

Pohyb vody v rostlině

Voda je pro život nejdůležitější molekulou, bez ní by jeho rozvoj nebyl možný. Co dělá z vody tak unikátní sloučeninu (viz také Živa 2022, 2: XLV–XLVII)? Jde zejména o polární charakter vazby mezi kyslíkem a vodíkem, který si můžeme představit tak, že elektrony této vazby jsou přitahovány od vodíku ke kyslíku. To vytváří na vodíku parciální kladný náboj, který může interagovat s volným elektronovým párem kyslíku jiné molekuly vody, a tím vzniká spojení vodíkovými můstky. Svou intenzitou sice nedosahují síly vazby kovalentní, ale přesto mají významný dopad. Pokud srovnáme např. chování síry a kyslíku v jejich sloučeninách s vodíkem, zjistíme, že zatímco kyslík vytváří ochotné vodíkové můstky, síra tuto tendenci nemá. Proto je voda (H_2O) za normálních podmínek na Zemi kapalina a sulfan (H_2S) plyn. Voda je navíc velmi pozoruhodná kapalina, protože má velké měrné teplo a slouží i jako výborné polární rozpouštědlo. Rostliny, jejich buňky a pletiva, obsahují velké množství vody a jejich životní pochody jsou na vodě závislé. Proto má smysl se zabývat vztahem vody a rostlin a pozorovat pohyb vody v rostlinách.

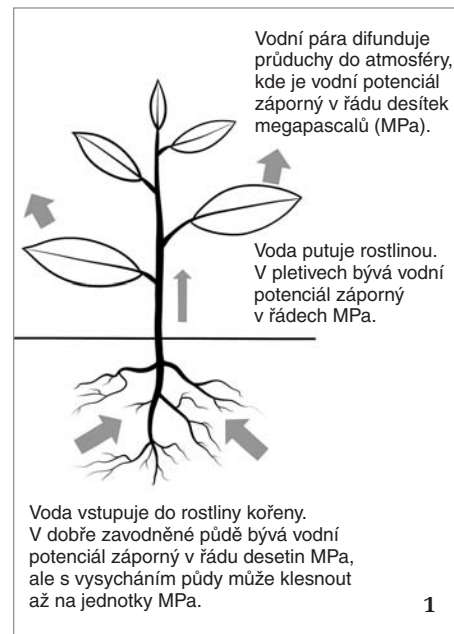
Vodíkové můstky se mohou tvořit také s atomy obsaženými v jiných molekulách. Tak např. interakcí s atomy makromolekul (bílkovin, nukleových kyselin) vznikají hydratační obaly, které významně stabilizují jejich strukturu. Pokud např. k roztoku DNA přidáme etanol spolu se sodnými ionty, narušíme hydratační obal a dojde k denaturaci a následnému shlukování molekul DNA, což se projeví vznikem sraženiny.

Důsledkem mezimolekulových interakcí je přilnavost (adheze) vody k polárním povrchům a přitažlivá interakce molekul vody mezi sebou navzájem (koheze). Koheze je zároveň příčinou jevu známého jako povrchové napětí, které je způsobeno silnější interakcí molekul vody mezi sebou než s molekulami vzduchu. Co se stane, pokud do vody zanoříme např. skleněnou kapiláru? Interakce vody se smáčivým povrchem kapiláry společně s povrchovým napětím vody způsobí, že se zde vytvoří negativní tlak a voda začne v kapiláře stoupat výše, než je okolní hladina, a to tak dlouho, dokud nedojde k rovnováze s hydrostatickým tlakem sloupce vody. Protože můžeme tyto jevy pozorovat jen v kapilárách a s jejich zvyšujícím se průřezem rychle odeznívají, mluvíme o kapilárních jevech nebo také o kapilaritě.

