

# **TRANSPORT VODE V VISOKIH RASTLINAH**

## **Seminar za predmet Mehka snov, FMF, UL**

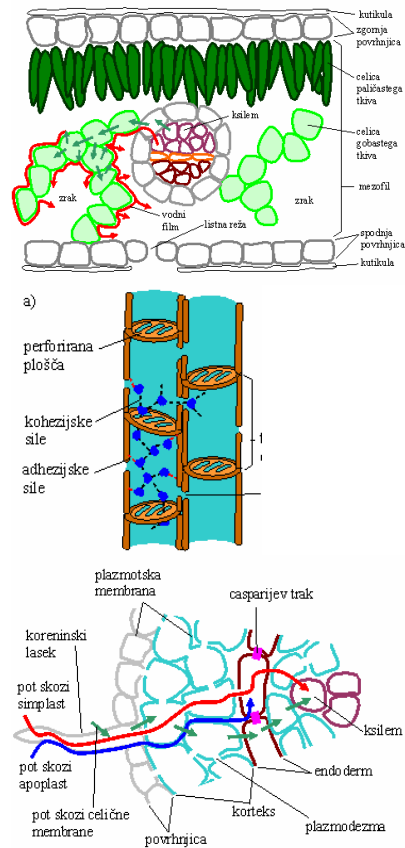
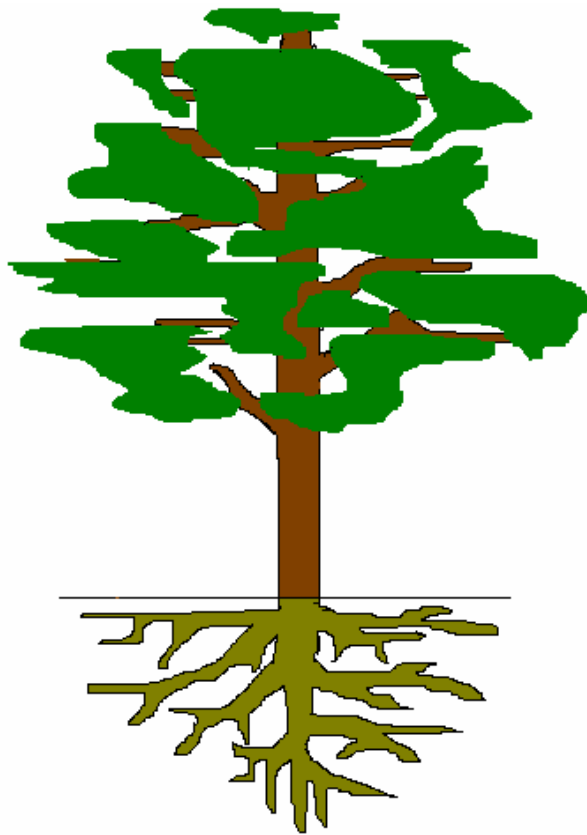
Sergej Faletič, Fakulteta za matematiko in fiziko, Univerza v Ljubljani, Slovenija  
mentor: prof. dr. Rudi Podgornik, Fakulteta za matematiko in fiziko, Univerza v Ljubljani, Slovenija

### **POVZETEK**

Transport vode v rastlinah, še posebno v visokih rastlinah, kot so drevesa, je posledica kombinacije večih pojavov. Ker so transportne žile – ksilem – nežive, celoten proces deluje na osnovi fizikalnih zakonov, ne aktivnega transporta. Prav zato je za fizika posebno zanimiv. Transport je posledica izhlapevanja iz listov, kohezijskih (privlačnih) sil med molekulami vode, kapilarnega pojava, osmoze in tlačnih razlik. Vse te pojave skupno označimo kot vodni potencial. Pričujoča seminarska naloga razloži, kaj je vodni potencial, kaj k njemu prispeva, kako poteka transport vode v visokih rastlinah in do katere mere so te hipoteze podprte z meritvami.

### **UVOD**

Dvig vode v rastlinah od korenin proti listom največkrat poskušamo razložiti s kapilarnim dvigom. Pri malo podrobnejšem premisleku, pa se izkaže, da kapilarni dvig sploh ne more pojasniti toka po rastlini. Namreč, če je cevčica zapolnjena z vodo, do kapilarnega dviga ne more priti, saj je potreben zunanji tlak ob površini, da ukrivi površino, da sile površinske napetosti delujejo navzgor. Poleg tega bi lahko kapilarni dvig v cevkah, karšne so traheje v ksilemu, po katerih se dejansko pretaka voda, segel kvečjemu nekje do višine treh metrov. Veliko dreves pa je veliko višjih od tega. Pri transportu vode v drevesih morajo biti zato ne zgolj prisotni, ampak celo ključni, drugi pojavi. Trenutno najbolj priznana kohezijsko-napetostna teorija domneva, da pri transportu sodeluje še nadtlak v koreninah zaradi osmoze (pretakanja vode v korenine zaradi večje koncentracije soli in ionov v koreninah) in podtlak v listih zaradi izhlapevanja vode v ozračje. Poskusi, kjer so preverjali transport vode samo zaradi listov ali samo zaradi korenin so pokazali, da je pretok samo zaradi listov hitrejši. Pogledali bomo, kako vsak od teh mehanizmov prispeva k transportu. Pri tem bomo obravnavali samo tok vode navzgor od korenin do listov, ki poteka pasivno in ga zato ženejo v glavnem fizikalni pojavi. Tok vode in hranilnih snovi v nasprotno smer poteka aktivno in tu je vpletenih več bioloških in kemijskih procesov kot fizikalnih.



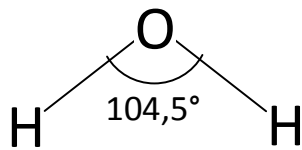
Slika 1: Mehanizmi transporta vode v rastlinah. V koreninah poteka aktivni transport ionov, zaradi katerega se pojavi osmotski tok vode. V listih voda izhlapeva in s tem ustvarja negativne tlake. Ksilem služi kot cev, po kateri se voda pretaka med korenino in listi.

## LASTNOSTI VODE, POMEMBNE ZA TRENSPORT V RASTLINAH

Voda je snov, ki je izjemnega pomena za življenje. Sodeluje pri veliko fizikalnih, kemijskih in bioloških procesih. Del svoje posebnosti voda dolguje svoji posebni zgradbi in lastnostim, ki iz nje izhajajo, zato si oglejmo tiste, ki so za proces transporta vode po rastlinah najpomembnejše.

### Molekula vode

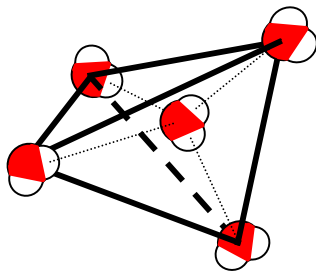
Molekula vode je sestavljena in dveh atomov vodika, vezanih na en atom kisik. Kot vezi ob kisiku je  $104,5^\circ$ , a v kapjevinski vodi nekoliko niha okoli te vrednosti. Vež je kovalentna, kar pomeni, da imajo vodika in kisik skupen elektronski oblak. Elektrona vodikov se v povprečju nahajata bliže kisiku kot vodikoma. To povzroči, da je težišče negativnega naboja premaknjeno nekoliko bliže kisiku, težišče pozitivnega pa bliže vodikumu. Zato je molekula vode polarna.



Slika 2: Strukturna formula molekule vode z označenim kotom.

### Vodikova vez

Zaradi polarnosti molekule vode, deluje med kisikom ene molekule in vodikom druge šibka električna sila, ki ji pravimo *vodikova vez*. Ta ima vezavno energijo med 8 in 42 kJ/mol.

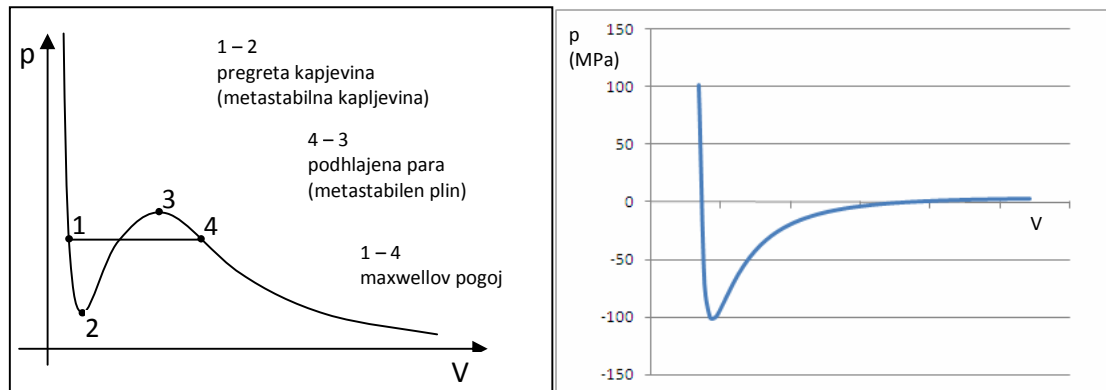


Slika 3: Prostorska predstavitev pet molekul vode medsebojno povezanih z vodikovimi vezmi. Skica ni v merilu.

### Kohezija

Zaradi vodikove vezi so molekule vode med seboj vezane in potrebna je energija, da vez razgradimo. Zaradi te vezi lahko voda do neke mere prenese natezne napetosti. Temu pravimo *kohezija*. Kohezija omogoča, da lahko vodni stolpec, če je dovolj ozek, povlečemo. Brez tega bi bili omejeni na potiskanje, ki je omejeno na razliko med tlakom med nekim mestom in vakuumom, ko je tlak nič. Zaradi kohezije pa lahko dosežemo negativne tlake, pri katerih je voda raztegnjena.

