

Měření odporu transportních cest, stupně jejich integrace a embolizace

Vít Gloser

Cvičení z fyziologie rostlin pro pokročilé

Základní principy xylémového transportu vody (1)

- Tok vody v xylému je možný **jen po spádu vodního potenciálu**, který je řízen převážně změnami tlaku (jedná se o hmotnostní tok, u kterého je nezbytným předpokladem rozdíl v hydrostatickém tlaku!)
- **Rychlost toku závisí na rozdílu tlaku** na začátku a na konci transportní dráhy, a dále **na vodivosti transportních cest**. Vodivost cév a cévic exponenciálně roste s jejich vnitřním průměrem.
- Tlakového rozdílu v xylému se dosahuje převážně silným **snížením tlaku** v mikrokapilárách buněčných stěn při zakončení xylému v listech. V xylému je tudíž téměř stále podtlak (=tlak menší než atmosférický).

Maximální rychlost toku vody xylému exponenciálně roste s vnitřním průměrem cév

$$J = (\pi r^4 / 8\eta) (\Delta p / \Delta x)$$

J = objemová rychlost toku v trubici [cm³ s⁻¹
MPa⁻¹]

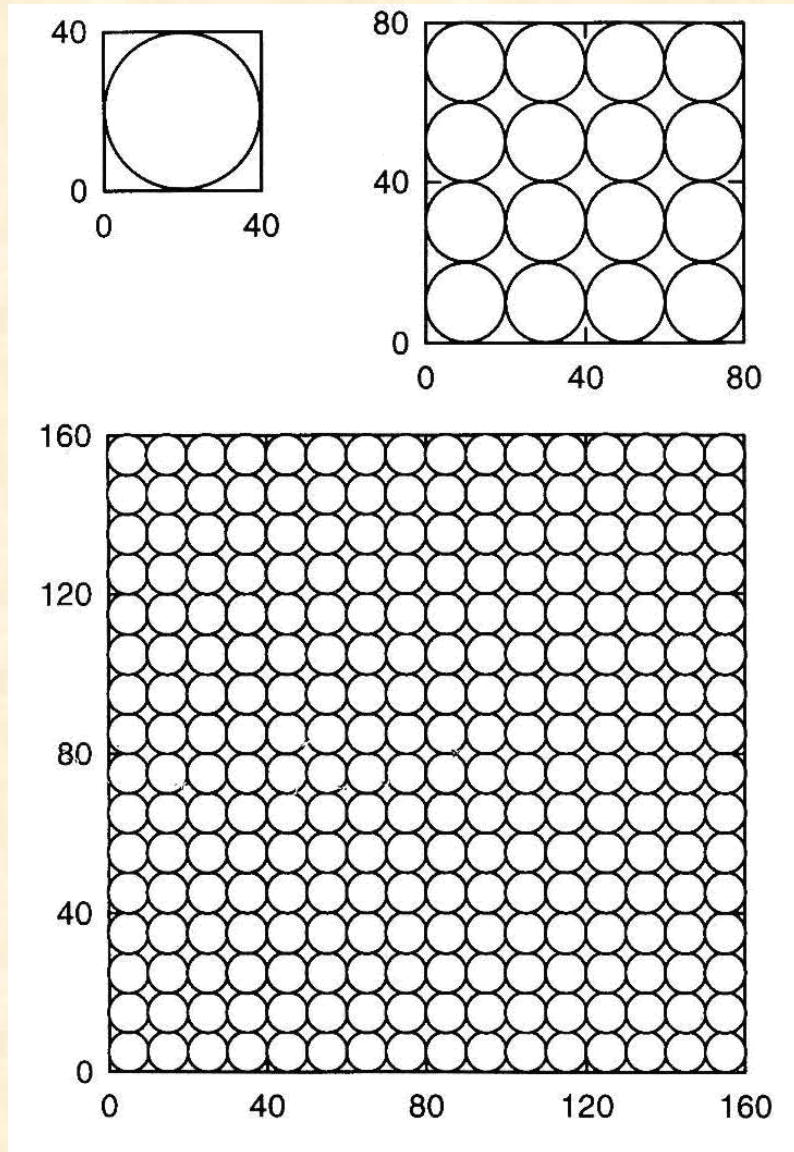
r = poloměr světlosti trubice

η = viskozita transportované kapaliny (řec. *éta*),

Δp / Δx = tlakový spád = rozdíl tlaku (Δp),
vztažený na

vzdálenost mezi začátkem a koncem transportní
dráhy (Δx)

Praktické důsledky Hagen-Poiseuilleova vztahu



Vodivost jedné cévy průměru 40 um může nahradit:

16 cév průměru 20 um nebo

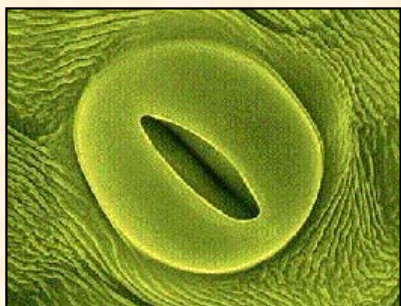
256 cév průměru 10 um

Příklady maximálních rychlostí toku vody v xylému u různých skupin rostlin

- Jehličnaté stromy 1 - 2 m h⁻¹
- Listnaté stromy s úzkými cévami 2 - 6 m h⁻¹
- Listnaté stromy s širokými cévami 20 - 45 m h⁻¹
- Byliny 10 - 60 m h⁻¹
- Liány 150 m h⁻¹

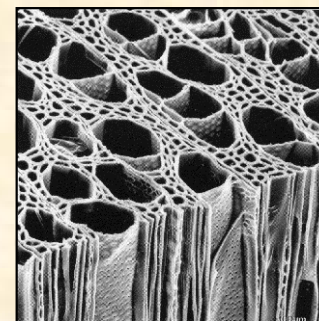
Pohyb vody v rostlině - hnací síly a regulační body

Difúzní odpor průduchů

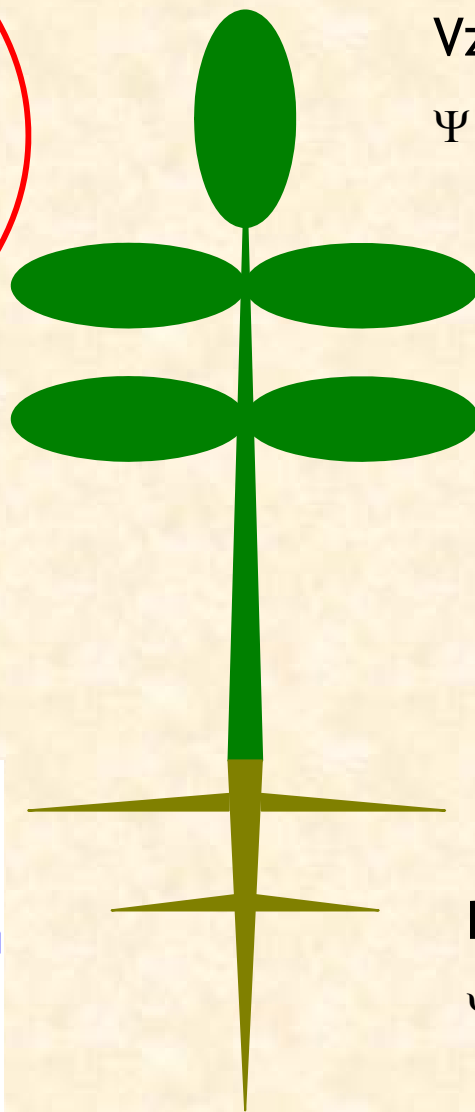
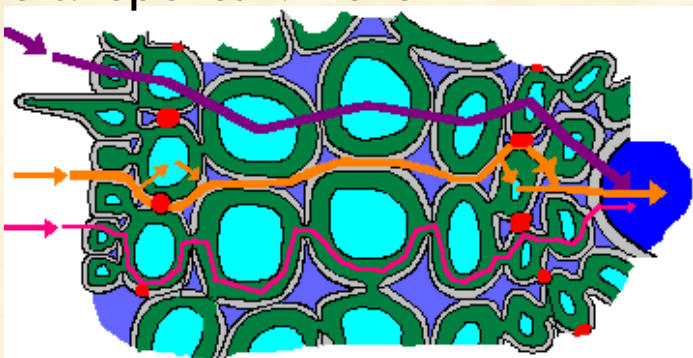