Tento dlouhý úvod není v článku na téma pohyb vody v rostlině samoúčelný, neboť kapilarita v něm hraje velmi důležitou roli. Ještě než se ale pustíme do popisování toku vody rostlinou, musíme se zamyslet nad tím, jak lze určit, odkud kam se voda v rostlině bude pohybovat. K tomu, aby se něco pohybovalo, je potřeba gradient hybné síly. Jako příklad si můžeme představit gravitační pole Země – pohyb v něm je spojen s uvolňováním, či spotřebou energie podle toho, jestli se pohybuje ve směru, nebo proti směru gradientu

gravitačního pole. Z fyzikální chemie víme, že chování vody v roztocích je určeno jejím chemickým potenciálem. V rostlinné biologii je obdobná veličina nazvána vodní potenciál a její hodnota má fyzikální rozměr tlaku, udává se tedy v pascálech (Pa). A protože chceme měřit reálné hodnoty tohoto potenciálu, bylo potřeba zvolit referenční bod 0, což je v tomto případě chemicky čistá voda za atmosférického tlaku, která má z definice nulový vodní potenciál. Takto zvolená definice referenčního bodu naznačuje, že vodní potenciál se může měnit buď se změnou tlaku, nebo se změnou složení roztoku. A skutečně mluvíme o osmotické a tlakové složce vodního potenciálu. V gravitačním poli Země k těmto dvěma přibývá ještě gravitační složka, která odráží působení zemské přitažlivosti na vodní sloupec a reálně vstupuje do hry u vyšších rostlin (např. stromů). Voda se potom pohybuje v gradientu z místa vyššího vodního potenciálu do místa s nižším vodním potenciálem. Vzhledem k volbě referenční soustavy nám vycházejí pro rostlinu a okolí vesměs záporné hodnoty vodního potenciálu (obr. 1), na což je třeba dát pozor v našich úvahách, odkud kam se voda bude pohybovat.

Podíváme-li se zjednodušeně na jednotlivé složky vodního potenciálu, zjistíme, že tlaková složka je hydrostatický tlak a ten může být, jak si dále ukážeme, pozitivní (turgor), nebo negativní (podtlak v xylému). Osmotická složka je úměrná koncentraci látek rozpuštěných ve vodě a vzhledem k absolutně čisté vodě nabývá vždy záporné hodnoty. Jakákoli rozpuštěná látka tedy snižuje vodní potenciál roztoku. Gravitační složka je pak úměrná výšce vodního sloupce a počítá se s ní pouze pro výpočet gradientu vodního potenciálu při velkých rozdílech výšek. U malých rozdílů na úrovni buněk nebo orgánů se zanedbává.



1 Schéma pohybu vody v rostlině a jejím okolí (šipky značí směr). Voda vstupuje do rostliny kořeny, pokračuje vodivými pletivy a je transpirována zejména listy. Pohyb vody řídí gradient vodního potenciálu. Podle M. Hály kreslila R. Bošková

Zatím jsme si popsali pohyb vody v rostlině jako neúprosný fyzikální proces, ale musíme si položit otázku, jestli ho rostlina může nějakým způsobem kontrolovat nebo ovlivňovat? Většinou může, ale často na to musí vynaložit energii, která jí potom někdy chybí při jiných důležitých životních dějích. V případě, že rostlina ztrácí vodu a na její udržení musí vydat hodně energie, hovoříme o osmotickém stresu, který v extrémním případě vede až k zániku rostliny. Představme si experiment, kdy různé druhy rostlin vystavíme období sucha. Pokud si správně zvolíme experimentální objekty, uvidíme různou odolnost jednotlivých rostlinných druhů vůči ztrátám vody vyplývajícím z jejich adaptace. Nyní se ale vraťme k pohybu vody rostlinou a podívejme se na něj na různých úrovních – buněčné, orgánové a na úrovni celé rostliny.

