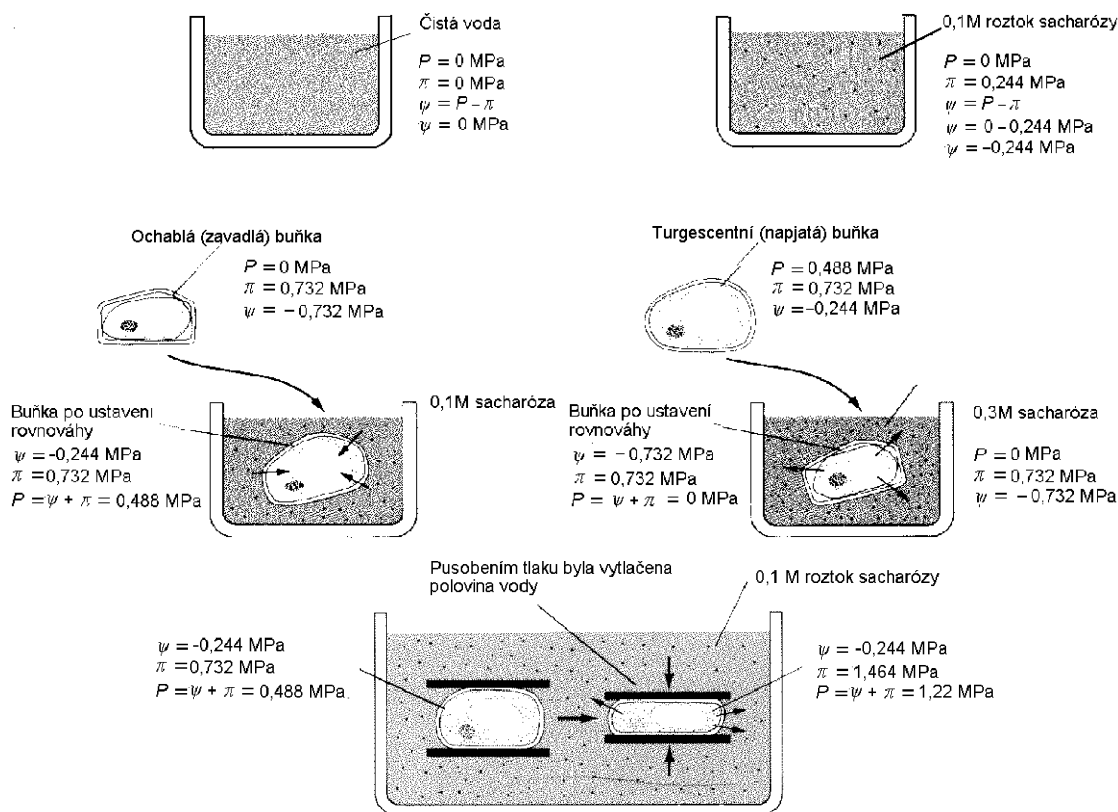
Gravitační složku můžeme často zanedbat, nejde-li o vysoké rostliny, nebo pracujeme-li jen s kouskem tkáně, nebo odříznutým listem. Je velmi jednoduché tuto slož-

ku kdykoli připočít, není na ní nic k měření, jen výška zkoumaného objektu (buňky, vody v cévě) nad hladinou vody, z níž se voda do objektu čerpá.

Když tedy gravitační složku vynecháme a zapíšeme rovnici pro vodní potenciál ve zjednodušené (ale správné) formě, bude

$$\psi = P - \pi$$

S tímto vztahem vystačíme pro posuzování většiny situací týkajících se vodního potenciálu v buňkách rostlin. Je třeba si dobře osvojit jeho význam v různých situacích.