Vzduch
 $\Psi \sim -95 \text{ MPa}$

Hydraulický odpor xylému

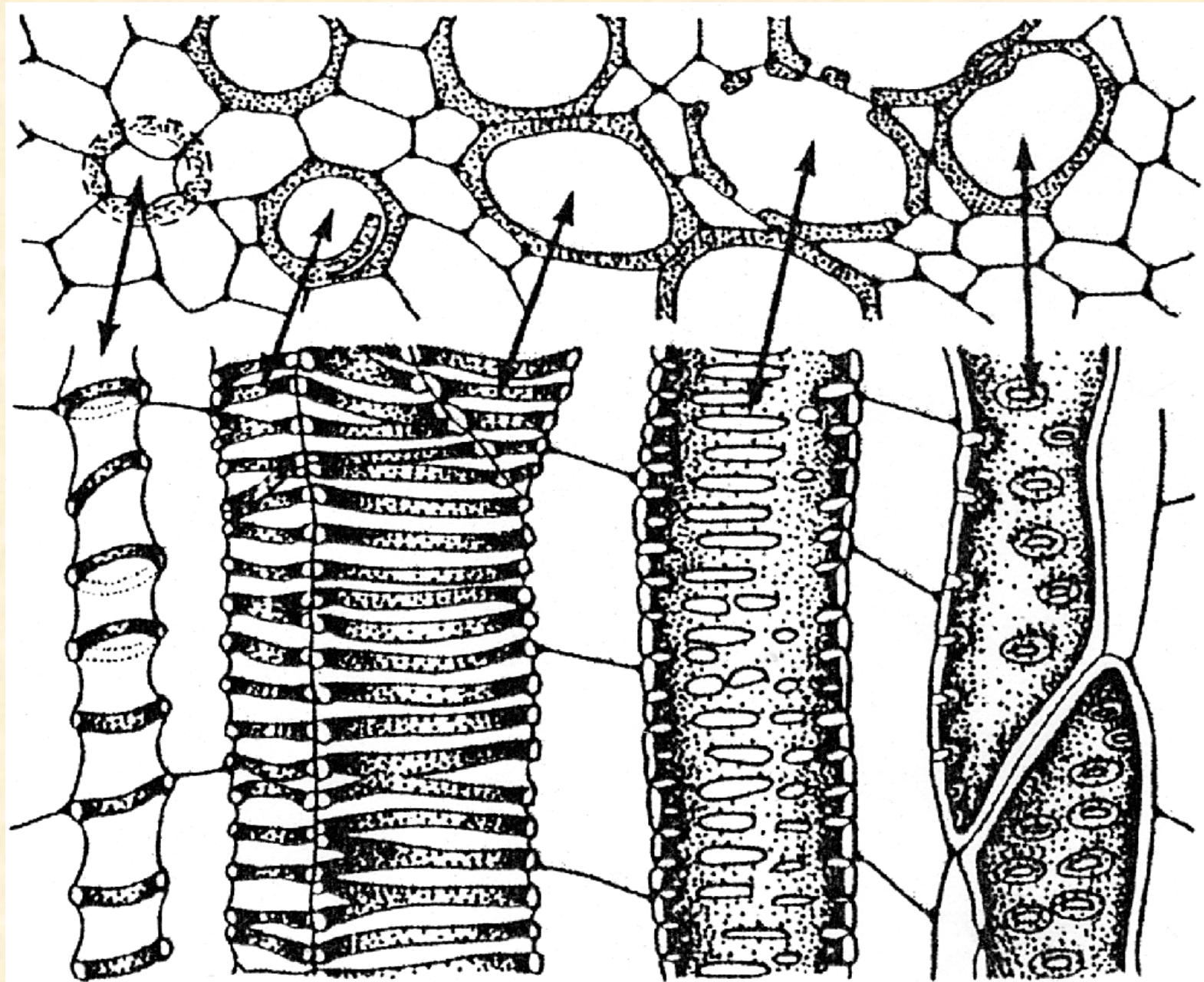


Hydraulický odpor radiálního transportu v kořeni

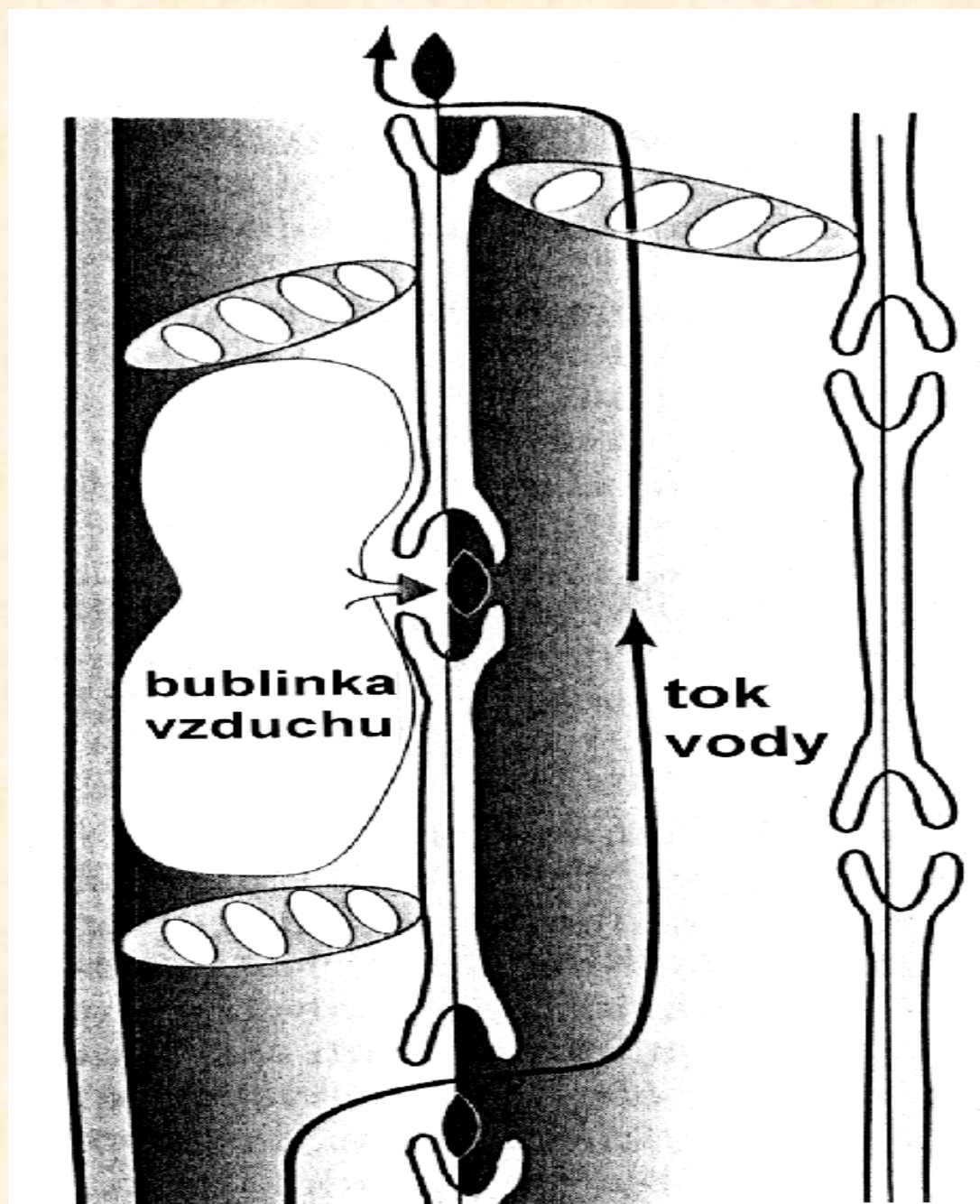


Půda
 $\Psi \sim -0,1 \text{ MPa}$

Ukázka různé stavby vodivých elementů xylému



Transportní obchvat (bypass) poškozeného místa cévy



Co to jsou hydraulické metody pro měření odporů v rostlinách?

- Metody využívající měření toku kapaliny přes pletiva rostliny v podmínkách tlakového spádu známé velikosti k hodnocení funkčních vlastností pletiv nebo celých orgánů.