● Buněčná úroveň

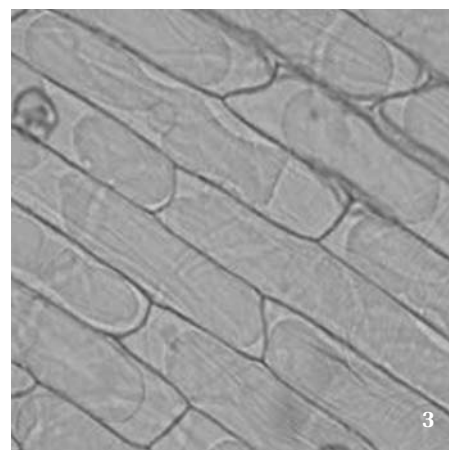
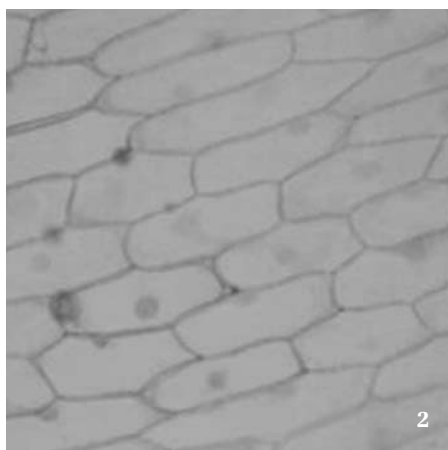
Rostlinnou buňku ohraničuje plazmatická membrána, kterou tvoří zejména lipidy a pro řadu látek představuje obtížné překonatelnou bariéru. Tyto látky musejí být přes membránu přepravovány pomocí membránových proteinů buď pasivně, nebo aktivně, za spotřeby energie. Pasivní přenos zjednodušeně probíhá tvorbou pórů (kanálů) v plazmatické membráně, kterými daná látka prochází ve směru gradientu svého chemického potenciálu, ze strany vyšší koncentrace na druhou. Regulace pohybu spočívá v otvírání a zavírání těchto kanálů v kontextu fyziologického stavu buňky. Aktivní způsob pak umožňuje transport látky přes membránu proti směru gradientu chemického potenciálu za spotřeby energie např. hydrolýzou adenosin trifosfátu (ATP) na adenosindifosfát (ADP) a volný fosfát. To umožňuje zakoncentrovat danou látku na jedné straně plazmatické

membrány. Pokud tato látka není elektricky neutrální (jde-li o kationty nebo anionty), vstupuje do hry ještě elektrická složka potenciálu a o jejím pohybu pak rozhoduje gradient elektrochemického potenciálu.

A jak je to s vodou? Díky tomu, že jde o malou nenabitou molekulu, prochází voda přes plazmatickou membránu prostou difúzí nebo prostřednictvím proteinových kanálů, nazývaných akvaporiny. Který způsob je významnější, můžeme demonstrovat na případu, který mnozí známe z domova. Příliš zalijeme pokojovou rostlinu v uzavřeném květináči a ona zvadne, nebo dokonce uschne. Experimentálně bylo ukázáno, že při zaplavení u citlivých druhů rostlin klesá hydraulická vodivost kořenů, tedy stoupá odpor pro průchod vody. Zaplavení znamená pro takové rostliny ztrátu zásobení kořenů kyslíkem. To způsobí nedostatek energie přechodem na anaerobní fermentační metabolismus a oxyselení cytoplazmy, což vede k uzavření akvaporinů na plazmatické membráně, které je hlavní příčinou nízké hydraulické vodivosti kořenů. Z toho lze vyvodit, že role akvaporinů je pro transport vody přes plazmatickou membránu klíčová.

Dalším znakem rostlinné buňky je přítomnost buněčné stěny. Přestože jde o součást mezibuněčného prostoru (apoplastu), buněčná stěna hraje ve fungování rostlinné buňky významnou roli. V případě transportu vody slouží jako mechanická bariéra a je příčinou vzniku vnitřního tlaku – turgoru, který se nejlépe definuje jako tlak plazmatické membrány protoplastu na velmi odolnou buněčnou stěnu. Z hlediska vody představuje turgor tlakovou složku vodního potenciálu a vzhledem ke své kladné hodnotě zvyšuje vodní potenciál buňky.

Představme si modelovou situaci, při níž izolovanou rostlinnou buňku vložíme do destilované vody, která má hodnotu vodního potenciálu 0, jak již víme. Rostlinná buňka obsahuje řadu rozpuštěných látek, proto je její vodní potenciál záporný. Voda tedy bude směřovat do buňky, zejména do vakuoly, která začne nabývat na objemu, což povede k nárůstu turgoru. Kvůli malé stlačitelnosti vody povede přírůstek objemu vody v buňce k výraznému zvýšení turgoru a vyrovnání vodního potenciálu uvnitř i vně buňky. Ustaví se tak dynamická rovnováha – objem vody, který vteče do buňky, bude stejný jako objem, který z buňky vyteče. K prasknutí buněčné stěny a vylití obsahu buněk dochází jen ve výjimečných případech. Buněčná stěna jako mechanická opora má v tomto případě klíčový význam. Důkazem budiž experiment, kdy rostlinnou buňku zbavíme buněčné stěny, např. působením směsi enzymů štěpících její složky, a uvolněný protoplast dáme do destilované vody. Opět začne voda proudit do buňky, ale chybějící mechanická opora nedovolí nárůst tlakové složky vodního potenciálu a ustavení rovnováhy, což povede k dalšímu vtoku vody do protoplastu, až k limitu roztažitelnosti plazmatické membrány. Pokud je rozdíl vodních potenciálů dostatečně velký, protoplast praskne a buněčný obsah se vylíje ven, což znamená zánik buňky. Obecně se tento proces nazývá plasmoptýza. A nemusí jít vždy o destilovanou vodu, stačí jakýkoli roztok s vyšším vod-



