

Univerzita Karlova  
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Viktorie Oramová

Fenomén příjmu vody listovím – mechanismy a konsekvence,  
se zaměřením na temperátní druhy rostlin

The phenomenon of Foliar Water Uptake – mechanisms and consequences  
with a focus on temperate plant species

Bakalářská práce

Vedoucí práce: Mgr. Zuzana Lhotáková, PhD.

Konzultantka: prof. RNDr. Jana Albrechtová, PhD.

Praha, 2022

## **Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze

Podpis

## **Poděkování**

Vzdávám hold každému, kdo se musel vypořádávat s mou osobu v průběhu tvorby této práce, především rodině a blízkým. Nebylo to snadné, ale zvládli jsme to a jsem vám za vaši podporu upřímně zavázána. Jmenovitě si zaslouží velké díky vedoucí této práce, Mgr. Zuzana Lhotáková, PhD. za odborné konzultace a přátelský přístup; a konzultantka prof. RNDr. Jana Albrechtová, PhD., jejíž věcné poznámky zásadním způsobem přispěly k vylepšení celkového dojmu z této práce. Těším se na další spolupráci. Děkuji.

## **Abstrakt**

Schopnost rostlin přijímat vodu listovím je ve vědecké obci již dlouhou dobu diskutované téma. U epifytních druhů (např. tilandsie) je tento jev považován za adaptaci pro život v korunách stromů, kde došlo k redukci kořenového systému a příjem vody listem se tak stal nutností. Proto bylo překvapivé, když byla schopnost přijímat vodu listovím potvrzena i u rostlin, které mají plně funkční kořenový systém. Postupně se vynořují nové a nové důkazy o přítomnosti tohoto fenoménu u stále širšího spektra rostlin, napříč taxonomickým systémem i biomy, mírný pás nevyjímaje. Chybí ale návaznost těchto prací jedna na druhou, a proto jsou mnohé poznatky o příjmu vody listem stále roztržité.

Tato bakalářská práce se zaměřuje především na struktury a mechanismy, kterými může voda do listu vstoupit. Diskutuje průchod vody přímo přes kutikulu prostřednictvím kutikulárních pórů, nebo za pomoci jiných epidermálních struktur: skrze průduchy, trichomy a hydatody, popřípadě prostřednictvím organismů žijících na listě.

Dalším diskutovaným tématem je využití takto přijaté vody rostlinou – vylepšení vodního režimu, zavodnění embolizovaných cévních elementů, možná exudace do půdy a další. Celá záležitost příjmu vody listovím může mít ještě mnohé další konsekvence na úrovni ekosystému, např. v oblasti koloběhu vody a zvládání sucha, ale ty prozatím nejsou dostatečně probádány.

## **Klíčová slova**

příjem vody listem (FWU), kutikula, průduchy, trichomy, hydatody, vodní potenciál, hydraulická redistribuce

## **Abstract**

The ability of plants to absorb water through leaves has been a matter of the scientific discussion for a long time. Among the epiphytic species (tilandsias for example), reduced root system and foliar water uptake (FWU) is considered an adaptation for life in soil-less environment, and FWU is a necessity. It was surprising, that the same ability has been discovered in plant species with normally developed root system. Over the time, new pieces of evidence about FWU in broad range of plant species has been published and FWU is getting universal for all plants, across the taxonomic groups or biomes, including temperate zone. The systematic focus on FWU and continuity of its research is lacking and therefore the knowledge about FWU is still only partial.

This bachelor's thesis is focused on mechanisms of FWU and the leaf structures that may mediate it. The ability of water to pervade cuticle through aquatic pores is discussed, together with the possibility of water absorption by stomata, trichomes, hydathodes or epiphytic organisms.

Another discussed topic is the use of this water by plant – improving of the water regime, refilling of the embolized xylem vessels, possible exudation by roots etc. The matter of FWU has other consequences on the ecosystem level, like in water cycle or the plant's ability to survive drought. However, the complex relations of FWU to physiological processes and ecophysiology are left for research.

## **Key words**

foliar water uptake (FWU), cuticle, stomata, trichomes, hydathodes, water potential, hydraulic redistribution

## Obsah

Představení tématu .....	- 7 -
Kapitola 1 Struktura a funkce asimilačního listu .....	- 8 -
Kapitola 2 Vodní potenciál a voda na listě .....	- 10 -
Kapitola 3 Fenomén FWU - příjem vody listem .....	- 11 -
Příjem vody prostřednictvím kutikuly .....	- 12 -
Příjem vody prostřednictvím průduchů .....	- 15 -
Příjem vody prostřednictvím trichomů .....	- 18 -
Příjem vody prostřednictvím hydátod .....	- 21 -
Příjem vody prostřednictvím organismů žijících na listě .....	- 23 -
Kapitola 4 Další osudy vody přijaté listem .....	- 25 -
Pohyb vody v rámci listu .....	- 26 -
Pohyb vody celou rostlinou .....	- 27 -
Možný výstup vody kořeny .....	- 27 -
Kapitola 5 Další konsekvence spojené s FWU .....	- 28 -
Kapitola 6 Závěry a budoucnost výzkumu .....	- 30 -
Seznam použité literatury .....	- 31 -

### Seznam používaných zkratk:

FWU – Foliar Water Uptake, v překladu „příjem vody listy“

BS – buněčná stěna

$\Psi$  – vodní potenciál

SPAC – Soil Plant Atmosphere Continuum, v překladu „kontinuum půda-rostlina-atmosféra“

APSC – Atmosphere Plant Soil Continuum, v překladu „kontinuum atmosféra-rostlina-půda“

HR – hydraulická redistribuce

## Představení tématu

Schopnost rostlin přijímat vodu listem byla popsána již před více než 300 lety v knize *Vegetable statics* Stephana Halese z roku 1727, kde se vyskytují patrně první experimentální práce na toto téma (Berry et al., 2019). Od té doby se otázka možnosti příjmu vody listovím stala ve vědeckých kruzích poněkud kontroverzní. Pře o existenci či významu jevu trvaly více než 200 let (viz. Stone, 1957). Experimentů a pozorování bylo za tu dobu provedeno mnoho. Jeden ukázkový příklad za všechny: Breazeale et al. (1950) pěstovali mladé jedince rajčete (*Solanum sp.*) ve sklenicích, jejichž hrdlo bylo následně zapečetěno směsí parafínu a včelího vosku, aby nedocházelo k výměně vlhkosti s okolím. Jakmile rostliny začaly vadnout, byly umístěny do komory se 100% vzdušnou vlhkostí. Následně autoři vizuálně porovnávali fyziologický stav rostlin po 24 a 48 hodinách, a také změnu vlhkosti v půdě. Z dat vyplynulo, že voda byla přijímána skrze listy, transportována rostlinou a následně i vypouštěna ve formě kořenových exudátů.

Cílem této práce je přiblížit podmínky, kdy může docházet k příjmu vody listem, charakterizovat potenciální cesty vstupu vody skrze list a nastínit roli takto přijaté vody v dalších fyziologických procesech.

Zaměřuji se na asimilační listy cévnatých homoiohydrických rostlin, přednostně z temperátních klimatických podmínek. Největší pozornost je věnovaná studiím provedených na dřevinách, například na buku lesním (Schreel et al., 2020), topolu šedém (Schönherr and Schreiber, 2004), sekvoji vřezelové (Simonin et al., 2009) nebo smrku sivém (Laur and Hacke, 2014). Najdou se ale i práce, které byly provedeny na bylinných druzích, typicky využívaných v zemědělství – např. na bobu obecném a póru zahradním (Eichert et al., 2008).

Obecně se ale práce na téma příjmu vody listy koncentrují kolem tropických druhů dřevin (Eller et al., 2015), tilandsií (Papini et al., 2010) a mangrovníků (Steppe et al., 2018), pro které má tento způsob příjmu vody zřejmě zásadní význam.

Ve výsledku je výzkum fenoménu příjmu vody listem roztržštěn do mnoha samostatných prací, bez nějaké významné návaznosti. Možná právě díky tomu stále s jistotou nevíme, kudy a jakým mechanismem voda do listu vstupuje. Účelem této práce je tedy shrnout dosavadní poznatky o příjmu vody listovím, a zaměřit se při tom na druhy vyskytující se v mírném klimatickém pásmu. V závěru se ještě pozastavím nad dalšími osudy vody přijaté listovím – její hydraulická redistribuce a možná role takto přijaté vody při opravě kavitací. Celý fenomén má ještě navazující konsekvence na úrovni fungování celého ekosystému a potažmo i globálního cyklu vody.