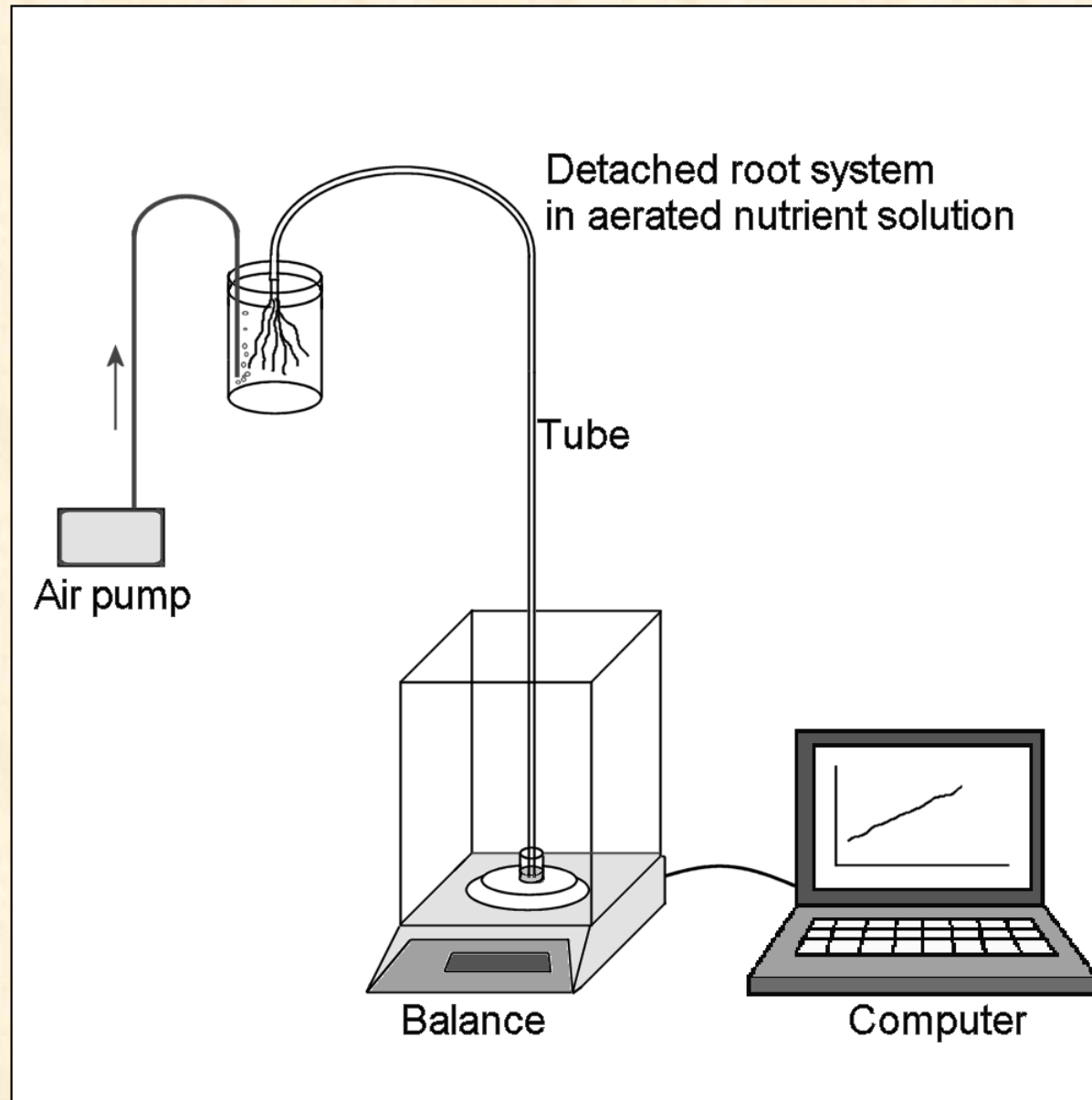
Hlavní oblasti použití hydraulických metod

- Hodnocení vodivosti/odporu xylému v orgánech na segmentech
- Hodnocení vodivosti celých neporušených kořenů nebo listů
- Hodnocení odporu, který klade rostlina transpiračnímu toku
- Hodnocení stupně integrace vodivých pletiv
- Srovnávání odolnosti xylému vůči narušení transportu vznikem kavitací

Měření hydraulické vodivosti stonkového segmentu



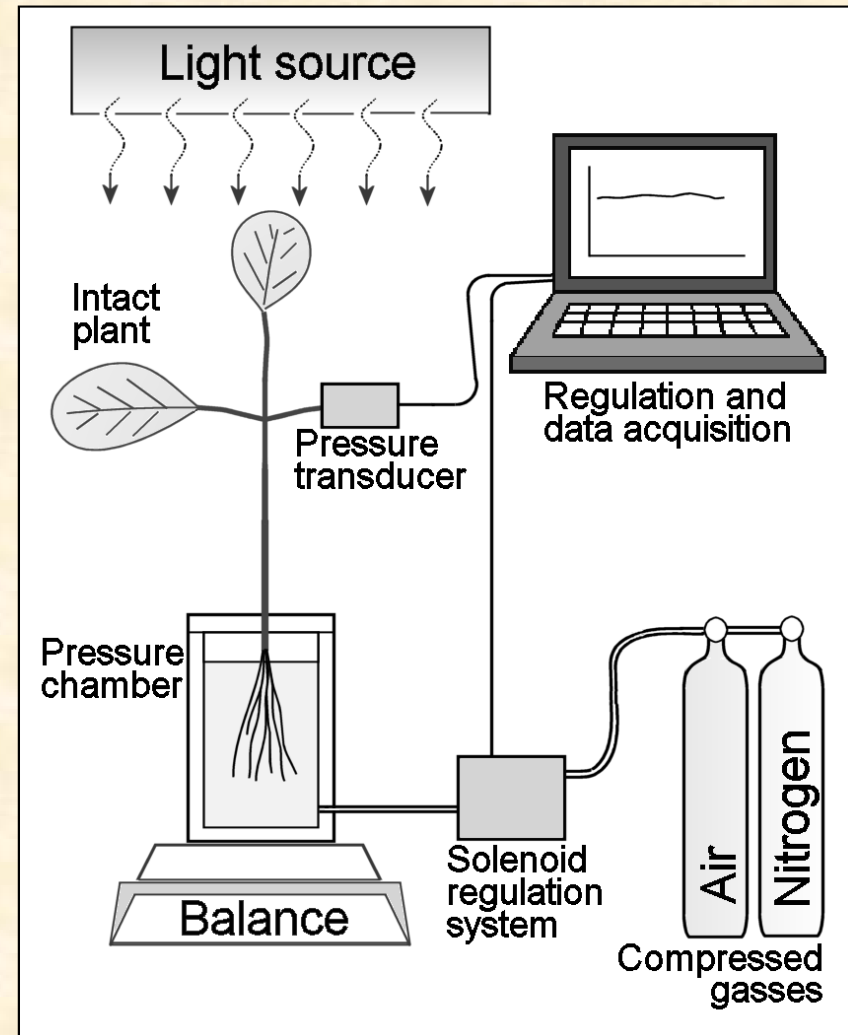
Jak měříme hydraulický odpor kořenového systému a jeho změny ?



Jak měříme hydraulický odpor celé rostliny ?

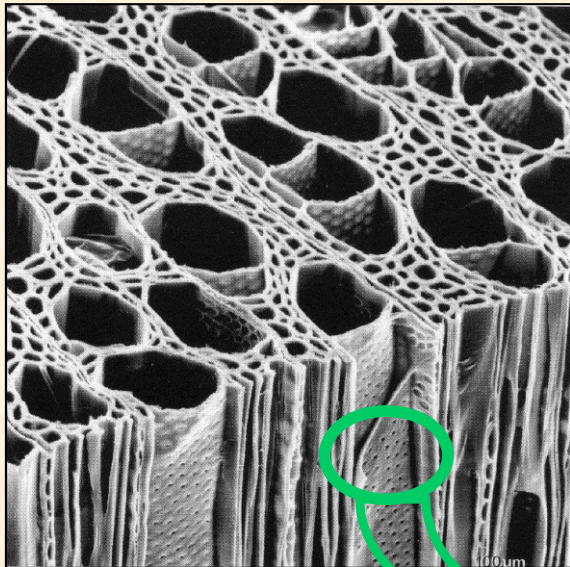
Root pressure chamber

(Stirzacker and Passiura 1996)

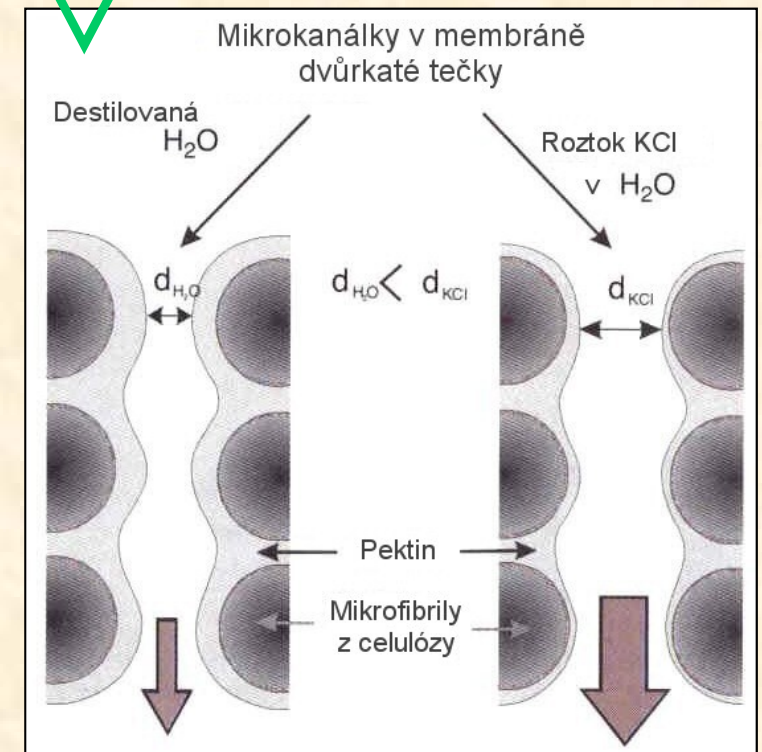
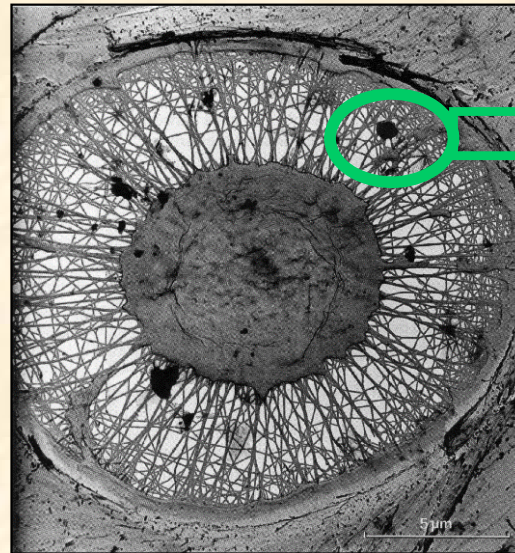