ním potenciálem (hypotonický roztok). Proto je práce s protoplasty velmi delikátní ve srovnání s intaktními buňkami. Pokud není rozdíl vodních potenciálů příliš velký, dojde pouze ke zvětšení objemu protoplastu, aniž membrána praskne.

Nyní si popíšeme případ, kdy rostlinnou buňku vložíme naopak do roztoku s nižším vodním potenciálem, než má tato buňka (např. do koncentrovaného roztoku soli). Tento hypertonický roztok způsobí, že voda bude proudit hlavně ven z buňky, což povede ke zmenšování jejího objemu. Plazmatická membrána přestane tlačit na buněčnou stěnu, což se projeví jako ztráta turgoru, a posléze se od buněčné stěny oddělí. Proces nazýváme plasmolýza a lze ho dobře mikroskopicky pozorovat (obr. 2–4). Typické je, že nejprve nedojde k úplnému oddělení protoplastu od buněčné stěny, ale na některých místech s pevnější vazbou plazmatické membrány na buněčnou stěnu spojení přetrvá, což vede k vytvoření provazcovitých struktur zvaných Hechtovy provazce. Zmenšování protoplastu pokračuje až do vyrovnání vodních potenciálů uvnitř i vně buňky, čímž se opět ustaví rovnováha mezi vtokem a výtokem vody. Z hlediska fyziologie buňky jde většinou o nežádoucí stav, neboť úbytek vody provází změna koncentrací látek v cytoplazmě, může docházet k denaturaci proteinů nebo nukleových kyselin, posunu metabolických rovnováh a k produkci toxických látek (např. reaktivní formy kyslíku).

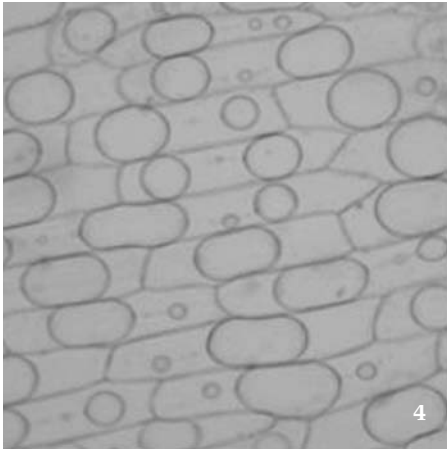
Jak může buňka ovlivňovat tok vody přes membránu? Jedním způsobem je výše zmíněná regulace otvírání akvaporinů, kterou dokáže tok vody přes membránu zpomalit. Další možností je úprava vodního potenciálu buňky, především jeho snižování. Toho lze dosáhnout akumulací rozpuštěných látek (solutů) v buňce. Pokud se tyto látky hromadí v cytoplazmě, hrozí nebezpečí, že budou ovlivňovat metabolickou rovnováhu. Akumuluje se proto pouze určitá skupina tzv. kompatibilních solutů, které přímo neovlivňují buněčný metabolismus. Patří k nim např. některé neredukující sacharidy jako sacharóza, rafinóza apod. Daleko bezpečnější je soustředit osmoticky aktivní látky ve vakuole, ohraničené membránou (tonoplastem), která svými vlastnostmi připomíná plazmatickou membránu. Obsah vakuoly je od cytoplazmy bezpečně oddělen, a nemůže tedy docházet k nežádoucím interakcím. Oba tyto přístupy samozřejmě závisí na spotřebě energie.