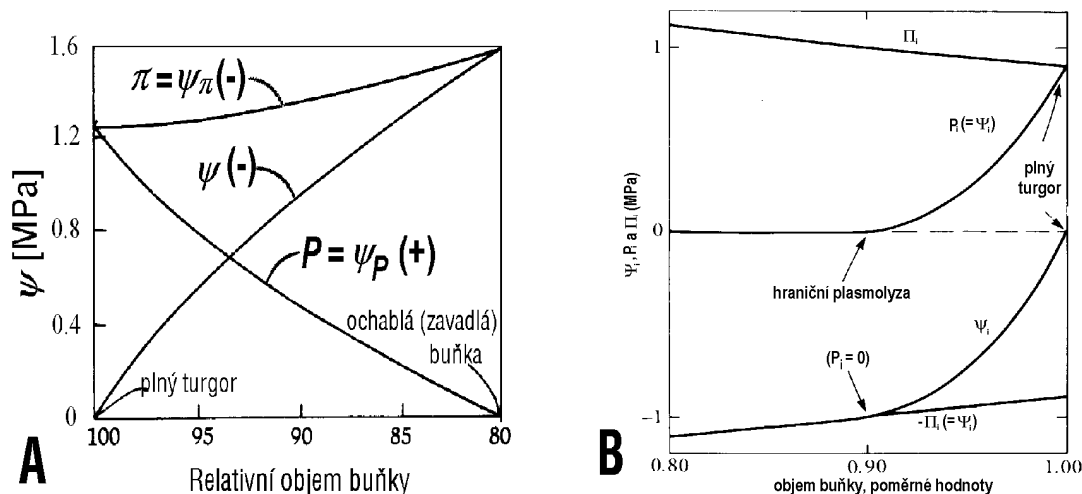


Obr. 7.3-9. Vztahy mezi hodnotou vodního potenciálu a hodnotami jeho složek, které platí pro buňku v rovnováze s roztoky o různé osmotické hodnotě (koncentraci sacharózy).

Díváme-li se na buňku, pak π je hodnota osmotického tlaku, který může obsah buňky vyvinout, je-li buňka v kontaktu s čistou vodou (u většiny rostlinných buněk je to hlavně obsah vakuoly, který určuje osmotické chování) a P je turgorový tlak, kterým buněčná stěna tlačí na obsah buňky. Je-li tento tlak právě tak velký jako π , pak je ψ rovno nule, buňka je dokonale zásobena vodou a je plně turgescenční. Ponoříme-li buňku do roztoků o různé koncentraci, odsají z ní část vody, buňka ztratí část turgorového tlaku, který má v čisté vodě a její ψ bude rovno záporně vzaté osmotické hodnotě roztoku, který buňku obklopuje. Buňka ponořená do roztoku o stejné osmotické hodnotě, jakou má její obsah, ztratí turgor zcela a její vodní potenciál bude opět roven záporné hodnotě osmotického tlaku roztoku. Tyto vztahy ilustruje **Obr. 7.3-9** a vztahy mezi veličinami ψ , π a P jsou znázorněny tzv. Höflerovým diagramem na **Obr. 7.3-10**.

Kdykoli je buňka v rovnováze se svým prostředím, je její vodní potenciál roven vodnímu potenciálu prostředí. V rostlině, která transpiruje, nikdy takováto rovnováha není (viz dále) a právě rozdíly ve vodním potenciálu mezi atmosférou a buňkami listů,

mezi buňkami listů a kořenů v rostlině a mezi kořeny a půdním roztokem jsou hnací silou transpiračního proudu.



Obr. 7.3-10. Dva způsoby grafické úpravy tzv. Höflerova diagramu, který znázorňuje vztahy mezi vodním potenciálem buňky a jeho složkami.

Také obsah energie vodní páry ve vzduchu lze vyjádřit vodním potenciálem. Vodní potenciál vzduchu nasyceného vodními parami, tj. vzduchu, který je při dané teplotě v termodynamické rovnováze s čistou vodou a má parciální tlak vodní páry $p_{\text{H}_2\text{O}}^0$, je podle definice roven nule. Pro jiný tlak vodní páry platí, že její vodní potenciál je dán molárním zlomkem vody v daném objemu a ten je zase roven poměru hodnot tlaku vodní páry v daném případě k tlaku vodní páry při nasycení za téže teploty, tedy $p_{\text{H}_2\text{O}} / p_{\text{H}_2\text{O}}^0$, takže

$$\psi_{\text{vzduch}} = \frac{RT}{V_{\text{H}_2\text{O}}} \ln N_{\text{H}_2\text{O}} = \frac{RT}{V_{\text{H}_2\text{O}}} \ln \frac{p_{\text{H}_2\text{O}}}{p_{\text{H}_2\text{O}}^0}$$

a poněvadž $p_{\text{H}_2\text{O}} / p_{\text{H}_2\text{O}}^0$ je relativní vlhkost (rv) vzduchu vyjádřená jako zlomek jedné, tedy hodnota relativní vlhkosti v procentech dělena 100. Použijeme-li této veličiny, bude

$$\psi_{\text{vzduch}} = \frac{RT}{V_{\text{H}_2\text{O}}} \ln \frac{rv}{100}$$

použijeme-li dekadické logaritmy a vyčíslíme konstanty

$$\psi_{\text{vzduch}} [\text{Pa}] = \frac{2.303 \times 8.314 \times 10^{-6} [\text{m}^3 \cdot \text{Pa} \cdot \text{mol}^{-1} \cdot \text{K}^{-1}] \times T [\text{K}]}{1.805 \times 10^{-5} [\text{m}^3 \cdot \text{mol}^{-1}]} \times \log \frac{rv}{100}$$

což je

$$\psi_{\text{vzduch}} = 1,03 T \log \frac{rv}{100}$$

a pro 25°C

$$\psi_{\text{vzduch}} = 316,2 T \log \frac{rv}{100}$$

Když se naopak ptáme, jaká bude relativní vlhkost vzduchu v rovnováze s objektem o daném vodním potenciálu, najdeme to ze vztahu