Mechanismus změn odporu xylému podle koncentrace kationtů

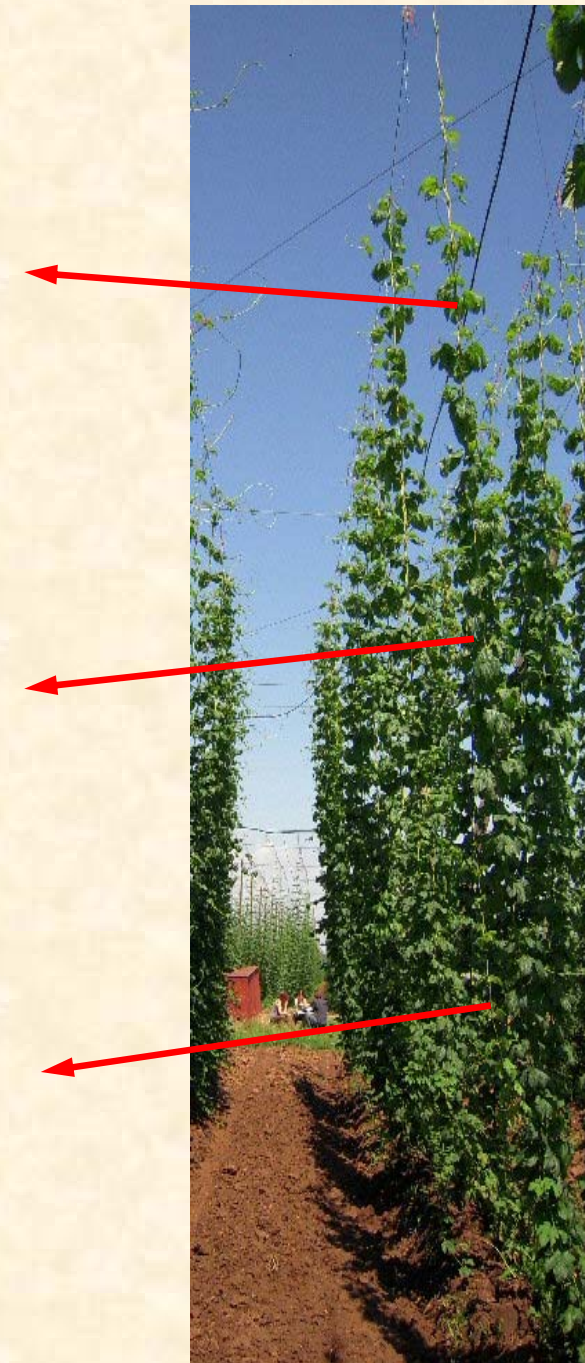
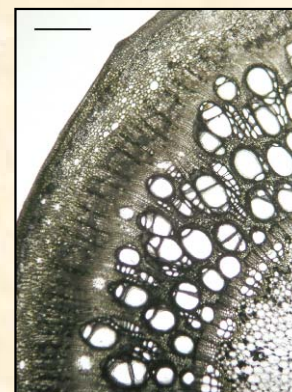
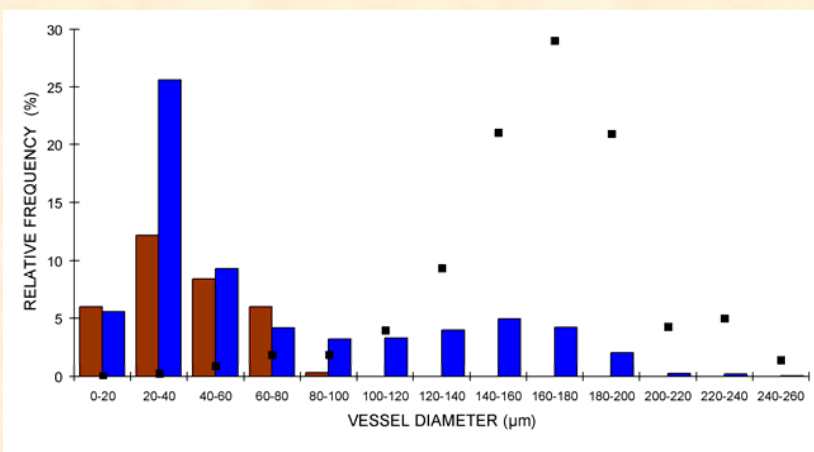
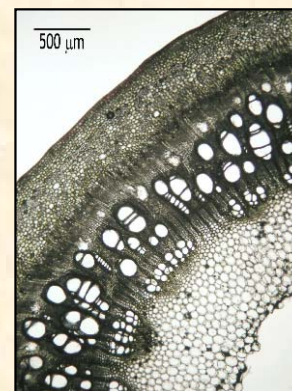
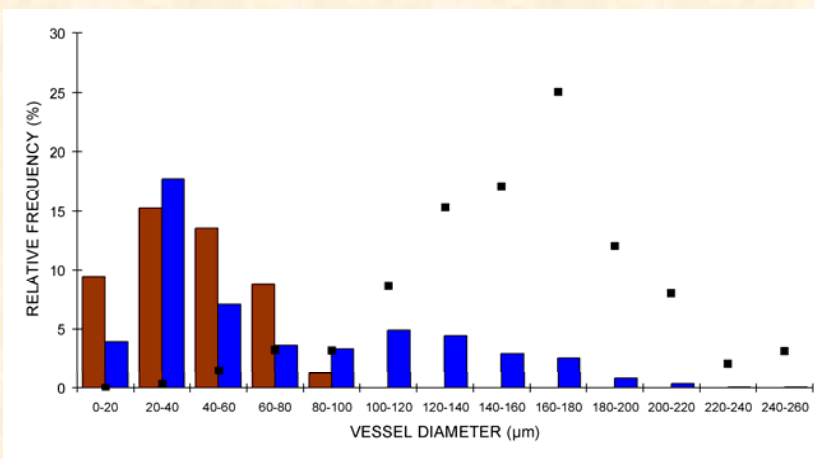
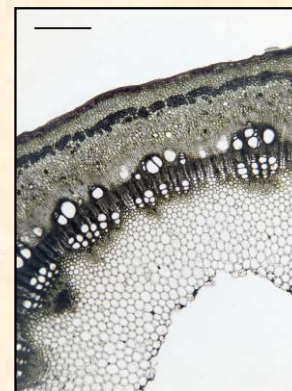
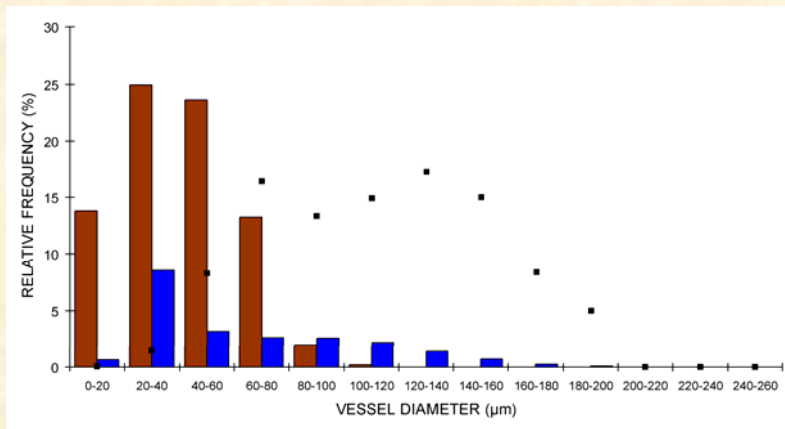
Cévy xylému