## Kapitola 1 Struktura a funkce asimilačního listu

List je rostlinným orgánem uzpůsobeným primárně k fotosyntéze a asimilaci oxidu uhličitého. Při přechodu na souš se rostliny musely adaptovat proti ztrátám vody, což zajistilo pokrytí těla krycí vrstvou pokožky s izolační vrstvou – kutikulou (Obr. 1C). Tím ale na listoví vznikl nový problém – stále platí nutnost transportovat plyny z a do rostliny, aby mohly běžet metabolické procesy. Toto vyřešily průduchy (stomata; Obr. 1D) – specializované buňky, které vytvářejí regulovatelné póry v kutikule, jimiž vstupuje CO<sub>2</sub> a vystupuje O<sub>2</sub> a vodní pára.

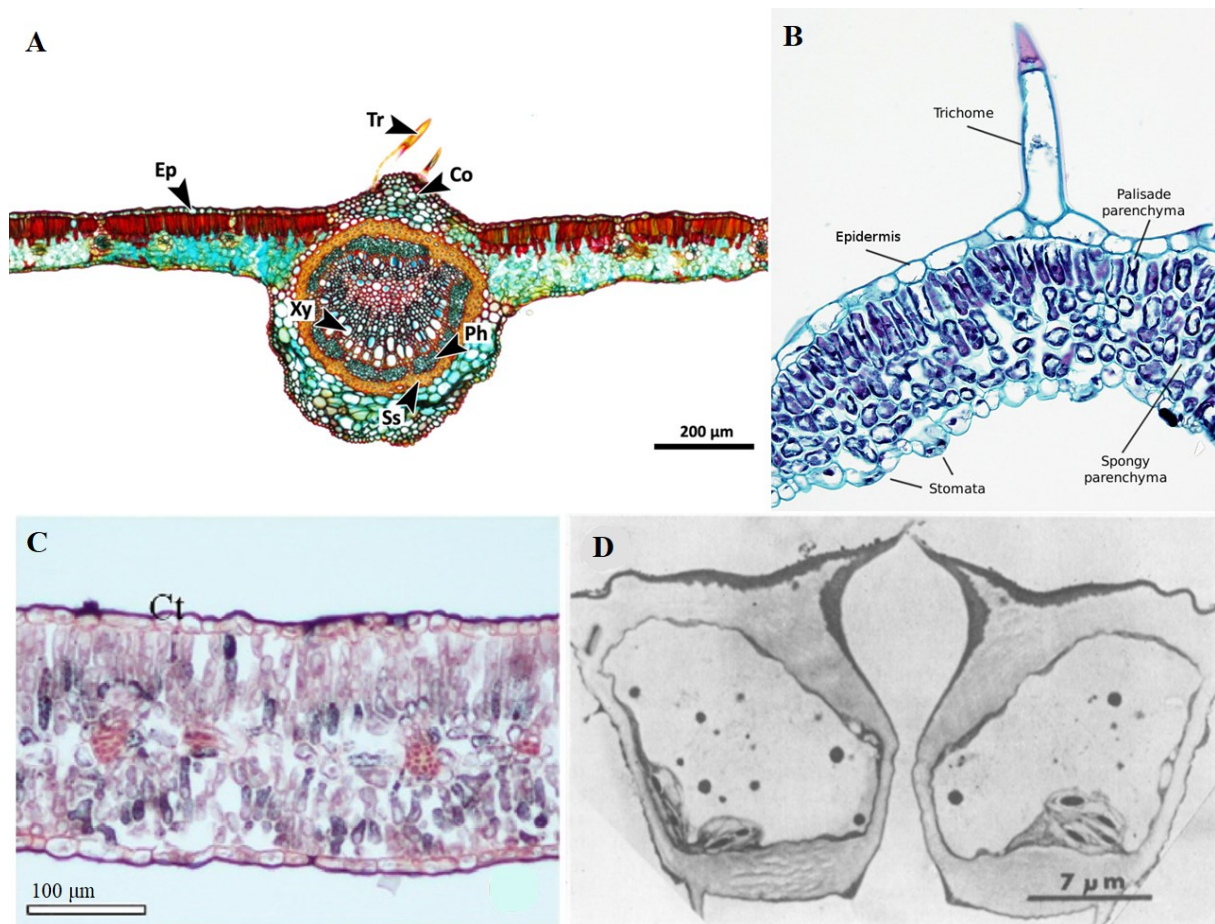
Další z adaptací pro přechod na souš jsou vodivá pletiva, kterými je voda distribuována po rostlině. Kontinuální proudění zajišťuje tzv. transpirační sání – tedy výpar vody (do mezibuněčné stomatální dutiny pod průduchem obklopené mezofylovými buňkami), který doslova vytáhne vlhkost z půdy (viz. kapitola 2) a navíc ještě rostlinu vystavenou přímému slunečnímu záření ochlazuje.

Z názvu této práce je evidentní, že zde funkce listů nekončí. Nepochybne kutikula pro vodu není ani zdaleka stoprocentní – neustále dochází k nekontrolované kutikulární transpiraci a potenciálně i příjmu vody stejnou cestou. A co se týče průduchů, které jsou doslova pórem v kutikule, tak ty jsou předpokládány být nejvýznamnější cestou pro vstup vody do listu. Obě tato tvrzení částečně podporuje fakt, že průduchy zabírají pouze 0,3 – 5 % listového povrchu, ale uskutečňují až 95 % veškeré výměny plynů mezi rostlinou a atmosférou; zbytek náleží kutikulární transpiraci (Keenan et al., 2013).

Již byly zmíněny dvě povrchové struktury krycích pletiv nacházející se na listě – kutikula a průduchy. Obě jsou součástí buněčné epidermální vrstvy, která pokrývá celý povrch listu (i dalších rostlinných orgánů). Pod kompaktní epidermis tvořené základními epidermálními buňkami se nachází rozvolněnější buněčná masa s různě velikými mezibuněčnými prostory: mezofyl (Obr. 1B), kde probíhá fotosyntéza a asimilace, a zároveň zde přes buněčné stěny (dále jako BS) putuje voda, která se odpařuje do substomatální dutiny, odkud uniká do atmosféry. Do listu samozřejmě zasahují i vodivá pletiva (Obr. 1A), přivádějící vodu, minerální živiny a odvádějící produkty asimilace.

Na některých listech vystupují z epidermis tzv. listové emergence, například trichomy (Obr. 1B). Mohou být jednobuněčné i mnohobuněčné, variabilních tvarů, a ještě variabilnějších funkcí (odrazují predátory, chrání před UV, rozptylují dopadající světlo, dělají povrch smáčivým nebo nesmáčivým, sekretují různé látky atd.). Podle jejich funkce se trichomy dělí do 3 skupin – trichomy krycí, žláznaté a žahavé. Pro účely této práce je zajímavá schopnost trichomů (především krycích) přitahovat nebo dokonce zadržovat vodu na listovém povrchu.





Obr. 1 Anatomie listu a jeho částí na příčném řezu. Snímek (A) zobrazuje list buku lesního (*Fagus sylvatica* L.) pod světelným mikroskopem, metoda barvení není známa. Zkratky: Ep – epidermis, Tr – trichom, Co – kolenchym, Xy – xylém, Ph – floém, Ss – sklerenchym. Převzato a upraveno z Schreel et al. (2020). Snímek (B) zachycuje řez listem neurčeného druhu rostliny rodu sléz (*Malva*) pod světelným mikroskopem; metoda barvení ani zvětšení nejsou známy. Převzato z (Atlas of Plant and Animal Histology, 2019). Obrázek (C) znázorňuje řez listem *Caragana korshinskii* Kom., pod světelným mikroskopem, s histochemicky obarvenou kutikulou (Ct) pomocí barviva Black Sudan. Snímek (D) pochází z transmisního elektronového mikroskopu a jedná se o průřez stomatem z listu *Zebrinia plurpulsii* Brückn. Převzato a upraveno z Schöhnerr a Bukovac (1972).

## Kapitola 2 Vodní potenciál a voda na listě

Vlastní pohyby vody z půdy do rostliny, v rámci jejího těla a z rostliny do atmosféry jsou řízeny rozdílem **vodního potenciálu** ( $\Psi$ ) mezi jednotlivými částmi rostlinného těla nebo vnějším prostředím. Veličina vodního potenciálu popisuje stav vody v rostlině. Může indikovat, jak je dané pletivo „zavodněné“ v porovnání s čistou vodou. Voda bez rozpuštěných látek při atmosférickém tlaku má vždy  $\Psi$  roven 0, proto hodnoty naměřené v rostlinách jsou vždy záporné. Tyto hodnoty se obvykle vyjadřují v tlakových jednotkách (**Pa**).

