

Bohdan Slavík:

K dynamice vodního deficitu rostlin

Došlo 21. června 1954

(Biologický ústav Čs. akademie věd, oddělení pro fyziologii rostlin)

I. Vodní deficit rostlin

Zjišťujeme-li reakci rostlin na vlhkostní podmínky prostředí, používáme jako indikátoru stavu vodní bilance rostliny některé hodnoty, která poukazuje na nasycenost rostlinných buněk resp. pletiv vodou. Takovou hodnotou může být buď různým způsobem měřený deficit difusního tlaku vody v buňce nebo pletivu jako celku nebo rovněž různým postupem zjištěný osmotický tlak buněčného obsahu, resp. buněčné šťávy. Všechny tyto metodiky určují deficit difusního tlaku vody v určitých částech buněk a chceme-li podle nich usuzovat na nasycenost všech buněčných struktur vodou, musíme předpokládat existenci dynamické rovnováhy difusních tlaků vody mezi jednotlivými buněčnými částmi. Protože hlavním nositelem životních funkcí je protoplazma, zajímá nás především její vodní stav, který je, jak bylo dokázáno velkým počtem prací, faktorem určujícím nebo při nejmenším omezujícím nejdůležitější životní pochody. Rovněž aktivní úloha protoplazmy jako regulátoru vodní bilance buňky, úloha, která je protoplasmě na základě dosavadních znalostí dnes právem připisována, staví otázku o reakci rostlinných buněk na celkovou vodní bilanci rostliny jako otázku, jak se mění stav nasycenosti vodou jednotlivých buněčných částí při změnách celkové vodní bilance a jakým způsobem se uskutečňuje rovnováha mezi nimi.

Vodní deficit rostliny, jejího pletiva či buňky je definován jako stav neúplné její nasycenosti vodou vzhledem k maximálnímu nasycení při nulovém deficitu difusního tlaku buňky, resp. pletiva jako celku. Tato definice mluví o vodním deficitu téměř jen se stanoviska fyzikálního, uvažuje o rostlině jako o útvaru značně homogenním a nepřibližuje k tomu, že takto pojímaný vodní deficit není výrazem rozdílu mezi současným stavem a stavem optimálním. Stav nulového vodního deficitu, který je v tomto případě dán především velikostí turgorového tlaku, nemusí být optimálním stavem pro životní děje buněk. Svědčí o tom i ta okolnost, že stálý malý vodní deficit, podmiňující existenci vodního proudu rostlinou, je zjevem nutným, obvyklým a tedy také historicky zakotveným. Obdobně obecným zjevem je obvyklý denní deficit v denních hodinách, vzniklý poměrem průběhu intenzity transpirace k současné intenzitě příjmu vody rostlinou z prostředí. Protože obvyklý, historicky zakotvený jev nebývá bez ekvivalentního děje fyziologického, který omezuje nebo dokonce paralyzuje jeho škodlivé působení, je pravděpodobné, že i obvyklý denní vodní deficit takové korelační pochody má a vyvolává. To ovšem naprosto neznamená, že jakýkoliv vodní deficit rostlin je jevem normálním nebo dokonce žádoucím. Častý vodní deficit našich kulturních rostlin, vyvolaný takovými pěstebními podmínkami, jimž není rostlina vývojově přizpůsobena, je jistě jevem velmi nežádoucím a rostlinám, t. j. také rostlinné produkci, velmi škodlivým.

Abychom mohli vodní deficit hodnotit fyziologicky, t. j. s hlediska toho, jak ovlivňuje intenzitu životních pochodů rostliny, musíme znát nejen jak intenzita různých fyziologických pochodů koreluje se stavem vodního režimu rostliny, nýbrž především také to, jak naše známé

indikátory stavu nasycenosti rostlinné buňky, resp. pletiva vodou odrážejí vodní poměry jednotlivých buněčných částí. S hlediska obou těchto problémů nutno sledovat také dynamiku reakce rostlinného pletiva a rostlinné buňky na časový průběh denního vodního deficitu. Vodní deficit našich kulturních rostlin jejevem rozloženým v čase a také rostlinné buňky na něj reagují v čase, tak jak denní vodní deficit vzniká a jak působí.

Denní vodní deficit cukrovky, projevující se zcela obvyklým zavadáním řepného chrástu v teplých letních dnech, zcela jistě inhibuje hlavní pro nás důležité životní pochody cukrovky, na př. fotosynthesu. Sledování dynamiky denního vodního deficitu je cestou pro výklad jeho působení na intenzitu fyziologických pochodů.

K problému, kterému je věnována tato práce, jsem se dostal přes otázku, kterou jsem si položil při interpretaci osmotických hodnot rostlinné šťávy jako ekologického indikátoru reakce vodního režimu rostlin na stanovištní vlhkost. Potřebujeme vědět, jak tyto osmotické hodnoty, stanovené určitým způsobem, vyjadřují nasycenost protoplazmy vodou, jak reagují na změny vodní bilance rostlin a jak se v nich obráží časový průběh denního vodního deficitu. Práce, sledující odpovědi na tyto otázky, musejí se dotýkat základních problémů o stavech vody v rostlinné buňce, o jejím rozmístění a její dynamice a rovnováze mezi jednotlivými buněčnými částmi.

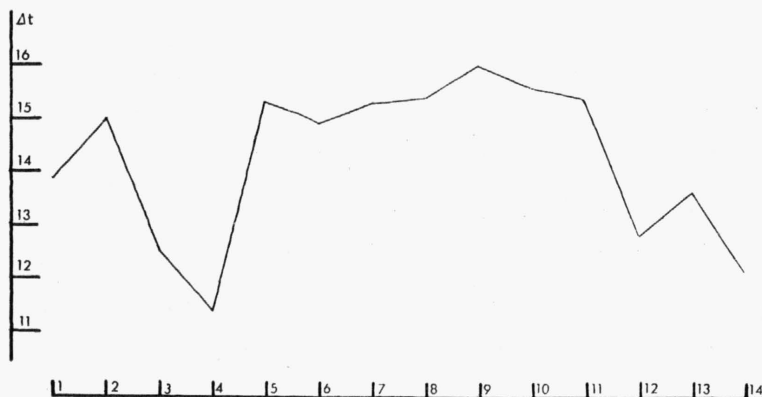
Sled otázek, na něž se pokouším odpovídat v této práci, je asi následující: Jak obráží osmotický tlak buněčné šťávy, získané z usmrceného pletiva, změny nasycenosti buněk vodou v časovém průběhu denního vodního deficitu rostliny? Jaký je kvantitativní průběh těchto změn v čase ve vztahu k současné ztrátě vody? Čím jsou tyto změny způsobovány? Jaké jsou změny některých fyzikálních a chemických vlastností buněčné šťávy při vadnutí? Jaký je vztah hlavních buněčných částí k těmto změnám? Čeho jsou tyto změny výrazem? Jakým současným změnám podléhají i některé jiné vlastnosti vadnoucího rostlinného pletiva? Jaký je fyziologický význam těchto změn? Jak je možno hodnotit význam osmotických hodnot buněčné šťávy jako indikátoru reakce rostlin na vodní deficit a vlhkostní poměry stanoviště vůbec?

II. Materiál a metodiky

K většině pokusů jsem použil listové růžice cukrovky [*Beta vulgaris* subsp. *esculenta* (S a l i s b.) G ü r k e var. *altissima* R o e s s i g] odrůdy Zapotil, jejíž semeno jsme dostali z Výzkumného ústavu řepářského v Semčicích. Jen v jednom pokusu bylo použito odrůdy Dobrovická A stejné proveniencce. Cukrovka rostla při normální polní agrotechnice na pokusných pozemcích našeho ústavu v Praze-Dejvicích ve vegetačním období roku 1952 a 1953. Několik kontrolních a orientačních pokusů, které dotvrdily, že je možno popsané jevy generalisovat, jsem provedl také s klenem (*Acer pseudoplatanus* L.) a pohankou (*Fagopyrum sagittatum* G i l i b.).

Umělé vadnutí jsem prováděl v laboratorních podmínkách při obvyklé teplotě 20 až 23 °C, relativní vzdušné vlhkosti 50 až 60 % a difusním osvětlení. Listy cukrovky byly buď jednotlivě nebo v celé růžici odděleny od „hlavy“ rostliny. Při některých pokusech byla pak malá část řapíku seříznuta a listy nasyceny vodou do plného turgoru tak, že byly ponořeny řapíkem do vodovodní vody v atmosféře nasycené vodními parami. Vlastnímu vadnutí byly pak vystaveny listy buď jednotlivě nebo v celých růžicích, resp. jejich částech. Listy byly umístěny tak, aby se vadnutí jednotlivých listů dále ve shodných podmínkách. Ztrátu vody jsme sledovali vážením s přesností na 0,02 g a přepočítávali jsme ji na celkový průměrný obsah vody, zjištěný současným stanovením sušiny. Vzorky na získání buněčné šťávy byly odebírány ve vhodných časových intervalech podle postupu ztráty vody. Stav průduchů, sledovaný při některých pokusných seriích, byl zjišťován metodou kolodiových otisků.

Protože jsem pro chemické a fyzikálně chemické analýsy potřeboval větší množství šťávy, které jsem nemohl získat jenom z částečků listů, byla hlavním metodickým problémem homogenita výchozího materiálu, a to jak pokud se týká vodních poměrů, tak pokud se týká fyziologických vlastností vůbec. Předběžnými pokusy jsem se orientoval o osmotických tlacích šťav z jednotlivých listů celé listové růžice, čímž jsem se snažil vystihnout amplitudu individuálních vlastností listů různého vývojového stáří. Z pokusů vyplynulo, že listy uprostřed inserční spirály, t. j. listy středního vývojového stáří jsou v poměrně širokém rozsahu individuálně shodné a že tedy listů v této vývojové fázi možno použít jako výchozího materiálu s oprávněným předpokladem značné fyziologické homogenity (graf 1). Homogenitu materiálu, pokud se týká vodních



Graf 1. Osmotické tlaky buněčné šťávy z jednotlivých listů listové růžice cukrovky. Na ose x pořadí listu od nejstaršího (vnějšího) k nejmladšímu (vnitřnímu), na ose y snížení bodu tání ve stupních C.

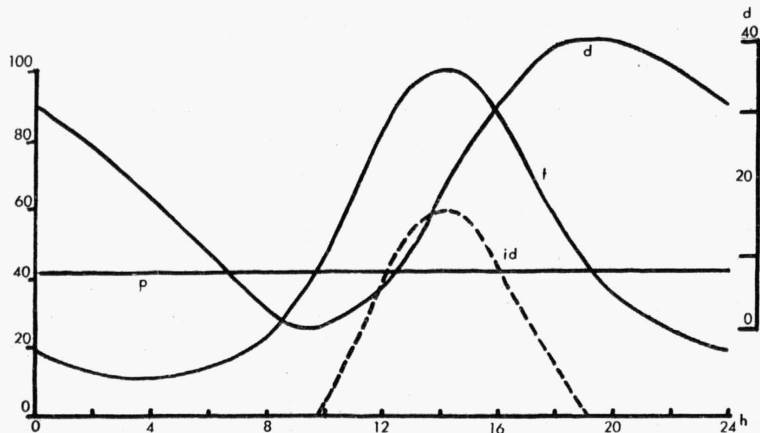
Osmotischer Druck des Zellsaftes aus einzelnen Blättern der Blattspirale von Zuckerrübe. X-Achse: Die Nummerierung entspricht der Reihenfolge vom ältesten (äussersten) zum jüngsten (inneren) Blatt. Y-Achse: Gefrierpunkterniedrigung des Zellsaftes in Grad Celsius.

poměrů, jsem zjišťoval buď popsaným nassáváním listů před započetím pokusu, nebo jsem odebíral materiál ráno po deštivých dnech, kdy jsou rostliny vodou rovnoměrně zásobeny, a přesvědčoval jsem se o tom několika nulovými měřeními výchozích hodnot osmotického tlaku šťávy spolu s příslušnými chemickými a fyzikálně chemickými analýzami. V některých pokusech jsem použil jednotlivých listů ze středu listové spirály podle shodných morfologických znaků (tvar, barva, struktura, velikost) nebo jsem použil celých, navzájem morfologicky shodných listových růžic, takže byly eliminovány rozdíly v různých vývojových fázích jednotlivých listů a naopak zůstaly individuální rozdíly celých rostlin. Těmito různými způsoby jsem se zajistil proti chybám, plynoucím z nehomogenity výchozího rostlinného materiálu, což bylo značně důležité právě proto, že jsem osmotické poměry musil vystihnout poměrně dosti přesně kvantitativně.

Vzorky jsme usmrcovali v uzavřených zavařovacích lahvích půlhodinovým varem na vodní lázni. Šťávu jsme získávali tlakem z usmrcených listů, umístěných v duralovém přípravku, olejovým hydraulickým lisem. Osvědčilo se nám zabalit usmrcené listy do nylonové tkaniny. Lisovali jsme do konstantního tlaku. Získaná hnědá šťáva byla uschována ve skleněných nádobkách, uzavřených gumovou zátkou, v ledničce při teplotě kolem 4 °C. Hlavní chemické analýsy byly provedeny u všech vzorků pokusné serie pokud možno současně během několika málo dnů. O tom, že při uvedeném způsobu uchování šťav nedochází k podstatnějším změnám jejich složení, svědčí to, že jsem nezjistil, až na nepatrné výjimky, žádné změny kryoskopicky zjištěného osmotického tlaku mimo rozsah pozorovacích chyb.

Osmotický tlak buněčné šťávy jsem zjišťoval kryoskopickou methodou podle Waltera 1931, mnohu při zachování dostatečné přesnosti zjednodušenou (Slavík 1952). Redukující monosacharidy určovány dvojími paralelními analýzami methodou Bertrandovou (Nápravník

1943), sacharosa stanovena jako rozdíl v titru mezi stanovením redukujících cukrů Bertrandovou metodou před inverzí a po inverzi desetiminutovým varem s kyselinou solnou. Kvantita organických kyselin byla stanovena titrací 0,005 n NaOH na fenolftalein. Přibližné množství všech elektrolytů jsem stanovil na základě vodivosti buněčné šťávy Šanderovým konduktometrem. Koncentraci vodíkových iontů jsem stanovil potenciometricky měřící elektrodou chinhydronovou a srovnávací elektrodou kalomelovou. Barvu šťávy jsem odhadoval porovnáním podle pětičlenné empirické stupnice, v níž 1 značí nejsvětlejší odstín šťávy z celé pokusné serie, 5 barvu nejtmaší. Kontrolu obsahu solí anorganických jsme prováděli vázkovým stanovením popelu ze šťávy.