Membrána
dvůrkaté tečky



Funkční analýza anatomie xylému



Funkční analýza anatomie xylému: průměr cév a vodivost

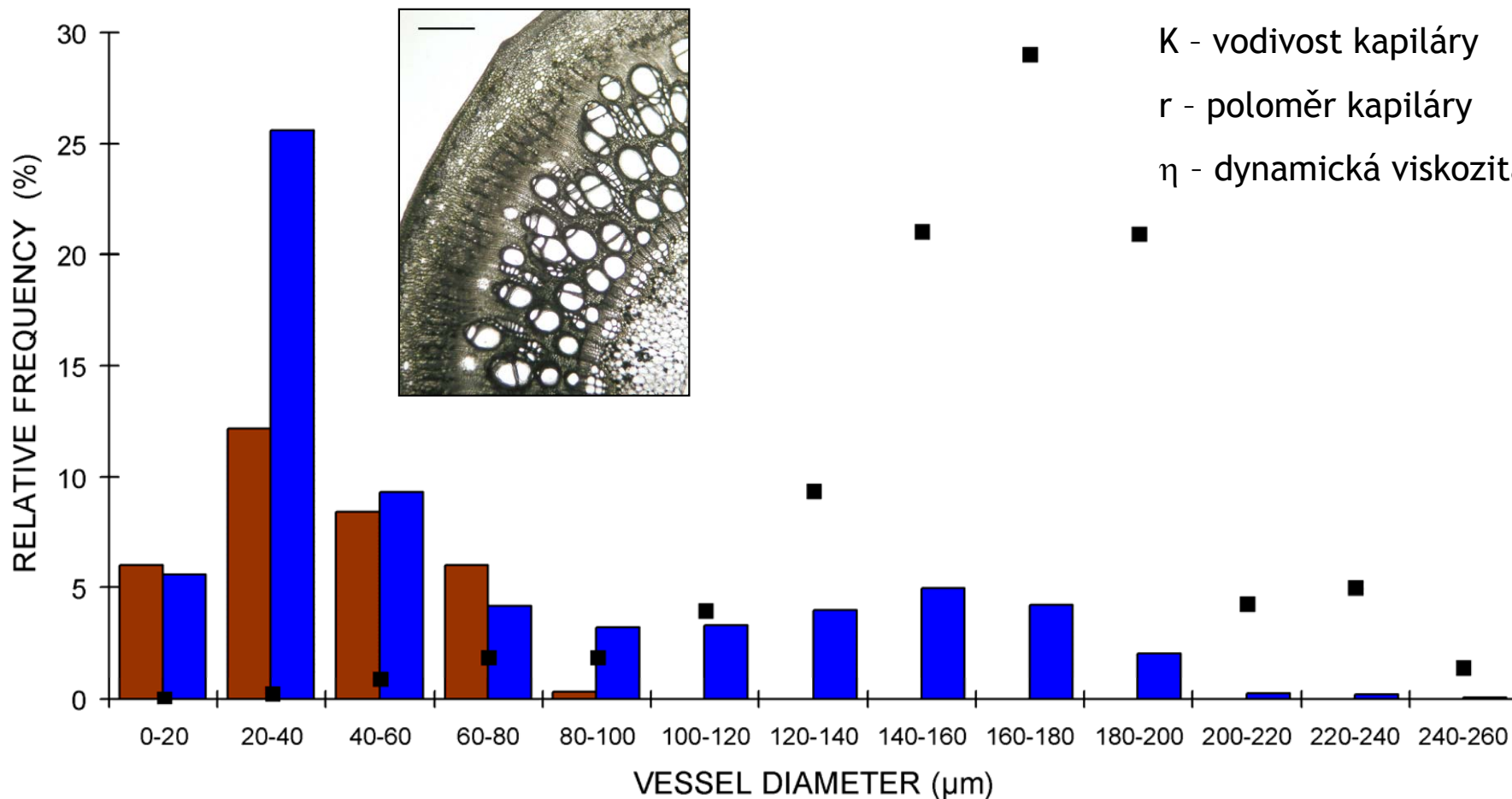
Hagen-Poiseuilleův vztah:

$$K = r^4 \pi / 8\eta$$

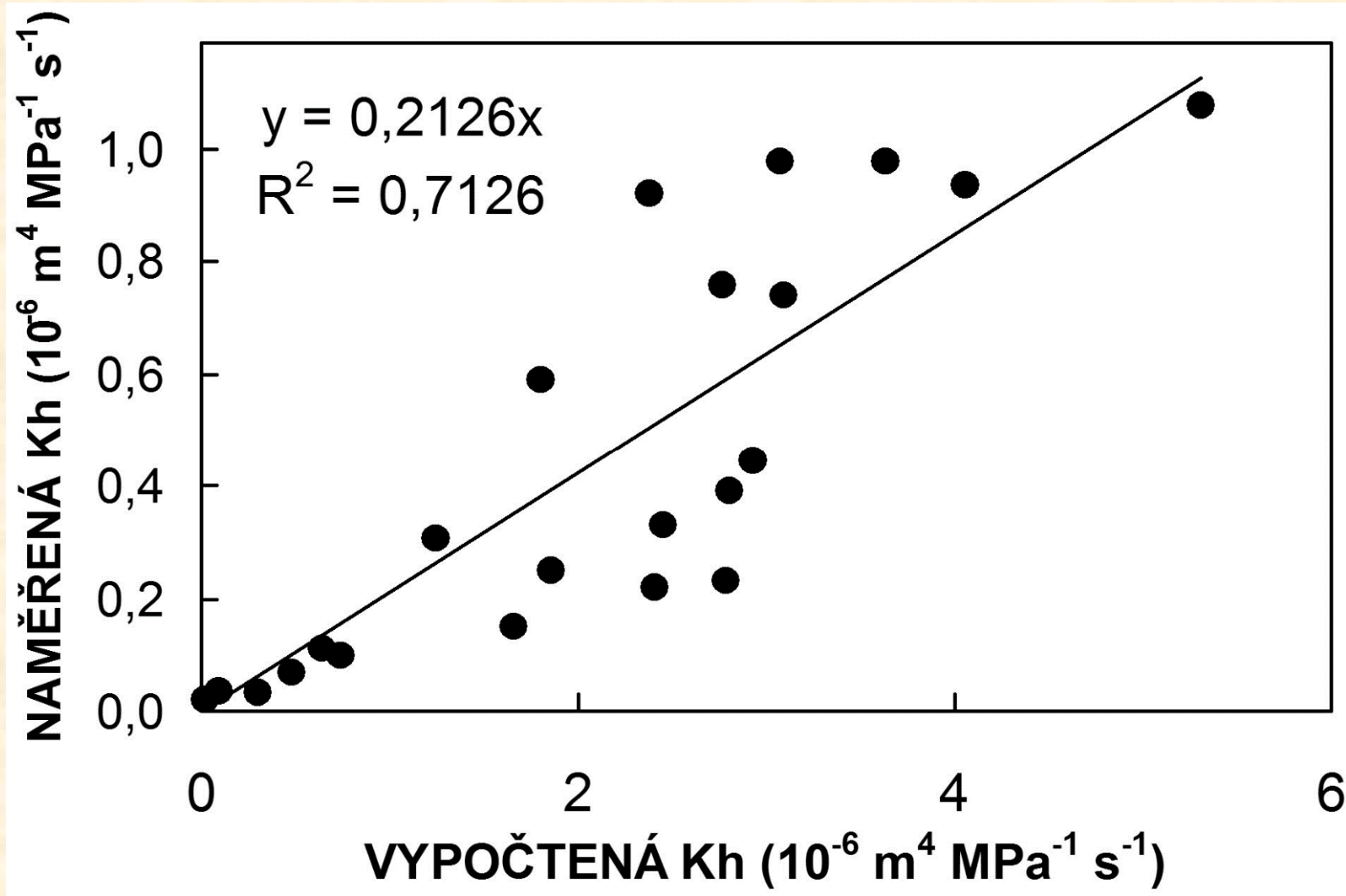
K - vodivost kapiláry

r - poloměr kapiláry

η - dynamická viskozita kapaliny

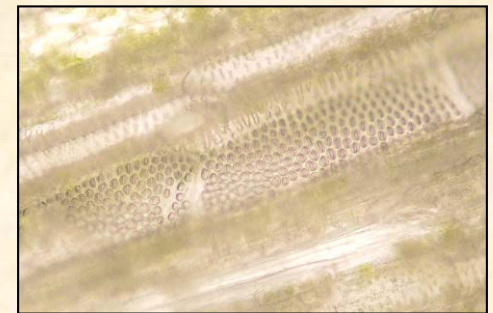
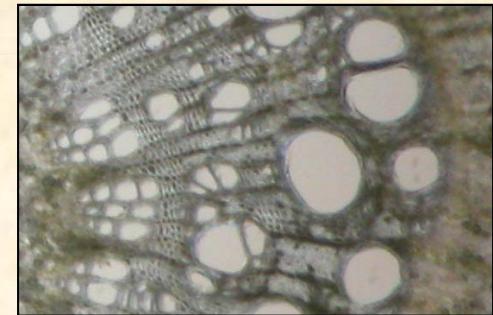