Jak již bylo řečeno výše, **voda** se v rostlině vždy **pohybuje ve směru spádu  $\Psi$**  – tedy z míst s vyšším  $\Psi$  (méně negativním) do míst s nižším  $\Psi$  (více negativním). Zde se většinou lidí ihned vybaví kontinuální proudění tekutin směrem od kořenů k listům, potažmo navazující příjem vody z půdy a výdej vodní páry do atmosféry (tzv. teorie Soil-Plant-Atmosphere Continuum, viz. kapitola 4). Což je nejběžnější směr gradientu  $\Psi$  u rostlin, a tedy i směr pohybu vody v xylému rostliny. Ale to není jediná možnost.

V posledních letech se stále více dostává do povědomí hypotetická možnost, že při nízkém  $\Psi$  listů a zároveň vysokém  $\Psi$  atmosféry by mohlo docházet ke vstupu atmosférické vlhkosti do listu. Tento jev byl nazván anglickou zkratkou **FWU**, tedy **Foliar Water Uptake**, v překladu příjem vody listy. V této práci se budu držet zkratky FWU, široce používané v anglických textech.

Zůstává ale otázkou, zda by vlhkost mohla do listu vstupovat přímo z atmosféry v plynném skupenství (např. v případě husté mlhy), nebo je nutno, aby došlo ke smáčení listu kapalnou vodou (kondenzace, kapalná srážka, tající sníh). Tato otázka prozatím nebyla zodpovězena, ale osobně se přikláním spíše k možnosti, že jakákoli vlhkost vstupující do listu bude v kapalném. Už jenom z toho důvodu, že uvnitř těla rostliny se voda pohybuje pouze v této podobě. Jedinou výjimkou jsou substomatální dutiny, kde se voda vypařuje z BS. I zde by ale případná vstoupivší vzdušná vlhkost musela kondenzovat, aby mohla být přijata do vodních rezerv listu. Pokud by ale rostliny nějakým způsobem byly schopny nasávat přímo vodní páru, mělo by to zajímavé důsledky na koloběh vody v ekosystému – například by takto mohla být znovu přijímána již vytranspirovaná voda.

### Kapitola 3 Fenomén FWU – příjem vody listem

Schopnost rostlin přijímat vodu listovím se zdá být velmi široce rozšířený jev - přítomnost FWU byla zaznamenána u více než 200 druhů rostlin z více než 70 čeledí (Berry et al., 2019) a nové důkazy stále přibývají, nejen napříč druhy, ale i z různých biomů. Bohužel, nejedná se o navazující výzkumné práce, takže dosažené poznatky jsou dosti roztržité. Proto prozatím nelze vyvozovat žádné obecné závěry o výskytu a významu FWU, můžeme se pouze dohadovat a spekulovat.

Skutečnost, že se po zvlhčení listu zvýšil jeho vodní potenciál i celkový obsah vody pozorovali například autoři Berry et al. (2019); Dawson and Goldsmith (2018); Liu et al. (2021) a další. S důkazem, že čím je vyšší vodní deficit v listu (potažmo celé rostliny), tím signifikantnější je příjem vody listem, přišli už autoři práce Breshears et al. (2008) provedené na jalovci. Z recentních prací toto potvrzují Liu et al. (2021 a Mayr et al. (2014), provedené také na koniferách.

Situace ale nejspíše nebude tak jednoznačná a přímočará. Výše zmíněné studie byly provedeny na jehličnanech, které jsou obecně známé svou vysokou mírou tolerance ke změnám obsahu vody v listoví. Z prací provedených na jiných typech rostlin ale vyplývá, že FWU má přínos do vodních zásob pouze při mírném vodním stresu (Berry et al., 2014), ale při významném poklesu obsahu vody v listě se schopnost FWU zásadně snižuje a přínosy jsou tak zanedbatelné (Limm et al., 2009).

V souvislosti s temperátními druhy dřevin se problematikou vztahu sucha a FWU zabývala práce Schreel et al. (2019), provedená na 9 druzích krytosemenných lesních dřevin, která ale nepřinesla žádné jednoznačné závěry, pouze potvrzení, že tento vztah bude silně druhově specifický.

Co se týče samotných cest vstupu vody do listu, jako nejpravděpodobnější se často uvažují stomata, (Berry et al., 2019; Binks et al., 2020), nejspíše prostě proto, že to jsou regulovatelné póry v kutikule. Na druhou stranu, stomata bývají často uzavřená, především v okamžicích nedostatku vody. Potenciální příjem vody by tak mohl probíhat pouze za situace, kdy je v rostlině ještě dostatek vody na to, aby průduchy zůstaly otevřené, ale zároveň musí být  $\Psi$  listů nižší než  $\Psi$  okolní atmosféry, potažmo by musel být list pokrytý vrstvou vody.

Mnohem variabilnější cestou pro příjem vody jsou trichomy. Mnoho epifytních rostlin je má modifikované právě za účelem zadržení co největšího objemu vody (Benz and Martin, 2006). K velkému překvapení, určité modifikace trichomů k nasávání vody byly nedávno pozorovány i na běžné dřevinně temperátních lesů, buku lesním (*Fagus sylvatica* L; Schreel et al., 2020). Na druhou stranu, trichomy mohou být i adaptací proti smáčivosti listu (Neinhuis, 1997). Výsledná funkce trichomu bude záviset asi především na složení jeho BS a jejích derivátů, jinými slovy na míře hydrofobicity povrchu trichomu.

Další možnou cestou pro vstup vody do listu se ukazuje býti kutikula. Přestože již některé dávné práce dokazují její částečné hydrofilní vlastnosti či pórovitost (např. Schönherr, 1976), je stále všeobecně považována za vrstvu vodě téměř neprostupnou, přestože tomu tak zcela zjevně není. (kutikulární transpirace se uvažuje ~5 % výměny plynů mezi listem a atmosférou; Keenan et al., 2013).

Obecně řečeno, schopnost listu zadržovat a přijímat vodu bude záležet na celkové drsnosti povrchu, ať už se jedná o pokrytí trichomy, strukturu povrchových epikutikulárních vosků nebo zvlnění a praskliny kutikuly, samozřejmě v kombinaci s biochemickým složením těchto struktur.

A je to právě drsnost listového povrchu, která se významně mění nejenom napříč druhy rostlin, ale dokonce i mezi jedinci stejného druhu – pravděpodobně v závislosti na podmínkách prostředí. Dokazuje to práce Limm and Dawson (2010) na kapradině *Polystichum munitum* (Kaulf.) C. Presl, rostoucí v podrostu kalifornských mlžných lesů. Její listy vykazují nejvyšší míru FWU v regionech, kde jsou pravidelně vystavovány silným větrům. V důsledku toho pravděpodobně došlo ke změnám složení kutikuly a její intenzivnější erozi. Autoři si všimli ještě jedné zajímavé skutečnosti, totiž že v těchto exponovaných oblastech se nacházelo kapradin více a byly větší – dost možná právě v důsledku lepšího vodního režimu díky FWU.

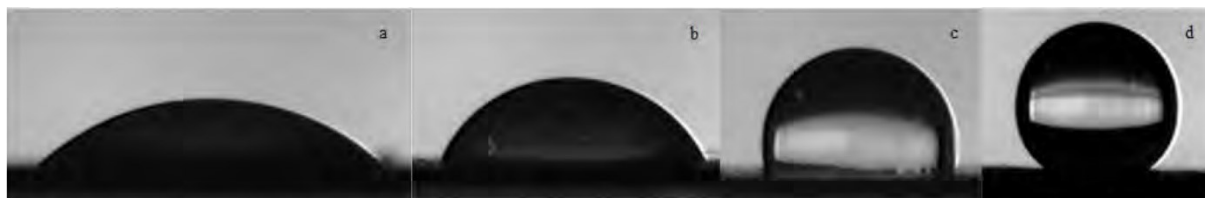
V následujícím textu se věnuji jednotlivým vstupním cestám vody do listu: prostřednictvím kutikuly, průduchů, trichomů, hydatod nebo organismů žijících na listu, v tomto pořadí.

### Příjem vody prostřednictvím kutikuly

Kutikula je lipidická vrstva, asymetricky sekretovaná buňkami epidermis směrem k povrchu listu. Skládá se hlavně z biopolymerů kutinu, kutanu a přidružených kutikulárních lipidů. Tyto lipidy jsou hlavní složkou kutikulárních vosků (Schreiber, 2005) a stojí za typickou hydrofobicitou povrchu nejenom listu, ale prakticky celé nadzemní části rostlin. Vosky mohou být inkorporovány přímo dovnitř kutikuly (tzv. intrakutikulární vosky) anebo vytvářet souvislou vrstvu na jejím povrchu (tzv. epikutikulární vosky).

V této kapitole se budu zabývat způsoby, jakými může voda prostoupit přes hydrofobní kutikulu.