Graf 2. Schematické znázornění časového průběhu přirozeného denního vodního deficitu rostliny za theoretického předpokladu konstantního příjmu vody.

t: intenzita výdeje vody transpirací; p: intenzita příjmu vody; id: intenzita vytváření vodního deficitu; d: průběh přirozeného vodního deficitu.

Schematische Darstellung der Tageskurve des natürlichen Wasserdefizites unter der theoretischen Voraussetzung einer konstanten Wasseraufnahme.

t: Intensität der Transpiration; p: Intensität der Wasseraufnahme; id: Intensität der Entstehung des Tageswasserdefizites; d: Verlauf des Tageswasserdefizites.

Přepočty. Ztrátu vody i osmotický tlak buněčné šťávy přepočítávám na procenta výchozích hodnot, což umožňuje přímé kvantitativní srovnávání obou křivek. Koncentrace cukrů jsem přepočítával z absolutních hodnot (mg), zjištěných z vyhodnocovacích grafů, na osmotický tlak v atmosférách interpolací podle empiricky zjištěných tabulek Walterových. Titr organických kyselin přepočtem na osmotický tlak kyseliny jablečné. Hodnoty vodivosti šťávy jsem přepočítal podle experimentálně zjištěné vodivosti 0,1 a 0,2 m roztoku chloridu draselného s použitím tabulek osmotických tlaků roztoků chloridu sodného. Považuji za nutné upozornit zde, že uvedenými přepočty na osmotické tlaky se nesnažím vystihnout skutečné absolutní poměry, nýbrž že mi jsou jen pomůckou pro zjišťování relativních změn. Součty takto vypočítaných osmotických tlaků jednotlivých hlavních analyzovaných komponent buněčné šťávy jsou v této práci porovnávány s osmotickými tlaky, stanovenými kryoskopicky nikoliv proto, abych jimi ukázal, do jaké míry se podařilo vystihnout osmoticky se uplatňující chemické složky buněčné šťávy, nýbrž proto, aby podaly důkaz o spolehlivosti relativních změn analytických koncentrací těchto složek. Nedomnívám se tedy, že jsem těmito výpočty vystihl přesně kvantitativní látkovou podstatu osmotických tlaků buněčné šťávy, nýbrž používám jich jako kontroly spolehlivosti relativních výsledků, neboť konec konců vždy jde především o relativní hodnoty.

Grafy závislosti ztráty vody na čase byly obecně získány mnoha váhových pokusy při vadnutí za různých fyziologických podmínek (listy s řapíky a bez, listy různého vývojového stáří a různého umístění v listové růžici, bez nassátí a v plném turgoru a pod.). Ztrátové křivky v konkrétních pokusných analytických seriích byly sestrojeny jako průměrné křivky tak, že jednotlivé hodnoty nebyly vzhledem k nesteré individuální rychlosti vadnutí jednotlivých vzorků seřazeny podle času, nýbrž podle procent ztráty vody a pak vyneseny v časové závislosti k jednotlivým

průslušným bodům průměrné ztrátové křivky. Tímto postupem byly ve výsledných grafech zhlazeny individuální rozdíly v časovém postupu vadnutí jednotlivých vzorků. Tuto konstrukci si můžeme dovolit proto, že při stejných výchozích vodních poměrech a shodném osmotickém tlaku buněčné šťávy je rozhodující velikost ztráty vody a nikoliv jen časový faktor, jehož důležitost je i tímto postupem respektována, protože značnější individuální odchylky jsou, jak lze vyčíst z přípojených grafů, ve většině případů výjimkou.

Za technickou spolupráci děkuji srdečně především Marii Krejcarové, dále Zdeně Poláčkové a Janu Křížovi.

III. Časový průběh přirozeného denního vodního deficitu cukrovky a deficitu při umělém vadnutí

Na denní vodní deficit se musíme dívat bezpodmínečně jako na děj s důležitým časovým činitelem. Denní vodní deficit u suchozemských rostlin je způsobován denním průběhem křivky intenzity transpirace v přirozených stanovištních podmínkách, která je závislá především na průběhu příslušných mikroklimatických činitelů. Čtyřiadvacetihodinový součet transpirace se v normálních podmínkách rovná zhruba příjmu vody rostlinou z prostředí (především půdy) za stejné období (nedochází-li ovšem ke zvyšování nebo snižování t_r a l_e h o vodního deficitu). Je to právě nerovnoměrné rozložení intenzity transpirace oproti příjmu vody, které způsobuje charakteristický denní vodní deficit a jeho časový průběh. Některé pokusy nasvědčují tomu, že je ve dne pravděpodobně vlivem teploty značně snížena možnost transportu vody v půdě (K l o z, 1953) a tím že může být sníženo i zásobování rostliny vodou právě ve dne. A máme-li na mysli také intenzitu příjmu vody, svědčí sama existence denního vodního deficitu a jeho maximální velikost v odpoledních hodinách o tom, že intenzita příjmu vody nesleduje intenzitu výdeje. Časový činitel se nám při vzniku a průběhu denního vodního deficitu projevuje velmi podstatně. Graf 2 ukazuje teoretický vzestup denního vodního deficitu za předpokladu konstantního přísunu vody, tedy v případě ještě poměrně příznivém.

O časovém průběhu denního vodního deficitu svědčí jako příklad následující údaje absolutního vodního deficitu řepných listů, zjištěného jednak v normálních polních podmínkách, jednak při umělém vadnutí.

Z těchto příkladů, zjištěných jednak v normální polní kultuře v teplých srpnových dnech 1953, jednak při umělém vadnutí v laboratoři, vyplývá:

Vzestup vodního deficitu od ranních hodin do odpoledních v přirozených podmínkách je často tak veliký, že v uvedeném časovém rozpětí odpovídá velmi značné intenzitě ztráty vody. Příklady ukazují, že intenzita vzniku denního vodního deficitu je v normálních podmínkách při obvyklé intenzitě transpirace často i vyšší než intenzita ztráty vody při umělém vadnutí. Je z nich zřejmé, že ztráta vody listů cukrovky dosahuje v několika málo hodinách tak velikých hodnot, že si nezadá se vzestupem ztrát vody listů, odříznutých od mateřské rostliny, tedy zbavených jakéhokoliv přísunu vody. Intenzita ztráty vody z intaktních listů je rovna intenzitě transpirace, kdežto výdej vody z listů odříznutých brzy poklesá z transpirační hodnoty na podstatně nižší intenzitu výdeje. Nižší relativní vlhkost vzduchu, insolace a vítr v přirozených podmínkách rovněž zvyšují výdej vody transpirací. Naproti tomu je u odříznutých listů zamezen jakýkoliv přísun vody. Čísky výsledného odpoledního vodního deficitu však dokazují, že tento zachovaný přísun je v polních podmínkách značně převýšen výdejem. Máme tedy právo generalisovat, že

intenzita vzniku denního vodního deficitu cukrovky se v normálních podmínkách teplých letních dnů vyrovná intenzitě ztráty vody u odříznutého listu v laboratorních podmínkách. Ve dnech s méně extrémními mikroklimatickými podmínkami, zvyšujícími transpiraci a snižujícími přísun vody do listů, je přirozeně intenzita vzniku obvyklého vodního deficitu nižší, takže se časový činitel, který je pro průběh všech zjevů vodního deficitu velmi důležitý, uplatňuje ve zmírněné formě.

Tabulka 1.

Vodní deficit v procentech celkového obsahu vody.

Přirozený vodní deficit v polních podmínkách				Deficit při umělém vadnutí odříznutých listů v laboratoři			
listy vnější		střední	vnitřní	listy vnější		střední	vnitřní
hod.	14. 8. 1953			hod. *)	červen 1953		
8	2,2	1,2	—	0	—	0	—
10	2,7	3,1	—	2	—	4,6	—
12	—	—	—	4	—	7,5	—
14	3,8	12,1	—	6	—	9,9	—
16	7,1	22,0	—	8	—	11,5	—
19. 8. 1953				září 1953			
8	0,6	0,9	0,8	0	0	0	0
10	—	—	—	2	4,4	2,9	5,7
13	3,3	5,3	6,6	5	10,9	6,5	14,8
15	5,0	7,5	9,1	7	14,3	10,2	17,9

*) doba vadnutí v hod.

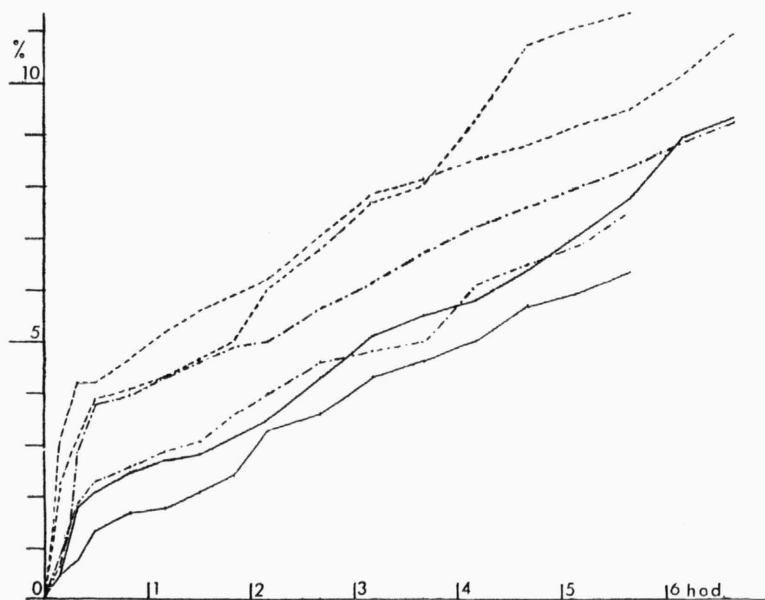
Tyto závěry ukazují, že v práci použitý způsob zjišťování průběhu vodního deficitu na uříznutých listech při umělém vadnutí, který byl žádoucí z důvodů metodických, dovoluje aplikaci výsledků na přirozené podmínky. Výsledky můžeme aplikovat na všechny rostliny a všechny stanovištní podmínky, při nichž vzestup denního vodního deficitu listů dosahuje obdobných hodnot.

IV. Křivky ztráty vody při umělém vadnutí

Křivky ztráty vody z listů po případě z celých nadzemních částí vyšších rostlin po oddělení od rostliny resp. kořenů jsou podle názorů většiny autorů důležitým ukazatelem procesů, které v jejich vodním režimu probíhají. Má se za to, že jsou ve svém průběhu především ukazatelem schopnosti rostliny vodu poutat, zadržovat, že jsou ukazatelem její regulační schopnosti pokud se týče

vodních poměrů a posléze také určitým ukazatelem hydrofilnosti jejich plasmatických koloidů. Křivky ztráty vody v závislosti na čase při umělém vadnutí se u vyšších rostlin skládají obecně ze dvou většinou více méně zřetelně rozlišených částí: v prvních minutách po odříznutí od rostliny probíhá ztráta vody stejně intenzivně jako dosavadní transpirace za stejných vnějších podmínek. Postupně intensita výdeje vody poznenáhlu klesá, až se posléze ustálí na určité hodnotě, která bývá po delší dobu značně konstantní. Na tyto dvě různé větve ztrátových křivek v prvních hodinách umělého vadnutí upozornil cílevědomě C e t l 1953, který užívá sklonu lineární větve křivky jako charakteristiky odolnosti rostlinného druhu nebo odrůdy vůči suchu. Tuto charakteristiku číselně vyjadřuje a srovnává navzájem u různých druhů a odrůd v různých fázích jejich ontogenese.

Srovnávání ztrátových křivek u listů různé inserce na „hlavě“ cukrovkové rostliny ukázalo, že vnitřní, růstově nejmladší listy mají normálně za stejných podmínek ve dne transpirační část křivky nejstrmější, zatím co vnější, t. j. růstově nejstarší listy mají počáteční intenzitu transpirace trochu nižší a dochází u nich dříve k lineárnímu výdeji vody. Všechny listy středního stáří, inserující uprostřed listové spirály, mívají transpirační větve nejplošší a jeví nejranější nástup konstantní intenzity výdeje vody. Příklady na grafu 3).



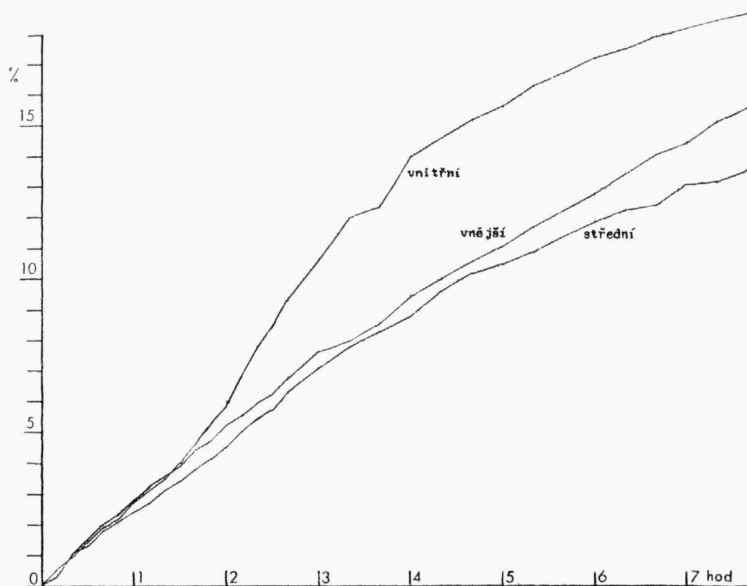
Graf 3. Příklady ztrátových křivek listů cukrovky při umělém vadnutí. Listy přímo po oddělení od rostliny v denních hodinách.

Plná čára: listy střední; čárkované: listy vnitřní; čerchované: listy vnější; Osa y: ztráta vody v % původního množství.

Beispiele der Verlustkurven beim künstlichen Welken von Zuckerrübenblättern. Blätter direkt nach dem Abschneiden in Tagesstunden.

Ausgezogen: Mittelblätter; gestrichelt: Innenblätter; strichpunktirt: Aussenblätter. X-Achse: Zeit in Stunden; Y-Achse: Wasserverlust in % der ursprünglichen Wassermenge.