Negativni tlaki so mogoči samo v primeru metastabilnega stanja vode. Z van der waalsovo enačbo lahko ocenimo, ali so negativni tlaki takih vrednosti mogoči. Voda je lahko v metastabilnih stanjih samo na področjih, kjer je strmina grafa  $p(V)$  ( $p$  – tlak,  $V$  – prostornina) negativna. Prevoj je posledica enačbe, a k enačbi spada še maxwellov pogoj, ki upošteva, da potekajo fazne spremembe pri konstantnem tlaku, zato moramo prevoj nadomestiti z izobaro (vodoravno črto na grafu) tako, da bo ploščina pod izobaro enaka ploščini pod izvornim grafom. Metastabilna stanja so stanja, kjer bi se morala že dogajati fazna sprememba, pa se ne, a samo na delih z negativno strmino.



Slika 4: Levo: Shema grafa  $p(V)$  po van der waalovi enačbi. Označeno je, kako se aplicira maxwellov pogoj in kje na grafu so možna meastabilna stanja. Desno: Teoretična napoved grafa za vodo pri 300 K. Vidi se, da je točka 2 (na levem grafu) pri vrednosti približno -100 MPa, kar pomeni, da so po van der waalovi teoriji mogoča metastabilna stanja vode do teh negativnih tlakov.

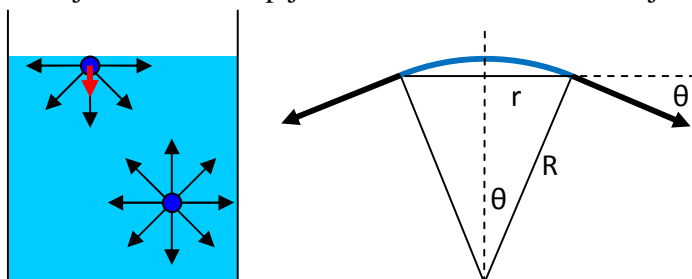
Analiza grafa pri 300 K pokaže, da so mogoča metastabilna stanja do -100 MPa, kar je veliko več kot smo ocenili in kot je bilo namerjeno. Van der waalova enačba ni najboljša za te vrste ocene. Obstajajo druge enačbe stanja in če bi želeli kaj res kvantitativno poračunati, bi mogoče morali vzeti katero sodobnejšo in bolj zapleteno, nam pa van der waalova enačba da grobo oceno, ki kaže, da so velike negativne napetosti v vodi mogoče.

## Adhezija

Molekule vode tvorijo vezi tudi z drugimi molekulami. O *adheziji* govorimo, ko tvorijo vezi s stenami posode, v kateri se tekoča voda nahaja. Te vezi so dovolj močne, da lahko voda tvori tanke filme na nekaterih stenah. Ti se držijo stene zaradi adhezije, skupaj pa jih drži kohezija.

## Površinska napetost

Molekula na površini vsake kapljevine imajo, za razliko od molekul v notranjosti kapljevine, sosede samo na spodnji strani. Sile zaradi sosednjih molekul imajo tako na površini rezultanto navzdol, v notranjosti kapljevine pa je rezultanta v povprečju nič. Molekule na površini so tako močnejše vezane na kapljevino kot molekule v notranjosti.



Slika 5: Levo: Shema dveh molekul vode prikazuje, kako delujejo sile na molekulo na globini in kako na površini. Desno: Skica k izpeljavi tlaka zaradi površinske napetosti za primer ukrivljene površine v obliki krogelne kape s krivinskim radijem  $R$  in radijem kape  $r$ .

Če je površina ukrivljena, se pojavi dodaten tlak, ki je posledica tega, da ima rezultanta sil površinske napetosti, ki so vedno vzporedne z gladino, zaradi ukrivljenosti gladine, komponento v smeri proti ali stran od vode. Za nas je zanimivo, kolikšen je tlak zaradi površinske napetosti glede na krivinski radij in radij krogelne kapice ukrivljene površine. Zapišemo

$$F = \gamma \cdot 2\pi r \cdot \frac{r}{R}$$

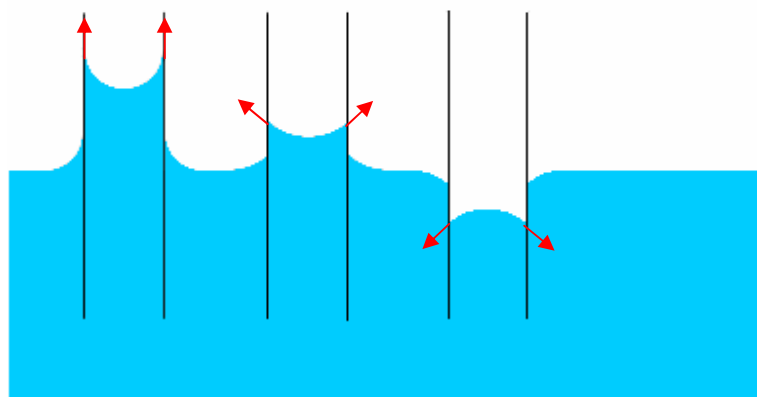
$$S = \pi r^2$$

$$p = \frac{F}{S} = \frac{2\gamma}{R}$$

Ugotovimo, da je tlak zaradi površinske napetosti odvisen samo od krivinskega radija krogelne kape.

## Kapilarni pojavi

Zaradi termičnega gibanja, se zgodi, da se katera od molekul v bližini stene dvigne nad gladino in adherira s steno. Če se to ponavlja, lezejo molekule ob steni vse više, zaradi površinske napetosti pa vlečejo za seboj gladino in s tem ves stolpec vode. Mislimo si, da se gladina s tem viša. Zaradi višanja gladine se pod njo znižuje tlak, saj se ta z višino manjša. Tlak nad gladino je večji kod pod njo in potiska gladino navzdol. Adhezijske sile ne popustijo in robovi površine se ne premaknejo. Kohezijske sile poskrbijo, da se gladina ne strže. Posledica vsega tega je, da se gladina ukrivi navzdol. Adhezijske sile ob robu jo vlečejo navzgor, razlika zračnega tlaka in hidrostatskega tlaka pod gladino pa jo potiska navzdol. Adhezijske sile so močnejše od površinske napetosti, zato je slednja tista, ki pove, kolikšno napetost lahko površina stolpca še prenese. Ravnovesje dosežemo, ko jo stolpec vode tako visok, da je razlika tlakov na eni in drugi strani površine ravno enak tlaku zaradi površinske napetosti. Naslednja molekula, ki se naključno dvigne nad rob gladine mora imeti večjo energijo kot jo lahko zdrži površinska napetost in zato ne more za seboj povleči gladine. Zato se takrat dvig ustavi.



Slika 6: Skica kapilarnih pojavov. Levo voda v steklenih cevkah različnih premerov, desno živo stebro v stekleni cevki. Voda zaradi adhezijskih sil s steklom omoči steklo, zato se stolpec vode dvigne in govorimo o kapilarnem dvigu. Če je cevka iz materiala, ki ga voda ne omoči, je kot negativen in stolpec vode se spusti. Govorimo o kapilarnem spustu.

Pojav je opazen ob robovih vsake posode, a najbolj izrazit je v tankih cevčicah – kapilarah, zato mu pravimo *kapilarni pojav*. Kapilarni pojav se lahko zgodi tudi obratno. Lahko se zgodi, da se med kapljevino in steno pojavijo odbojne sile. V tem primeru se gladina ukrivi navzgor in

stolpec vode se spusti. Ravnovesje dosežemo pri istem pogoju, le da ima tlak zaradi površinske napetosti obraten predznak.

## POT VODE V RASTLINAH

Voda vstopa v rastlino v koreninah. Teče skozi celice in po prostoru med celicami do ksilema. Ksilem so cevčice iz odmrlih celic, ki so medsebojno povezane po vsej višini drevesa in služijo kot žile za pretok vode. Voda konča svojo pot v listih, kjer je del izhlapi v zrak, temu pravimo transpiracija. Drugi del vode prevzame produkte fotosinteze in jih odnese po drevesu. Ta del poteka z aktivnim transportom po floemu in ga ne bomo obravnavali. Floem so žile sestavljene iz živih celic, ki opravljajo delo, da premikajo vodo po drevesu.

Trenutno najbolj priznana je kohezijsko-napetostna teorija, po kateri je ključnega pomena za vodni tok podtlak, ki nastane v listih zaradi izhlapevanja. Ta podtlak lahko doseže tudi do  $-10\text{MPa}$ , kar povzroči v vodi negativne napetosti istega velikostnega reda. Kohezijske sile, ki so posledica vodikovih vezi med vodnimi molekulami, skrbijo, da se vodni stolpec ne pretrga. Vendar lahko zaradi zelo visokega negativnega tlaka pride do izločanja vodne pare v obliki mehurčkov (podobno kot lahko dosežemo, da voda zavre pri sobni temperaturi, če dovolj znižamo zunanji tlak). Temu pravimo *kavitacija*. Če se to zgodi, se stolpec pretrga in mora se vzpostaviti nov stolpec.

Posamezne dele rastline si bomo podrobneje ogledali, ko bomo obravnavali njihovo funkcijo pri transportu vode.

## MEHANIZMI

V rastlinah srečamo v glavnem naslednje mehanizme pasivnega transporta: difuzijo, osmozo, izhlapevanje in tlačne razlike. Kapilarnega dviga ni med njimi, saj se ta ne pojavi v cevi polni vode. Za kapilarni dvig je potrebna površina, meja med vodo in zrakom, kar pa se v sklenjenem vodnem krogu ne zgodi. Če se zgodi, se ta vodni krog prekine in mora se vzpostaviti nov.