Je to téma velice sporné, hlavně z důvodů chemické podstaty kutikuly, zdánlivě neslučitelné s příjmem vody. Kutikula obecně je považována za nepropustnou vrstvu, chránící list před ztrátami vody, UV zářením a průnikem patogenů. Na povrch kutikuly ční převážně  $-CH_2-$  a  $-CH_3$  skupiny, které mají relativně nízkou povrchovou energii, což má za následek velké kontaktní úhly při styku s kapalinou (Schönherr and Bukovac, 1972; Obr. 3), typicky například kapkou srážkové vody. Uvnitř kutikuly se ale nachází i hydrofilní složky – pektiny, celulóza a hemicelulózy (Fernández et al., 2017), jejichž objev podnítil zájem vědců o možnostech hydratace kutikuly a potažmo i příjmu vody touto cestou. A tak se poslední dobou množí důkazy o existenci a důležitosti další kutikulární funkce, kterou je FWU (Boanares et al., 2018; Eichert et al., 2008; Eichert and Goldbach, 2008; Gui et al., 2021; Guzmán-Delgado et al., 2021; Limm et al., 2009).

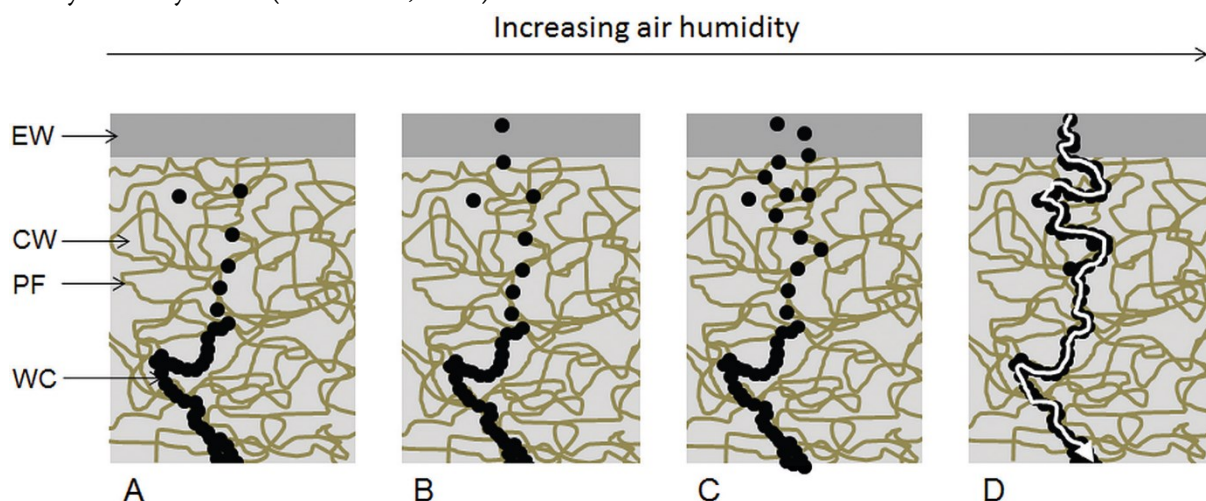


Obr. 2 Snímky z goniometru znázorňující kontaktní úhly kapky vody na (a) vysoce hydrofilním, (b) smáčivém, (c) nesmáčivém, (d) hydrofilním listovém povrchu. Převzato z Wang et al. (2015).

Již dávno byla na základě chování izolované kutikuly předpovězena existence jakýchsi **kutikulárních pórů**, kterými by voda mohla procházet přes kutikulu (Schönherr, 1976). Později se zjistilo, že se jedná o hydratované hydrofilní složky kutikuly, tedy již zmiňované pektiny, celulózu a hemicelulózy (Schönherr, 2006). Mnoho experimentů bylo věnováno zkoumání velikosti a propustnosti těchto kutikulárních pórů, ovšem převážně v souvislosti s příjmem rozpuštěných



minerálních látek, nikoliv vody jako takové (Schönherr, 2002, 2000; Schreiber, 2005; Schönherr and Schreiber, 2004). Ale protože při těchto pokusech doházelo k příjmu hydratovaných iontů, které by nemohly přes hydrofobní kutikulu volně difundovat (Schönherr, 2000, 2002; Schönherr and Schreiber, 2004; Schreiber, 2005), lze bezpečně vyvodit, že se jedná o cestu, kudy může procházet i voda (Boanares et al., 2018). A právě podle chemické povahy látek, které kutikulárními póry mohou procházet, byl tento způsob příjmu nazván „**polární cesta**“ (Tredenick and Farquhar, 2021). Předpokládá se, že samotné póry vznikají pouze za přítomnosti vody – ta hydratuje polární skupiny v rámci kutikuly (Fernández et al., 2017). Ve směru od epidermálních buněk vznikají vodní klastry, které rozvádí vodu po kutikule (Fernández et al., 2017). A když je vlhký i povrchu listu, molekuly vody jednotlivě pronikají do kutikuly, až se spojí s klastry uvnitř a vznikne souvislý (ale pravděpodobně ne rovný) pór (Obr. 4). Velikostně se jejich „size-exclusion“ limit (velikostní vyloučení) pohybuje v rozmezí 0,6 – 4,8 nm (Eichert and Goldbach, 2008), jsou to tedy póry malé a silně selektivní. Jejich přítomnost bude pravděpodobně univerzální, napříč rostlinnými druhy z různých ekosystémů (Schönherr, 2000).



Obr. 3 Model vzniku akvatického póru napříč kutikulou. Složení kutikuly je zde zjednodušené: matrix je tvořena kutikulární vosky (CW) a protkána hydrofilními polysacharidovými fibrilami (PF). Na povrchu se nachází vrstva epikutikulárních vosků (EW). Hydrofilní polysacharidová vlákna se hydratují a vytvářejí vodní klastry (WC). Při nízké vlhkosti prostředí se tyto klastry vytvářejí pouze ze strany od epidermálních buněk (A). Zleva doprava zvyšující se vzdušná vlhkost (Increasing air humidity). Teprve až při vysoké vlhkosti okolního prostředí začínají molekuly vody ve větší míře pronikat přes epikutikulární vosky a hydratovat polysacharidová vlákna (B, C). Postupně dojde ke spojení cesty „zvenku“ a „zevnitř“, čímž vzniká kutikulární vodní pór (D), tedy kontinuální propojení mezi listovým povrchem a apoplastem. Převzato a upraveno z Fernández et al. (2017).

Jak bylo zmíněno výše, na povrchu kutikuly se mnohdy ukládají epikutikulární vosky, které ještě zvyšují hydrofobicitu celkového povrchu listu. Nezřídka tak nastává situace, že hydrofilní kutikulární pór je shora touto voskovou vrstvou překryt – vzniká tzv. „**vosková zátka**“. Bylo to pozorováno například u mladých listů sekvoje vždyzelené (*Sequoia sempervirens* D. Don), pro kterou je FWU uvažován jako zásadní způsob příjmu vody (Burgess and Dawson, 2004). Na starých listech byly kutikulární póry nezazátkované, patrně z důvodu přirozené eroze epikutikulárních vosků, které jsou v průběhu života listu neustále obušovány větrem a deštěm, až nakonec úplně

vymizí (Hoad et al., 1992). Jejich obnova je pravděpodobně příliš energeticky a metabolicky náročná a rostlině se to nevyplatí, obzvláště, pokud listy periodicky shazuje, anebo je zastíní přírůsty nové. Z toho plynou dva teoretické závěry: jednak bude s erodující kutikulou list více přístupný FWU, a jednak bude docházet k větším ztrátám vody přes kutikulární transpiraci. Toto částečně podporují měření provedená na dubu červeném (*Quercus rubra* L.), kde byla kutikula na mladých listech velmi tenká, nevyvinutá a list přes ni ztrácel velké množství vody (Kane et al., 2020). Což ale nemusí být negativní jev, naopak by se v takovéto kutikule mohly snáze vytvářet polární póry pro budoucí příjem vody.