Tyto a jim podobné výsledky byly získány u listů různých rostlin, když byly vystaveny umělému vadnutí ihned po odříznutí rostliny v denních, zvláště poledních a odpoledních hodinách. Podstatně jinak vypadají ztrátové křivky těch listů, které byly odříznuty z rostlin ráno nebo které byly před začátkem vadnutí uměle plně a stejnoměrně nasyceny vodou. Příklady takových ztrátových křivek jsou na grafu 4. Rozlišení v část transpirační a line-



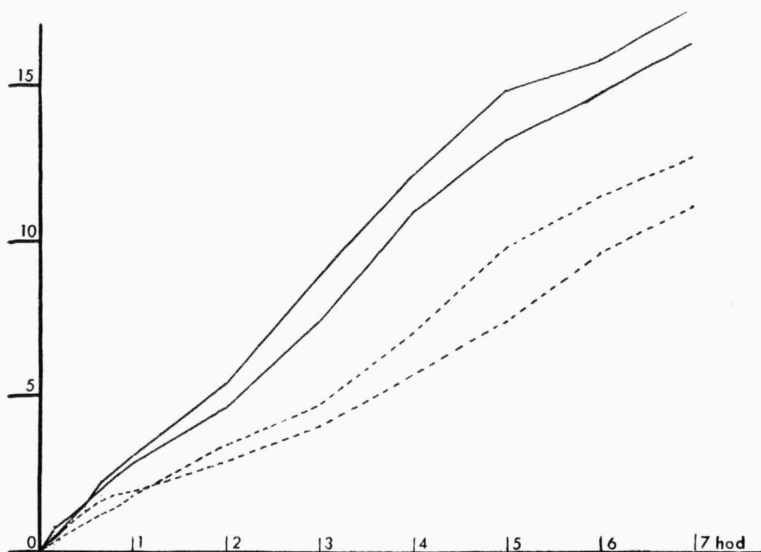
Graf 4. Příklady ztrátových křivek listů cukrovky při umělém vadnutí. Listy nasáteny předem do plného turgoru.

Beispiele der Verlustkurven beim künstlichen Welken von Zuckerrübenblättern. Blätter zum vollen Turgor mit Wasser gesättigt.

ární není zřetelné ani při průběhu vadnutí několik hodin a křivky probíhají v celé své pozorované délce ve velmi mírném oblouku s postupně klesající intenzitou výdeje vody. Rozlišení listů různého stáří projevuje se na rozdíl od ztrátových křivek různého stáří právě v různém sklonu oblouku křivek. Také tato okolnost svědčí o tom, že jde zde skutečně v celé pozorované délce křivky o značně plochou transpirační větev a že ani po osmihodinovém vadnutí lineární výdej vody nenastoupil. Je ovšem zřejmé, že zde spolurozhoduje počáteční intenzita výdeje vody, tedy intenzita aktuální transpirace na začátku pokusu, ta je ovšem dána především aktuálním stavem vodního režimu listu a jeho důsledky a současnými hlavně vlhkostními podmínkami vnějšího prostředí a nikoliv jen vlastnostmi specifickými. Dále z grafu 3 vidíme, že vnější a střední listy listové růžice mají intenzitu výdeje vody nízkou a v celém průběhu křivky poměrně stálou, zatím co listy vnitřní ztrácejí vodu z počátku nejintenzivněji. Souběžně provedené pokusy s listy odříznutými bez řápků ukázaly intenzivnější procentuální ztrátu vody při jinak shodném průběhu ztrátových křivek. Relativní velikost intenzity ztráty vody je zde

způsobena především větším relativním obsahem vody v řapících; nesmíme však zapomenout ani na druhou okolnost s tím spojenou: řapík je u řepy cukrovky pro list reservoárem vody, který udržuje značně vysoký difusní tlak vody*) v centrální části celého listu, jak o tom bude řeč dále.

Tyto velké a zásadní rozdíly v průběhu ztrátových křivek u listů téže rostliny, jež buď byly nebo nebyly předem rovnoměrně nassáty vodou (ať už uměle nebo přirozeným nočním vyrovnáním vodního deficitu) poukazují na to,



Graf 5. Příklad ztrátových křivek listových čepelí cukrovky. Plná čára: listy bez řapíku; čárkované: listy s řapíkem.

Beispiele der Verlustkurven der Zuckerrübenblätter ohne Stiel. Ausgezogen: Blätter ohne Stiel; gestrichelt: Blätter mit Stiel.

že tvar, t. j. kvalitativní i kvantitativní stránka ztrátových křivek, je velmi podstatně ovlivňována aktuálním stavem a předchozími změnami vodního režimu listu a především stupněm jejich nasycenosti vodou a rozložením difusních tlaků vody uvnitř listu. Rozebereme poněkud tyto poměry:

V zásadě musíme s hlediska zásobení pletiv a buněk vodou rozlišit ty části, které tvoří povrch rostliny: epidermální a jim blízké buňky a pletiva, hraniční buňky intercelulár a pod., tedy jednoduše řečeno části periferní, z nichž se voda vydává do atmosférického prostředí, a naopak druhý pól listu, části centrální, jejichž vodní zásoba je blízkými vodivými drahami nejlépe doplňována a z nichž je difusním spádem dopravována k periférii. Rozdíly v nasycenosti obou těchto „pólů“ listu vodou jsou značné u listů, odebraných v denních hodinách inten-

*) Ve své práci používám nové terminologie, vystihující vodní poměry ve strukturách živé rostlinné buňky, pletiv a jejich rovnovážné stavy navzájem i na rozhraní s prostředím na základě jevů difusních. Osmosa se s tohoto hlediska jeví jako zvláštní případ difuse. Pokud se týče terminologie, odkazují na práci Meyerovu 1945. Česky stručný nástin viz Slavík 1954.

sivní transpirace s určitým přirozeným denním vodním deficitem, a naopak nepatrné resp. téměř nulové u listů vodou stejnoměrně nasycených při předchozí minimální nebo nulové transpiraci, tedy na př. po noci nebo po umělém nasycení vodou v uzavřeném prostoru.

V transpirační větvi ztrátové křivky, pomalu přecházející do větve lineární, poklesá intenzita výdeje vody nejen regulací průduchy, nýbrž zvláště v pozdější fázi podstatně také tím, že se ztrátou vody zvyšuje deficit difusního tlaku vody v periferních částech. Před odříznutím listu od rostliny (rostliny od kořenů) stačil plynulý difusní proud udržovat přísun vody do periferních částí alespoň z větší části na výši, odpovídající současně intenzitě transpirace.

Začne-li vadnout list, jehož periferní a centrální pletiva jsou stejnoměrně a dostatečně nasycena vodou, způsobí pokračující výdej vody transpirací, jež je dána podmínkami transpirace předchozí a vnějšími podmínkami při umělém vadnutí, značné difusní gradienty (t. j. difusní spád na jednotku vzdálenosti) mezi nejperifernějšími pletivy a částmi nejbližší vnitřními. Tento difusní gradient zajistí dostatečně intenzivní přísun vody, která má již v částech poměrně velmi blízkých periférii značný difusní tlak, odpovídající dosud téměř plnému nebo maximálnímu dosaženému nasycení. Tento přísun vody stačí udržovati v periférii dostatečnou výši difusního tlaku, takže při konstantním stavu průduchů klesá intenzita výdeje vody jen velmi pomalu souběžně s postupným zvyšováním deficitu difusního tlaku vody v povrchových pletivech tak, jak klesá difusní tlak vody postupně ve všech částech od periférie k centru.

Jinak tomu je při umělém vadnutí listů, jež jsme odřízli od rostliny v době již existujícího denního vodního deficitu, který, protože vznikal postupně tak, jak poznenáhlu stoupala v dopoledních hodinách přirozená transpirace, vytvořil plynulý difusní spád mezi centrálními částmi a periférií listu. Tento plynulý difusní spád je značný, je však rozložen na vzdálenost ihned z počátku podstatně větší než v minulém případě, takže difusní gradient je menší a menší je i difusní přísun vody k periférii, způsobený kromě toho také již neúplným nasycením středních částí listových pletiv. Proto je při nástupu lineární větve, který je v tomto případě určen ve většině případů především regulací průduchů, deficit difusního tlaku vody v periferních částech již značně velký a omezuje intenzitu výdeje vody v lineární větvi: sklon lineární větve je menší.

Sklon lineární větve ztrátové křivky při umělém vadnutí závisí tedy, jak už bylo řečeno, nejen na specifické hydrofilnosti plasmatických koloidů, nýbrž — jak dosvědčuje předchozí rozbor pokusných výsledků — také na rozložení a velikosti difusních tlaků vody v různých částech listu, na intenzitě difusního proudu vody, dosycujícího periferní pletiva. Intenzita tohoto proudu je určena velikostí a rozložením difusních tlaků vody v jednotlivých částech listu v průřezu od centra k periférii. Tyto difusní poměry jsou určovány a ovlivňovány především předchozími změnami ve stavu vodního režimu listu před umělým vadnutím. Je tedy také tvar ztrátové křivky těmito změnami ovlivňován a určován, je ovlivňován a spolu určován aktuálním stavem nasycení listu vodou. Tvar ztrátových křivek různých rostlin je tedy jen tehdy specifickou, ontogenesí ovlivněnou vlastností, jíž můžeme použít k hodnocení a relativnímu vyčíslení na př. odolnosti vůči suchu, máme-li při pokusu zaručen shodným a současným odběrem listů ze stejných předchozích podmínek srovnatelný počáteční aktuální stav nasycení jednotlivých částí listů po případě celé rostliny vodou. Z uvedeného je zřejmé, že výsledky, získané z měření

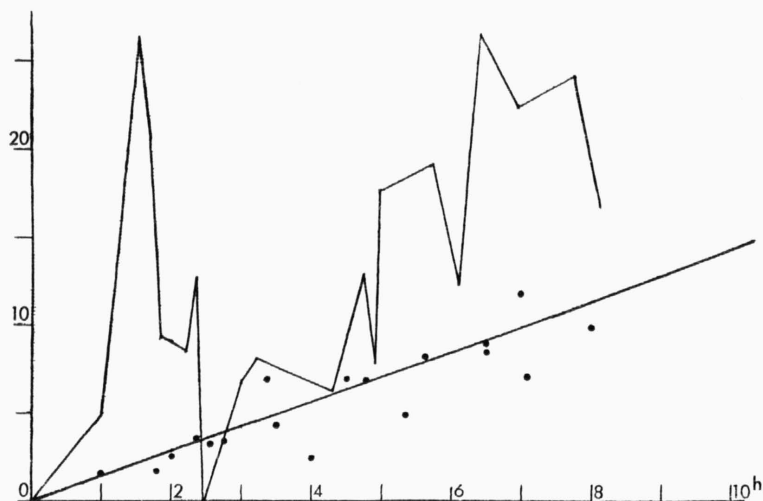
provedených nikoliv za shodných předchozích i aktuálních podmínek mohou být silně ovlivněny právě rozdílnými těmito podmínkami. Jinou ztrátovou křivku dostaneme (při shodných podmínkách vlastního vadnutí) u téže rostliny i listu, bude-li vadnout list, odříznutý ráno po nočním vyrovnání difusních poměrů a dosycení vodou anebo list, odříznutý v době silného denního vodního deficitu na př. v odpoledních hodinách slunečného dne, tedy s nevyrovnanými vnitřními stavy nasycení vodou. Těmito různými poměry nebude ovlivněn jen průběh transpirační větve — což je samozřejmé — nýbrž také lineární větve. Na to musíme při porovnání a interpretaci ztrátových křivek při umělém vadnutí dávat bedlivý pozor.

Ačkoliv ovlivnění průběhu umělého vadnutí předchozím průběhem změn stavu vodního režimu uvnitř listu a v jeho jednotlivých fyziologických částech je složité a pro jeho důležitost a význam je nutno věnovat mu zvláštní pozornost v samostatné práci, považoval jsem za nutné zmítni se o něm i v této práci, třebaže leží poněkud stranou od jejího hlavního problému. Shodně s hlavním problémem zdůrazňuje však tento výklad význam difusních spádů uvnitř rostliny, tedy činitele, o němž nebývá uvažováno a který se — posuzováno kvalitativně i kvantitativně — silně uplatňuje. O jeho velkém významu pro poměry uvnitř buňky při vadnutí a pro interpretaci některých indikátorů stavu vodní rovnováhy v rostlinách hovoří následující odstavce této práce.

V. Průběh změn osmotického tlaku buněčné šťávy při vadnutí a diskuse o jeho příčinách

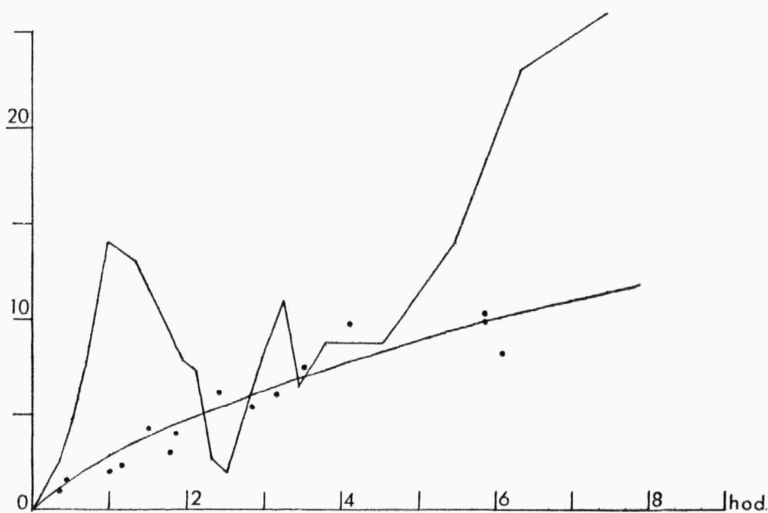
Změny osmotického tlaku buněčné šťávy neprobíhaly při umělém vadnutí souběžně se ztrátou vody. Na grafech 6, 7 a 8 je zázorně průběh změn obou hodnot v závislosti na čase v procentech počáteční hodnoty (o konstrukci těchto grafů viz v metodické části). Osmotický tlak buněčné šťávy stoupá na počátku vadnutí velmi strmě, dosahuje brzy prvního maxima (M), pak poklesá opět do hlubokého minima (m), z něhož nastává už pozvolnější často stupňovitý vzestup, provázený někdy i dalšími dílčími poklesy a vzestupy. Kvalitativní i kvantitativní nesouhlas křivek změn osmotického tlaku buněčné šťávy a křivky ztráty vody, vyjádřené rovněž v procentech, hlavně prudký vzestup, kvantitativně naprosto neodpovídající současné ztrátě vody, zdánlivě protismyslný pokles osmotického tlaku při setrvalé ztrátě vody, všechna tato fakta byla pozorována nejen tehdy, kdy ztrátová křivka přešla ze strmé větve transpirační v pozvolnou větev lineární, nýbrž i tehdy, kdy ztrátová křivka listů rovnoměrně nasycených vodou probíhala při celém pokusu velmi plochým obloukem až téměř lineárně. Tvar ztrátové křivky neměl vliv na základní schéma průběhu změn osmotického tlaku buněčné šťávy. Je to další nepochybný důkaz toho, že průběh změn, pozorovaných při umělém vadnutí, lze aplikovat na průběh přirozeného deficitu a že není vázán na postupně se snižující intenzitu ztráty vody. Je na místě také zdůraznit, že proces umělého vadnutí při používání několikahodinové délce vadnutí je naprosto reversibilní: po ponoření čerstvě oříznutého řapíku zvadlého listu do vody se v uzavřené atmosféře obnovil plný turgor.