Vztah mezi vypočtenou a skutečnou hydraulickou vodivostí xylému rostlin chmele

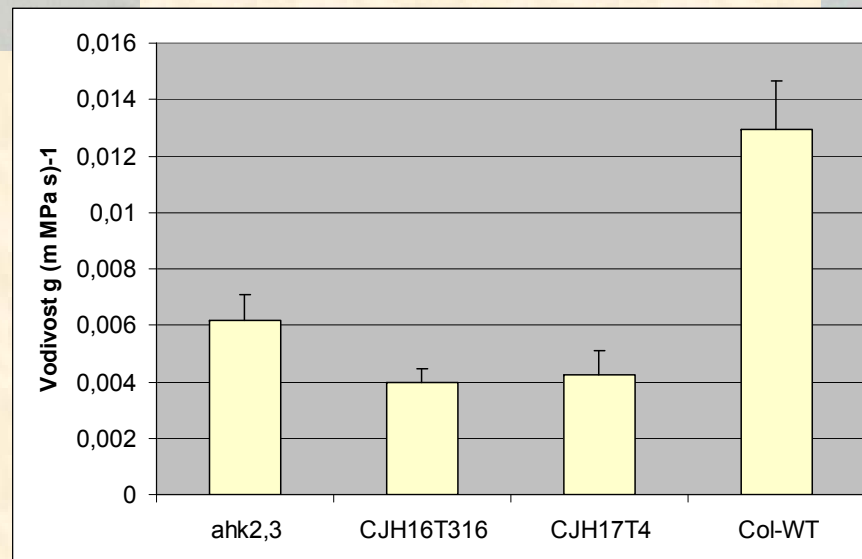
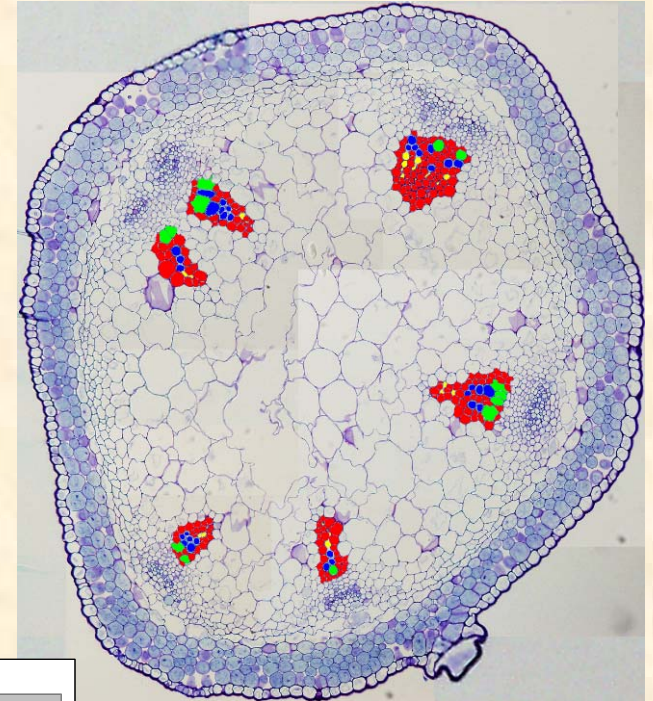
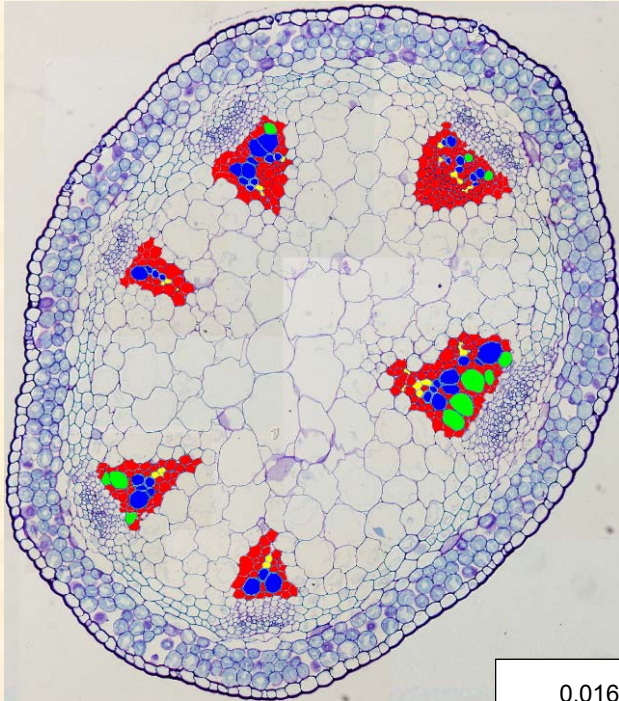


Proč je skutečná vodivost stonku menší než teoreticky vypočtená?

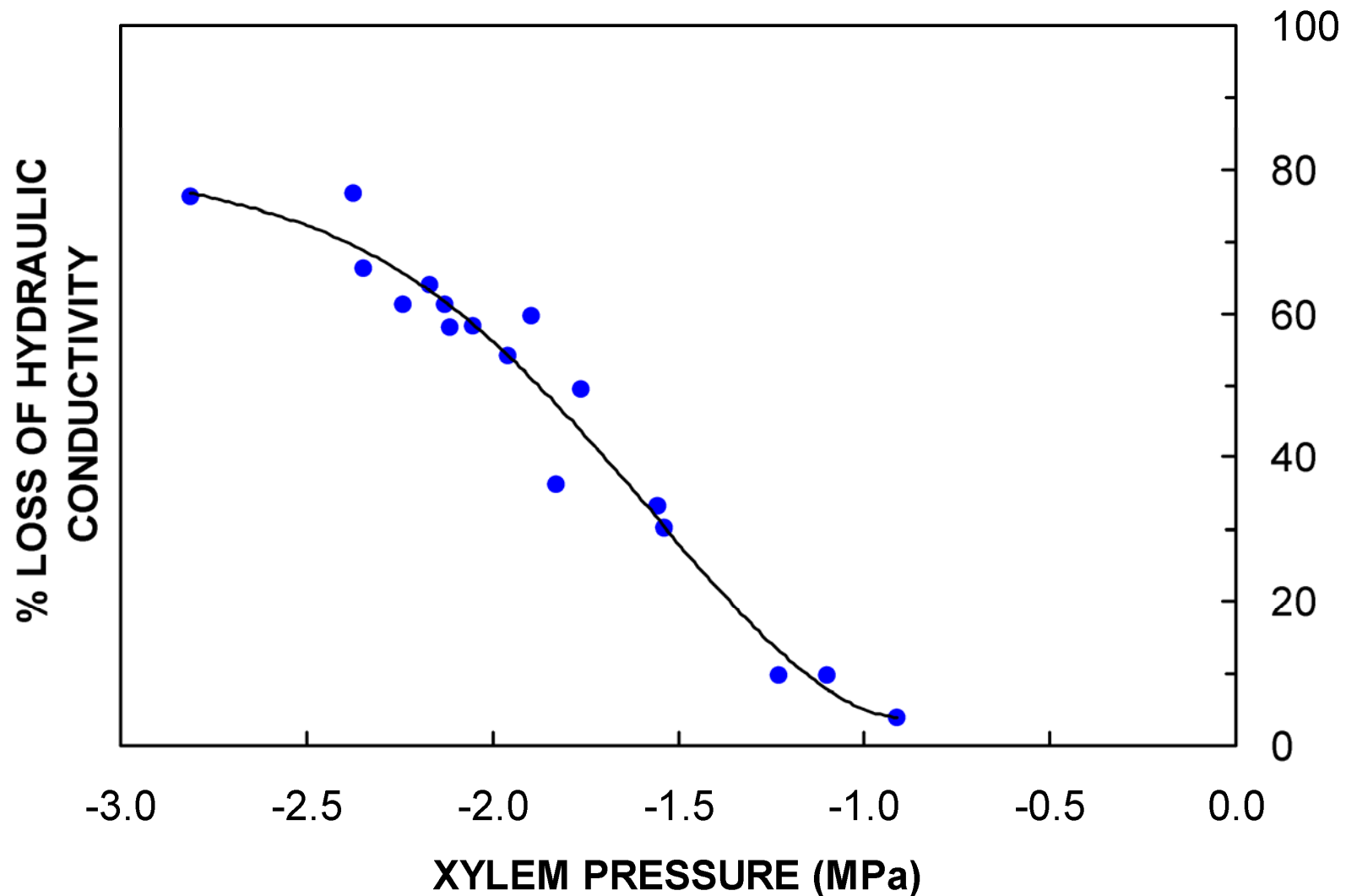
- Cévy nejsou ideální kapiláry (tření kapaliny o stěny, průřez není kulatý, vnitřní průměr může kolísat atd.)
- Významný odpor teček na koncových stěnách cév
- Všechny hodnocené cévy nejsou vodivé



Vliv hormonální signalizace na vývoj a fungování xylému



Vztah mezi vodním potenciálem stonku a relativním poklesem hydraulické vodivosti xylému ve stonku rostlin chmele



Závažnost poruch xylému pro fungování celé rostliny

- Jak velký je pokles vodivosti xylému ve stoncích za průměrné vlhkosti půdy ?