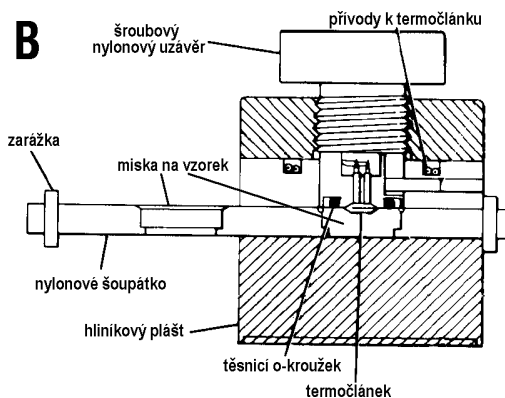
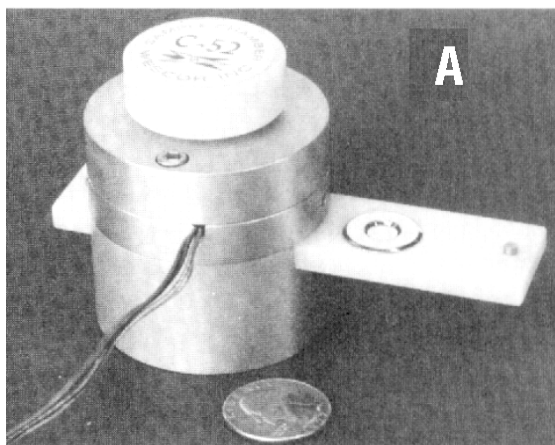
$$\frac{rv}{100} = 10^{\frac{\psi_{\text{vzduch}}}{316.2}}$$

Pro objekty s vodním potenciálem (nebo roztoky o molaritě) $\psi = -0,244$ MPa (0,1 M), $-0,732$ MPa (0,3 M) a $-2,44$ MPa (1 M) jsou odpovídající relativní vlhkosti velmi vysoké: 0,998, 0,995 a 0,982.

K měření vodního potenciálu se používá řada metod. Nejčastěji se používá metoda psychrometrická, která má několik variant a může se použít na nejrůznější vzorky pletiva, buněk i na roztoky. Základ všech variant metody je tento: Vzorek, jehož vodní potenciál se má měřit, se umístí do malé, hermeticky uzavřené komůrky, jejíž teplota se velmi přesně udržuje na stálé hodnotě. Po ustálení rovnováhy mezi vzorkem a vzduchem se změří relativní vlhkost vzduchu a z ní se vypočte vodní potenciál, který je stejný pro vodu ve vzduchu a ve vzorku, protože jsou v rovnováze. Jakkoli jednoduchý je princip metody, její provedení je technicky velmi náročné, proto se ujala až v poslední době. Náročné je především udržovat teplotu komůrky na konstantní teplotě (s výkyvy menšími než 0,001 °C), proto se většinou používá jen v laboratorních měřeních. Velmi přesné musí být také měření rozdílu teplot suchého a vlhkého teploměru, z něhož se podle kalibračních křivek odečítá hodnota relativní vlhkosti vzduchu.

Psychrometrická metoda určuje relativní vlhkost vzduchu ze snížení teploty „vlhkého teploměru“ tj. takového teploměru, u něhož se z povrchu čidla odpařuje voda. Odparem se teploměr ochlazuje a to tím více, čím nižší je vlhkost okolního vzduchu a tedy čím rychlejší je odpar. Měření používají termočlánků a používá se několik obměn postupu. Dvě nejdůležitější jsou:

(a) V komůrce jsou dva termočláňkové spoje (obvykle měď-konstantan-měď), jeden má větší hmotu, druhý je co nejmenší. Rozdíl jejich teplot (tj. napětí, které tato soustava dává) se měří citlivým elektronickým zařízením. Po ustavení rovnováhy v komůrce pustí se do termočláňků na krátký okamžik slabý proud takového směru, aby se malý termočlánek chladil a velký ohříval (Peltierův jev). Ochlazený termočlánek se orosí a po vypnutí proudu se z kondenzovaná voda odpařuje a sníží jeho teplotu proti teplotě suchého termočláňku. Měří se rozdíl teplot, který podle kalibrační závislosti udává relativní vlhkost vzduchu v komůrce.