2 až 4 Postupná plasmolýza buněk pokožky (epidermis) cibule. Buňky byly inkubovány v hypotonickém prostředí (destilované vodě, obr. 2), mírně hypertonicém (půlmolárním roztoku chloridu sodného, 0,5M NaCl, 3) a silně hypertonicém (1M NaCl, 4). Na obr. 2 jsou buňky plně turgescenční – voda vtéká do buněk, vytváří se pozitivní tlak (turgor, odtud adjektivum turgescenční) a protoplast tlačí na buněčnou stěnu. Pozitivní tlak přispívá k vyrovnání vodního potenciálu vně i uvnitř buňky a dosažení stavu rovnováhy. Buněčná stěna je natolik pevná, že vzniklému tlaku odolá a rostlinné buňky ani v destilované vodě neprasknou. Na obr. 3 vidíme počínající plasmolýzu, kdy je ještě část protoplastu připojena k buněčné stěně, a na obr. 4 jsou zcela plasmolýzované buňky. Buněčná stěna zůstává na svém místě a scvrklý protoplast, z něhož odtekla část vody, setrvává uvnitř. Není obklopen vzduchem, ale solným roztokem, který volně prochází přes buněčnou stěnu. Zvětšeno 100krát

5 Průduch na spodní pokožce listu tabáku. Svěrací buňky ledvinovitého tvaru mají mezi sebou průduchovou šterbinu, která umožňuje výměnu plynů mezi listem a okolní atmosférou. Buněčná stěna přiléhající ke šterbině je výrazně ztlustlá (lignifikovaná sekundární buněčná stěna) a je třeba pozitivního tlaku ve svěracích buňkách, aby se od sebe oddálily a šterbina se otevřela. Za pozornost stojí také fakt, že svěrací buňky obsahují na rozdíl od okolních pokožkových buněk chloroplasty. Zvětšeno 1000krát

6 Příčný řez stonkem slunečnice. Na řezu byl floriglucinolem obarven lignin vyztužující buněčné stěny. Vidíme radiálně uspořádané tmavší plochy, které představují silně lignifikované cévní svazky. Lignifikace buněčných stěn jim dodává pevnost, aby vydržely vysoké negativní tlaky nezbytné pro hromadný tok vody xylémem (tvořeným mrtvými buňkami). Zvětšeno 40krát. Snímky M. Hály

Voda se může také v některých případech pohybovat proti gradientu vodního potenciálu. Mnohé molekuly a ionty mají hydratační obaly tvořené nezanedbatelným množstvím vody (na molekulu sacharózy až několik set molekul vody). Pokud tyto látky procházejí přes membránu ve směru gradientu svého chemického (v případě iontů elektrochemického) potenciálu, může uvolněná energie pokrýt i náklady na trans-



port vody v jejich hydratačních obalech proti gradientu vodního potenciálu.

● Úroveň orgánů a celé rostliny

Voda se v rostlině pohybuje na dlouhé vzdálenosti nikoli nahodile, ale prostřednictvím hromadného toku, kdy rozdíl tlaků uvádí do pohybu velké množství jejích molekul. Na rozhraní mezi kořeny a půdou vstupuje voda do porézní buněčné stěny (apoplastu) nebo vstupuje do buněk a dále pokračuje kontinuem protoplastů buněk kořene (symplastem), případně může kombinovat oba způsoby. Nejpozději na rozhraní primární kůry a středního válce kořene je apoplastická cesta přehrazena bariérou tvořenou buněčnými stěnami impregnovanými ligninem a suberinem. To jsou polymery, jejichž akumulace v buněčné stěně přispívá k omezení porozity a snížení prostupnosti pro vodu. V případě těchto struktur, které se nazývají Caspariho proužky, jde o zamezení průchodu vody apoplastickou cestou do středního válce. Jak je to ale s gradientem vodního potenciálu? Co přiměje vodu vstupovat do kořene a postupovat ke xylému středního válce? Tady se dostáváme k dvěma hnacím silám hromadného toku vody vodivými pletiv, v tomto případě xylémem – transpiračnímu proudu a kořenovému vztlaku.

Transpirační proud vzniká v listech, kde voda opouští xylém, a pokračuje porézní buněčnou stěnou až k mezibuněčným pro-

storám listového mezofylu, kde se odpařuje. Tato buněčná stěna je mikrokapilárním systémem a odparem z povrchu vodní hladina v jejích kapilárách klesá. Ty pak táhnou kontinuální vodní sloupec z xylému. Negativní hydrostatický tlak (napětí vodního sloupce) dosahuje jednotek megapascalů (MPa, 10^6 Pa) a je hnacím silou transpiračního proudu. Vzhledem k vysokému gradientu vodního potenciálu mezi vnitřkem listu a atmosférou vodní pára intenzivně difunduje směrem ven. Při 50% relativní vzdušné vlhkosti je vodní potenciál atmosféry zhruba -95 MPa. Jde tedy o velký tlak na odpar vody z pletiv. Pro srovnání tlak v pneumatice osobního automobilu je 0,25 až 0,35 MPa.