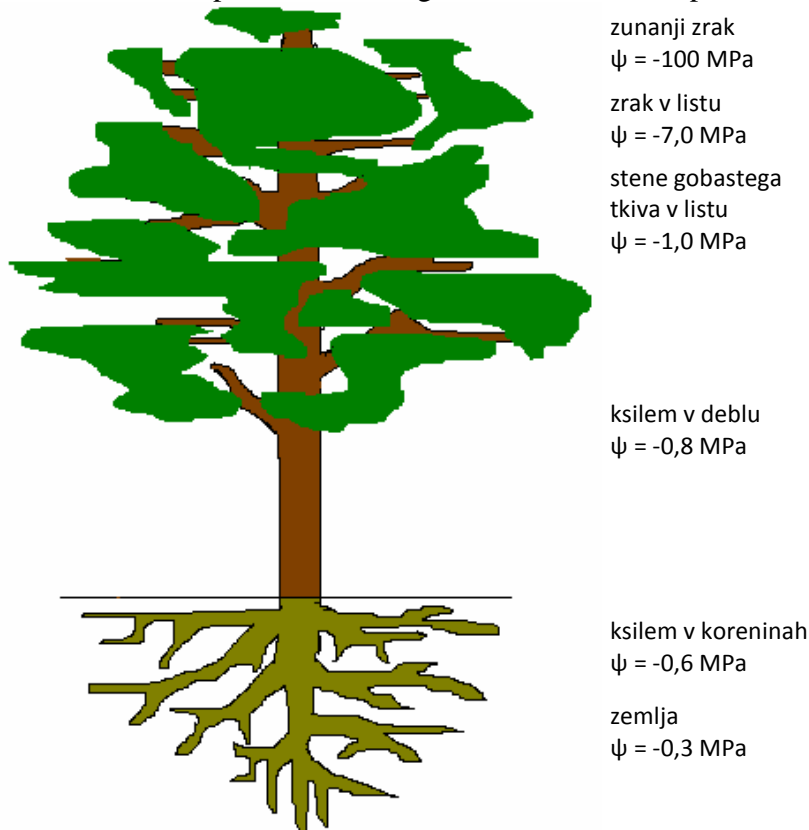
Za lažji opis vpeljemo za vsakega od zgornjih mehanizmov *potencial* tako, da voda teče s področja višjega potenciala na področje nižjega. Da bi združili vse mehanizme v skupno količino, vse potenciale seštejemo in dobimo skupni potencial, ki mu pravimo *vodni potencial*. Pretok vode pa opišemo s Poiseuillovo enačbo, kjer namesto gradienta tlakov uporabimo gradient vodnega potenciala.

### Vodni potencial

Vodni potencial je izraz, ki zajema vse mehanizme, ki vplivajo na pretok vode. Definiran je tako, da vodni tok vedno teče s področja višjega na področje nižjega vodnega potenciala. Za transport v rastlinah so pomembne tri komponente: osmotski potencial ( $\psi_s$ ), gravitacijski potencial ( $\psi_g$ ) in tlačni potencial ( $\psi_p$ ). Vodni potencial tako zapišemo kot

$$\psi_v = \psi_s + \psi_g + \psi_p$$

Da bi voda tekla po ksilemu navzgor, mora biti v listih potencial nižji kot v koreninah.



Slika 7: Potek gradienta vodnega potenciala v drevesu.

## KORENINE

Voda vstopa v rastlino v koreninah, zato si bomo najprej ogledali ta organ.

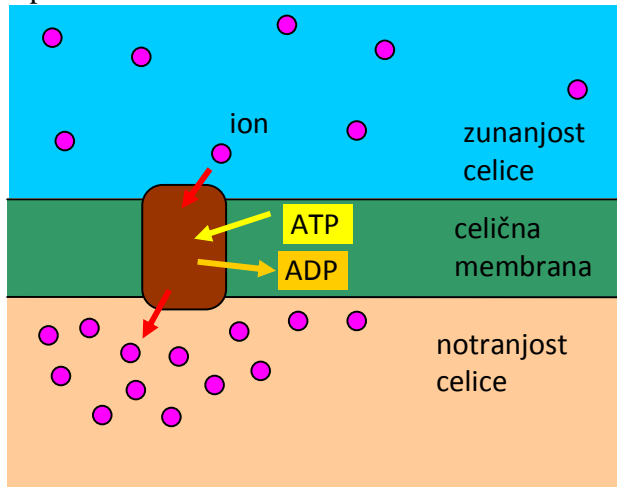
Korenine so od notranjosti proti zunanosti sestavljene iz ksilema in floema, ki sta obdana s periciklom. Okoli tega je endoderm v katerem najdemo casparijeve trakove, ki so za vodo neprepustni. Casparjevi trakovi povezujejo sosednje celice endoderma in preprečujejo, da bi voda tekla po zunanosti teh celičnih sten proti ksilemu. Sledi skorja, čisto na zunanem delu pa je povrhnjica (epiderm). Koreninski laski zrastejo iz celic povrhnjice.

Celice korenin z aktivnim transportom prenašajo v ksilem soli iz zemlje. Potrebno energijo porizvedejo listi s fotosintezo v obliki adenozin trifosfata (ATP), ki pride do korenin po floemu.

### Aktivni transport in $H^+$ ATPasa (protonska črpalka)

Aktivni transport je transport v nasprotni smeri gradienta koncentracije. Ker se s tem povečuje potencial, je za to potrebna energija. Na hitro si oglejmo samo enega od mehanizmov aktivnega

transporta in sicer aktivni transport s pomočjo encima  $H^+$  ATPase, imenovanega tudi protonska črpalka.



Slika 8: Shematski prikaz mehanizma aktivnega transporta.

Prenos snovi je v celoti na osnovi kemijske reakcije. Encim omogoča sledečo reakcijo



ATP – adenzin trifosfat, ki služi kot vir energije,

ADP – adenzin difosfat,

$P_i$  – fosfat – splošno ime za spojino  $PO_3...$ , ki ima tri proste vezi, na katere se lahko vežejo različni radikali.

V konkretnem primeru gre za vnos iona na eni strani ( $H_{in}^+$ ) in izločenje na drugi ( $H_{out}^+$ ).

protonska črpalka je dolga molekula, zato se lahko razteza z ene strani membrane na drugo. Na eni strani membrane tako vsrka ion in ga na drugi izloči.

Obstajajo še druge ATPase, ki imajo podobno funkcijo, le za druge ione. Naj samo še omenimo  $Na^+/K^+$  ATPaso, ki hkrati prenaša v eno smer 3  $Na^+$  ione in v drugo smer 2  $K^+$  ione.

Ti mehanizmi se pojavljajo v koreninah za transport ionov v ksilem, v listih za odpiranje i zapiranje listnih rež in še v drugih procesih v rastlini, ki zahtevajo aktiven transport.

### Vloga aktivnega transporta v koreninah

V koreninah se aktivnim transportom prenesejo ioni iz zemlje v ksilem. S tem se koncentracija ionov in soli v ksilemu močno poveča. Posledica je, da voda vdira v celico zaradi *osmoze*.

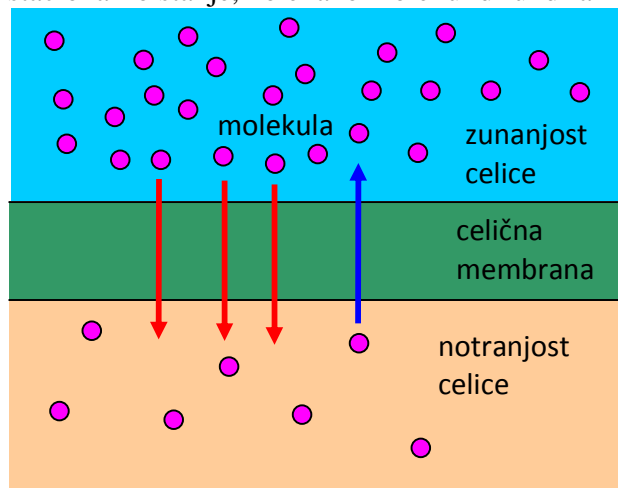
### Difuzija in osmoza

Osmoza je poseben primer difuzije, zato si najprej oglejmo, kaj je difuzija.



## Difuzija

Molekule tekočin (kapljev in plinov) se pri temperaturah, ki jih srečujemo v okolju rastlin neurejeno gibljejo v vse smeri. Posledica tega je, da se posamezna molekula premakne po snovi na neko drugo mesto, čeprav snov kot celota (njeno težišče) miruje. Temu pravimo *difuzija*. Difuzija znotraj snovi same je lastna difuzija in za nas ni posebej zanimiva. Bolj zanimiva je difuzija med različnima snovema. Vzemimo dve snovi, ki se mešata (med njima se ne ustvari gladina) in ju ločimo (eno previdno vlijemo pod drugo). Sčasoma se bosta snovi zmešali in dobili bomo homogeno raztopino. Za to je kriva difuzija. Ker med snovema ni gladine, molekule ene snovi med gibanjem zaidejo med molekule druge snovi. Posledično izgleda, kot da se snovi počasi mešata (prehajata ena v drugo). Če opazujemo tok ene od snovi, lahko rečemo, da teče od področja, kjer je večja koncentracija te snovi v področje, kjer je manjša. Ta proces poteka ves čas, a ko je enkrat koncentracija obeh snovi homogena po vsej mešanici, razlik ne opazimo več, tudi če se molekule še naprej premikajo, in izgleda, kot da se je proces ustavil, v resnici pa dosežemo stacionarno stanje, ko enako molekul difundira iz prve snovi v drugo kot iz druge v prvo.