Obr. 7.3-11. Fotografie komůrky na psychrometrické stanovení vodního potenciálu malých vzorků pletiva nebo buněk (A) a schéma svislého řezu touto komůrkou (B)

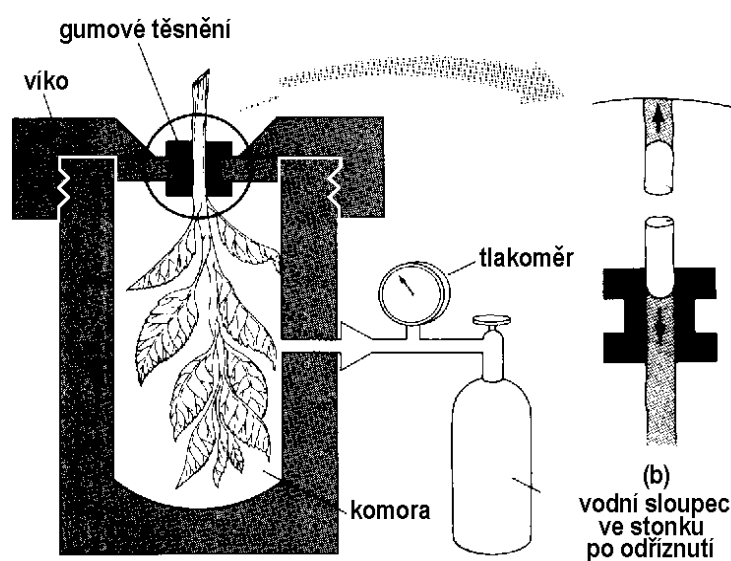
(b) Jeden ze spojů (druhý může být v komůrce, nebo i v konstantní teplotě mimo ni) je utvářen jako malý prstenec. Do něj se před uzavřením komůrky zavěsí kapka roztoku o známé koncentraci. Koncentrace roztoku se v po sobě následujících měřeních

s tímž objektem mění. Je-li vodní potenciál kapky nižší nežli vodní potenciál objektu, bude se (po určitém ustálení rovnováhy) voda z objektu odpařovat a kondensovat v kapce, čímž se bude termočlánek prstence ohřívat. Je-li naopak vodní potenciál kapky vyšší než vodní potenciál objektu, bude se voda z kapky vypařovat a prstenek se bude ochlazovat. Z několika měření tak lze interpolací stanovit vodní potenciál objektu.

(c) Třetí postup spočívá ve stanovení rosného bodu vzduchu v nádobce, který je v rovnováze s objektem. V uspořádání podobném tomu, které je popsáno pod (a), se do oroseného termočlátku pouštějí trvale právě tak dlouhé „chladící“ pulsy, které jej udržují na teplotě, která se v intervalech mezi pulsy nemění. To je teplota rosného bodu odpovídající vlhkosti vzduchu v komůrce. Stanoví se opět rozdílem proti termočlátku suchému. Metoda vyžaduje složitější elektroniku, která udržuje termočlánek na rosném bodu, ale je citlivější než psychrometrická metoda, protože rozdíl teplot mezi suchým teploměrem a rosným bodem je větší, než snížení teploty vlhkého teploměru.

Pro měření vodního potenciálu celých orgánů rostlin (listů, prýtů) se používá tlaková komora. Tato metoda nemá takové nároky na vyspělou techniku jako psychrometrická metoda a dává spolehlivé výsledky. Může se snadno použít i v polních podmínkách. Je však omezena na listy nebo prýty, jejichž basi lze dobře utěsnit v hrdle tlakové nádoby. Prýt odříznutý ostrou čepelkou se rychle přenesse do tlakové nádoby a konec stonku se utěsní do gumové zátky, někdy s použitím tuhnoucího tmelu. Doporučuje se prýt těsně před odříznutím uzavřít do polyethylenového sáčku a ten na prýtu ponechat i během měření. Poněvadž voda v xylému prýtu je vystavena sání, stáhne se po odříznutí tak daleko, až jí v dalším pohybu zabrání kapilární síly v zakončení cév a ve stěnách buněk. Tlak v komoře se pomalu zvyšuje ($0,003$ až $0,005 \text{ MPa}\cdot\text{s}^{-1}$) a pozoruje se (binokulární lupou) řezná plocha stonku. Když se na ní objeví první kapičky vody, je tlak v nádobě právě roven průměrnému vodnímu potenciálu v prýtu s obráceným znaménkem. Přesně vzato je třeba ještě přičíst osmotický potenciál roztoku v apoplastu. Ten bývá sice zanedbatelný proti hodnotě vodního potenciálu, je to však třeba vždy zvláštním pokusem pro daný případ ověřit.