V hlavních rysech naprosto shodný časový průběh osmotického tlaku buněčné šťávy z umělé vadnoucích listů *Fraxinus excelsior* L., *Sambucus nigra* L. a *Rosa* sp. zjistil La i s n é 1939, aniž experimentálně podložil svou domněnku, že příčinou jsou různé fáze chemických změn v buňkách rostliny.



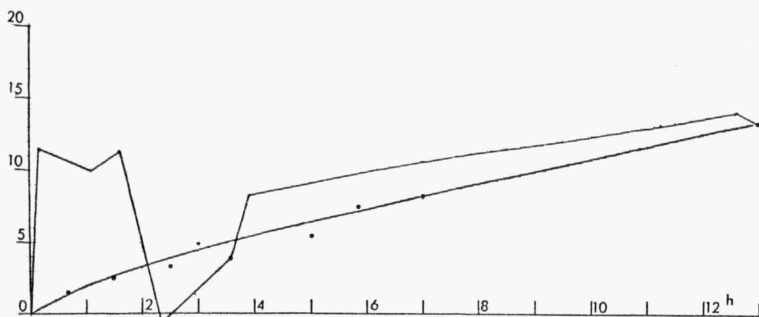
Graf 6. Změny osmotického tlaku (ot) buněčné šťávy a vzestup průměrného vodního deficitu při umělém vadnutí, obojí v procentech počáteční hodnoty. Pokus proveden v září 1952.

Veränderungen des osmotischen Druckes (ot) des Zellsaftes und der Aufstieg des durchschnittlichen Wasserdefizits beim künstlichen Welken der Zuckerrübenblätter, beide in % des Anfangswertes. X-Achse: Zeit in Stunden. Versuch vom September 1952.



Graf 7. Změny osmotického tlaku (ot) buněčné šťávy a vzestup průměrného vodního deficitu při umělém vadnutí, obojí v procentech počáteční hodnoty. Pokus proveden 25. června 1953.

Veränderungen des osmotischen Druckes (ot) des Zellsaftes und der Aufstieg des durchschnittlichen Wasserdefizits beim künstlichen Welken der Zuckerrübenblätter, alles in % des Anfangswertes. X-Achse: Zeit in Stunden. Versuch vom 25. Juni 1953.



Graf 8. Změny osmotického tlaku (ot) buněčné šťávy a vzestup průměrného vodního deficitu při umělém vadnutí, obojí v procentech počáteční hodnoty. Pokus proveden 17. října 1953.

Veränderungen des osmotischen Druckes (ot) des Zellsaftes und der Aufstieg der durchschnittlichen Wasserdefizite beim künstlichen Welken der Zuckerrübenblätter, alles in % des Anfangswertes. X-Achse: Zeit in Stunden. Versuch vom 17. Oktober 1953.

Stejný průběh změn osmotického tlaku buněčné šťávy jsem zjistil také při umělém vadnutí nadzemních částí rostlin pohanky (*Fagopyrum sagittatum* Gilib.) a listů kleny (*Acer pseudoplatanus* L.).

Popsaný průběh změn, zvláště nečekaný pokles osmotického tlaku buněčné šťávy, bylo by možno vykládat podobně jako předpokládá Laissné 1939 a po něm Gasser 1942, že při vzniku vodního deficitu funguje v rostlině určitý regulativní děj, kterým je aktivně snižován osmotický tlak ihned po dosažení prvního maxima, které vzniklo rychlým zkoncentrováním buněčné šťávy při intenzivní transpiraci a celkové pasivní vodní bilanci listu. Tento regulativní děj, pakliže bychom si jej vykládali jako účelnou přizpůsobivou a obrannou reakci živé buňky na nežádoucí nadměrný vodní deficit, vyvolaný nepříznivými vnějšími podmínkami, musil by směřovat především k zachování pokud možno nízkého deficitu difusního tlaku vody v protoplasmě a nikoliv k udržení hlavně nízké koncentrace buněčné šťávy. Jinými slovy: Při účelném aktivním přizpůsobivém ději nesmelo by zachování pokud možno nízkého osmotického tlaku buněčné šťávy být vykupováno dehydratací některé protoplasmatické struktury, která je pro život bezpochyby důležitější, jak by tomu bylo v případě ředění vakuolární šťávy vodou, uvolňovanou z protoplasmy při takové účelné obranné reakci. Z uvedeného vyplývá, že představa aktivního uvolňování vázané vody z protoplasmy ve prospěch vakuol jako regulativního děje je nepravděpodobná a fyziologicky neúčelná.

Bylo by ovšem možné, že snížení osmotického tlaku není prováděno zředováním buněčné šťávy přísunem vody, nýbrž naopak zmenšením absolutního množství osmoticky účinných látek v ní rozpuštěných, na př. jejich kondensací. Abych se přesvědčil o tom, zda při vadnutí neprobíhají takové pochody, které by snižovaly osmotický tlak buněčné šťávy tímto způsobem, prováděli jsme kvantitativní analýsy nejdůležitějších osmoticky se uplatňujících chemických složek, rozpuštěných v buněčné šťávě. Stanovili jsme tak ve šťávách obsah redukujících monosacharidů, sacharosy, organických kyselin a elektrolytů vůbec (t. j. hlavně solí). Koncentrace těchto složek, přepočtené na atmo-

sféry, vystihovaly velmi dobře naprostou většinu osmoticky působivých látek ve šťávě, protože jejich součty odpovídaly většinou více než 90 % kryoskopicky zjištěného osmotického tlaku. Nutno zde znovu podotknout, že jde o theoretické výpočty osmotického tlaku z analytické koncentrace, získané za zjednodušujících předpokladů. Přesto však nás tyto součty osmotických koncentrací opravňují k tomu, abychom zjištěné výsledky považovali za spolehlivé a vhodné k tomu, abychom v jejich možných relativních změnách mohli spatřovat odraz chemických pochodů, které by se mohly uplatňovat při vytváření změn osmotických poměrů v buňkách listových pletiv při vadnutí.

Změny v analytických koncentracích jsem vyjadřoval také v procentech, jimiž se tyto jednotlivé složky podílejí na celkovém osmotickém tlaku, odpovídajícím součtu koncentrací vyjádřených v atmosférách. Tento procentuální podíl jednotlivých analysovaných složek se sice v průběhu vadnutí měnil, tyto změny byly však velmi malé. Tato skutečnost byla důležitá hlavně u metabolátů, jejichž kvantitativní změny by mohly být nejspíše „podezírány“ z odpovědnosti za problematické snížení osmotického tlaku buněčné šťávy,

Tabulka 2.

Ukázka výsledků analys buněčné šťávy z listů cukrovky při umělém vadnutí
 Pokus č. 4, proveden 25. 6. 1953.

Pořad. číslo	Vodní deficit %	Osmot. tlak atm.	Fáze změn o. t.	V procentech vyjádřený podíl na kryoskopicky zjištěném osmotickém tlaku				Součet v % osmot. tlaku
				mono- sacha- ridy	sacha- rosa	kyseliny	elektro- lyty	
1	0,0	7,83	O	7,5	1,6	17,3	68,5	94,9
2	0,0							
3	0,0							
4	0,9	8,01	M	9,5	1,0	11,8	71,5	93,8
5	1,4	8,19		7,1	0,7	15,2	72,0	95,5
6	1,8	8,43		10,5	2,1	14,9	62,5	90,0
7	2,4	8,91		8,2	2,0	16,2	64,0	90,4
8	3,8	8,07		7,9	1,6	14,9	66,5	90,9
9	4,1	8,53	m	8,5	1,3	17,8	65,4	93,0
10	4,5	8,37		9,3	0,9	14,0	64,5	88,7
11	4,9	8,01		6,5	0,8	14,0	73,2	94,5
12	5,5	7,95		6,3	0,8	18,8	72,0	97,9
13	6,0	8,43		7,6	0,7	16,1	69,5	93,9
14	6,8	8,31		5,3	0,4	18,5	68,0	92,2
15	7,4	8,49		7,5	0,9	19,6	67,5	95,5
16	8,2	8,49	7,9	1,4	17,6	67,5	94,4	
17	9,8	8,91	V	7,7	1,0	17,3	69,0	95,0
18	9,9	9,64		4,8	1,3	17,2	68,0	91,3
19	12,9	9,88		4,9	0,9	15,8	68,3	89,9
20	17,6	12,04		3,6	1,3	14,0	73,3	91,9
21	20,6	10,12		4,7	1,7	14,8	76,0	97,2

způsobené biochemickými pochody. Změny, zjištěné u relativních osmotických koncentrací důležitých složek nestačí na vysvětlení pozorovaných změn osmotického tlaku při vadnutí. Nutno přitom znovu zdůraznit, že součty analytických koncentrací, vyjádřených v atmosférách, probíhaly naprosto souběžně se změnami osmotického tlaku buněčné šťávy, zjišťovaného kryoskopicky. Tak na př. největší relativní změny osmotické koncentrace monosacharidů činily při jednom pokusu v rozmezí poklesu osmotického tlaku z prvního maxima do prvního minima jen 3 % celkového osmotického tlaku, zatím co tento pokles odpovídá 13 % tohoto tlaku. U ostatních chemických složek šťávy mluvily tyto výsledky stejně a ještě zřetelněji o tom, že pozorované poklesy osmotického tlaku buněčné šťávy nejsou způsobovány změnami koncentrace některé osmotické složky roztoku.

Z velkého počtu chemických analys tedy vyplynulo, že změny v osmotickém tlaku buněčné šťávy v průběhu vadnutí, zvláště pozorovaný pokles, nemohou být způsobeny žádným regulativním fyziologickým dějem, který by měnil absolutní množství některé osmotické složky buněčné šťávy, nýbrž že jsou způsobeny skutečným ředěním šťávy přísunem vody. O otázce možnosti aktivního uvolňování vázané vody jako přízpusobivé účelné reakce živé rostlinné buňky jsme hovořili a označili jsme je v podstatě za biologicky neúčelné a tedy nepravděpodobné.

Abychom tedy vysvětlili všechny pozorované jevy pokud možno jednotným, biologicky a fyzikálně chemicky správným výkladem, musíme obrátit svou pozornost na difusní poměry vody v buňkách. Představa o vyrovnávání vodních poměrů a přesunech vody v buňce a jejím prostředí, založená na pojmech difusního tlaku vody, ukázala se velmi vhodná pro jednotný výklad vodního režimu buňky i celé rostliny i tam, kde pojem osmotického tlaku, který je pro nás nyní jen fyzikální veličinou, vystihující jeden případ difuze vody, nedostačoval a byl příliš úzký.

Dříve než uvedu výklad změn osmotického tlaku buněčné šťávy na základě difusního vyrovnávání, nutno se zastavit poněkud u otázky cytologického původu t. zv. buněčné šťávy tak, jak ji získáváme z usmrcených listových pletiv.

Problém, jak získat z rostlinného pletiva vakuolární šťávu jeho buněk, není dosud jasně rozřešen. Phillis a Mason 1937 tvrdí, že skutečnou vakuolární šťávu získali z listů bavlníku tlakem z živého pletiva. Byla téměř bezbarvá, neutrální reakce, měla nízký osmotický tlak a autoři o ní předpokládají, že vytekla z vakuol trhlinami v protoplasmě, způsobenými tlakem. Rostlinné pletivo usmrcujeme, abychom zvýšili permeabilitu cytoplasmy pro látky ve šťávě rozpuštěné. Po usmrcení nízkou teplotou, které je poměrně nejšetnější, dostali Phillis a Mason 1937 další frakci rostlinné šťávy. U bavlníku byla hnědá, kyselé reakce. Šťávu obdobných vlastností získáme z rostlin také po usmrcení jinými prostředky, na příklad teplotou 100 °C, t. j. varem na vodní lázni. Chibnall 1923 získával vakuolární šťávu ponořením rostlinného materiálu do éteru, který způsobí výstup vakuolární šťávy z buněk, aniž je protoplasma vážně porušena, a pak odsáním na Büchnerově nálevce.

Usmrcení pletiva je spojeno s různou denaturací protoplasmatických bílkovin. Spolu s ní a jako její následek dojde v buňkách bezpochyby k mnoha chemickým změnám, takže výsledkem usmrcení není jen zvýšení permeability cytoplasmy, nýbrž také změna složení šťávy, kterou pak můžeme tlakem

z pletiva získat. Není však pochyby, že hlavním obsahem takto získané šťávy je šťáva vakuolární. Kromě ní obsahuje „buněčná šťáva“ ty podíly volné vody, která — ač není na protoplasmu přímo vázána — je v plasmatických strukturách uzavřena. Strukturální nehomogenita protoplasmu sama zaručuje, že volná, t. j. roztoková voda není omezena jen na morfologicky jasné odlišené vakuoly, nýbrž že jako vehikulum, surovina i produkt většiny důležitých biochemických pochodů je rozložena po celém prostoru buňky. Okunecov, Levcova a Tarasova 1952 zjistili metodou Dumanského, že hypertonický roztok sacharosy odnímá vodu živému rostlinnému pletivu frakcionovaně. Výsledky svědčí o následujících poměrech: Existuje celá stupnice „vázanosti“ vody, existuje celá stupnice dostupnosti buněčné vody zvenčí. Jejimi stupni jsou tvořeny frakce. Tyto frakce nelze hrubými metodami získat odděleně ve větším množství; můžeme dostat jenom skupiny frakcí. Methodiky můžeme proto posuzovat především jen podle toho, do jaké míry jsou jejich výsledky reprodukovatelné, do jaké míry dostaneme po každé totožnou skupinu frakcí. Šťávu, získanou z pletiva určitým postupem, nemůžeme podle našich dosavadních znalostí označit přesným a jednoznačným názvem podle jejich cytologického původu. Způsob, jakým šťávu získáme, je do značné míry ukazatelem její pohyblivosti, vázanosti a dostupnosti.

Buněčná šťáva, získaná z pletiva usmrceného při 100 °C, obsahuje ty podíly buněčné vody, které jsou nejvolnější a nepohyblivější. Obsahuje především vakuolární šťávu, dále obsah vodivých elementů cévních, veškerou roztokovou vodu, ať už je uzavřena v některé protoplasmatické struktuře nebo přímo v morfologicky rozlišených vakuolách. Relativní homogenita této šťávy, dosvědčená okolností, že při lisování mění zvýšení tlaku nad určité minimum osmotický tlak vytékající šťávy jen velmi nepatrně, svědčí o relativně velmi jednotném jejím cytologickém původu. Tento původ je určován především způsobem usmrcení a jen v nepatrné míře tlakem při lisování. Usmrcení pletiva vysokou teplotou, které je bezpochyby poněkud drastické, zaručuje, že buněčná šťáva představuje po každé více méně totožný podíl buněčné vody. Je to podíl nepohyblivější, který je, jak vysvitne z dalšího rozboru zjištěných faktů, odrazem aktuální bilance buňky, resp. pletiva. Rovnovážné poměry mezi tímto podílem vody a vodou, vázanou pevněji v protoplasmatických strukturách, určují také zásobení žijící protoplasmu vodou při všech jejích fyziologických funkcích.