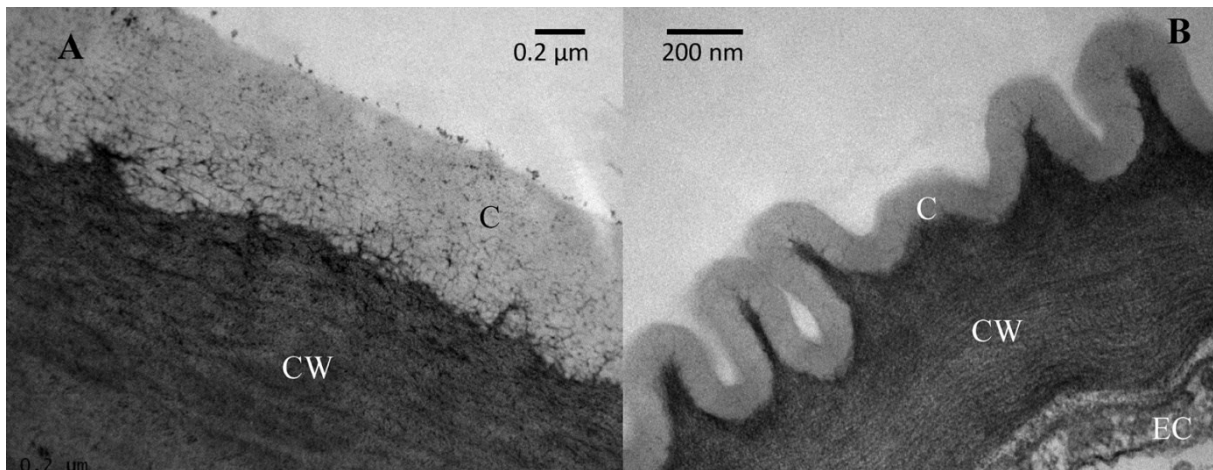
Jedna recentní studie však výše zmiňované závěry o rostoucí propustnosti kutikuly s časem nepodporuje. Vega et al. (2021) studoval složení a chování kutikuly listů tří dřevin: *Ilex aquifolium* L., *Eucalyptus globulus* Labill. a *Prunus laurocerasus* L.. U *I. aquifolium* s věkem skutečně docházelo ke ztenčování kutikuly, ale její propustnost pro vodu se neměnila. Tuto vlastnost autoři připisují zvyšujícímu se obsahu kutanu, který zastoupí ubývající vosky. Na druhou stranu, v téže studii pozorovali stejný jev jako (Kane et al., 2020) u dubu: totiž že u *E. globulus* byla kutikula pro vodu nejpropustnější na mladých listech, a kutan v ní nebyl zaznamenán.

Zajímavé je také zjištění, že kutikula na stomatálních svěřacích buňkách je pro polární látky daleko více propustnější, než kdekoliv jinde na listu (Schlegel et al., 2005), a je důležitou (ne-li hlavní) cestou příjmu vody a látek přes průduchy (Eichert et al., 2008). Není známo, za jakých okolností a v jaké míře dochází k „hydrofilizaci“ tohoto regionu kutikuly. Ale mohlo by to souviset s tím, že v okolí průduchu je permanentně vyšší vlhkost, a jak již bylo řečeno výše, póry pro svůj vznik potřebují přítomnost vody. To by potvrdzovala i skutečnost, že epifylické bakterie, které na listu preferenčně osídlují ústí stomat (Lindow and Brandl, 2003), váží do svých těl vodu a zvyšují smáčivost kutikuly (Knoll and Schreiber, 2000). Stále ale zůstává otázkou, jestli je zde kutikula propustnější z důvodu změny její chemické struktury v důsledku přítomnosti bakterií (Schreiber, 2005), anebo se tam jednoduše díky vyšší vlhkosti vytvořilo více pórů.

Byla vyslovena i teorie, že voda může procházet přes praskliny v kutikule (Gouvra and Grammatikopoulos, 2003). Ty mohou vznikat přirozenou erozí větrem, vodou, suchem, biotou a dalšími vlivy prostředí.

Opakem k prasklinám jsou změny nastávající při extrémním suchu, kdy je list dehydratován, v důsledku čehož se celá epidermis, včetně kutikuly, smrští (Limm et al., 2009). Za tohoto stavu bude příjem i výdej vody velice omezen – kutikulární póry budou příliš malé, nebo úplně vymizí (Burgess and Dawson, 2004). Ale i při menších změnách vzdušné vlhkosti nebo vodního potenciálu se póry zužují a rozšiřují, čímž regulují příjem a výdej vody přes list (Schönherr, 2006).

Přirozený reliéf kutikuly může být i napříč druhy rostlin velice rozdílný. Například buk lesní (*Fagus sylvatica* L.) má vnější epidermální BS rovnou, tudíž i kutikula je hladká. Naopak topol bílý (*Populus bolleana* Carr.) má tutéž BS silně zvlněnou a tento reliéf kopíruje i kutikula (Fernández et al., 2017; Obr. 5). Celkový listový povrch je u topolu větší, vznikají „krypty“ nebo „klky“ a případný FWU by mohl být zásadně ovlivněn. Ovšem jakým způsobem, to ještě vyžaduje další zkoumání.



Obr. 4 Variabilita povrchových struktur listu na příčném řezu: (A) epidermis adaxiální strany listu buku lesního (*Fagus sylvatica* L.), kde lze vidět pravděpodobně hydrofilní polymery BS zasahující do kutikulární vrstvy; (B) epidermis abaxiální strany listu topolu bílého (*Populus bolleana* Carr.) s výrazně zvlněným povrchem. Pozorováno pod transmisním elektronovým mikroskopem. C – kutikula, CW – buněčná stěna, EC – epidermální buňka. Převzato a upraveno z Fernández et al. (2017).

Z výše zmiňovaných prací jednoznačně vyplývá, že kutikula je velmi proměnlivá struktura. V průběhu života listu je neustále vystavena mnoha environmentálním faktorům, které mohou měnit její chemické složení i formaci, a tím ovlivnit i propustnost pro vodu a další látky.

### Příjem vody prostřednictvím průduchů

Jako první přijde na mysl určitě teorie o **hydraulické aktivaci stomat** (Burkhardt, 2010). Představa je to jednoduchá a elegantní: na listu se usadí vrstvička vody, to navodí otevření průduchů a skrze štěrbinu se vytvoří vodní kontinuum, propojující apoplast a povrch listu. Bohužel, takto to nejspíš nefunguje.

Dosti přesvědčivě tuto teorii vyvrací autoři Schönherr and Bukovac (1972), kteří tvrdí, že schopnost tekutiny spontánně penetrovat stomata závisí na jejím povrchovém napětí – čím větší je povrchové napětí, tím větší je kontaktní úhel mezi tekutinou a povrchem. Svěrací buňky mají přirozeně nízkou povrchovou energii díky přítomnosti kutikuly a epikutikulárních vosků, což opět zvětšuje kontaktní úhly kapalin, které jsou s nimi v kontaktu. U případné vrstvy vody převáží kohezní síly, a nedojde k průniku přes úzký stomatální pór. Šíře otevřenosti průduchu nehrála roli, voda neprošla ani při navození ideálních podmínek pro úplné otevření (Schönherr and Bukovac, 1972).

Zajímavý experiment ohledně vlivu průduchů na FWU provedli Ohruí et al. (2007) na tropické rostlině tilandsii: listy ošetřili kyselinou abscisovou nebo speciálním světelným režimem, čímž navodili změny ve fotosyntetické aktivitě a zavírání průduchů. Avšak takto ošetřené listy nejevily žádné signifikantní změny v míře FWU. To tedy potvrzuje teorii, že otevřenost stomatálního póru není pro FWU relevantní, a že tedy nedochází k tzv. **hromadnému toku vody** (příjmu tekuté vody přes průduch).

Paradoxně, výsledky výše zmíněných experimentů nevyvrací možnost, že se průduchy na FWU podílí jiným způsobem, než je hromadný tok vody. Existují totiž studie (Burkhardt et al., 2012; Eichert and Goldbach, 2008), které prokazují, že samotná přítomnost průduchů je pro FWU naprosto stěžejní. Vysvětlení je dvojí: „**teorie propustnější kutikuly v okolí průduchů**“ (Schlegel et

al., 2005) a „**teorie trans-stomatálního clusteru**“ (Eichert and Burkhardt, 2001). Pro žádnou z nich ale zatím nebyly podány přesvědčivé důkazy.

Ve vztahu k teorii propustnější kutikuly kolem průduchů se o to pokusili Eichert and Goldbach (2008), kteří se zabývali významem **vodních kutikulárních pórů** pro příjem látek listem. Experimenty prováděli na bobu obecném (*Vicia faba* L. cv. Condor), kávovníku arabském (*Coffea arabica* L.), višni obecné (*Prunus cerasus* L.) a topolu kanadském (*Populus × canadensis* Moench). Pracovali se sacharózou a dusíkatými látkami, které byly rozpustné ve vodě a velikostně menší, než předpokládaný „size-exclusion“ limit pro tyto kutikulární póry. Potvrdili, že vlastní přítomnost průduchů má signifikantní vliv na množství přijatých látek, tudíž je to významný faktor i pro míru FWU jako takového. Dále tvrdí, že důležitou roli hraje i otevřenost průduchů, což se částečně vylučuje se závěry Ohruí et al. (2007) získanými na tilandsii. Tyto výsledky docela významně podporují teorii propustnější kutikuly v okolí průduchů, přesto nejsou považovány za jasný důkaz tohoto mechanismu příjmu vody. Navíc relativní význam této cesty může být zkrácený – autoři nepracovali s čistou vodou a látky v ní rozpuštěné mohly snížit povrchové napětí tekutiny, takže možná procházela snadněji. Na druhou stranu, v přírodě se na listě mohou vyskytovat kontaminanty všeho druhu (např. soli, bakterie, extracelulární surfaktanty atd.) a některé z nich mohou mít stejný efekt, jako látky použité experimentálně. Míra FWU by tedy mohla být závislá i na chemické podstatě látek, které na list dopadají z prostředí.