Slika 9: shematski prikaz difuzije. Na eni strani je več molekul neke snovi kot na drugi. Verjetnost za prehod vsake molekule je enaka za obe strani. Ker pa je na eni strani več molekul, je tudi več prehodov. Skupen tok zato teče v smer od večje proti manjši koncentraciji.

Lahko rečemo, da difuzija poteka, dokler se ne izenačita koncentraciji ene snovi na obeh delih.

Za difuzijo ni treba dovajati energije. Poteka naravno. Molekule obeh snovi se gibljejo z enako povprečno hitrostjo, ne glede na to, kje so. Energijsko stanje sistema se zaradi difuzije ne spremeni. Spremeni pa se entropija sistema. Entropija je mera za neurejenost. Večja je neurejenost, večja je entropija. V naravi procesi potekajo samo na tak način, da kvečjemu povečajo entropijo sistema. Če hočemo entropijo zmanjšati, moramo dovajati delo. Homogena snov ima večjo entropijo kot dve ločeni snovi. Pri dveh ločenih snoveh je nedvomno več reda, saj lahko rečemo vsaj to, da je ena na nekem področju, druga pa na drugem. Pri homogeni snovi pa še tega ne moremo reči, saj sta obe povsod.

Lahko bi torej rekli, da je gonilni mehanizem difuzije entropija. Urejenost pa podamo s koncentracijo. Dokler je koncentracija ene snovi (poljubno izberemo, katere) na nekem področju večja kot na nekem drugem, bo potekala difuzija v smeri, da izenači koncentraciji.

Matematično razliko koncentracij dveh področij zapišemo z gradientom koncentracije  $\nabla c_i$ , difuzijo pa z enačbo

$$j_i = -D_i \nabla c_i$$

$j_i$  – tok i-te snovi,

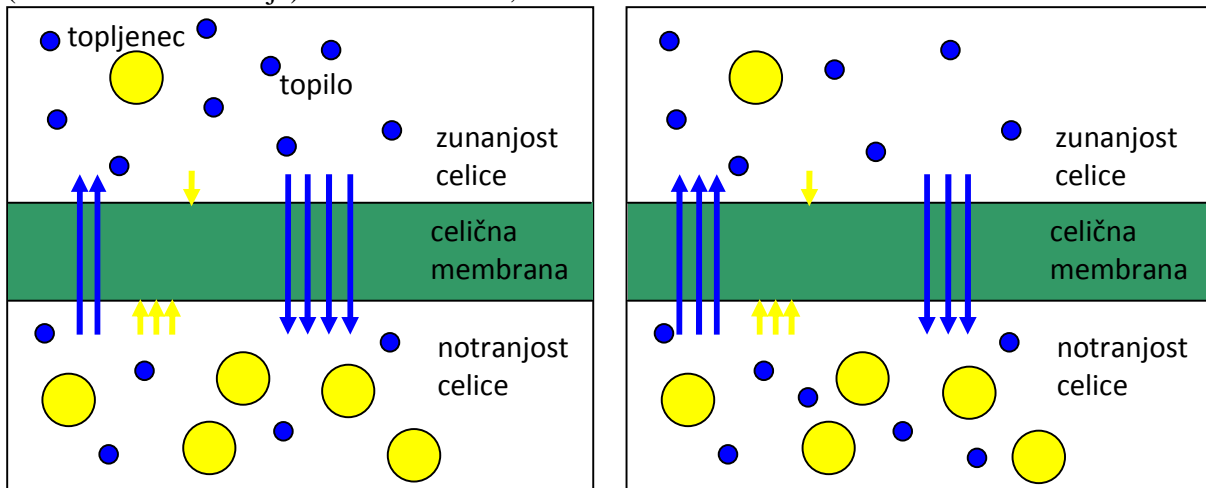
$D_i$  – difuzijska konstanta i-te snovi, značilna za snov, temperaturo, tlak,

$c_i$  – koncentracija i-te snovi.

Enota za tok je odvisna od enote za koncentracijo. Lahko govorimo o molski, masni ali volumski koncentraciji.

### Osmoza

Osmoza je difuzija skozi polprepustno (semipermeabilno) membrano. Membrana prepušča samo eno od snovi (običajno zato, ker so molekule druge snovi veliko večje). Vzemimo velike rumene delce (topljenec) in male modre delce (topilo). Naredimo dve raztopini z različnima koncentracijama velikih rumenih delcev v malih modrih (topljenca v topilu) in dajmo vsako na svojo stran polprepustne membrane. Ker je membrana prepustna, skozi poteka difuzija, a ker je polprepustna, poteka difuzija samo ene vrste delcev (malih modrih). Ta poteka v obe smeri, a če sta tlaka na obeh straneh enaka, je število malih modrih delcev, ki zadanejo membrano v časovni enoti dvisno od koncentracije raztopine. Večja je koncentracija velikih rumenih delcev v malih modrih, manjše je število malih modrih delcev. Na strani z večjo koncentracijo velikih rumenih delcev torej ob membrano trči manj malih modrih delcev kot na drugi strani. Tok s strani z večjo koncentracijo je torej manjši kot s strani z manjšo. Skupen tok modrih delcev je torej s strani z manjšo koncentracijo na stran z večjo. Toka se izenačita, ko na obeh straneh ob membrano trči enako število modrih delcev v časovni enoti. Takrat dosežemo stacionarno stanje (dinamično ravnovesje) in lahko rečemo, da se osmoza ustavi.



Slika 10: Shematski prikaz osmoze. Osmoza je difuzija ene snovi skozi polprepustno membrano. Ker lahko skozi membrano difundira le ena od snovi, (običajno topilo), je za potek take difuzije, ki ji pravimo osmoza, pomembna samo koncentracija te snovi (topila). Kot pri običajni difuziji bo skupni tok tekkel v smeri od večje proti manjši koncentraciji (topila), dokler se ne vzpostavi ravnovesje. Ker pa običajno podajamo koncentracijo topljenca v topilu, ne obratno, pravimo, da osmoza teče s strani z manjšo koncentracijo na stran z večjo. Pri tem mislimo na koncentraciji topljenca. Koncentraciji topila sta, seveda, ravno obratni.

Zaradi osmoze lahko pride do razlike tlakov med eno in drugo stranjo membrane, saj se na strani, kjer je bila na začetku večja koncentracija topljenca, nabere več topila. S tem pa je tudi skupno število delcev na tej strani večje in s tem se poveča tudi tlak.

Osmotski potencial zapišemo z van Hoffovo enačbo

$$\psi_s = -RTc_i$$

$\psi_s$  – osmotski potencial,

R – splošna plinska konstanta,

T – temperatura,

$c_i$  – koncentracija i-te snovi (topljenca).

V enačbi nastopa koncentracija topljenca, zaradi osmoze pa se pretaka topilo. Osmotski potencial je največ nič, če je topilo čisto (koncentracija topljenca nič), sicer pa je negativen. To pomeni, da tok zaradi osmoze vedno teče s področja z manjšo koncentracijo topljenca na področje z večjo.

Za razliko od osmoze pri difuziji opazujemo tok topljenca in ta teče vedno s področja z višjo koncentracijo na področje z nižjo.

Oba procesa stremita po izenačitvi koncentracij.

### **Osmoza v koreninah**

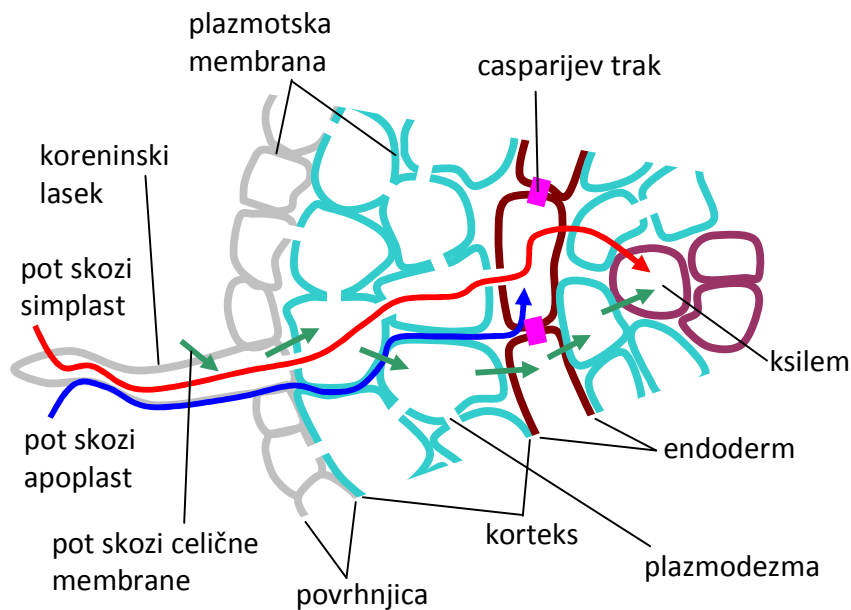
Zaradi kopičenja soli v ksilemu v koreninah, ki je posledica aktivnega transporta, se tam zmanjša osmotski potencial. Voda zato teče proti ksilemu. Celoten sistem celic med povrhnjico in ksilemom pa služi kot polprepustna membrana.

V tem sistemu voda teče po treh poteh.

Lahko vstopi v celico koreninskega laska skozi membrano in skozi membrano izstopi v sosednjo celico. Ta proces se potem ponavlja do ksilema. Ko voda vdre v ksilem iz sosednjih celic, se tam zniža vodni potencial in vanje vdre voda iz sosednjih celic in tako naprej do zemlje.