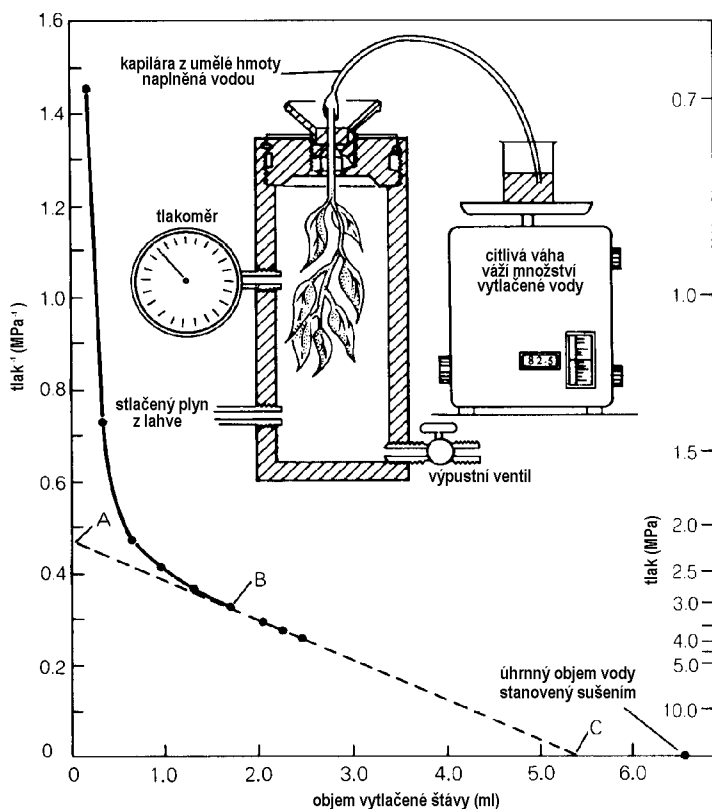
Obr. 7.3-13. Schéma tlakové komory pro stanovení vodního potenciálu prýtů a listů. Další popis v textu.



Při jiném způsobu použití tlakové komory se dají změřit hodnoty, z nichž lze odvodit průměrný osmotický potenciál v měřeném objektu a průměrný turgorový tlak. Pro toto měření se odříznutý prýt nejprve plně nasatí vodou, nejlépe je ho přímo odřezávat pod vodou a potom nechat v mírně osvětleném chladném prostoru nasát vodu do rovnováhy. Pak se prýt utěsní v tlakové komoře, postupně se zvyšuje tlak a měří se množství vody

vypuzené z prýtu při každém zvýšení tlaku. Toto množství se vynáší do grafu proti převrácené hodnotě tlaku. Extrapolace lineární části křivky dává hodnotu osmotického po-

tenciálu plně hydratovaného pletiva a z naměřených hodnot se dá také vypočíst turgor v různých stupních hydratace pletiva.



Obr. 7.3-14. Schéma uspořádání při použití tlakové komory pro stanovení složek vodního potenciálu celých orgánů rostliny. Vysvětlení postupu při měření je v textu.

S prostými prostředky vystačí metody založené na vyrovnání vodního potenciálu pletiva a roztoků o různé koncentraci. Jsou však náročné na čas a méně přesné než metody dosud popsané. Jako příklad poslouží Šardakovova metoda odstupňovaných roztoků, nebo „padající kapky“ (falling drop), také nazývaná šmouhová metoda. Rovnenné vzorky pletiva se rozdělí do zkumavek, v nichž je řada roztoků s odstupňovanou koncentrací

vhodného osmotika (sacharosa, sorbitol, manitol nebo polyethylenglykol [PEG]) a to v rozsahu, v němž očekáváme hodnotu vodního potenciálu pletiva. Připraveny jsou také paralelní vzorky všech roztoků, které jsou obarveny (např. methylenovou modří). Na ustavení rovnováhy se ponechá 0,5 až 1 hodina (občas se zatřepe pro usnadnění difuze). Pak se kousky tkáně vyjmou ze zkumavek a do zbylého roztoku se pipetkou opatrně vnese kapka obarveného roztoku, který měl původně stejnou koncentraci (výhodná je pipetka zahnutá do pravého úhlu, s koncem směřujícím vodorovně). Jestliže vzorek tkáně ve styku s roztokem ztratil vodu, roztok se zředil a kapka bude padat. Pokud vzorek vodu nasál, roztok zahoustl a kapka se bude vznášet nahoru. Při rovnováze tkáně s roztokem se kapka rozplyne tam, kde byla vypuštěna. Osmotický potenciál ($-\pi$) roztoku, který byl s pletivem v rovnováze, je roven vodnímu potenciálu ($-\psi$) pletiva.

Místo testu s kapkou lze také koncentraci roztoku měřit refraktometricky nebo lze kousky pletiva vážit před ponořením do řady roztoků a po něm. Vážení je nejméně spolehlivé, poněvadž vyžaduje, aby se povrch vzorku tkáně definovaně osušil před vážením a to jak před ponořením do roztoku, tak po vyjmutí z roztoku.

7.3.4 KAPILÁRNÍ VZLÍNAVOST

Význam kapilární vzlínivosti pro pohyb vody v dřevních cévách a cévicích se někdy nesprávně posuzuje. Cílem tohoto oddílu je vysvětlit a odvodit kvantitativní vztahy, kterými se kapilární vzlínivost řídí.