VI. Výklad změn osmotického tlaku buněčné šťávy na základě difusního vyrovnávání

V diskusi o možných příčinách pozorovaných změn osmotického tlaku buněčné šťávy při vzniku vodního deficitu jsme došli k závěru, že výklad popsanych jevů nutno hledat v pochodech difusních. Podrobná kvantitativní analýza zjištěných změn vedla k následujícímu jejich vysvětlení, které objasňuje hlavní fyzikálně chemickou stránku změn při vodním deficitu:

Na počátku vadnutí způsobuje ztráta vody strmý vzestup osmotického tlaku buněčné šťávy proto, že je to právě buněčná šťáva, která obsahuje nejvolnější a nepohyblivější podíl v buňkách a na její úkor se děje výdej z listu do prostředí. Intenzita vzestupu osmotického tlaku, vyjádřená sklonem tečny křivky ve zkoumaném bodě křivky, je na počátku vzestupu zřetelně

nižší než bezprostředně později, jak je zřetelně vidět na křivce grafu 6 a 7. Je to zdánlivě protismyslné, uvědomíme-li si, že intenzita ztráty vody naopak s postupujícím časem je menší. Tato okolnost svědčí o tom, že výdej vody v tomto nejprvnějším údobí vzniku vodního deficitu se neděje jen na účet vakuolární šťávy, nýbrž že vodu pro výdej dodávají z počátku podstatnější měrou také jiné části buňky. Právě na počátku vzniku vodního deficitu je naprosto samozřejmé, že první ztrácejí vodu ty části buněk, které hraničí se zevním prostředím buňky, po případě se zevním prostředím celého listu. Jsou to blány buněčné a nástěnné cytoplasmatické vrstvy, tedy části periferní. Později difuze z vakuolární šťávy do těchto periferních buněčných částí způsobuje, že voda pletivem do prostředí vydávaná je vlastně již vodou, pocházející z mobilního podílu buněčné vody, obsaženého především ve vakuolách. Proto nastává brzy silné zvyšování osmotického tlaku buněčné šťávy jako následek jejího zahušťování ztrátou vody.

Zde je nutné upozornit na to, že myslíme při všech těchto úvahách, řekl bych, statisticky. Proto je pro naši úvahu celkem lhostejné, je-li prostředím buňky, do něhož při vodním deficitu každá buňka dříve nebo později vodu ztrácí, přímo vnitřní (intercelulární) nebo vnější prostředí nebo jenom okolní buňky pletiva. Ztráta vody se v každé buňce děje od periferie do středu. Protože buněčná šťáva, vylisovaná z celého listu, je směsí všech buněčných šťáv z jednotlivých buněk, jsme oprávněni statisticky usuzovat podle těchto průměrných vzorků buněčné šťávy celého pletiva na převládající pochody ve všech jeho jednotlivých buňkách. Rekonstruujeme si podle nich děje v jakési průměrné buňce všech listových pletiv.

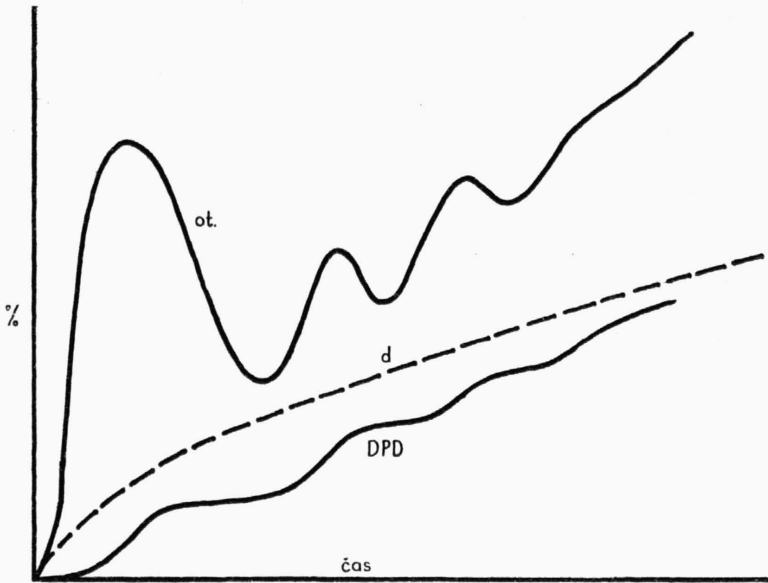
Po této první fázi následuje nejprudší vzestup osmotické koncentrace buněčné šťávy, který, jak jsem už řekl, svědčí o tom, že naprostá většina současné vydávané vody jde na úkor těch podílů vody, které jsou obsaženy v buněčné šťávě. Za teoretického předpokladu, že prakticky veškerá voda listem v této fázi vadnutí vydávaná je tohoto původu, můžeme z maximální intenzity vzestupu osmotického tlaku buněčné šťávy a současné intenzity výdeje vody z celého listu vypočítat, kolika procentům veškeré vody v rostlině odpovídá onen podíl mobilní vody, který je obsažen především ve vakuolách, po případě uzavřen v cytoplasmě. Procentuální podíl této vody ve veškeré vodě v rostlině obsažené je roven stonásobku podílu mezi současnou intenzitou ztráty vody výdejem do prostředí a mezi maximální intenzitou vzestupu osmotického tlaku buněčné šťávy. Tento výpočet zanedbává ovšem ono množství vody, které se do buněčné šťávy dostává současnou difuzí z podílu „vázané“ vody z protoplazmy, jak o tom ihned budeme hovořit. Proto počítáme s maximální pozorovanou intenzitou vzestupu osmotického tlaku buněčné šťávy, která nám zaručuje, že chyby touto okolností způsobené jsou relativně nejmenší. Z křivek, zjištěných při pokusu č. 4 v červnu (1953) bylo vypočítáno, že v okamžiku maximálního vzestupu osmotického tlaku buněčné šťávy bylo této „volné“ vody 16,4 % veškeré vody v rostlině. Připočteme-li k této hodnotě ještě necelá 2 % vody, která do tohoto okamžiku list od počátku umělého vadnutí ztratil (a která jsou z větší části stejného cytologického původu), zjistíme, že listy cukrovky obsahovaly v příslušné fázi individuálního vývoje průměrně asi 18 % veškeré vody v tom podílu, který my jmenujeme buněčná šťáva. V říjnu (1952) byla tato hodnota u listů středního vývojového stáří plně nassátých asi 22 %.

Popsaným prvním vzestupem osmotického tlaku buněčné šťávy vznikl a stále se zvyšoval spád difusního tlaku mezi vodou, vázanou na protoplasmatických strukturách, a mezi vodou, tvořící roztoky buněčné šťávy. Při tom předpokládáme, že tento spád na počátku pokusu buď vůbec neexistoval nebo byl díky předchozímu vyrovnání resp. nasycení malý, po případě — podle sekreční hypotézy — dokonce opačného směru. Tento difusní spád, úměrný rozdílu deficitu difusního tlaku vody v obou prostředích, je podmínkou pro vznik difusního proudu vody, v našem případě difuze vody z protoplasmatických struktur do vakuolárních roztoků. Intenzita této difuze je s fyzikálně chemického hlediska úměrná při konstantní styčné ploše obou prostředí velikosti gradientu difusního tlaku na tomto rozhraní. Protože postupující difusí se tento gradient mění a protože zjištěná osmotická hodnota buněčné šťávy je průměrnou její hodnotou a neodpovídá přímo deficitu difusního tlaku v té vrstvě šťávy, která přiléhá k rozhraní obou prostředí, není intenzita difuze z jednoho prostředí do druhého úměrná přímo rozdílu deficitů difusního tlaku. Uvažujeme-li o obou prostředích jako o celcích, je celková aktuální intenzita difuze značně opožděna a zmírněna proti vzestupu difusního spádu, odvozeného ze změn osmotického tlaku buněčné šťávy.

Jakmile se ustálí plynulý difusní spád od nejnvtěnějších částí protoplasm, které jsou dosud vodou nejvíce nasyceny, t. j. jeví nejmenší deficit difusního tlaku vody, až k periferním částem buněk, kde je tento deficit z celé buňky největší, tehdy může intenzita celkové difuze dosáhnout maximální hodnoty. Ještě dříve než je dosaženo této maximální intenzity difuze, dostoupí její intenzita takové hodnoty, jež se rovná současnému výdeji vody rostlinou do prostředí. Tohoto vyrovnání obou pochodů, t. j. přísunu vody do buněčné šťávy i jejího výdeje z ní, se dosáhne při jinak stejných difusních poměrech tím dříve, čím je současný výdej vody menší. Toto vyrovnání je tedy urychleno snížením výdeje vody, t. j. na př. nástupem lineární větve ztrátové křivky vadnoucí rostliny. Toto vyrovnání není však snížením výdeje vody podmíněno. Toto vyrovnání a následující převýšení výdeje vody popsanou difusí vody z protoplasmy do buněčné šťávy po difusním spádu nastane i tehdy, když intenzita výdeje vody je více méně konstantní, jak dokázaly pokusy listy cukrovky předem vodou nasycenými.

Okamžik, kdy intenzita popsané difuze dosáhne intenzity současného výdeje vody, je okamžikem, v němž osmotický tlak buněčné šťávy dosáhl svého prvního maxima (M). Protože intenzita difuze dále stoupá, neboť ještě nedosáhla své maximální hodnoty, a intenzita výdeje vody je buď konstantní nebo dokonce klesá, nastává od této chvíle pokles osmotického tlaku buněčné šťávy: výdej vody na úkor vody v buněčné šťávě je nyní menší než její přesun difusí z protoplasmy do roztoků tuto šťávu tvořících. Buněčná šťáva se zředuje, její osmotický tlak klesá, intenzivní difuze pokračuje a dosahuje svého maxima. Se snižováním osmotického tlaku se snižuje také průměrný difusní spád. S určitým časovým zpožděním snižují se také difusní mikrogradienty na rozhraní obou prostředí a v obou prostředích, což má za následek snížení intenzity difusního proudu a tím snížení celkové difuze. Upozorňuji zde znovu, že také tato představa o jednotném difusním proudu je představou zjednodušující skutečné děje, které v jednotlivostech probíhají přirozeně mnohem složitěji nejen z důvodů fyzikálně chemických, nýbrž hlavně z důvodů fyziologických. Vcelku možno však tyto děje charakterizovat uvedenou názornou představou, která vystihuje kvantitativně nejdůležitější děje.

Osmotický tlak buněčné šťávy klesá, jeho pokles se však zpomaluje. Děje se tak nejen proto, že se jeho snížením a zvýšením deficitu difusního tlaku vody v protoplasmatických strukturách snížily difusní spády, nýbrž také proto, že se na ředění buněčné šťávy touto difusí „vypotřebovaly“ také ty frakce, resp. ta skupina frakcí „vázané“ vody, které byly nejdostupnější. Okunco v e m a spolupracovníky zjištěná frakcionovanost při odnímání vody rostlinnému pletivu hypertoničným prostředím nás opravňuje k tomu, abychom se domnívali, že za daných podmínek již sníženého difusního gradientu jsou již tyto frakce „nejvolněji“ vázané vody vyčerpány. K uvolnění dalších podílů



Graf 9. Ideální schéma teoretického průběhu změn osmotického tlaku buněčné šťávy (ot), deficitu difusního tlaku vody, vázané v protoplasmatických strukturách (DPD) a vodního deficitu listu (d) při vadnutí. Vše v procentech počáteční hodnoty.

Ideales Schema des theoretischen Verlaufes der Veränderungen des osmotischen Druckes im Zellsaft (ot), des Diffusionsdruckdefizites des in protoplasmatischen Strukturen gebundenen Wassers (DPD) und des Wasserdefizites des Blattes (d) beim Welken. Alles in % des Anfangswertes.

vázané vody již pokleslý difusní spád nestačí. Osmotický tlak buněčné šťávy dosáhl svého prvního minima (m), v kterémžto bodě poklesla intenzita difuze na hodnotu odpovídající současné intenzitě výdeje vody rostlinou. Rostlina ztrácí vodu dále, difuze je již velmi malá, voda je z buněčné šťávy periferními částmi buněk stále odnímána, aniž je úměrně difusí nahrazována. Následkem toho začíná osmotický tlak buněčné šťávy znovu stoupat. S tímto vzestupem se znovu zvyšuje difusní gradient mezi vodou v protoplasmě a vodou v buněčné šťávě, znovu se zvyšuje intenzita difuze. Tentokrát je z protoplasmu uvolňována další frakce vázané vody, která ke svému uvolnění potřebuje větší rozdíl difusního tlaku, než jaký mezi oběma prostředními existoval v okamžiku,

kdy první dostupný podíl protoplasmatické vody byl už vyčerpán. Tohoto potřebného difusního spádu je nyní dosaženo, intenzita difuze stoupá, až posléze znovu převýší současnou ztrátu vody: je dosaženo druhého maxima osmotického tlaku buněčné šťávy. Znovu nastává ze stejných příčin jeho pokles a celý děj se opakuje, tentokrát při difuzi další uvolněné frakce vody, vázané v protoplasmě.

Některé části křivek průběhu změn osmotického tlaku buněčné šťávy při vadnutí listů cukrovky nasvědčují tomu, že existuje několik takových výkyvů změn osmotického tlaku. O tom, jaká je kvantitativní stránka těchto sekundárních vzestupů a poklesů, nedovoluje dosavadní materiál přesnější představu. Byly rovněž pozorovány druhotné poklesy, roztažené na dlouhý časový úsek, avšak řídké rozmístění vzorků v pozdějších částech časového průběhu nedovoluje činit žádné podrobnější závěry.