Voda lahko teče po zunanji strani celičnih membran. Med celicami je vedno nekaj prostora. Zaradi adhezijskih sil se vodne molekule oprimejo membran z zunanje strani. Zaradi kohezijskih sil, ki držijo molekule vode skupaj, se na teh stenah ustvari vodni film. Ta film lahko teče po zunanjih stenah do casparijevih trakov, ki ga prisilijo, (ker so neprepustni za vodo) da preide v celice endoderma in nadaljuje pot skozi te celice in celice pericikla do ksilema. Celotni mreži medceličnega prostora in zunanjih sten celic pravimo *apoplast*.

Tretja pot je še ena pot skozi celice, le da tokrat voda ne pronica skozi membrane, pač pa ubere pot skozi celično citoplazmo in skozi plazmodezmo, ki povezuje sosednje celice, do naslednje celice, in po tej poti naprej do ksilema. Mreži citoplazem in plazmodezm pravimo *simplast*.

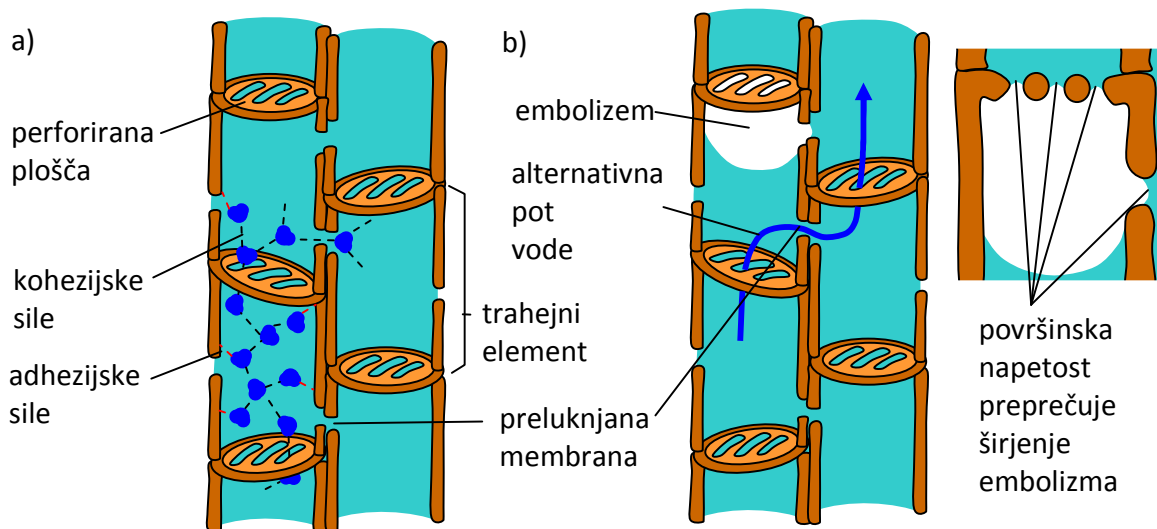


Slika 11: Pretok vode v korenine lahko poteka po simplastu (mreži citoplazem celic, ki so medsebojno povezane s plazmodezmami), lahko poteka po apoplastu (mreži zunanjih sten celic), a le do casparijevih trakov, kre so ti neprepustni za vodo, zato mora tam ubrati drugo pot, lahko pa poteka tudi skozi celične membrane (zelena)

Zaradi osmoze se v koreninskem ksilemu poveča tlak. Vendar ta tlak ni glavni razlog za pretok vode po rastlini. Pozitiven tlak v koreninah se opazi samo, če je izhlapevanje iz listov zelo šibko. To se zgodi, ko je velika vlažnost zraka ali če je listov malo ali so nerazviti, kar se zgodi spomladi, ko drevo še brsti. V normalnih okoliščinah pa izhlapevanje iz listov (transpiracija) povzroči negativne napetosti vse do korenin.

## KSILEM

Ksilem je skupno ime za cevčice, ki služijo za transport vode od korenin do listov, kjer se vrši fotosinteza. Sestavljen je iz odmrlih celic, od katerih ostane samo trda membrana, na katero se pred odmrtnem naloži sekundarna stena, ki je iz celuloze in lignina. Ta sekundarna stena daje celici trdnost, da lahko zdrži velike negativne tlake, ki jih povzročata transpiracija. Celice so zaporedno povezane v dolgo cevčico. Med zaporednimi celicami so perforirane stene, ki so ostanki razgrajene celične stene, na katero se ni naložila sekundarna stena (spodnja in zgornja stena celice). Ta ploščica nudi majhen upor vodi, ne prepušča pa mehurčkov vodne pare, ki lahko nastanejo v vodnem stolpcu, kar je ključno za učinkovit transport vode. V stranskih sekundarnih stenah ostanejo pore, kjer je edina meja med sosednjima celicama celična membrana. Te pore omogočajo, da voda prehaja tudi prečno med celicami ksilema, ne samo vzdolžno.



Slika 12: Slika prikazuje zgradbo ksilema s perforiranimi ploščicami, ki preprečujejo širjenje embolizmov. Na sliki a) so shematsko prikazane kohezijske in adhezijske sile med molekulam vode in steno ksilema, na sliki b) pa je prikazan primer embolizma.

Pretok po cevah opišemo s poiseuillovo enačbo, ki je hidrodinamična različica ohmovega zakona.

### Poiseullova enačba

Poiseullova enačba povezuje pretok kapljevine s tlačno (potencialno) razliko in lastnostmi kapljevine in cevi. Običajno jo zapišemo z razliko tlakov, a v našem primeru bomo tlaku dodelili potencial. Prvzaprav gre za isto količino. Tlak lahko namreč neposredno imenujemo potencial za pretok tekočin (to lahko vidimo, če primerjamo enačbe za električni in vodni tok). Poiseuillov zakon zapišemo

$$\Phi_v = \frac{\pi r^4 \Delta \psi}{8 \eta \Delta x}$$

$\Phi_v$  – tok tekočine,

$r$  – polmer cevi,

$\eta$  – viskoznost tekočine,

$\frac{\Delta \psi}{\Delta x}$  – vzdolžni gradient potenciala

Če enačbo še delimo s presekom cevi  $S = \pi r^2$ , dobimo gostoto vodnega toka

$$j_v = \frac{r^2}{8 \eta} \nabla \psi$$

$j_v$  – gostota toka tekočine,

$\nabla \psi$  – gradient potenciala.

V slednji enačbi smo vzdolžno razliko tlakov na dani razdalji (vzdolžni gradient) zamenjali s splošnim gradientom, saj je gostota toka vektor, tako kot gradient, tok sam je pa skalar, tako kot ena (vzdolžna) komponenta vektorja.

Opazimo, da je specifičen upor, ki ga lahko definiramo kot

$$R = \frac{8 \eta}{r^2}$$

tem manjši, čim širša je cevka.

### Poiseullova enačba v rastlinah

V drevesih imamo dve vrsti žil: *traheje* in *traheide*.

Traheje so širše od traheid in imajo zato po poiseullovi enačbi manjši upor za vodni tok. Iz podatka, da je premer trahej okoli 40  $\mu\text{m}$  in viskoznost vode pri 25°C okoli  $8,9 \cdot 10^{-4}$ , lahko izračunamo specifičen upor trahej

$$\zeta = 4,5 \cdot 10^6 \Omega\text{m}$$

Običajna hitrost vode v rastlinah je okoli 4 mm/s. S tem lahko izračunamo potreben vzdolžen gradient potenciala.

$$\frac{\Delta\psi}{\Delta x} = 1,8 \cdot 10^{-4} \frac{\text{Pa}}{\text{m}} \sim 0,02 \frac{\text{MPa}}{\text{m}}$$

Ta podatek bomo uporabili, ko bomo govorili o podtlakih v listih, da preverimo ali le-ta zadošča za poganjanje toka po ksilemu. Za primerjavo samo navedimo vzdolžni gradient potreben za tok skozi žive celice floema, ki znaša 100 MPa/m.

Traheje so sestavljene iz zaporedno povezanih *trahejnih elementov* (tako imenujemo eno celico traheje). Med trahejnimi elementi so perforirane stene, ki skoraj ne ovirajo toka vode, ne prepuščajo pa mehurčkov vodne pare (kavitacij), ki lahko nastanejo v vodnem stolpcu. Ti so namreč omejeni s površino. Na površini pa pride do površinske napetosti in ta je dovolj močna, da mehurčku ne dovoli dovolj deformacije, da bi lahko prešel skozi membrano. Površinska napetost namreč povzroči, da neka kapljevina zasede tako obliko, da je njena površina čim manjša. Če bi hotel zračni mehurček skozi preluknjano steno, bi se moral deformirati, kar pa pomeni, da bi se povečala površina. Temu pa uspešno nasprotuje površinska napetost.

Traheide so celice podobne trahejnim elementom, le da so daljše in ožje. Tudi te se zaporedno povežejo v cevčice, ki pa so precej ožje od trahej. Prav tako kot traheje, pa imajo vzdolž poti perforirane pregrade in prav tako imajo v stranskih stenah pore za prečen transport vode.

### Višina in gravitacijski potencial

Voda mora po ksilemu do vrha rastline, zato mora premagati gravitacijski potencial, ki ga zapišemo

$$\psi_g = \rho gh$$

Gre za običajen hidrostatični potencial. Voda na višji višini ima višji potencial, zato pod vplivom samo gravitacijskega potenciala voda teče navzdol.

## LISTI

List je oz vrha proti dnu sestavljen iz kutikule, zgornje povrhnjice, ki nima listnih rež, sledijo celice stebričastega tkiva, ki se držijo zgornje povrhnjice. Prostor do spodnje povrhnjice je napolnjen z žilami s ksilemom in floemom, gobastim tkivom in zrakom. Sledi spodnja povrhnjica z listnimi režami, ki jih tvorijo celice zapiralke, ter spet kutikula.