V kapiláře, která má smáčivou stěnu, stoupá po stěně vzhůru tenký film vodních molekul. energii k tomu jim dává jejich adheze ke smáčivým stěnám (viz Kap. 7.2.). Vzájemnou kohesí vodních molekul však vztlínající molekuly vody vtahují za sebou do kapiláry celý vodní sloupec. Jinak se dá také říci, že vysoké povrchové napětí vody brání tomu, aby se zvětšovalo rozhraní vody se vzduchem, k čemuž právě dochází, když vodní molekuly vztlínají po povrchu kapiláry. Povrch rozhraní se zmenší, když se do kapiláry vtáhne vodní sloupec. Výška, do které takto vystoupí sloupec vody v kapiláře, je dána velikostí přilnavosti vody ke stěnám trubice a průměrem trubice, jak je uvedeno dále. Sloupec vody zavěšený na prstenci nejvýše postoupivších molekul, má konkávní hladinu, která svírá se stěnou trubice kontaktní úhel α . Velikost tohoto úhlu závisí na poměru velikosti adhesivních a kohesivních sil. Pro vodu v dobře smáčivých trubicích je tento úhel blízký nule.

Do jaké výše vystoupí voda ve smáčivé kapiláře, vypočteme, jestliže váhu vodního sloupce položíme rovnu síle, kterou působí povrchové napětí vody na hranici, kde voda smáčí kapiláru. Objem sloupce vody v kapiláře je $\pi r^2 h$, kde h je výška vodního sloupce. Hmotnost vodního sloupce je $\pi r^2 h \rho$, kde ρ je specifická hmotnost vody, a gravitační síla, která na sloupec působí je $\pi r^2 h \rho g$. Síla, kterou vyvíjí povrchové napětí, je $2\pi r \sigma$. Její svislá složka držící vodní sloupec by obecně byla $2\pi r \sigma \cos \alpha$, ale poněvadž α pro vodu je 0, je $\cos \alpha = 1$. Hodnotu h vypočteme z rovnosti

$$\pi r^2 h \rho g = 2\pi r \sigma \cos \alpha$$

$$h = 2\sigma / r \rho g$$

Dosadíme-li do rovnice $\sigma = 0,0728 \text{ N.m}^{-1}$, $\rho = 998 \text{ kg.m}^{-3}$ a $g = 9,80 \text{ m.s}^{-2}$ bude

$$h = 1,49 \times 10^{-5} / r$$

kde r se dosazuje a h vyjde v metrech.

Výška vodního sloupce, který může kapilára daného poloměru udržet, je pro názornost uvedena v tabulce:

r [μm]	1	10	20	40	60	100	1000
h [m]	15	1,5	0,75	0,37	0,25	0,15	0,015

Poloměry dřevních vodivých drah leží obvykle v rozmezí 20 až 60 μm . Voda by se v nich udržela ve výši ne větší než 1 m, což je málo i pro mnohé byliny. Vodní sloupce ve dřevě stromů dosahují výšky několika desítek metrů. To je možné proto, že tracheje jsou na svém zakončení v listech uzavřeny celulosní stěnou. V ní jsou kapilární otvory, které jsou menší než 10 nm. Ty jsou podle teoretického výpočtu schopny udržet vodní sloupec nejméně 1000 m vysoký.

Tlustšími trachejemi, v nichž kapilární elevace je okolo 1 m, nemusela voda nikdy až do koruny vysokých stromů vystoupit. Zaplňovala je vždy celé, od doby, kdy strom byl malý a tracheje se prodlužovaly růstem vždy zaplněné tekutinou. Stačí proto, když kapiláry v zakončení trachejí vodní sloupec udrží.

Vzorec, který udává závislost výšky kapilárního vodního sloupce na průměru kapiláry, lze použít také pro odhad velikosti sání (tahu, záporného tlaku), které vyvíjí na vodu pod nimi menisky vodní hladiny v mezibuněčných prostorech a ve štěrbinách mezi půdními částicemi. Položíme-li poloměr zakřivení vodní hladiny menisku rovný poloměru kapiláry se smáčivými stěnami, pak tah, který tento meniskus vyvíjí je roven

$$P = -2\sigma/r = -2 \times 7,28 \cdot 10^{-8} / r \text{ MPa}$$

přičemž r se opět dosazuje v m. Pro názornost jsou opět v tabulce uvedeny hodnoty záporných tlaků pro některé poloměry křivosti, které u menisků v kapilárních prostorech přicházejí v úvahu:

r [μm]	5,0	0,5	0,05	0,01	0,005
P [MPa]	-0,03	-0,3	-3	-15	-30

7.3.5 TOK ROZTOKŮ VODIVÝMI DRAHAMI

Z kořenů do listů teče voda (lépe řečeno zředěný roztok solí a některých organických látek) vodivými drahami ve dřevě (nebo dřevních částech cévních svazků), což jsou cévy a cévice. Více o jejich stavbě a funkci a o rychlosti transpiračního proudu je v Kap. 9.4. Zde chceme odvodit, jaký odpor kladou tyto vodivé dráhy toku vody. Použijeme k tomu Poiseuillovy rovnice, která popisuje tok kapalin trubicemi.

$$\frac{\partial V}{\partial t} = - \frac{\pi r^4}{8\eta} \frac{\partial P}{\partial x} \quad \left[\frac{\text{m}^3}{\text{s}} = \frac{\text{m}^4}{\text{Pa} \cdot \text{s}} \frac{\text{Pa}}{\text{m}} \right]$$

objemový průtok ($\partial V/\partial t$) je úměrný čtvrté mocnině poloměru trubice a tlakovému spádu ($\partial P/\partial x$), nepřímo úměrný viskozitě (η).