Celková tendence změn osmotického tlaku buněčné šťávy při ztrátě vody je přirozeně vzestupná, třebaže je provázena dočasnými poklesy. Rostlina, v našem případě list cukrovky, stále ztrácí vodu, vzrůstá její celkový vodní deficit a vzrůstá také vodní deficit jejich jednotlivých buněk a buněčných částí. Vzrůst vodního deficitu všech buněčných struktur není, jak bylo zjištěno, stejnoměrný. Neuvažujeme-li o hypotetickém aktivním sekrečním mechanismu mezi protoplasmou a vakuolami, je jasné, že ani minima osmotického tlaku buněčné šťávy, vyjádřeného v procentech přírůstku počáteční hodnoty, nemohou poklesnout pod křivku celkového vodního deficitu, vyjádřeného rovněž v procentech původního obsahu vody v rostlině. (Nemůžeme ovšem předem popírat existenci fyziologicky podmíněných opačných difusních spádů.) Některá primární minima našich křivek, jako na př. na grafu 8 klesají pod ztrátovou křivku. Mám za to, že při výkladu tohoto zjevu nemusíme sahat k hypotetickým negativním difusním spádům mezi protoplasmou a vakuolami. Můžeme je snadno a pravděpodobně vysvětlit tím, že jsme neprávem předpokládali existenci rovnováhy difusních tlaků vody v obou prostředích na počátku pokusu. Tento malý počáteční spád, který byl v některých případech zřejmě způsoben tím, že listy cukrovky ještě před prvním zvážením na počátku pokusu dosáhly po odříznutí z rostliny určitého vodního deficitu, což při velmi intenzivní počáteční transpiraci posune na grafickém znázornění začátky obou křivek vůči sobě navzájem. A toto malé posunutí počátku křivek způsobí při počátečním strmém vzestupu silně jejich celkové posunutí, které způsobí, že se minimum osmotického tlaku octne nad ztrátovou křivkou. Tento výklad případů, kdy primární pokles osmotického tlaku buněčné šťávy leží níže než současný, rovněž v procentech vyjádřený stav vodního deficitu, je nasnadě a je pravděpodobnější, než použití některé hypotese, pro kterou chybějí spolehlivé důkazy.

Můžeme se domnívat, že při popsání pochodech v buňce při vadnutí mění se také permeabilita cytoplasmy pro vodu a tím i rychlost difusního vyrovnávání, nikoliv však jeho směr a celkový charakter.

V této kapitole vylíčený výklad změn osmotického tlaku buněčné šťávy při vadnutí rostliny, spojený s výkladem změn vodních poměrů v buňkách, je založen na některých zákonitostech fyzikálně chemických. Tento výklad vystihuje tedy jen jednu fyzikálně chemickou stránku těchto jevů. Domnívám se o ní — a myslím právem — že je v tomto případě stránkou kvantitativně nejdůležitější. Důležité a zajisté i komplikované jsou bezpochyby i změny

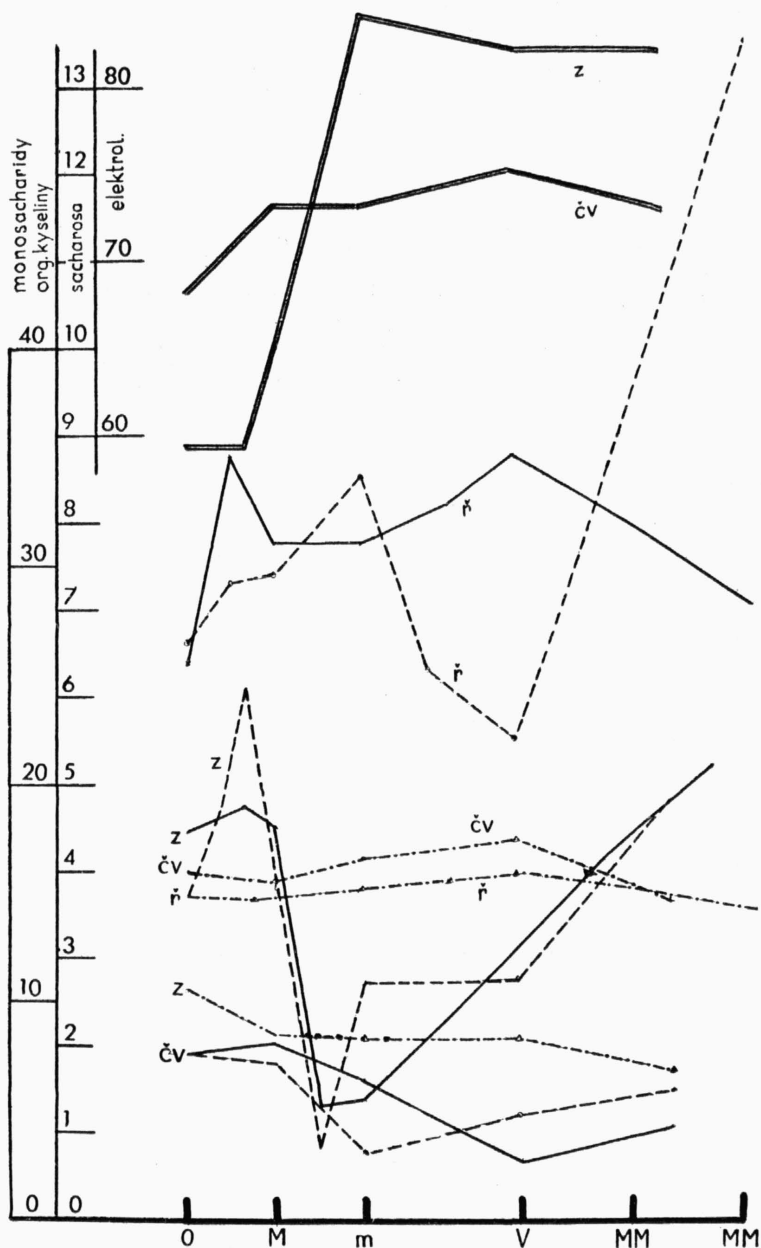
koloidně chemické, navozené porušením rovnovážných stavů v koacervátových systémech protoplasmatických. Je ovšem samozřejmé, že popsané změny, spojené s dehydratací protoplasmy, jsou provázeny důležitými změnami fyziologickými, které nazpět nepochybně rovněž ovlivňují vodní poměry jednotlivých buněčných struktur. A byla to právě ta okolnost, že se všemi těmito změnami jsou bezpochyby úzce svázány také změny v nejdůležitějších fyziologických funkcích buněk i celého rostlinného organismu, která mne vedla ke sledování časového průběhu vodního deficitu rostlin. Logickým pokračováním této práce budou sledování změn v těchto fyziologických funkcích v závislosti na změnách dosud pozorovaných.

VII. Změny v chemických vlastnostech buněčné šťávy

Průměrné změny v koncentracích osmoticky nejdůležitějších složek buněčné šťávy v jednotlivých fázích vadnutí v závislosti na změnách celkového osmotického tlaku buněčné šťávy jsou v grafu 10 vyjádřeny v procentech atmosfér, jimiž se každá složka podílí na celkovém osmotickém tlaku této šťávy. Na vodorovné ose tohoto grafu jsou fáze vadnutí, označené podle průběhu osmotického tlaku týmiž písmenami jako v textu kapitoly VI. Na ose y je koncentrace v procentech celkového osmotického tlaku šťávy. Průběh změn koncentrací každé ze čtyř hlavních chemických složek je zastoupen třemi křivkami z pokusů ve třech různých vývojových fázích cukrovky: v červnu (1953), na začátku září (1953) a na konci října (1952). Rozdíly mezi křivkami změn téže složky v různých obdobích roku charakterisují nejen změny v kvantitativním složení buněčné šťávy, nýbrž i změny v reakci na průběh umělého vodního deficitu. Každý bod tohoto grafu je průměrnou hodnotou ze dvou, často z více analys s příslušnými paralelními kontrolními stanoveními.

Z těchto křivek průměrných změn vyplývá, že celkově při primárním vzestupu osmotického tlaku buněčné šťávy stoupá podíl redukujících monosacharidů právě tak jako podíl sacharosy. Při prvním poklesu osmotického tlaku kolem jeho primárního minima poklesá podíl sacharosy a dosahuje svého minima buď zároveň s minimem osmotického tlaku nebo (v říjnovém pokuse) nastává pokles až po minimu osmotického tlaku. Po dosažení minima podíl sacharosy při dalším celkovém vzestupu osmotického tlaku šťávy vzrůstá. Redukující monosacharidy klesají ze svého maxima, shodného s maximem osmotického tlaku do minima, shodného buď s minimem osmotického tlaku nebo až s jeho vzestupem (V). Percentuální podíl kyselin v celkovém osmotickém tlaku buněčné šťávy jeví mírný pokles, shodný s primárním maximem osmotického tlaku, při jeho druhém vzestupu mírně stoupá i podíl organických kyselin, který pak při dalším vzestupu osmotického tlaku opět klesá.

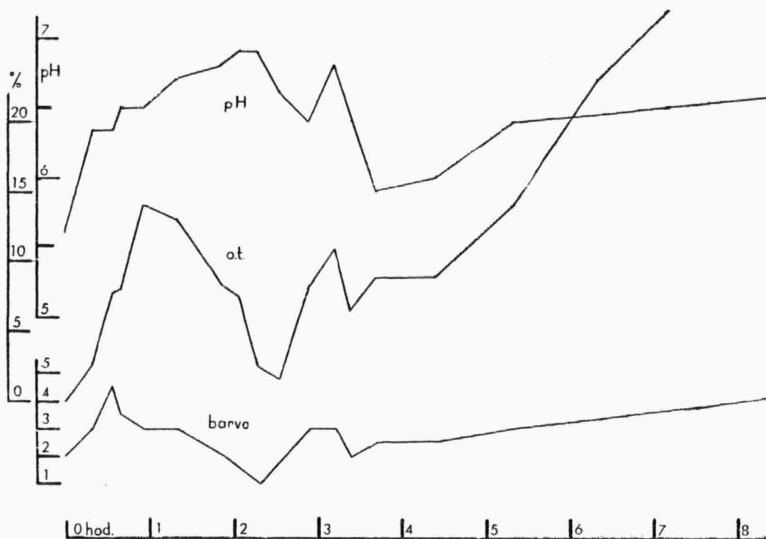
Výsledky změn osmotických koncentrací uvedených látek obsažených v buněčné šťávě, jsou dosti nejednotné, takže je nelze ani jednotným způsobem vyložit. Možno říci, že při primární koncentraci buněčné šťávy nastává všeobecně zvýšení podílu redukujících monosacharidů a sacharosy a naopak pokles osmotického tlaku buněčné šťávy při jejím ředění difusní vody z protoplasmy je spojen obvykle s poklesem jejich podílu. Zhruba opačně je tomu u organických kyselin. Osmotický podíl elektrolytů jako celku stoupá více méně bez ohledu na změny osmotického tlaku, největší vzestup se shoduje s primárním výkyvem osmotického tlaku šťávy.



Graf 10. Graf změn v procentuálních podílech hlavních osmoticky se uplatňujících chemických složek na celkovém osmotickém tlaku buněčné šťávy. Na ose x: O: počátek vadnutí; M: první maximum; m: první minimum; V: vyrovnání s prvním maximem; MM: další vzestup osmotického tlaku buněčné šťávy; čv: červen; z: září; ř: říjen. Plná čára: monosaccharidy; čárkovaně: sacharosa; čerchovaně: organické kyseliny; dvojitě: elektrolyty. Listy cukrovky.

Graf 10. Graphische Darstellung des Prozentanteils der osmotisch wirksamen chemischen Komponenten an dem gesamten osmotischen Druck des Zellsaftes. Auf der X-Achse: O: Anfang des Welkens; osmotischer Druck: M: erstes Maximum; m: erstes Minimum; V: Ausgleich mit dem ersten Maximum; MM: weiterer Aufstieg des osmotischen Druckes. čv: Juni, z: September, ř: Oktober. Ausgezogen: Monosaccharide, gestrichelt: Saccharose; strichpunktirt: organische Säuren; Doppellinie: Elektrolyte, Zuckerrübenblätter.

Změny během individuálního vývoje cukrovky: Celkové procento podílu cukrů s vývinem listů zřetelně stoupá, v září proti červnu více na než dvojnásobek (červen: 9,4 %, září: 21,5 %), od září do října asi o polovinu (říjen: 32,1 %). Podíl kyselin byl v září nižší než v červnu, v říjnu dosahuje zhruba červnové hodnoty. Podíl všech elektrolytů klesl na podzim proti červnu o 10 %. Při ontogenesi rostlin cukrovky přibývá v prvním vegetačním období podíl všech metabolátů v buněčné šťávě na úkor klesajícího podílu elektrolytů.



Graf 11. Změny pH a barvy buněčné šťávy z listů cukrovky v souvislosti se změnami osmotického tlaku při časovém průběhu vadnutí. Osa x: čas.

Veränderungen von pH und Farbe (barva) des Zellsaftes im Zusammenhang mit den Veränderungen des osmotischen Druckes (ot) im Verlauf des Welkens. X-Achse: Zeit in Stunden.

Zjišťoval jsem rovněž změny v koncentraci vodíkových iontů v závislosti na změnách osmotického tlaku na celkové ztrátě vody při vadnutí listu cukrovky. Výsledky jsou graficky znázorněny na grafu 11. Při vzestupu osmotického tlaku šťávy na počátku vadnutí klesá její acidita. Při pokusu v červnu, jehož výsledky reprodukuje tento graf, stoupl pH z původních 5,4 až na 6,8 v době nejstrmějšího poklesu osmotického tlaku následkem silného zředování vodou, difundující z protoplasmatických struktur. Při největším poklesu osmotického tlaku nastává opět zřetelný pokles pH, přerušovaný jen přechodnými druhotnými vzestupy, shodnými s kolísáním osmotického tlaku šťávy. Vzestup osmotického tlaku je po každé spojen s poklesem koncentrace vodí-

kových iontů (se vzestupem pH). Při pozdějším již pravidelnějším vzestupu osmotického tlaku šťáv po dlouhé době vadnutí bylo pH šťávy téměř neutrální (v našem červenovém pokusu: 6,9). Šťáva z podzimního pokusu byla na počátku vadnutí zásaditější a rozdíly pH v průběhu vadnutí byly nevýrazné.

Z pokusů vyplývá, že původní kyselá reakce buněčné šťávy klesá až k hodnotě téměř neutrální (pH 6,8), která se shoduje časově s primárním minimem osmotického tlaku. Pak následuje pokles pH, dočasně přerušeny vzestupem při přechodném vzestupu osmotického tlaku. Nápadná je shoda poklesu koncentrace vodíkových iontů (vzestupu pH) s předpokládanou intenzitou difuze vody z protoplazmy do buněčné šťávy. Změny aktuální acidity jsou v pravém protikladu se změnami acidity titrační, která vystihuje obsah organických kyselin. Změny koncentrace vodíkových iontů v buněčné šťávě souvisí zřejmě také se změnami chemismu při dehydrataci plazmy. Difuze tuto dehydrataci způsobující je podle našich pozorování spojena se snižováním koncentrace vodíkových iontů v buněčné šťávě.