Na povrchu listů suchozemských rostlin je hydrofobní vrstva, kutikula, zabraňující významnému vypařování vody z listů touto cestou (podrobněji na str. 74–76 této Živy). Hlavní proud vodní páry směřuje tedy z listů skrze specializované póry v listové pokožce – průduchy (obr. 5). Regulace transpiračního proudu spočívá hlavně v regulaci otevřenosti průduchů. Ty mohou mít různou anatomii, podstatou jejich otvírání je vždy nárůst turgoru spojený s poklesem vodního potenciálu uvnitř páru specializovaných buněk. Otevření průduchu je spojeno s hyperpolarizací plazmatické membrány a následným vtokem draselných iontů (K^+) do svěracích buněk, což snižuje vodní potenciál natolik, že voda vtéká do

těchto buněk a turgor stoupá. Mění se tvar buněk a dochází k otevření prostoru mezi nimi – průduchové štěrbině. Zavírání probíhá opačně. Depolarizace plazmatické membrány vede k výtoku draselných iontů z aktivních buněk, což zvyšuje jejich vodní potenciál a způsobuje následný výtoku vody a pokles turgoru. To s sebou nese změnu tvaru buněk a zavření štěrbin. Celý proces je komplexně řízen, hlavními regulátory jsou kyselina abscisová a oxid dusnatý.

Druhou důležitou hnací silou pohybu vody xylémem je kořenový vztlak. Vzniká aktivním transportem minerálních látek do středního válce kořene spojeným se spotřebou energie. Tím výrazně klesá vodní potenciál a voda z primární kůry vtéká do xylému, což zvyšuje lokální hydrostatický tlak. Vzniklý tlak vytlačí xylémovou šťávu vzhůru. Regulace kořenového vztlaku spočívá v kontrole aktivity přenašečů minerálních látek do xylému a regulaci zdroje energie pro tento přenos, což je membránový potenciál, udržovaný především aktivním pumpováním protonů (H^+) ven z cytoplazmy. Kořenový vztlak se stává hlavním procesem transportu vody a minerálních látek v podmínkách omezené transpirace, např. v noci nebo při velmi vysoké vzdušné vlhkosti. Projevem kořenového vztlaku u některých rostlin je gutace – vylučování vodních kapek hydratodami, které se objevuje během noci a ráno.

Jak již víme, transport vody xylémem se děje za vysokých negativních tlaků v řádu MPa a tomu musí být uzpůsobena anatomie vodivých pletiv. Vodivé elementy jsou mrtvé buňky, u nichž ještě před programovanou buněčnou smrtí dojde k masivnímu sekundárnímu ztloustnutí buněčné stěny, která je schopna odolávat negativnímu tlaku (obr. 6). Nepřítomnost cytoplazmy a membrán výrazně snižuje hydraulický odpor transportní dráhy xylému. To, že transport xylémem probíhá na hranici fyzikální stability systému, ilustruje vznik kavitací – přerušení (přetržení) vodního sloupce, která mohou nastat spontánně jako důsledek vysokého negativního hydrostatického tlaku. Uvnitř xylému se vytvoří vzduchové bubliny, které vyvolávají jednotlivé elementy xylému z provozu. Kavitate se díky oddělení jednotlivých xylémových elementů nemohou neomezeně šířit a rostlina může poškozený úsek překlenout využitím paralelních vodivých drah. Kavitate jsou opravovány většinou v noci, kdy ustane transpirační proud, uvolní se negativní tlak, projeví se kořenový vztlak a další mechanismy, které umožní opětovné spojení kontinuity vodního sloupce mezi kořeny a listovým mezofylem.

Na tomto místě naše povídání končí. Cílem nebylo vyčerpávajícím způsobem popsat transport vody v rostlině, protože každý odstavec bychom mohli rozšířit na celý článek. Chtěli jsme ukázat, že pohyb vody v rostlinách není náhodný, řídí se fyzikálními principy a rostlina ho může do určité míry regulovat. Popsané mechanismy jsou spíše modelové a u mnohých druhů se vyvinuly jejich modifikace, které představují lepší adaptaci na konkrétní přírodní podmínky.

Použitou a doporučenou literaturu a pracovní listy uvádíme na webu Živy.