S efektem změny povrchového napětí vody dále pracoval Burkhardt et al. (2012). Rozpuštěním specifických látek snížil nebo zvýšil povrchové napětí vody. Jednalo se o NaCl, NaClO<sub>3</sub>, (NH<sub>4</sub>)<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> a glyfosfát, jejichž ionty jsou pro rostlinu škodlivé. Indikací vstupu do listu tedy bylo fyziologické poškození a nekróza. Průkazně silnější byl příjem roztoků na abaxiální straně listu, kde se u majority terestrických rostlin nachází většina průduchů (tzv. hypostomatální listy). Ale s interpretací výsledků této studie to je komplikované – použité chemikálie měly rozdílnou toxicitu a také mohly různě interferovat s hydrofobicitou kutikuly. I přes nejasné závěry svých experimentů si autoři v závěru konstruuji pěknou hypotézu, kterou hájí možnost hydraulické aktivace stomat. A to následujícím způsobem: kutikula uvnitř průduchu je neustále vystavena vyšší vzdušné vlhkosti – nebudou tam krystalizovat kontaminanty (soli), naopak ionty budou usnadňovat kondenzaci par; vznikající kapičky se zespoda napojí na vrstvu vody a tím ji propojí s podprůduchovou dutinou. Námítkou ovšem může být, že pokud by toto byla pravda, ve vzniklém vodním kontinuu by nekontrolovaně proudily ionty a další látky pouze na základě elektrochemických gradientů (Fernández et al., 2017).

Vzhledem k možnému příjmu kapalných látek je zajímavá přítomnost **epikutikulárních voskových zátek** na stomatálním póru (Obr. 6), které se pokládají za adaptaci proti přílišnému vlhnutí listu a nadměrným ztrátám vody transpirací (Feild et al., 1998). Zátky brání formování souvislé vodní vrstvy přes průduchy (Feild et al., 1998), přes kterou by obtížněji difundovaly plyny (hlavně CO<sub>2</sub>). Zároveň ale tyto zátky omezují schopnost listu regulovat vodní ztráty, protože permanentně udržují vyšší vzdušnou vlhkost v okolí svěracích buněk, čímž jim brání v uzavření průduchu (Feild et al., 1998).

Pravděpodobně úplně opačnou adaptací, která by naopak mohla podporovat příjem kapalné vody přes průduchy, jsou **epistomatální slizové zátky**, složené z kyselých mukopolysacharidů, které jsou



hydrofilní a pokrývají prakticky celý stomatální pór (Zimmermann et al., 2007; Obr. 6). Jejich významem v kontextu FWU se zabýval Zimmermann et al. (2007), který přišel na pár zajímavých poznatků: (a) průduch pod zátkou se zdá být otevřen i v situaci, kdy nekryté průduchy jsou již zavřené; (b) zátka se nachází na většině průduchů na listě, bez ohledu na to, jestli se jedná o adaxiální nebo abaxiální stranu listu; (c) přítomnost zátek bude silně podmíněna podmínkami prostředí – nejvíce jich autoři zaznamenali při suchu a horku, nejméně při vlhku a chladu; (d) procento průduchů překrytých zátkou pozitivně koreluje s výškou v rámci morfologické architektury koruny stromu (*Bulnesia sarmiento* Lor. ex Gris., *Astronium fraxinifolium* Schott., *Eucryphia cordifolia* Cav., *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst., *Eucalyptus pilularis* Sm., *Populus nigra* L., *Populus × canescens* (Ait.) Sm.), ve které se příslušný list nachází. Práce Westhoff et al. (2009) dochází nezávisle k prakticky shodným závěrům a doplňuje, že přítomnost slizových zátek je široce rozšířený fenomén, s centrem výskytu u nahosemenných stálezelených druhů. Navíc Westhoff et al. (2009) podotýká na další možnou funkci slizových zátek: mukopolysacharidy pufrují list proti ztrátám turgorového tlaku při nízké vzdušné vlhkosti. Dohromady toto vše implikuje, že epistomatální slizové zátka mají zásadní význam při FWU a zvládání vodního stresu.



Obr. 5 Průduchy se zátkou. Na kresbě (A) je znázorněn průřez listem dřeviny *Drimys winteri* J.R. Forst. & G. Forst., v místě výskytu průduchu, který je překrytý epikutikulární voskovou zátkou; převzato a upraveno z Feild et al. (1998); zkratky: c – kutikula, p – vosková zátka, g – svěrací buňky průduchu, s – vedlejší podpůrné buňky. Mikroskopický snímek (B) příčného řezu listem topolu černého (*Populus nigra* L.) v místě průduchu dokazuje přítomnost epistomatální mukopolysacharidové zátky; barveno 0,5% vodným roztokem alcianové modři 8GX po 24 h. Obě příčky odpovídají velikostnímu poměru 20  $\mu$ m. Převzato a upraveno z Zimmermann et al. (2007).

S rostoucí vzdušnou vlhkostí (např. přítomnost mlhy) se zvyšuje vodivost průduchů (Boucher et al., 1995; Simonin et al., 2009). Rostliny je mohou mít otevřené, protože nedochází ke ztrátám vody transpirací a zároveň může intenzivně běžet fotosyntéza díky komfortnímu přísunu substrátu – CO<sub>2</sub> z atmosféry. To vede k rychlejší fixaci CO<sub>2</sub> (Boucher et al., 1995) a v kombinaci s turgorovým tlakem (když je dostatek vody; Simonin et al., 2009) k rychlejšímu růstu.

Naopak při suchu a nedostatku vody v půdě rostliny upřednostní šetření s vodou nad výměnou plynů a nechávají tedy průduchy zavřené (Simonin et al., 2009). I přes to ale stále dochází ke slabé reziduální transpiraci přes kutikulu a přes netěsnosti v průduchové štěrbině mezi svěracími buňkami (Villar-Salvador et al., 2004). V takovéto situaci by byla možnost přijímat vodu listem

velmi nápomocná a rostlina by díky tomu mohla snížit svůj vodní deficit (Simonin et al., 2009). Experimentálních prací na toto téma existuje mnoho a souhrnně potvrzují, že pro list je výhodné přijímat vodu ze vzdušné vlhkosti a srážek (Berry et al., 2014; Breazeale et al., 1950; Breshears et al., 2008; Burgess and Dawson, 2004; Limm et al., 2009). Stále však není jasné, jakými cestami se tento příjem děje a jakou roli při tom hrají vlastní průduchy, resp. jejich otevřenost.

Všechny dosavadní práce se zabývaly vstupem vody v kapalném skupenství. Průduchy však slouží k výměně plynů, a to se týká i vodní páry. Standardní transpirace je velmi dobře známý mechanismus: odpařování vody z BS z mezofylu do substomatální dutiny a odtud po koncentračním spádu prostá difúze otevřeným průduchem do okolního prostředí, ve směru tlakového gradientu par. Nabízí se otázka, jestli by to takto mohlo fungovat i v opačném směru – tzv. **reverzní transpirace**, tedy přímý vstup vodní páry přes průduchy po koncentračním spádu prostou difúzí (Vesala et al., 2017). Existuje pro to dobrý teoretický předpoklad (shrnutí podle Binks et al., 2020): (1) vzduch uvnitř substomatální dutiny nemusí být vždy plně nasycen vodními parami. Jeho relativní vlhkost se může běžně pohybovat mezi 80 – 90 % (Cernusak et al., 2018). (2) listový vodní potenciál je téměř neustále negativní (díky hydraulickému kontinuu a transpiračnímu sání). (3) list je díky srážkám relativně často vlhký (Kim et al., 2010), což znamená, že i vzdušná vlhkost bude minimálně stejně často blízko 100% nasycení vodními parami. (4) základní funkcí průduchů je výměna plynů (především příjem CO<sub>2</sub> jakožto substrátu pro fotosyntézu), a proto je výhodné, aby byly otevřené co nejdéle – dokud nedochází k nadměrným ztrátám vody z těla rostliny. Reverzní transpirace by umožnila udržet průduchy otevřené i v podmínkách nedostatku vody – namísto ztracení vody by docházelo k jejímu příjmu. V tomto bodě se záležitost trochu komplikuje, protože údajně různé druhy rostlin reagují na událost zvlhčení listu jiným způsobem – některé rostliny průduchy uzavrou, jiné je otevřou, třetí je ponechají beze změny (Binks et al., 2020). Příčiny, které stojí za naprosto rozdílnými odezvami na zdánlivě stejný podnět, vyžadují další výzkum.