Voda, ki pride po ksilemu zaradi difuzije in osmoze pronica v celice gobastega tkiva in v, podobno kot v koreninah, na zunanje stene teh celic, kjer se zaradi adhezije in kohezije ustvari vodni film. Ker je med celicami zrak, ki je neposredno preko listnih rež povezan z atmosfero in je tam koncentracija vodnih hlapov manjša kot v celicah, zaradi difuzije voda iz celic pronica na zunanjo stran celic.

Gobasto tkivo je nagubano tako, da ima kar največjo mogočo površino v stiku z zrakom v notranjosti lista. Tako kot v koreninah, lahko tudi v gobastem tkivu voda, zaradi adhezije, teče po površini zunanjih sten celic. Tudi tu se tvori tanek vodni film, ki ga drži skupaj kohezija. Ta film ima obliko zunanosti gobastega tkiva in ima zato veliko krivin. Ker ima film površino, se tu pojavi vpliv površinske napetosti. Potencial zaradi površinske napetosti izračunamo kot

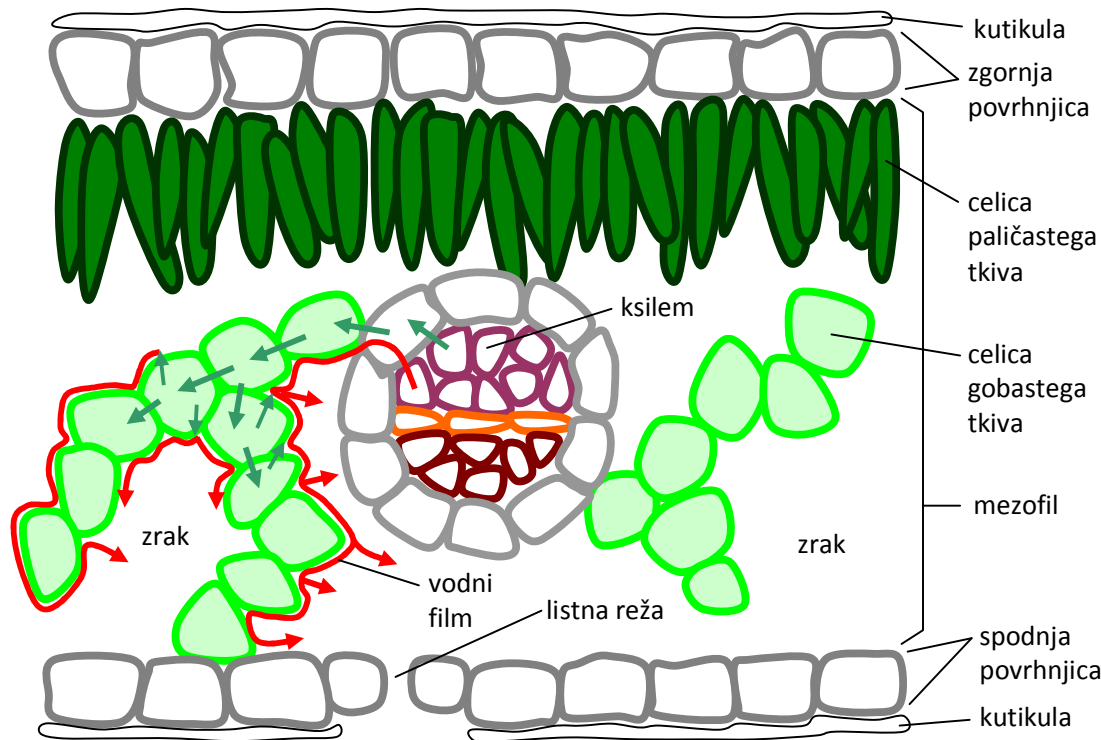
$$\psi_{\pi} = \frac{2\gamma}{r}$$

$\psi_{\pi}$  – potencial zaradi površinske napetosti,

$\gamma$  – površinska napetost,

$r$  – radij ukrivljenosti površine, pri privzetku, da gre za krogelno kapo.

Na področjih, kjer je radij ukrivljenosti pozitiven (stik vode z zrakom ima konveksno obliko (voda je izbočena), se zaradi površinske naperosti poveča tlak v vodi, saj površina pritiska nanjo. Na področjih, kjer je ukrivljenost negativna (voda je vbočena), se tlak pod gladino zmanjša, saj površina razteguje kapljevino. Voda najprej steče s pozitivno ukrivljenih predelov proti negativno ukrivljenim, zaradi kohezijskih sil, pa gladina ostane tudi na pozitivno ukrivljenih predelih. Pod negativno ukrivljenimi predeli se nabere več vode, zato se zmanjša (negativna) ukrivljenost in vzpostavi se ravnovesje.



Slika 13: Shematski prikaz izhlapevanja iz lista. Ključno vlogo igra nagubanost gobastega tkiva, ki omogoča, da voda tvori negativno ukrivljene površine iz katerih voda hitreje izhlapeva in kjer se ustvarjajo veliki negativni tlaki.

Vodne molekule izhlapevajo lažje s področij z negativno ukrivljenostjo.

## Izhlepevanje

Izhlepevanje je proces, pri katerem vodne molekule zapuščajo vodo. Gre za difuzijo vode v zrak, kjer pa površinska napetost predstavlja prepreko. Ker gre za difuzijo iz kapljevine v plin, kjer mora biti tudi voda v plinastem stanju, govorimo tudi o fazni spremembi. Izhlepevanje tako lahko opišemo kot vretje na površini. Izstopno delo, ki ga mora molekula opraviti se lahko izračuna po enačbi za fazni prehod

$$Q = q_i \cdot m$$

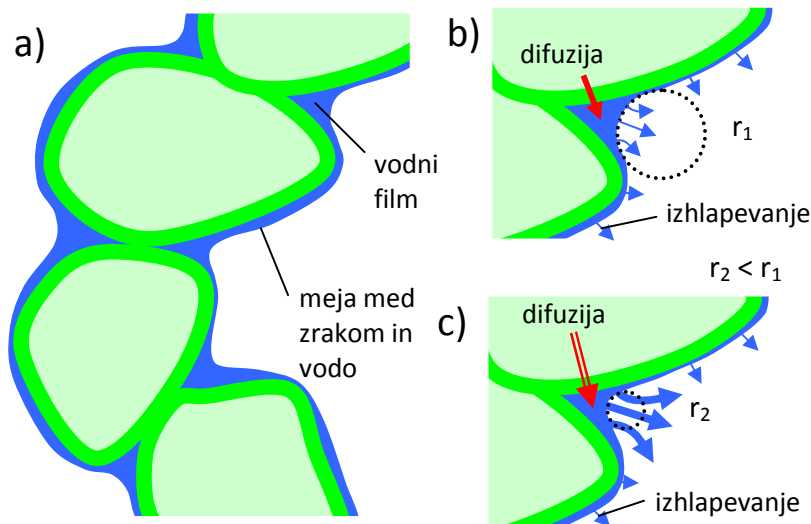
Q – potrebno delo oz. toplota,  
 $q_i$  – specifična izparilna toplota,  
 m – masa izparele snovi.

Izhlepevanje poteka ves čas, saj je v termično gibajočih se molekulah vedno nekaj takih, ki imajo dovolj energije, da premagajo to prepreko. Dodaten pogoj v primerjavi z izparevanjem je, da mora taka molekula najprej priti na površje, saj izhlapevanje poteka samo s površine, medtem ko vretje poteka po vsem volumnu.

## Površinska napetost in izhlapevanje



To lahko pojasnimo z naslednjim razmislekom. Vzemimo molekulo na ravni gladini. Za lažje izražanje, naj bo gladina vodoravna, čeprav dognanja veljajo za gladine v vseh smereh. (Mislimo si, da narišemo skico z gladino vodoravno, vsi izrazi pa se nanašajo na skico, nato pa lahko skico poljubno obrnemo v katerokoli smer). Za molekulo na vodoravni gladini torej velja, da imajo vse kohezijske sile sosednjih molekul nanjo navpično komponento kvečjemu navzdol, lahko so pa vodoravne in navpične komponente nimajo. Rezultanta vseh sil tako kaže navzdol. Če je gladina pozitivno ukrivljena, so vse sosednje molekule nekoliko nižje od opazovane, zato imajo vse sile nanjo komponente navpično navdol (nobena ni vodoravna), zato je rezultanta še večja v smeri navzdol. Če je gladina negativno ukrivljena, so sosednje molekule na gladini nekoliko višje od opazovane, zato imajo njihove sile navpično komponento navzgor. Rezultanta je sicer še vedno navzdol, ker je prispevek sil molekul pod gladino večji od prispevka sil molekul na gladini, a manjša kot pri vodoravni gladini. Pri negativno ukrivljeni gladini so zato molekule na gladini šibkeje vezane in lažje izhlapijo.



Slika 14: Shema izhlapevanja vode iz filma, ki se oblikuje na zunanji steni celic gobastega tkiva, v zrak med gobastim tkivom.

### Izhlapevanje v listih

V listih poteka izhlapevanje, dokler je okoliški zrak nenasičen z vodno paro. Bolj je zrak suh, močnejše je izhlapevanje.

Zaradi izhlapevanja na negativno ukrivljenih vodnih površinah, se zmanjšuje količina vode pod gladino in gladina se vse bolj ukrivlja, s tem pa se znižuje vodni potencial na zunanji strani celic gobastega tkiva. To dodatno vleče vodo iz celic.