Kolísá od 20 do 40%

- Kolik z narušených cév je opraveno v průběhu noci ?

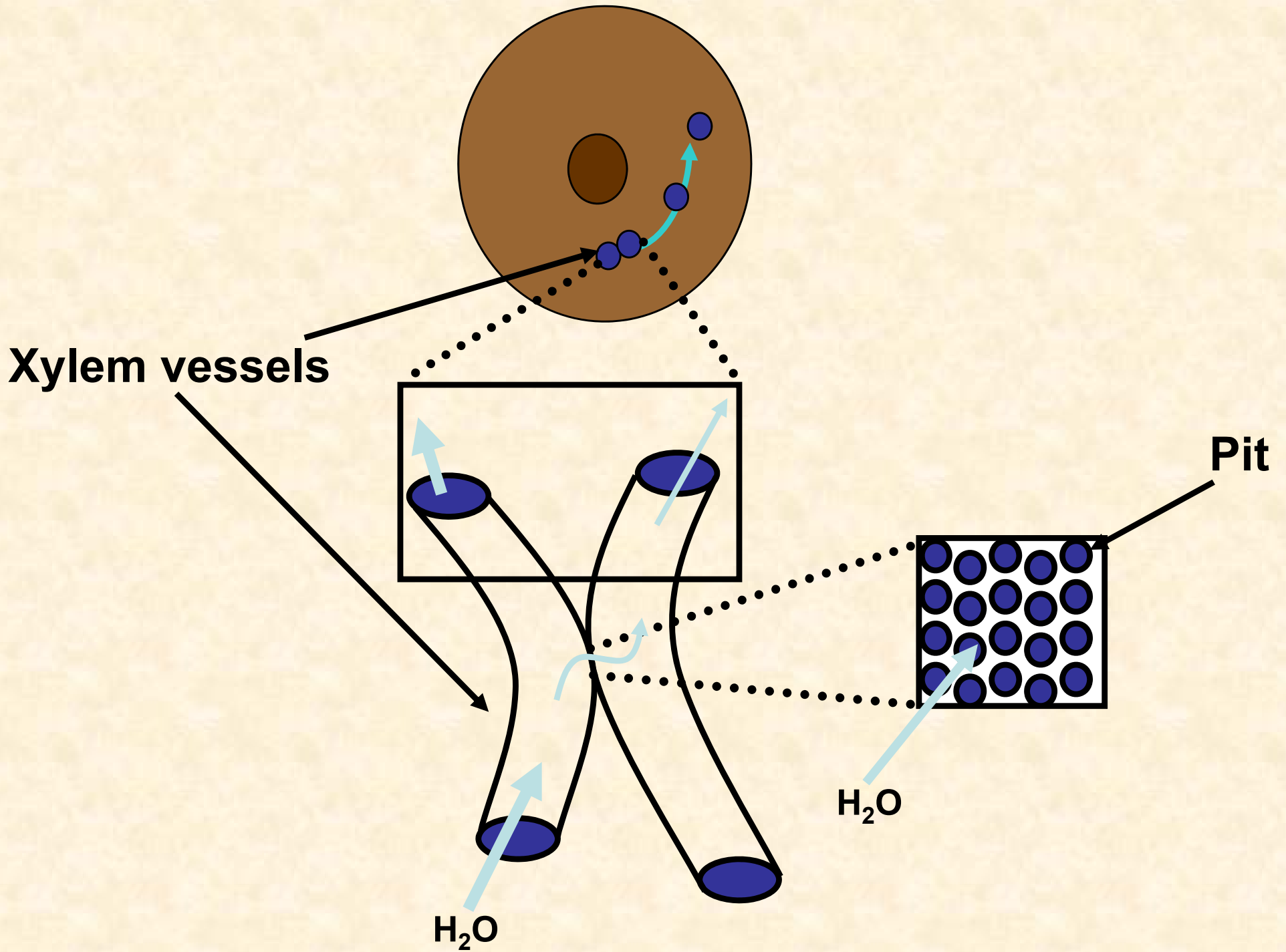
Přes 10% transportní kapacity stonku může zůstat neopraveno!

- Jak velká část vodivé kapacity stoku je využívána při transpiraci rostlin chmele?

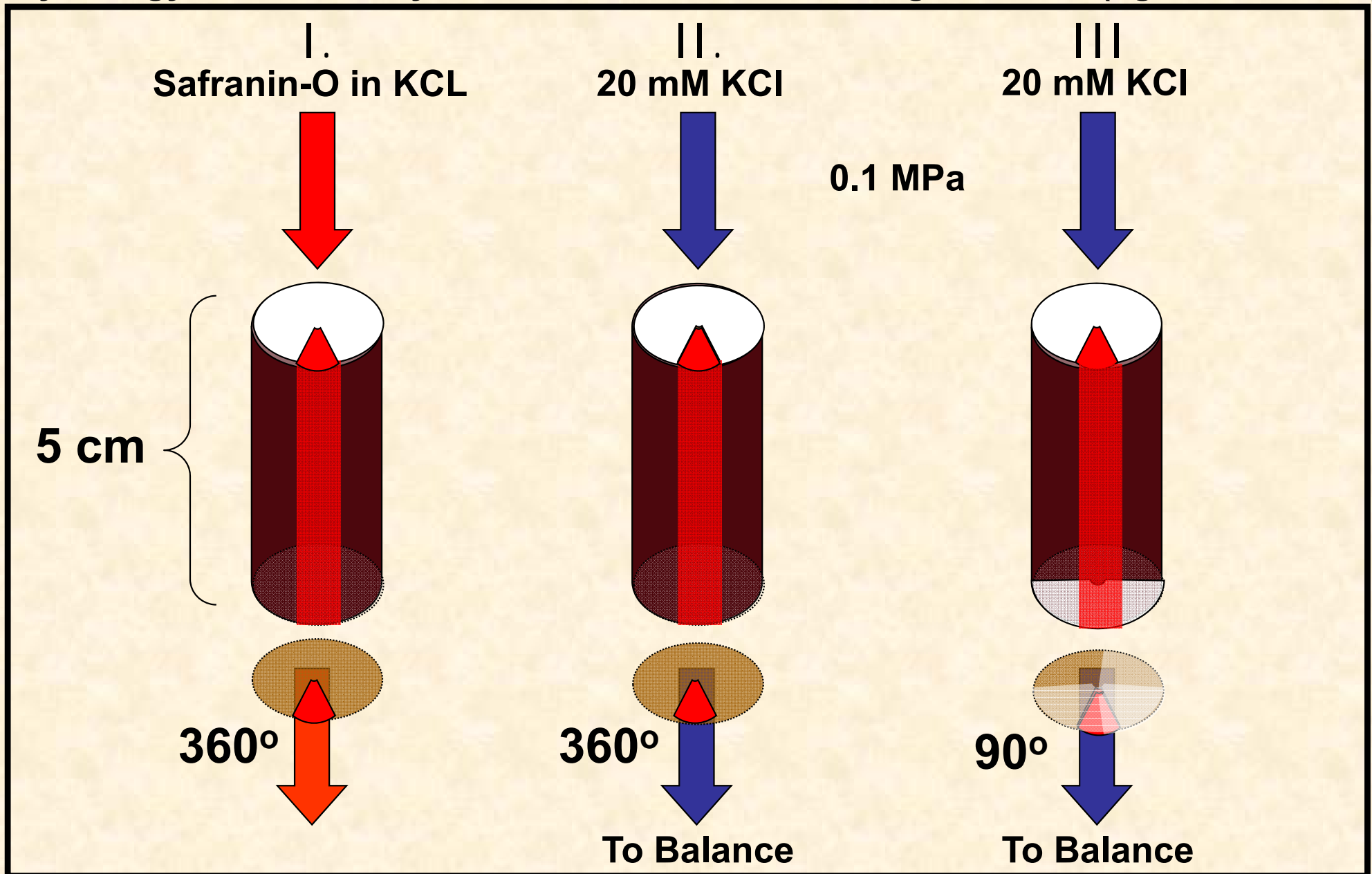
První odhady ukazují za běžných podmínek dostatku vody 10-30%