Poiseuillova rovnice platí pouze pro laminární tok, k němuž dochází tehdy, když Reynoldsovo číslo $Re = \rho v d / \eta$ je menší než 2000 (ρ je hustota kapaliny [$\text{kg} \cdot \text{m}^{-3}$], v je rychlost toku [$\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$], d je průměr trubice [m] a η je (dynamická) viskozita [$\text{Pa} \cdot \text{s} = \text{kg} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{s}^{-2} \cdot \text{s} = \text{kg} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$]).

Pro objem V kapaliny proteklý za čas t trubicí o délce l , na níž je spád tlaku ΔP , můžeme psát

$$V = - \frac{\pi r^4}{8\eta} \frac{\Delta P}{l} t$$

Často je výhodnější zjišťovat průtokovou rychlost (rychlost toku v trubicí), to jest $J_V = \partial x / \partial t = v$. Tato rychlost je dána rovnicí

$$J_V = - \frac{r^2}{8\eta} \frac{\partial P}{\partial x} \quad \left[\frac{\text{m}}{\text{s}} = \frac{\text{m}^2}{\text{Pa} \cdot \text{s}} \frac{\text{Pa}}{\text{m}} \right]$$

Je to předchozí rovnice podělená průřezem trubice πr^2 . Pro vzdálenost l , kterou tekoucí kapalina urazí za čas t , platí

$$l = - \frac{r^2}{8\eta} \frac{\Delta P}{l} t$$

Jako příklad použití Poiseuillovy rovnice poslouží tento výpočet: Určeme tlakový spád potřebný pro to, aby se transpirační proud v xylému sestávajícím z cév o průměru 40 μm pohyboval rychlostí 1 $\text{mm} \cdot \text{s}^{-1}$, tedy 3,6 $\text{m} \cdot \text{h}^{-1}$ (což je střední rychlost v rozpětí rychlostí známých z přímých měření). Tlakový spád bude

$$\frac{\partial P}{\partial x} \left[\frac{\text{Pa}}{\text{m}} \right] = \frac{-8\eta J_V}{r^2} = \frac{-(8)(1.10^{-3} [\text{Pa}\cdot\text{s}])(1.10^{-3} [\text{m}\cdot\text{s}^{-1}])}{(20.10^{-6})^2 [\text{m}^2]} =$$

$$= -2 \times 10^4 [\text{Pa}\cdot\text{m}^{-1}] = -0.02 [\text{MPa}\cdot\text{m}^{-1}]$$

Při svislé poloze stonku je třeba přičíst ještě $0,01 \text{ MPa}\cdot\text{m}^{-1}$ pro překonání spádu hydrostatického tlaku. Spád vodního potenciálu $-0,03 \text{ MPa}\cdot\text{m}^{-1}$ byl skutečně mnohokrát naměřen v transpirujících rostlinách.

Ověřme ještě, zda je dodržena podmínka, že $\text{Re} < 2000$.

$$\text{Re} = \frac{\rho J_V d}{\eta} = \frac{(10^3 [\text{kg}\cdot\text{m}^{-3}])(1.10^{-3} [\text{m}\cdot\text{s}^{-1}])(40 \times 10^{-6} [\text{m}])}{(1.10^{-3} [\text{Pa}\cdot\text{s}])} = 0.04 [\text{kg}\cdot\text{m}^{-1}\cdot\text{s}^{-2}\cdot\text{Pa}^{-1}]$$

je tedy bezrozměrné číslo (jak má Re být) $0,04$. Bezrozměrné je proto, že jiný rozměr Pa je $\text{kg}\cdot\text{m}^{-1}\cdot\text{s}^{-2}$, takže rozměry v závorce se ruší. $0,04$ je podstatně menší hodnota nežli 2000 , je proto podmínka laminárního toku bezpečně splněna. Tok by mohl být o mnoho řádů rychlejší.

Další otázka je, jak by se pro danou rychlost transpiračního proudu změnil potřebný tlakový spád, kdyby cévy měly průměr $100 \mu\text{m}$, což je průměrná hodnota pro stromy se širokými cévami. Ve výrazu $\partial P / \partial x = - (8 \eta J_V) / r^2$ se změní jen hodnota r a poněvadž bude $2,5$ krát větší ($100 / 40$), bude požadovaný tlakový spád $2,5^2 = 6,25$ krát menší, tedy $-0,02 : 6,25 = 0,0032 \text{ MPa}\cdot\text{m}^{-1}$. Naopak, kdyby tlakový spád zůstal stejný, bude průtoková rychlost pro cévy o průměru $100 \mu\text{m}$ $6,25$ krát větší než pro cévy o průměru $40 \mu\text{m}$, tedy $3,6 \times 6,25 = 22,5 \text{ m}\cdot\text{h}^{-1}$.