Sledoval jsem rovněž změny v barvě buněčné šťávy při stoupajícím vodním deficitu. Na grafu 11 jsou znázorněny změny barevného odstínu šťávy v pětičlenné stupnici (viz metodiky). Původní velmi světle hnědá barva šťávy při vadnutí, t. j. při koncentrování buněčné šťávy, rychle tmavne a nejtemnějšího odstínu dosahuje ještě před dosažením největšího zkoncentrování buněčné šťávy, před prvním maximem osmotického tlaku. Pak nastává postupně zesvětlování, které je pak paralelní se snižováním osmotického tlaku. Nejsvětlejší je šťáva s minimálním osmotickým tlakem, tedy nejzředěnější. Důležitá je ta okolnost, že tato šťáva při největším poklesu osmotického tlaku je dokonce světlejší, než šťáva na počátku vadnutí. V dalším průběhu sledují změny barvy šťávy vzestupy a poklesy jejího osmotického tlaku. Tyto skutečnosti potvrzují plně výklad změn osmotických hodnot uvedený v minulé kapitole.

Ta místa křivky, kde změny barvy nesledují přímo změny osmotického tlaku (tedy koncentrace) vysvětlují takto: Voda z buněčné šťávy prochází dříve než opustí buňku, v neustálém difusním proudu, způsobeném difusním spádem mezi periferními buněčnými částmi a vakuolárním roztokem, nástěnnými cytoplasmatickými vrstvičkami a blánami buněčnými. Tento difusní proud, který neustále doplňuje vodní zásobu periferních částí buněk, netýká se jen vody jako čistého rozpustidla, nýbrž strhává s sebou také některé látky, v našem případě na př. barviva, která se tímto způsobem dostávají do těchto cytoplasmatických nebo buněčných blan, kde jsou adsorbovány. S postupující ztrátou vody zmenšoval se také absolutní obsah hnědých barviv v buněčné šťávě uvedeným způsobem. To způsobilo, že při zředění šťávy vodou, difundující z protoplazmy, až na minimální osmotický tlak, byl relativní obsah hnědých barviv nižší, než ve šťávě na začátku vadnutí. Tím se vysvětluje jak nejtmaší barva před dosažením maximálního osmotického tlaku, tak také světlejší barva šťávy při prvním minimu než na začátku pokusu.

VIII. Fysiologicko-ekologické důsledky zjištěných poměrů

Podrobné kvantitativní porovnání časových změn osmotického tlaku buněčné šťávy a celkového deficitu listu umožnilo nahlédnout do změn ve vodní bilanci částí buňky. Bylo zjištěno, že buněčná šťáva, získaná tlakem

z umrceného pletiva, představuje roztoky, které obsahují nejvolnější a nejpohyblivější podíl vodního obsahu buňky, že tento podíl vody reaguje nejrychleji a nejcitlivěji na okamžité změny vodní bilance buňky. Změny osmotického tlaku buněčné šťávy citlivě indukují změny v obsahu vody, z níž je nejdříve kryta ztráta vody. Výsledky ukázaly, jakým způsobem je tato volná voda spjata s vodou vázanou jakýmkoli způsobem v koloidní struktuře protoplasmatických částí, jakým způsobem, jakou rychlostí a s jakým zpožděním se uskutečňuje rovnováha difusního tlaku vody mezi těmito dvěma hlavními buněčnými částmi a jakým způsobem porušuje denní vodní deficit tuto rovnováhu. Nahlédli jsme do kvantitativních poměrů při znovuuastalování této rovnováhy. Relativní poměry mezi změnami osmotického tlaku a vzestupem celkového vodního deficitu umožnily přibližný výpočet podílu této volné mobilní vody v celkovém obsahu vody v listovém pletivu.

Z výsledků a jejich výkladu vyplývá, že průběh denního vodního deficitu, který je obvyklým jevem u většiny suchozemských bylin našeho klimatu, nevyvolává změny v nasycenosti všech buněčných struktur ani stejnou měrou ani současně. Z uvedeného vyplynulo, že osmotický tlak buněčné šťávy není v průběhu denního vodního deficitu přímým indikátorem deficitu difusního tlaku vody všech buněčných struktur, nýbrž že indikuje změny v deficitu difusního tlaku jen nejdostupnější roztokové frakce vody v rostlině. Jeho změny v průběhu denního vodního deficitu jsou výsledkem poměrně složité časové reakce částí buněk na pasivní vodní bilanci, která denní deficit vytváří. Aby osmotický tlak buněčné šťávy byl v každé chvíli přímým a okamžitým indikátorem nasycení celé buňky, všech jejích částí vodou, k tomu by bylo třeba, aby existovalo velmi rychle vyrovnávání difusních tlaků vody mezi všemi heterogenními částmi buňky. Toto vyrovnávání sice existuje, existuje dynamická rovnováha difusních tlaků vody mezi jednotlivými buněčnými částmi právě tak jako mezi buňkami navzájem, toto vyrovnávání je však poměrně pomalým časovým dějem. Tento velmi důležitý časový činitel se uplatňuje právě při vzniku a průběhu denního deficitu a způsobuje, že také reakce rostliny a jejích buněk na vznik vodního deficitu je dějem v čase. Způsobuje také, že při průběhu denního vodního deficitu není osmotický tlak buněčné šťávy přímým indikátorem nasycení protoplasmatických částí buněk vodou, nýbrž že obráží změny v deficitu difusního tlaku jen nejmobilnějšího podílu buněčné vody, jak už bylo řečeno.

Majíce na mysli tyto okolnosti musíme zdůraznit, že zjišťování osmotického tlaku buněčné šťávy, které je poměrně pohodlnou a velmi rozšířenou metodou zjišťování stavu vodních poměrů rostlin na stanovišti, není v tomto směru o nic horším nebo kusejším indikátorem těchto vodních poměrů než obdobné hodnoty, získané jiným postupem, na př. plasmolyticky. Všechny podobné postupy a jimi získané výsledky hovoří o vodních poměrech v protoplasmatických částech buněk, které nás z důvodů, uvedených již v úvodu této práce, nejvíce zajímají, jen za předpokladu maximálního vyrovnání difusních poměrů uvnitř buněk. Tato difusní rovnováha vody je, jak bylo zjištěno, vznikem a průběhem denního vodního deficitu porušována. Maximální vyrovnání difusních tlaků vody v buňkách i celých pletivech můžeme očekávat v ranních hodinách, kdy nejen že je po noční aktivní vodní bilanci anulován celkový vodní deficit z předešlého dne, nýbrž kdy také nejpravděpodobněji nastalo vyhlazení difusních spádů uvnitř buněk (i pletiv). V ranních hodinách je tedy osmotický tlak buněčné šťávy poměrně přímým

indikátorem stavu nasycení vodou všech buněčných částí, tehdy je také nejvhodnější doba pro odběr srovnávacích vzorků pro ekologické vystižení celkové reakce rostlin na stanovištní vlhkost. Platí to tím spíše, čím je denní intenzita transpirace vyšší a čím nižší je absolutní zásoba vody v příslušném orgánu.

Osmotické tlaky buněčné šťávy ze vzorků, odebíraných postupně v průběhu denního vodního deficitu na stanovišti, jsou důležitým indikátorem změn okamžité vodní bilance. Často se při nich objevuje dvojitá maximum osmotického tlaku, resp. polední přechodný jeho pokles, svědčící o analogických poměrech jako při umělém vadnutí. Vzestup osmotického tlaku buněčné šťávy během dne do přechodného maxima je tím strmější, čím je množství mobilní vody v buňce menší. Tehdy také dříve dojde k dehydrataci protoplazmy následkem difusního vyrovnávání. Je ovšem jasné, že v případech, kdy přechodný vodní deficit přerůstá následkem značného stanovištního sucha v trvalý vodní deficit, podávají osmotické hodnoty dobrý obraz o kvantitativní stránce tohoto deficitu. Také čím nižší je denní vodní deficit a čím pomalejší je jeho průběh, tím je osmotický tlak buněčné šťávy bezprostřednějším indikátorem stavu nasycení vodou také protoplasmatických struktur.

Zjištěné časové poměry změn osmotického tlaku buněčné šťávy při průběhu denního vodního deficitu rostlin umožňují správnou interpretaci výsledků při jejich použití jak v ekologické fyziologii, tak hlavně v ekologii.

Z á v ě r y

1. Přirozený denní vodní deficit rostlin, způsobovaný časovým denním průběhem činitele vnějšího prostředí, je dějem zvláště u kulturních rostlin obvyklým, probíhajícím v časové posloupnosti, a stejně tak reakce rostlin na něj je dějem v čase. V této práci byl sledován na různých rostlinách, především na řepě cukrovce.

2. Průběh přirozeného vodního deficitu je u cukrovky kvalitativně i kvantitativně podobný umělému vadnutí odříznuté části rostliny, i když se v přírodě děje v jiných vnějších podmínkách (stoupající teplota, klesající relativní vlhkost vzduchu, zvyšující se pohyb vzduchu a j.).

3. Tvar ztrátových křivek při vadnutí odříznutých částí rostlin (listů) závisí nejen ve své transpirační větvi na aktuálním stavu rostlin a aktuálních vnějších podmínkách, nýbrž ve své druhé, lineární větvi, jejíž sklonu je užíváno k druhové (resp. odrůdové) a vývojové charakteristice odolnosti rostliny vůči suchu, také na velikosti a rozložení difusních tlaků vody od centra k periferii (s hlediska vodního provozu). Jimi navozené difusní spády a proudy vody jsou zde činitelem silně se uplatňujícím.

4. Charakteristický průběh změn osmotického tlaku buněčné šťávy při vzniku vodního deficitu, v práci popsany, je vysvětlen kvalitativně i kvantitativně vznikem difusního spádu a průběhem difuze vody mezi vodou, vázanou v protoplasmatických koloidních strukturách, a mezi volnou mobilní vodou, jejíž podíl ve veškeré vodě v rostlině obsažené lze z křivek změn osmotického tlaku buněčné šťávy a ztrátových křivek vypočítat.

5. Difusní vyrovnávání mezi vodou protoplasmatickou a mobilní vodou buněčné šťávy, obsaženou hlavně ve vakuolách, má zřetelně časový charakter, je vznikem denního vodního deficitu silně ovlivňováno a za ním zřetelně opožděno. Průběh difusních pochodů poukazuje na frakcionovanost vody vázané v protoplasmě.

6. Mobilní buněčná voda, obsažená v buněčné šťávě, získané tlakem z usmrceného pletiva, je tím podílem vody v buňce, který je první na řadě při výdeji vody buňkou, tedy i při vzniku denního vodního deficitu. Změny osmotického tlaku buněčné šťávy jsou velmi citlivým indikátorem okamžitých změn vodní bilance buněk. V době před nástupem přirozeného denního vodního deficitu, který dosahuje u rostlin bez dostatečné vodní zásoby a se silnou transpirací značných hodnot, je následkem poměrně největšího vyrovnání difusních tlaků vody mezi jednotlivými buněčnými strukturami osmotický tlak buněčné šťávy také nepřímým indikátorem nasycení protoplasmatických buněčných částí vodou, tedy indikátorem hydratace těch struktur, v nichž se odehrávají důležité, o výši rostlinné produkce rozhodující fyziologické pochody.

7. Změny v kvantitativním složení buněčné šťávy v průběhu vzniku vodního deficitu, které podle podrobných analys nejsou příčinou pozorovaných změn osmotického tlaku buněčné šťávy, jsou spolu se změnami některých jiných zjišťovaných vlastností šťávy (pH, barva) odrazem fyziologických změn, vyvolaných vodním deficitem vůbec a vyrovnávání vzniklých difusních spádů zvláště.

8. Tyto poměry jsou zásadně důležité pro interpretaci výsledků ze stanovení t. zv. osmotických hodnot rostlin jako reakce rostlin na vlhkostní poměry stanoviště jako celek — tedy v ekologii rostlin — a určují vhodné denní doby odběru vzorků pro ekologické účely.

Literatura

- Aleksejev, A. M.: Vodnyj režim rastěnija i vlijanije na něgo zasuchi. Kazaň 1948.
- Aleksejev, A. M.: Voprosy vodnogo režima rastěnij. Problemy botaniki, p. 298—320; 1951.
- Aleksejev, A. M.: Zavisimost' fotosintéza ot vodnogo režima lista. Izv. AN SSSR serija biolog., p. 105—113; 1952.
- Bennet-Clark, T. A., Greenwood, A. D. & Barker, J. W.: Water relations and osmotic pressure in plant cells. New phytol. 35 : 277—291; 1936.
- Bennet-Clark, T. A. & Bexon, D.: Water relations of plant cells. II. New Phytol 39 : 337—361; 1940.
- Brilliant, V. A.: Fotosintéz kak process žiznědějatělnosti rastěnija. Izd. AN SSSR 1949. Český překlad E. Jičínská, Přírodov. nakladatelství 1952.
- Cetl, I.: Návrh jednoduché metody ke zjištění odolnosti rostlin vůči suchu. Čs. biologie 2 : 361—369; 1953.
- Crafts, A. S., Currier, H. B. & Stocking, O. R.: Water in the physiology of plants. Chronica Bot. Co. 1949. Ruský překlad: Voda i jejo značenije v žizni rastěnij. Moskva 1952.
- Fukuda, Y.: Über die Hydratur der Pflanzen und eine empirische Formel der Verdunstung und Transpiration. Pflanzenforschung (herausgeg. von R. Kolkwitz, Berlin-Dahlem), Jena 1935, pp. 79.
- Gasser, R.: Zur Kenntnis der Änderungen der Saugkraft bei Grenzplasmolyse durch Wasser-Unter- u. Überbilanz. Ber. d. schw. Bot. Ges. 52 : 47—110; 1942.
- Greathouse, G. A.: Effects of the physical environment on the physico-chemical properties of plant saps, and the relation of these properties to leaf temperature. Plant phys. 7 : 349—390; 1932.
- Huber, B. u. Höfler, K.: Die Wasserpermeabilität des Protoplasma. Jb. f. wiss. Bot. 73 : 351—511, 1930.
- Chibnall, A. Ch.: A new method for the separate extraction of vacuolar and protoplasmic material from leaf cells. Journ. biol. chemistry 55 : 333—342; 1923.
- Iljin, V. S.: Über den Einfluss des Welkens der Pflanzen auf die Regulierung der Spaltöffnungen. Jb. f. wiss. Bot. 61 : 670—697; 1922.
- Iljin, V. S.: Der Einfluss des Wassermangels auf die Kohlenstoffassimilation durch die Pflanze. Flora N. E. 116 : 359—378; 1923.
- Iljin, V. S.: Einfluss des Welkens auf die Atmung der Pflanze. Flora N. E. 116 : 379—403; 1923.
- Iljin, V. S.: Über die Austrocknungsfähigkeit des lebenden Protoplasmas der vegetativen Pflanzenzelle. Jb. f. wiss. Bot. 66 : 947—964; 1927.
- Iljin, V. S.: Über Öffnen der Stomata bei starkem Welken der Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. 77 : 220—251; 1932.
- Iljin, V. S.: Über Absterben der Pflanzengewebe durch Austrocknung und über ihre Bewahrung von dem Trocken-Tode. Protoplasma 19 : 414—442; 1933.
- Kloz, J.: Nový typ přístroje na měření vody spotřebované rostlinami. Čs. biologie 2 : 174—181; 1953.
- Knight, R. C.: Further observations on the transpiration, stomata, leaf water content and wilting of plants. Ann. bot. 36 : 361—383; 1922.
- Knodel, H.: Eine Methodik zur Bestimmung der stofflichen Grundlagen des osmotischen Wertes von Pflanzensäften. Planta 28 : 703—715; 1938.
- Laisné, G.: Les variations de la pression osmotique du suc de tissu de *Fraxinus excelsior* L. et de quelques autres plantes au cours de la fanaison artificielle. C. R. Acad. Sci. Paris 208 (I) : 299—301; 1939.