Ukrivljenosti površine v gobastem tkivu lahko dosežejo vrednosti tudi do  $r = -0,01 \mu\text{m}$ . Iz tega in vrednosti  $\gamma = 72,8 \cdot 10^{-3} \text{ N/m}$ , dobimo

$$\psi_{\pi} = -14,6 \text{ MPa}$$

To je podtlak, ki se ustvari zaradi izhlapevanja in površinske napetosti v listih, na koncu nepretrganega stolpca vode, ki sega od korenin pa do listov.

## VODNI STOLPEC, VODNI POTENCIAL IN TOK PO RASTLINI

Izračunali smo potencial, ki se ustvari v listih in naj bi bil glavno gonilo vodnega toka po rastlinah navzgor. Čas je, da preverimo, ali razlika potencialov res zadošča za transport vode.

Vodni potencial smo definirali kot

$$\psi_v = \psi_s + \psi_g + \psi_p$$

$\psi_s$  – osmotski potencial,

$\psi_g$  – gravitacijski potencial,

$\psi_p$  – tlačni potencial, h kateremu spada tudi potencial zaradi površinske napetosti.

### Potencial v koreninah

Ocenimo potencial v koreninah. Izberimo izhodišče za višino kar na površju zemlje. Transport soli v korenine poteka z aktivnim transportom in poveča koncentracijo soli v koreninah.

Osmotski potencial, ki zaradi tega nastane lahko ocenimo iz podatkov za koncentracije soli v ksilemu, ki so reda velikosti  $10 \text{ mol/m}^3$  [5]. Po enačbi

$$\psi_{\pi s} = -RTc_i$$

tako dobimo za  $R = 8,314 \text{ J/(molK)}$ ,  $T = 300 \text{ K}$ , in  $c_i = 10 \text{ mol/m}^3$ ,

$$\psi_{\pi s} = -0,025 \text{ MPa}$$

Za primerjavo navedimo še običajne koncentracije soli v zemlji, ki so reda velikosti  $0,01 \text{ mol/m}^3$  [3]. Od tod vidimo, da je koncentracija soli v zemlji približno 1000krat manjša od koncentracije v ksilemu in jo lahko pri računanju razlike potencialov zanemarimo. Razlika osmotskih potencialov je torej reda velikosti nekaj 10 kPa, kar zadostuje za dvig stolpca vode za nekaj metrov, preden gravitacijski potencial izenači osmotskega in je razlika potencialov nič. Doslej največji izmerjeni tlak v koreninah je znašal 0,6 MPa, kar zadostuje za dvig vode do 60 m [8].

Ta mehanizem je pomemben pri nižjih rastlinah in pri začetnem polnjenju ksilema, ki se včasih med zimo izprazni. Koreninski tlak je večji, če je transpiracija manjša, kar čse zgodi, ko so listi še nerazviti ali jih ni ali če je zelo velika relativna vlažnost zunanjega zraka.

Gravitacijski prispevek k potencialu v koreninah lahko ocenimo z upoštevanjem globine korenin. Ocenimo globino korenin na 2 m. Potem gravitacijski potencial v koreninah izračunamo iz

$$\psi_{kg} = \rho gh$$

pri  $\rho = 1000 \text{ kg/m}^3$ ,  $g = 10 \text{ m/s}^2$  in  $h = -2 \text{ m}$ ,

$$\psi_{kg} = -0,020 \text{ MPa}$$

V koreninah imamo tudi potencial tlaka, ki nastane kot posledica osmoze. Drugih pomembnih prispevkov k tlaku ni. A ta prispevek je težko oceniti, saj je odvisen od vodnega toka po ksilemu.

Vemo pa, da je ta prispevek pozitiven. Ker nas zanima, ali je potencial v koreninah dovolj nad potencialom v listih, da lahko požene vodo do slednjih, lahko pozitiven prispevek zaenkrat spregledamo, saj bo kvečjemu še dodatno pripomogel k pogonu.

$$\psi_{kp} = 0$$

Skupen potencial v koreninah lahko torej ocenimo (kvečjemu v škodo naši hipotezi) z

$$\psi_{kv} = \psi_{ks} + \psi_{kg} + \psi_{kp}$$

$$\psi_{kv} = -0,025MPa - 0,020MPa + 0 = -0,045MPa$$

### Potencial v listih

Ocenimo sedaj še potencial v listih. Začnimo z gravitacijskim potencialom, ki ga lahko ocenimo z višino drevesa. Najvišja drevesa so visoka približno 100 m, zato vzemimo to za našo oceno.

Gravitacijski potencial spet izračunamo iz

$$\psi_{ig} = \rho gh$$

pri  $\rho = 1000 \text{ kg/m}^3$ ,  $g = 10 \text{ m/s}^2$  in  $h = 100 \text{ m}$ ,

$$\psi_{ig} = 1,0 \text{ MPa}$$

V listih je prisoten tudi osmotski potencial, saj so tudi v listih v ksilemu prisotni ioni. Lahko bi rekli, da je njihova koncentracija enako kot v koreninah. V vsakem primeru je ta prispevek negativen in največ nič, če bi bila v listih čista voda. Naredimo torej približek v škodo svoji hipotezi in ocenimo ta prispevek kar z nič.

$$\psi_{is} = 0$$

Ostane še prispevek tlaka, ki je v glavnem prispevek zaradi podtlaka, ki ga povzroča ukrivljenost površine vode na površju gobastega tkiva. Ta prispevek smo že izračunali in dobili po enačbi

$$\psi_{ip} = \frac{2\gamma}{r}$$

pri  $r = -0,01 \text{ } \mu\text{m}$  in  $\gamma = 72,8 \cdot 10^{-3} \text{ N/m}$ ,

$$\psi_{ip} = -14,6 \text{ MPa}$$

Skupen potencial v listih lahko tako ocenimo kot

$$\psi_{iv} = \psi_{is} + \psi_{ig} + \psi_{ip}$$

$$\psi_{iv} = 0 - 1,0MPa - 14,6MPa = -15,6MPa$$

### Vodni tok po ksilemu

Ocenili smo potencial v koreninah in potencial v listih. Razlika potencialov med korenino in listi je tako

$$\Delta\psi = \psi_{iv} - \psi_{kv} = -15,6MPa + 0,045MPa = -15,6MPa$$

Preveriti moramo, ali ta razlika potencialov zadošča za pogon toka po ksilemu. Izračunali smo, da mora biti vzdolžni gradient potenciala v ksilemu

$$\frac{\Delta\psi}{\Delta x} = 0,02 \frac{MPa}{m}$$

da lahko tok teče skozi traheje, ki imajo specifičen upor za vodo

$$\zeta = 4,5 \cdot 10^6 \Omega m$$

Izračunajmo vzdolžni gradient potenciala za našo oceno razlike tlakov in dobimo pri naši izbiri

$$\Delta x = 100m$$

$$\frac{\Delta\psi}{\Delta x} = 0,16 \frac{MPa}{m}$$

kar zadošča našemu pogoju.

Iz primerjave med potencialom korenin in potencialom listov vidimo, da je prispevek zaradi korenin zanemarljiv v primerjavi s prispevkom zaradi listov. A kot že omenjeno, imajo korenine ključno vlogo pri nižjih rastlinah, rastlinah v področjih z veliko relativno vlažnostjo zraka in v obdobjih, ko listi niso razviti (pozimi, zgodaj spomladi in pozno jeseni), saj je takrat izhlapevanje iz listov majhno in posledično tudi negativen potencial v listih majhen.

## REGULACIJA PRETOKA

Doslej smo samo preverili, ali je kohezijsko-napetostna teorija fizikalno mogoča, t.j. ali ne kje naletimo na oviro, ko niso izpolnjeni pogoji za tok v ksilemu. Nismo pa pomislili na obraten problem. Če je transpiracija premočna, lahko pride do tako visokih negativnih napetosti v vodnem stolpcu, da jih kohezija ne more vzdržati. Pride do kavitacije (mehurčka, ki se hitro napolni z vodnimi hlapi) in embolizma (ko ta mehurček dovolj zraste, da pretrga vodni stolpec). Tak dogodek je za rastlino neugoden, saj se vodni stolpec ne more ponovno vzpostaviti.

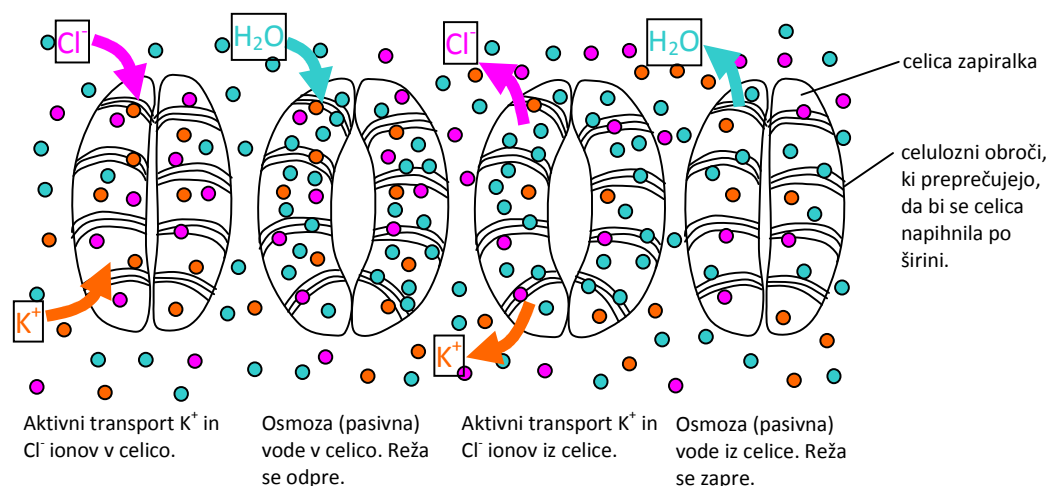
Perforirane ploščice v trahejah preprečijo, da bi embolizem zapustil traheje, kjer je nastal, saj mu površinska napetost gladine preprečuje prehod skozi perforacije. Vodni tok lahko steče skozi pore v stranskih stenah in tvori "obvoz" okoli trahejnega elementa z embolizmom.