7.3.6 CESTA VODY ROSTLINOU: KONTINUUM PŮDA - ROSTLINA - ATMOSFÉRA

Rostlina vydává vodu do ovzduší především listy a získává ji z půdy kořeny. Mezi půdou a atmosférou je vřazena řada rostlinných pletiv, která vodu vedou. Projdeme nyní jednotlivé úseky pohybu vody rostlinou a popíšeme, jaké pochody jsou pro pohyb vody v nich rozhodující. Budeme se přitom opírat o závislosti těchto pochodů na různých faktorech, popsané v předchozích kapitolách.

Vodní pára se v mezibuněčných prostorách listu pohybuje difuzí a difuzí také prostupuje průduchovými otvory v pokožce a dále hraniční vrstvou vzduchu při povrchu listu do volné (turbulentní) atmosféry. Týmiž průduchy vstupuje do listu oxid uhličitý, takže jeho příjem je vázán na výdej vody. Těmto otázkám je věnována Kap. 8.

Voda se odpařuje z tenké vrstvičky na stěnách buněk asimilačního parenchymu listů. Je-li odpar rychlý, vrstvička se ztenčuje, až dojde na vodu v prostorách mezi molekulami polymerů, tvořících buněčnou stěnu. V těchto kapilárních prostorách voda, díky kapilární vzlínivosti, velmi silně drží a za odpařené molekuly nasává další z prostor v buněčné stěně nebo z protoplasmy buněk. Ve štěrbinách tvořených stěnami buněk, které se někde dotýkají, ustupuje voda při rychlém odparu stále hlouběji a poloměr zakřivení volné hladiny se zmenšuje, čímž stoupá sání (podtlak), vyvíjené na vodu v buněčných stěnách.

Buňky parenchymu, z nichž se takto odsává voda, se nesmrští, protože samy nasávají vodu z cévních svazků procházejících listem. V typickém listu není žádná z buněk parenchymu vzdálena od cév přivádějících vodu více než asi 0,5 mm. Buňky parenchymu nasávají vodu osmosou, úměrně koncentraci rozpuštěných látek v jejich vakuole a plasmě. Tyto buňky mají obvykle nejnižší hodnoty vodního potenciálu v rostlině.

V cévách (nebo cévicích) dřevní části vodivých pletiv se voda, nasávaná listy, pohybuje jako kapalina v potrubí. Hnací silou pro tento proud je rozdíl hodnoty vodního potenciálu buněk listových a buněk kořenových, z nichž cévní svazky vodu nasávají. Rychlost, kterou voda v cévách teče, je dána tímto tlakovým rozdílem a odporem, který toku kapaliny kladou vodivé dráhy dřeva (cévy a cévice) a který klesá s druhou mocninou jejich průměru. Voda je v xylému stále vystavena značnému sání (podtlaku), které roste s rychlostí transpiračního proudu a s výškou rostliny. Nejvyšší hodnoty tohoto sání nacházíme u vysokých stromů.

To, že se provazec vody v cévě nepřetrhne, i když je vystaven vysokému tahu, je dáno přilnavostí (adhesí) vody k celulosním stěnám cév a vzájemnou soudržností (kohezí) vodních molekul. Tak mohou listy stromů vytáhnout sáním svých buněk vodu až do korun i několik desítek metrů vysoko. Gravitace neodtrhne vodní provazec v cévě ani od vysoko položeného sacího čerpadla buněk mezofylu (např. v korunách stromů), poněvadž každá céva je na svém zakončení uzavřena celulosní stěnou. V té voda zase prolíná do prostorů mezi celulosními makromolekulami, které, jak řečeno výše, vodu velmi pevně drží.

V kořenu se voda přesunuje osmotickým sáním z buněk na obvodu k buňkám sousedícím s cévními svazky. Musí přitom projít buňkami endodermis, kde je cesta apoplastem přerušena Caspariho proužkem a může tu tedy dojít ke kontrole látek přijímaných s půdním roztokem.

Z půdy nasávají vodu především buňky kořenového vlášení. To pokrývá úsek kořene, který začíná blízko pod jeho špičkou (přibližně tam, kde končí zóna prodlužovacího růstu) a je jen několik cm dlouhý. V půdě obvykle také není voda v nadbytku dostupná a kořenové vlásy ji musí nasávat z vrstvičky na povrchu půdních částic a z kapiček, které se zatahují do štěrbin mezi půdními částicemi. Se zmenšujícím se zakřivením menisků stoupá sací síla těchto kapiček, kterou musí buňky kořenového vlášení přemáhat.