Experimentálně se reverzní transpirací zabývali Guzmán-Delgado et al. (2021). Listy ošetřili fusicoccinem pro navození otevření průduchů, nebo kyselinou abscisovou pro navození uzavření průduchů. Následně je umístili do mlhy, tedy vzduchu se 100% relativní vzdušnou vlhkostí, a sledovali, jak se měnil vodní potenciál různě ošetřených listů. Dle očekávání, listy s otevřenými stomaty se rehydratovaly až 2× rychleji. Na základě mnoha dalších parametrů autoři matematicky dokázali, že se skutečně jednalo o příjem vodní páry přes otevřené průduchy.

Jiné pozorování provedl Eller et al. (2013) na primitivní tropické krytosemenné dřevině *Drimys brasiliensis* Miers, kde míra reverzní transpirace dosahovala až 26 % maximální denní transpirace.

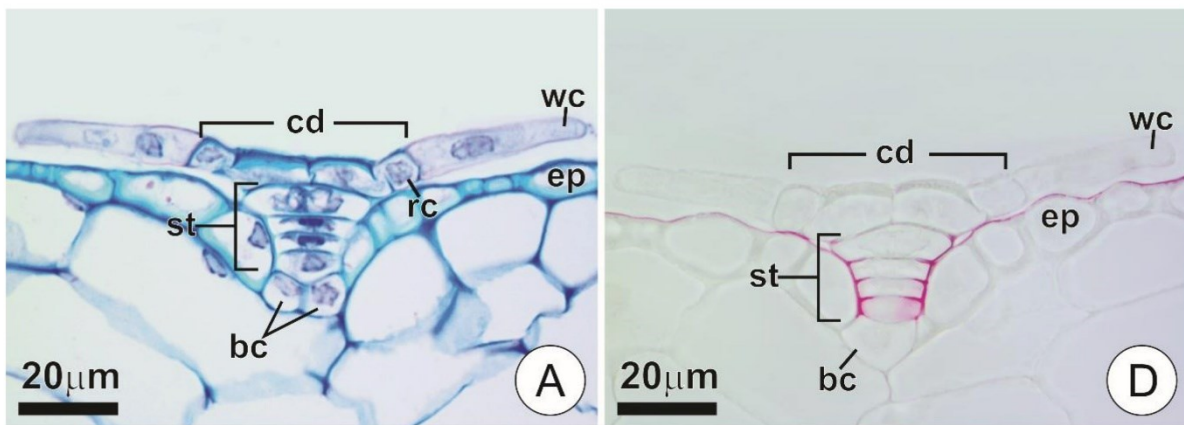
Další možný způsob FWU skrze průduchy je prostřednictvím houbových hyf, které prorůstají přes štěrbinu mezi svěracími buňkami (Burgess and Dawson, 2004), a mohly by teoreticky sloužit jako strukturální prostředek dopravující vodu z povrchu listu do jeho nitra (viz. dále).

### Příjem vody prostřednictvím trichomů

Trichomy obecně jsou považovány za spíše hydrofobní struktury, jejichž účelem je odpuzovat vodu z listu. Ale to neplatí vždy – některé trichomy jsou hydrofilní a mají za úkol vodu naopak přitahovat. Většina výzkumu ohledně FWU prostřednictvím trichomů se soustřeďuje na tropické tilandsie a jiné epifyty – prakticky nemají kořenový systém, takže příjem vody a živin prostřednictvím listů je

pro ně životně důležitý. Práce zabývajících se tímto tématem u mezofytních druhů rostlin jsou poměrně vzácné.

Typické trichomy tilandsií (tzv. peltátní trichomy, Obr. 7) mají velice specifickou stavbu: buňky vytváří uskupení nazývané „štít“ a „křídlo“ (Ballego-Campos et al., 2020). Celkově trichom tvarem připomíná talíř. V centru je štít (složen z „diskových“ a „okružních“ buněk), který je lemován protáhlými buňkami křídla a spodní částí nasedá na „stopku“ celého trichomu (Benz and Martin, 2006). Všechny buňky dospělého trichomu (u tilandií) by měly být živé (Papini et al., 2010). Pravděpodobně to bude stopka, která ve velké míře zodpovídá za příjem a rozvod vody dále do mezofylu (Papini et al., 2010). Štít a křídlo zde plní funkci záchytnou – nasají vlhkost, další voda se pod nimi usadí v tlusté vrstvě, pomaleji se odpařuje a sama rostlina díky tomu méně transpiruje (Ballego-Campos et al., 2020; Benz and Martin, 2006; Wang et al., 2015). Trichomy budou nejspíše schopny natáhnout i vodní páru (Benz and Martin, 2006). Některé buňky v rámci trichomu tilandsií mají i sekreční funkci: na svém vnitřním povrchu vytváří polysacharidové slizy, které ještě zvyšují kapacitu příjmu vody (Papini et al., 2010).



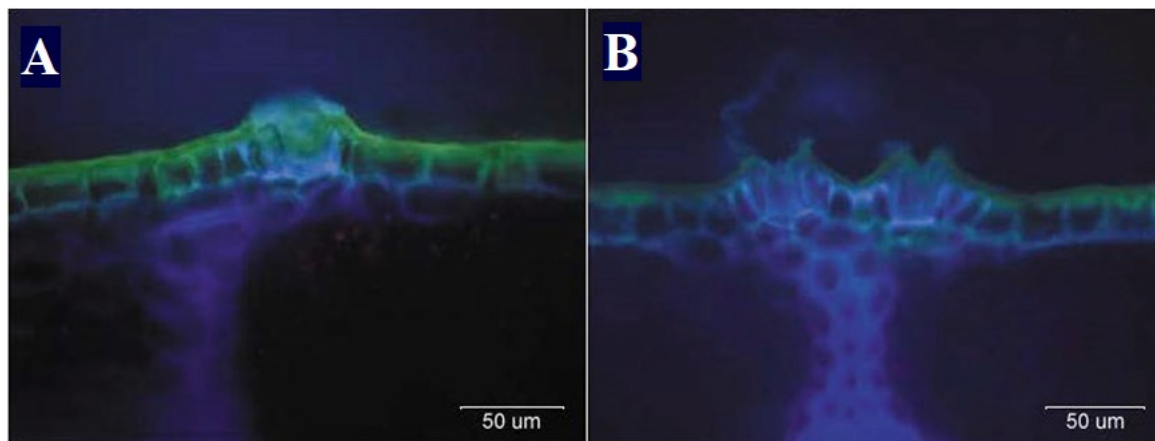
Obr. 6 Příčné řezy peltátními trichomy tiandsie. Histochemicky barveno (A) alcianovou modří pro zviditelnění uložení hydrofilních polysacharidů (modře), (B) Súdán červení 7B pro znázornění přítomnosti kutikuly. Zkratky: bc – bazální buňky, cd – centrální disk, ep – epidermální buňky, rc – okružní buňky, st – stopka, wc – buňky křídla. Převzato a upraveno z Ballego-Campos et al. (2020).

Experiment s radioaktivně [<sup>3</sup>H] značenou vodou ukázal, že proces příjmu vody trichomem tilandsie má dvě fáze: první se zaplní kapilární prostory (buněčné stěny, polysacharidové slizy, dutiny, prostory mezi trichomy; během 1 minuty), odkud je voda pomalu transportována do buněk prostřednictvím akvaporinů (Ohruí et al., 2007). Ve druhé fázi rostlina upravuje intenzitu příjmu prostřednictvím změny exprese akvaporinů (Ohruí et al., 2007), intergálních membránových proteinů sloužící jako kanály pro usnadněný transport vody z apoplastu do cytosolu buňky.

Až doposud všechny poznatky pocházely z výzkumů na tropických tilandsiích. Velmi přínosnou studii o složení a funkci trichomů z hlediska příjmu vody provedla na mediteránní dřevině, dubu cesmínovitém (*Quercus ilex* L.). Tento strom má trichomy pouze na abaxiální straně listu, která ale odpuzuje vodu. Jelikož jsou tyto trichomy ze 49 % tvořeny kutanem a 8 % vosky, příjmu vody se významně neúčastní (přestože zbylých 43 % tvoří polysacharidy). Naopak adaxiální strana listu je velice dobře smáčivá (Obr. 8). Trichomy je adaxiální strana pokrytá pouze dokud je list mladý, ale v tomto případě se jedná o trichomy hydrofilní, tudíž smáčivost povrchu zvyšují. Jakmile trichom

odumře a odlomí se, zůstává po něm jizva, která může být místem pro vstup vody – kutikula je zde tenčí a více heterogenní, co se složení týče. Autoři přicházejí se závěrem, že hydrofobicita listu se s věkem snižuje, stává se více smáčivý, a to pravděpodobně v důsledku eroze kutikuly a přibývání jizev po odlomených trichomech.