Měření stupně integrace vodivých pletiv

- ovlivňuje distribuci vody a živin
- závisí na anatomii cév a cévních svazků
- metody měření na různé rozlišovací úrovni
 - cévy
 - orgány
 - celé rostliny



Physiology: Conductivity = Flow rate*Pressure⁻¹*Length*Area⁻¹ (kg MPa⁻¹ s⁻¹ m⁻¹)

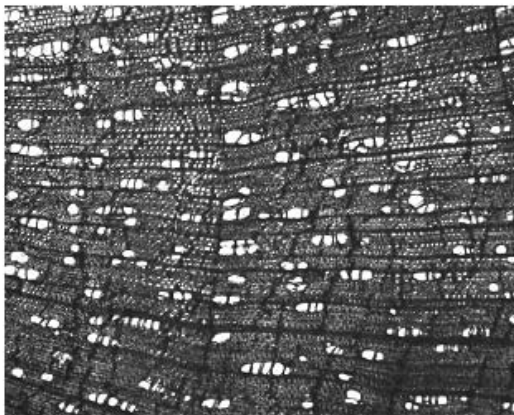


$K_{360} = \text{Axial}$

$K_{90} = \text{Tangential}$

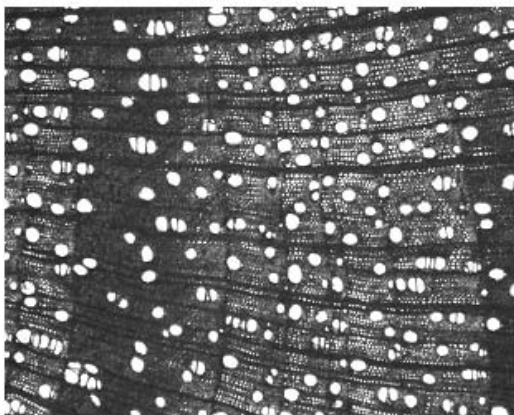
$K_{90}/K_{360} = \text{Ratio}$

A)



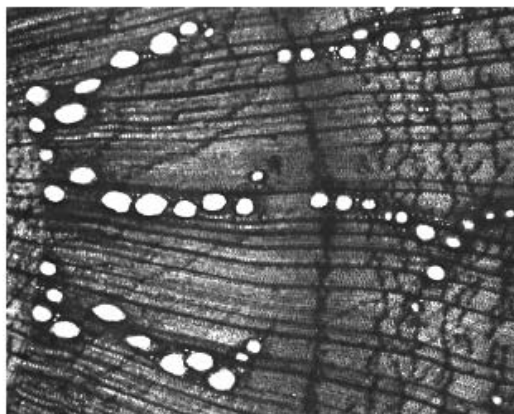
Betula papyrifera

B)



Acer saccharum

C)



Quercus rubra

— 0.1 mm

Leaf-to-leaf Hydraulics

Opposite-leaved species

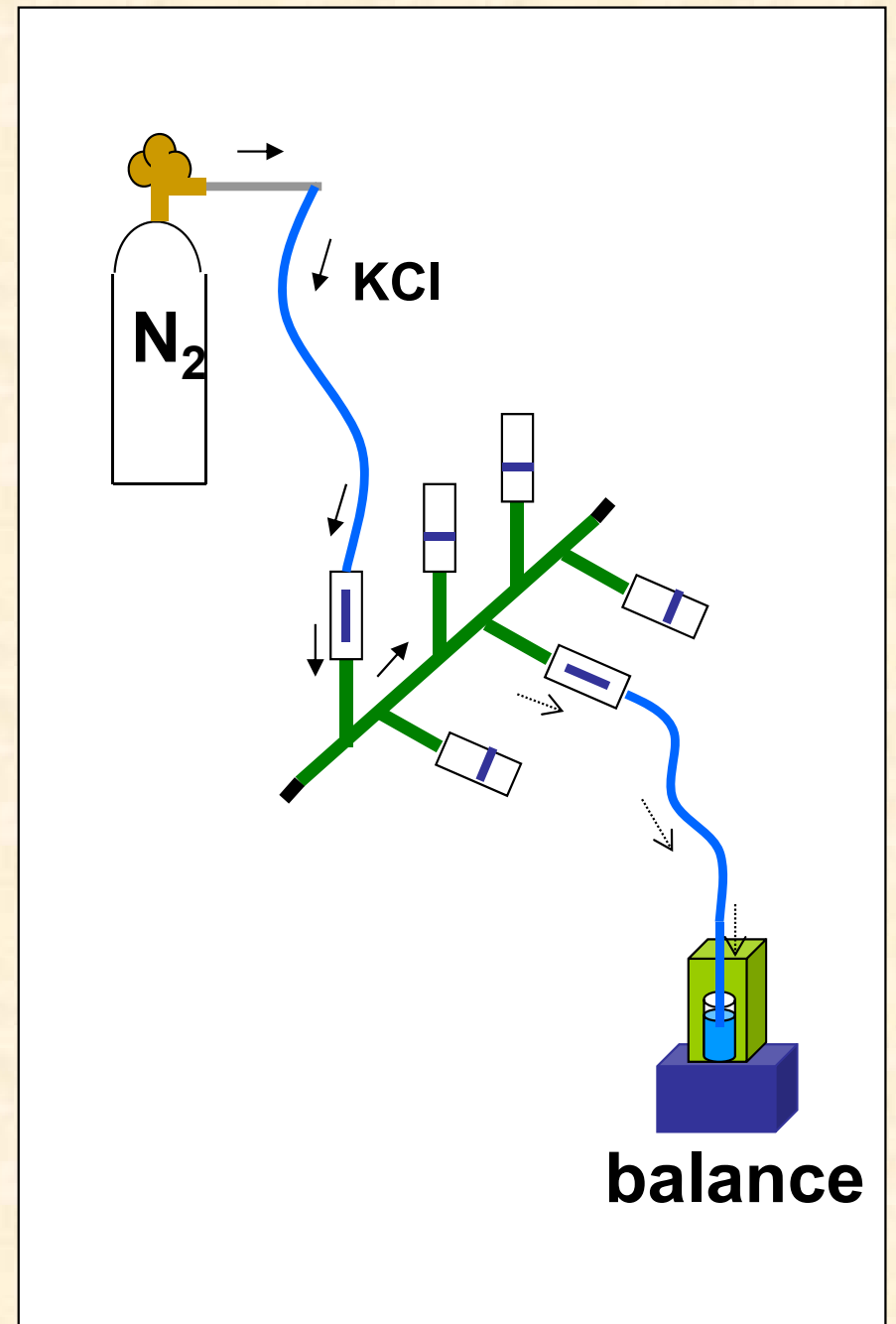
Acer saccharum, diffuse-porous
Fraxinus americana, ring-porous

Alternate-leaved species

Betula papyrifera, diffuse-porous
Castanea dentata, ring-porous,
Liriodendron tulipifera, diffuse-porous
Quercus rubra, ring-porous

Method: Pushed 10 mMol KCl at known pressure (0.2MPa) using a nitrogen tank, and measured outflow (kg/s) from each petiole using an electronic balance (n=4 per species)

Conductance = flow rate/pressure



Obecný postup při měření hydraulických vlastností xylému stonku

- odběr vzorku
- příprava vzorku
- vlastní měření
- vyhodnocení záznamu
- výpočty
- hodnocení výsledků

Postup při měření

- Segment stonku průměr 5-7mm, délka 150 mm
- Napojení do aparatury (parafilm, hadičky)
- Vlastní měření:
 - nízký tlak 1-2 (kPa) – (vodivost při embolii)
 - zvýšený tlak 120 (kPa) - odstranění embolie
 - nízký tlak (maximální vodivost)
- Vyhodnocení záznamu – průměry
- Výpočty vodivosti s embolií a bez embolie
- Příčné řezy měřenými segmenty + barvení
- Hodnocení výsledků – tabulky, grafy, fotografie

Výpočty hydraulické vodivosti nebo odporu

Hydraulická vodivost:

$$k_h = F / (dP/dx) \quad (\text{kg s}^{-1} \text{ m MPa}^{-1})$$

F – rychlost toku vody (kg s^{-1})

dP/dx – velikost tlakového gradientu (MPa m^{-1})

Specifická hydraulická vodivost:

$$k_s = k_h / A$$

k_h – hydraulická vodivost

A – plocha příčného řezu segmentu

Cíle experimentu:

- Určit, jak se liší specifická hydraulická vodivost stonků různých dřevin
- Zjistit, jak se druhy liší stupněm embolizace
- Určit, jak hydraulická vodivost a stupeň embolizace závisí na průměrné velikosti (průměru) vodivých elementů