- L o b o v, M. F.: Sootnošenija mežu rostom i koncentracijej kletočnogo soka u rastěnij. Bot. žurnal 36 : 21—28; 1951.
- M a s o n, T. G. & P h i l l i s, E.: Experiments on the extraction of sap from the vacuole of the leaf of the cotton plant and their bearing on the osmotic theory of water absorption by the cell. Ann. bot. n. s. 3 : 531—544; 1939.
- M a s o n, T. G. & P h i l l i s, E.: The concentration of solutes in sap and tissue and the estimation of bound water. Ann. bot. 50 : 437—454; 1936.
- M e y e r, B. S.: A critical evaluation of the terminology of diffusion phenomena. Plant physiology 20 : 142—164; 1945.
- M a k s i m o v, N. A.: The plant in relation to water. London 1929.
- M a k s i m o v, N. A.: Izbrannyje roboty po zasuchoustojčivosti i zimostojkosti rastěnij. Tom. I. Moskva 1952.
- M a k s i m o v, N. A. & K r a s n o s s e l s k y - M a k s i m o v, T. A.: Wilting of plants in its connection with drought resistance. Journal of ecology 12 : 95—100; 1924.
- M a k s i m o v, N. A. i V a s i l e v a, N. G.: Vlijanie povtornogo zavjadanija na koloidno-chimičeskije svojstva protoplasmij. Tr. insta fiz. rast. im. K. A. Timirjazeva AN SSSR 6 : 150 až 161; 1948.
- N á p r a v n í k, V.: Kvantitativní stanovení cukrů metodou Bertrandovou. Chemie 5 : 113—114; 1949.
- O k u n c o v, M. M. i L e v c o v a, O. P.: Vlijanie mědi na vodnyj režim i zasuchoustojčivost rastěnij. DAN SSSR 82 : 649—651; 1952.
- O k u n c o v, M. M. i T a r a s o v a, E. N.: O sostojanii vody v rastěnji. DAN SSSR 83 : 315—317; 1952.
- P e n k a, M.: Odolnost lnu, jarní pšenice a prosa vůči suchu ve srovnání se spotřebou vody v průběhu jejich individuálního vývoje. Čs. biologie 2 : 370—376; 1953.
- P h i l l i s, E. & M a s o n, T. G.: Concentration of solutes in vacuolar and cytoplasmatic saps. Nature 111 : 370—371; 1937.
- P r i n g s h e i m, E.: Wasserbewegung und Turgorregulation in welkenden Pflanzen. Jb. f. wiss. Bot. 43 : 89—114; 1906.
- S l a v í k, B.: Osmotické hodnoty dřevin jako indikátor vhodnosti pro stanoviště. Čs. biologie 1 : 125—133; 1952.
- S l a v í k, B.: Rostliny a stanovištní vlhkost. Praktikum fytoecologie, ekologie, klimatologie a půdoznalství (red. Klika, Novák, Gregor) 1954, p. 277—326.
- T o d d, G. W. & L e w i t t, J.: Bound water in *Aspergillus niger* Plant phys. 26 : 331—336; 1951.
- T u m a n o v, I. I.: Ungenügende Wasserversorgung und das Welken der Pflanzen als Mittel zur Erhöhung ihrer Dürresistenz. Planta 3 : 391—480; 1927.
- U r s p r u n g, A. u. H a y o z, C.: Zur Kenntnis der Saugkraft VI. Ber. d. D. Bot. Ges. 40 : 368—373; 1922.
- W a l t e r, H.: Protoplasma- u. Membranquellung bei Plasmolyse. Jb. f. wiss. Bot. 62 : 145—213; 1924.
- W a l t e r, H.: Plasmaquellung und Wachstum. Zeitschrift f. Bot. 16 : 353—371; 1924.
- W a l t e r, H.: Wasserhaushalt der Pflanze in quantitativer Betrachtung. Naturwissenschaft u. Landwirtschaft. Freising-München 1925.
- W a l t e r, H.: Plasmaquellung und Assimilation. Protoplasma 6 : 113—156; 1929.
- W a l t e r, H.: Die Hydratur der Pflanze. Jena 1931 pp. 174.
- W a l t e r, H.: Die kryoskopische Bestimmung des osmotischen Wertes bei Pflanzen. Abderhalden's Handbuch der biol. Arbeitsmethoden, Abt. XI. Teil 4 : 353—371; 1931.
- W a l t e r, H.: Tabellen zur Berechnung des osmotischen Wertes von Pflanzensäften, Zuckerlösungen und einiger Salzlösungen. Ber. d. D. Bot. Ges. 54 : 328—339; 1936.
- W a l t e r, H. u. T h r e n, R.: Die Berechnung des osmotischen Wertes auf Grund von kryoskopischen Messungen und der Vergleich mit Saugkraftbestimmungen. Jb. f. wiss. Bot. 80 : 20; 1934.
- W a l t e r, H.: Einführung in die Phytologie. I. Grundlagen des Pflanzenlebens. Stuttgart-Ludwigsburg 1947.

К динамике водного дефицита растений

1) Естественный дневной водный дефицит у растений, вызываемый действием внешней среды в течение дня, есть общее явление, особенно присущее культурным растениям, которое происходит последовательно в зависимости от времени; в одинаковой степени и реакция растения на водный дефицит тоже зависит от времени. В этой работе описываются наблюдения, которые были произведены на разных растениях, главным образом на сахарной свекле.

2) Ход естественного водного дефицита у сахарной свеклы количественно и качественно подобен искусственному увяданию отрезанной части растения.

3) Форма кривых потерь при увядании отрезанных частей растений (листьев) в части транспирации зависит от настоящего состояния растения и от существующих внешних условий, а в прямолинейной части, наклон которой употребляется для видовой (или разновидной) и онтогенетической характеристики засухоустойчивости растений, зависит также на величине и распределении диффузных давлений воды от центра к периферии (в отношении водного режима). Диффузные градиенты и токи, которые ими вызываются, являются в данном случае важным фактором.

4) Характерное течение изменений осмотического давления клеточного сока при возникновении водного дефицита описано в работе и объясняется как количественно, так и качественно от возникновения диффузного градиента и хода диффузии воды между связанной водой в протоплазматических коллоидных структурах и между мобильной водой. Процентное отношение этой части воды к общему количеству воды, содержащейся в растении, можно вычислить из кривых изменений осмотического давления клеточного сока и кривых потерь.

5) Выравнивание диффузии между протоплазматической и мобильной водой клеточного сока, находящейся, главным образом, в вакуолях, ясно имеет временный характер и подвергается большому влиянию, вследствие возникновения дневного водного дефицита. Ход диффузных процессов указывает на фракционирование воды, связанной с протоплазмой.

6) Мобильная клеточная вода, находящаяся в клеточном соке, полученном под давлением из умерщвленной ткани, является той частью клеточной воды, которую отдает клетка в первую очередь, следовательно и при возникновении дневного водного дефицита. Изменения осмотического давления клеточного сока являются очень чувствительным индикатором резких изменений водного баланса клеток. В период времени перед наступлением естественного дневного водного дефицита, который достигает больших величин у растений без достаточного водного запаса и с большой транспирацией, вследствие наибольшего выравнивания диффузных давлений воды между отдельными клеточными структурами, осмотическое давление клеточного сока является косвенным индикатором насыщения водой протоплазматических клеточных структур, а следовательно и индикатором гидратации тех структур, в которых происходят очень важные физиологические процессы, определяющие степень растительной продукции.

7) Изменения качественного состава клеточного сока в процессе возникновения водного дефицита, которые на основании подробных анализов не являются причиной наблюдаемых изменений осмотического давления клеточного сока, вместе с изменениями некоторых других определяемых свойств сока (рН, цвет), являются отражением физиологических изменений, вызванных водным дефицитом вообще и в особенности выравниванием возникших диффузных градиентов.

8) Эти отношения в принципе являются очень важными для интерпретации результатов из установленных, так называемых, осмотических величин растений, как реакции растений на условия влажности биотопа, следовательно в экологии растений и определяют подходящее время дня для взятия образцов для экологических целей.

Über die Dynamik des Wasserdefizits der Pflanzen

1. Das tagsüber auftretende Wasserdefizit der am Standort untersuchten Pflanzen, welches durch die im Tageszyklus sich verändernden Aussenfaktoren verursacht wird, ist besonders bei Kulturpflanzen allgemein leicht nachweisbar. Die Phasen dieses Prozesses zeigen eine regelmässige typische Aufeinanderfolge, und ebenso stellt auch die Reaktion der Pflanze einen in bestimmter zeitlicher Ordnung ablaufenden Vorgang dar. In der vorliegenden Arbeit wurde das Auftreten bzw. der Anstieg des Wasserdefizits samt seinen Folgen für den Wasserhaushalt der pflanzlichen Zelle und der Gewebe untersucht.

2. Bei der Zuckerrübe zeigt die Tageskurve des Wasserdefizits einen quantitativ und qualitativ ähnlichen Verlauf wie das Wasserdefizit beim künstlich herbeigeführten Welken abgeschnittener Teile (Blätter) der Pflanze.

3. Die Form der Verlustkurven beim Welken von abgeschnittenen Pflanzenteilen ist nicht nur — wie dies besonders für die Transpirationsphase gilt — durch den jeweiligen Zustand der Pflanze und die momentanen Aussenverhältnisse bedingt, sondern sie hängt im Bereich des zweiten, meistens gerade verlaufenden Kurvenastes (dessen Neigung zur Art- bzw. Sortencharakteristik der Dürresistenz der Pflanze benutzt wird) auch von der Grösse und der Verteilung der Diffusionsdrucke des Wassers im Blattgewebe ab. Die durch die Richtung des Wassertransports vom Zentrum zur Peripherie bedingte Verteilung des Diffusionsdrucks bzw. der Diffusionsströme ist für die Form der Verlustkurven massgebend.

4. Mit dem Entstehen des Wasserdefizits ist ein charakteristischer Ablauf von Veränderungen des osmotischen Drucks im Zellsaft verbunden. Dieser Ablauf lässt sich qualitativ sowie quantitativ durch die Entstehung eines Diffusionsgefälles erklären, bzw. durch eine Diffusion zwischen dem in den protoplasmatischen kolloidalen Strukturen „gebundenen“ und dem „freien“, mobilen Wasser. Der Anteil des mobilen Wassers an der gesamten in der Pflanze vorhandenen Wassermenge lässt sich aus den Kurven der Veränderung des osmotischen Druckes des Zellsaftes und den Verlustkurven errechnen.

5. Der Diffusionsausgleich zwischen dem protoplasmatischen Wasser und dem mobilen Wasser des Zellsaftes, welches besonders in den Vakuolen vorhanden ist, äussert sich besonders durch das unerwartete Auftreten von Phasen verminderter osmotischer Drucke des Zellsaftes, (für welches in der Arbeit eine Erklärung gegeben wird); er hat einen charakteristischen zeitlichen Ablauf und wird durch die Entstehung des Tageswasserdefizits stark beeinflusst. Der Gang der Diffusion weist auf ein fraktioniertes Freiwerden des im Protoplasma festgehaltenen Wassers hin.

6. Das mobile Zellwasser, welches in dem durch Pressung von getötetem Pflanzengewebe gewonnenen Zellsaft vorhanden ist, stellt jenen Anteil der gesamten Zellwassermenge dar, welcher bei der physiologischen Wasserabgabe durch die Zelle — also auch beim Entstehen des Tageswasserdefizits — zuerst freigemacht wird (abgesehen natürlich von der Wasserabgabe seitens ganz peripherer Strukturen, wie der Zellmembran etc.). Die Veränderungen des osmotischen Druckes des Zellsaftes sind ein sehr empfindlicher Indikator für die jeweiligen Veränderungen der Wasserbilanz der Zelle. Der osmotische Druck des Zellsaftes zeigt unter natürlichen Verhältnissen am Standort in der Phase vor dem Anstieg des Tageswasserdefizits, welcher bei Pflanzen mit starker Transpirationsintensität und ohne besonderen Wasservorrat besonders steil verlaufen kann, Werte von besonderem Interesse: Nur in dieser Phase besteht nämlich ein derart weitgehender Ausgleich der Wasserdiffusionsdrucke zwischen den einzelnen Zellstrukturen, dass der osmotische Druck als indirekter Indikator für die Wassersättigung der protoplasmatischen Zellstrukturen dienen kann und somit die Hydratation jener Strukturen angibt, in welchen sich die wichtigen, für die Höhe der Produktion entscheidenden physiologischen Vorgänge abspielen.

7. Im Verlaufe der Entstehung des Wasserdefizits wurden gewisse Veränderungen im relativen Anteil der einzelnen chemischen Komponenten des Zellsaftes festgestellt, welche aber niemals einen Umfang erreichten, durch welchen die beobachteten Veränderungen des osmotischen Druckes des Zellsaftes erklärt werden könnten. Sie stellen zusammen mit Veränderungen anderer Eigenschaften (pH, Farbe) den Ausdruck jener physiologischen Veränderungen dar, die durch das Wasserdefizit im allgemeinen und durch den Ausgleich der entstandenen Diffusionsgefälle im besonderen hervorgerufen werden.

8. Die beschriebenen Verhältnisse sind auch grundsätzlich wichtig für die kritische Auswertung des in der Pflanzenökologie üblichen Verfahrens, osmotische Werte als Indikatoren der Reaktion der Pflanze auf die Feuchtigkeitsverhältnisse am Standort anzugeben, und sie liefern Richtlinien zur Wahl der bei der Probenentnahme für ökologische Zwecke günstigsten Tageszeit.