Da do kavitacij in posledičnih embolizmov ne bi prišlo, lahko rastline regulirajo izhlapevanje vode iz listov. To počnejo tako, da zapirajo ali odpirajo listne reže. Če so reže popolnoma zaprte, ni več stika med zrakom v listih in zunanjim zrakom. zrak v listih se sčasoma nasiči z vodnimi hlapi in izhlapevanje se ustavi.

Skozi reže poteka tudi prenos drugih snovi iz zraka v list, med katerimi je najpomembnejši ogljikov dioksid ( $CO_2$ ), ki je nujno potreben za fotosintezo. Če rastlina zapre reže, s tem prekine tudi dotok  $CO_2$ . Govorimo o  $CO_2/H_2O$  kompromisu.

Odpiranje rež je posledica aktivnega mehanizma, za katerega se porablja energija. Če je količina vode velika, se tvori encim, ki odnese vodikove ione ( $H^+$ ) iz celice. Zaradi tega se v celici pojavi negativen električni potencial. Na negativen potencial so občutljive napetostno občutljive zapore, ki regulirajo dotok kalija ( $K^+$ ). Te se odprejo in spustijo  $K^+$  v celico. Zaradi tega se zmanjša osmotski potencial. Pozitiven električni potencial v celico pritegne negativne ione klora ( $Cl^-$ ), ki skrbijo za ohranjanje negativnega potenciala in s tem dovoda  $K^+$ , hkrati pa dodatno zmanjšajo

osmotski potencial, zato v celico vdre voda. Posledično se poveča tlak v celici. Celice listnih rež imajo okoli sebe v prečni smeri celulozne obroče, ki ne dovoljujejo deformacije v tej smeri. Celica se zato lahko kvečjemu podaljša. Robovi celice so trdno vpeti na sosednje celice, zato se z daljšanjem celica ukrivi in reža se odpre.



Slika 15: Shema mehanizma odpiranja in zapiranja listnih rež. Ta mehanizem je aktiven in poteka na osnovi aktivnega transporta ionov v oz. iz celic, kar povzroči pasiven tok vode zaradi osmoze. Voda nazadnje dvigne ali spusti tlak v celici, da se ta napihne in režo odpre ali pa sprosti in režo zapre.

Če je vode premalo, se v koreninah sprošča abscisna kislina (ABA), ki po ksilemu potuje do listov, kjer se veže na beljakovine v citosolu (citolazma je vse znotraj celične membrane, vključno z organeli, citosol je pa samo tisti del citoplazme, ki ni v organelih, torej tekočina, v kateri plavajo organeli). S tem povzroča dvig pH, (kar pomeni manj pozitivnih  $H^+$  ionov) čemur sledi sproščanje kalcijevih ionov ( $Ca^{2+}$ ) iz skladišč v celici (vpleten je aktivni transport z encimom  $Ca^+$  ATPaso). To sproži izgubo  $Cl^-$  ionov [9], [16]. Mogoče je, da se to zgodi, ker se odprejo napetostno občutljivi kanali (obratno kot pri vnosu  $K^+$  ionov). Zaradi večanja električnega potenciala celico zapuščajo tudi ostali pozitivni ioni ( $K^+$ ), kar privede do povečanja osmotskega potenciala. Zato začne voda uhajati iz celice, tlak v celici se zmanjša in celica se skrči (spet samo po dolžini). Posledično se pora zapre.

## ZAKLJUČEK

Tok po rastlinah je pojav, kjer sodeluje veliko fizikalnih procesov. Kapilarni pojav lahko pomaga polniti ksilem, ko pa je ta poln, nima več vloge, saj v cevi, ki je napolnjena z vodo, ne pride do kapilarnega pojava. Potrebna je razlika tlakov med korenino in listi. Tlak v koreninah je posledica osmoze. Korenine z aktivnim pransportom prenašajo ione in soli v koreninski ksilem. S tem se močno poveča njihova koncentracija. Zato zaradi osmoze v korenino vdre voda. Pri visokih rastlinah tlak v koreninah ne zadošča za pogon vode do listov. Izhlapevanje vode v listih ima ključno vlogo. Zaradi izhlapevanja se zmanjšajo krivinski radiji vode na zunanji strani celic gobastega tkiva, zaradi česar se tam zmanjša tlak v vodi. Nastala razlika tlakov zadošča za pogon vode po ksilemu. Ključnega pomena so še kohezijske sile v vodi, saj razlika med zračnim tlakom in vakuumom (0,1 MPa) ali celo med koreninskim tlakom in vakuumom (0,7 MPa) ne zadošča za

stalen pretok vode, je pa pomembna pri polnjenju ksilema, če se ta izprazni. Na strani listov se mora ustvariti negativen tlak, kar pomeni, da je tudi voda pod negativno (natezno) napetostjo. Kohezijske sile so razlog, da se vodni stolpec pri tem ne pretrže. V ksilemu so izmerili do -10 MPa negativnega tlaka.

Rastline so razvile tudi mehanizme, kako regulirati pretok. Omenili smo listne reže, ki regulirajo izhlapevanje in s tem pretok po vsej rastlini, in perforirane ploščice v ksilemu, ki poskrbijo, da embolizem, ki je neizbežen spremljevalec negativnih tlakov, ne poruši stolpca vode.

Kohezijsko-napetostna teorija, ki smo jo obravnavali je že od nastanka pod neprestanim pritiskom eksperimentalnega preverjanja. Doslej so bile meritve tlakov v ksilemu izvajane posredno, saj je vsak vdor v ksilem možen vir embolizma in s tem neuporabne meritve. V zadnjem času pa se razvijajo metode, ki omogočajo neposredno merjenje in bi lahko botrovale spremembi ali dopolnitvi trenutno najbolj priznane teorije o transportu vode v rastlinah.

## **VIRI**

(po abecedi)

[1] Farabee, M.J.. (2010). *Plants hormones, nutrition, and transport*. Preneseno 14:44, 14. julij 2010 iz <http://www.emc.maricopa.edu/faculty/farabee/biobk/biobookplanthorm.html>

[2] *Ion Uptake and translocation in plants*. (2010). Preneseno 14:35, 14. julij 2010 iz <http://www.smkdds.com/cms/index.php?q=node/271>

[3] Kissel, D.E., Vendrel, P.F.. (2009). *Soil testing: Soil pH and salt concentration*. The University of Georgia cooperative extension. Preneseno 15:00, 14. julij 2010 iz <http://pubs.caes.uga.edu/caespubs/pubcd/C875/C875.htm>

[4] Läuchli, A., Epstein, E., (1971). *Lateral transport of ions into the xylem of corn roots*. *Plant Physiol.* 48, pp.111-117.

[5] Mengel, K., Kirkby, E.A.. (2001). *Principles of plant nutrition*. Kluwer academic publishers, Dordrecht, The Netherlands, 5th ed.

[6] Zimmerman, M.H., (1963). *How sap moves in trees*. *Scientific American*. 208, pp.132-142.

[7] *Properties of water*. (2010). V Wikipedia, The Free Encyclopedia. Preneseno 12:26, 14. julij 2010, iz [http://en.wikipedia.org/w/index.php?title=Properties\\_of\\_water&oldid=372788101](http://en.wikipedia.org/w/index.php?title=Properties_of_water&oldid=372788101)

[8] *Root pressure*. (2010). V Wikipedia, The Free Encyclopedia. Preneseno 16:28, 14. julij 2010, iz [http://en.wikipedia.org/w/index.php?title=Root\\_pressure&oldid=370570568](http://en.wikipedia.org/w/index.php?title=Root_pressure&oldid=370570568)

[9] *Stomata*. (2010). V Wikipedia, The Free Encyclopedia. Preneseno 16:34, 14. julij 2010, iz <http://en.wikipedia.org/w/index.php?title=Stoma&oldid=372229689>

[10] *Surface tension*. (2010). V Wikipedia, The Free Encyclopedia. Preneseno 12:31, 14. julij 2010, iz [http://en.wikipedia.org/w/index.php?title=Surface\\_tension&oldid=369843240](http://en.wikipedia.org/w/index.php?title=Surface_tension&oldid=369843240)

[11] Torelli, N.. (1998). *Daljinski transport vode v drevesu – vodni potencial*. Les wood, 50(6), pp.169-173.

[12] *Transport across cell membranes*. (2010). Preneseno 14:19, 14. julij 2010 iz <http://users.rcn.com/jkimball.ma.ultranet/BiologyPages/D/Diffusion.html>

[13] *Transport of materials in plants*. (2010). Bioeducation. Preneseno 14:40, 14. julij 2010 iz <http://manravbioeducation.blogspot.com/2007/08/transport-of-materials-in-plants.html>

[14] Tributsch, H., Cermak, J., Nadezhdina, N.. (2005). *Kinetic studies on the tensile state of water in trees*. J. Phys. Chem., 109, pp.17693-17707.

[15] *Water movement*. (2010). Preneseno 14:47, 14. julij 2010 iz [http://www.bio.miami.edu/dana/226/226F09\\_10.html](http://www.bio.miami.edu/dana/226/226F09_10.html)

[16] *What are the most recent theories on stomatal opening and closure?* (2010). V Science and plants for school. Preneseno 16:39, 14. julij 2010 iz <http://www-saps.plantsci.cam.ac.uk/records/rec106.htm>