Chemické složení povrchových struktur trichomu lze uvažovat velmi variabilní napříč druhy, bohužel nějaký souhrnný výzkum na toto téma zcela chybí. Ani přítomnost kutikuly na povrchu trichomu nemusí být vždy samozřejmostí (Schreel et al., 2020).

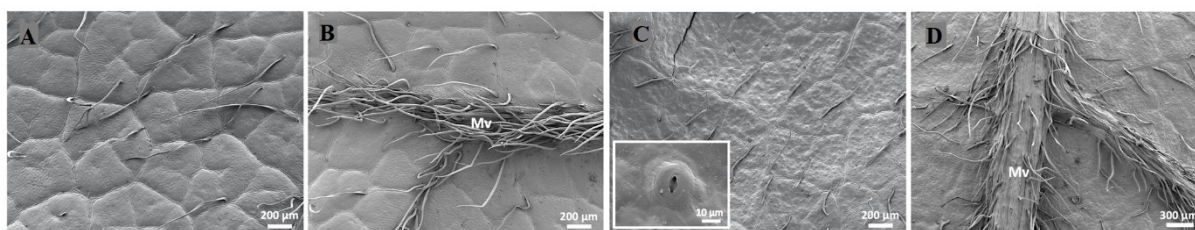


Obr. 7 Jizvy po odhozeném trichomu na listech dubu cesmínovitého (*Quercus ilex* L.). Vlevo adaxiální strana mladého listu s trichomem čerstvě odlomeným z pokožky (A), vpravo adaxiální strana dospělého listu se starou jizvou po trichomu odlomeném z pokožky (B). Zajímavá je přítomnost sklerenchymatických výztuží cévních svazků, které mají lignifikované buněčné stěny, a tudíž vykazují modrou fluorescenci. Příčný řez listem, zobrazeno pod fluorescenčním mikroskopem, modrá fluorescence jednoduchých fenolických látek a ligninu byla indukována pomocí 10% NaOH. Převzato a upraveno z Fernández et al. (2014).

Trichomy mohou pojmout značné množství vody (Boanares et al., 2018; Ohruí et al., 2007). Zajímavé je, že se to týká i glandulárních (žláznatých) trichomů (Boanares et al., 2018), které by měly sloužit primárně k sekreci. Tyto žláznaté trichomy mají v kutikule na své bazální části velké množství akvatických pórů (Ohruí et al., 2007; Schonherr, 2006), které by teoreticky mohly vytvořit vodní kontinuum zasahující až do mezofylu (Boanares et al., 2018). „Neglandulární“ (tedy krycí) trichomy mohou být hustě větvené, díky čemuž mají větší absorpční plochu (Boanares et al., 2018). V práci Schreiber (2005) je dokázáno, že glandulární trichomy bobu obecného (*Vicia faba*) absorbují polární  $\text{AgNO}_3$ , který se nejvíce koncentruje na bázi trichomu. V souladu s výše zmíněnými pracemi lze říci, že příjem polární látky může značit i možnost příjmu vody toutéž cestou. Což je dogma, kterého se drží všechny práce zabývající se příjmem vody listem, a které doposud nebylo vyvráceno.

Trichomy bývají často nahloučeny v bezprostřední blízkosti listové žilnatiny (Fernández et al., 2014; Schreel et al., 2020; Obr 9.), což může souviset s vodním hospodařením rostliny (Nikolopoulos et al., 2002). Na buku lesním totiž takto umístěné trichomy přijaly významně větší množství fluorescenčního markeru (apoplastického i symplastického) oproti ostatním trichomům mimo žilnatinu (Schreel et al., 2020).





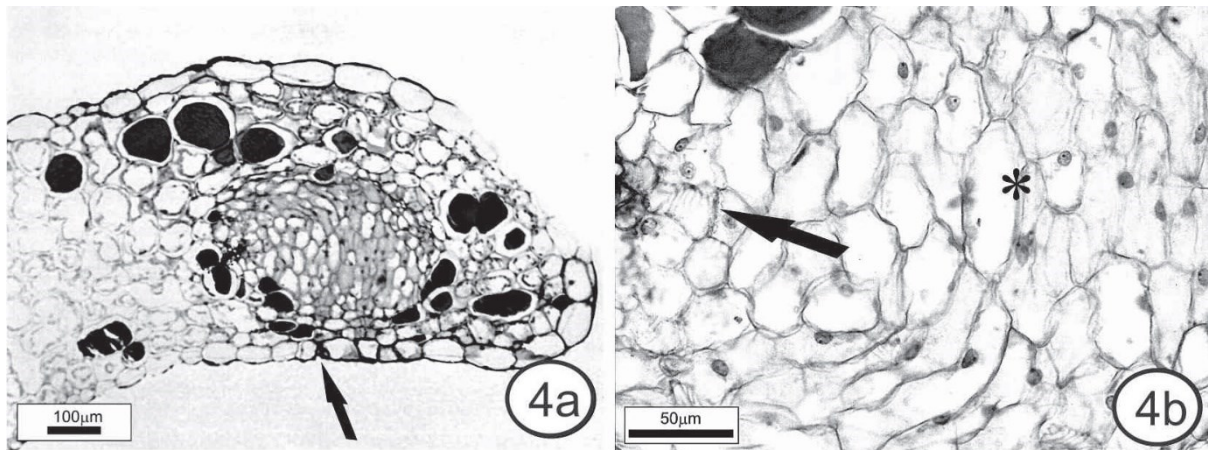
Obr. 8 Povrch listu buku lesního (*Fagus sylvatica* L.) zobrazen pod kryo-skenovacím elektronovým mikroskopem. Znázornění distribuce trichomů na adaxiální straně pokožky listu v oblasti mimo žilnatinu (A) a nad žilnatinou (B), úsečky odpovídají 200  $\mu\text{m}$ . Podobná distribuce trichomů se nachází i na abaxiální straně listu, opět je patrný rozdíl v hustotě trichomů mezi povrchem pokožky mimo žilnatinu (C) a přímo na žilnatině (D), úsečky odpovídají 200  $\mu\text{m}$  a 300  $\mu\text{m}$  v daném pořadí obrázků. Součástí snímku C je detail průduchu, kde úsečka odpovídá 10  $\mu\text{m}$ . Zkratka Mv – listová žilnatina. Převzato a upraveno ze Schreel et al. (2020).

Pro zasazení poznatků o trichomy zprostředkovaném příjmu vody do kontextu temperátních podmínek je naprosto zásadní práce autorů Schreel et al. (2020) na buku lesním (*Fagus sylvatica*). Při sledování průniku vody do listu použili iontové a fluorescenční markery, jejichž nejvyšší koncentrace z celého listového povrchu byla nepřekvapivě uvnitř trichomů. Co je ale důležitější, mnohé z trichomů byly před zahájením experimentů duté, a po smáčení listu se 72 % z nich naplnilo vodou, což indikuje jejich ohromnou kapacitu pro hydrataci. A v souvislosti s dalším objevem z této práce, totiž že trichomy buku lesního nemají kutikulu, ale jejich buněčná stěna má svrchní vrstvu bohatou na pektiny (které jsou hydrofilní), lze prohlásit, že trichomy budou naprosto zásadní cestou FWU a že jsou k tomuto úkolu cíleně přizpůsobeny. Dospělé trichomy buku jsou navíc bezjaderné (Schreel et al., 2020), a pokud dochází k odumření protoplastu (jako u xylémových elementů), jsou perfektní „nádobou“ na vodu a slouží jako její zásobárna. Jenomže kvůli absenci kutikuly budou tuto vodu nejen rychle absorbovat, ale i rychle ztrácet. Aby z absorbované vody měl list nějaký užitek, musel by vodu z trichomu intenzivně vstřebávat do pletiv mezofylu pod pokožkou listu. Zde se nabízí aplikovat model z tilandsie: rychlé nasátí vody do trichomu a aktivní transport do živé mezofylové buňky přes akvaporiny. Buk ale nemá nad tímto „absorpčním trichomem“ kryt z kutinizovaného „štítu“ a „křídla“ jako tilandsie, bude tedy rychleji vysychat a čas na příjem vody má velmi omezený. Jak rychle je list schopen absorbovat velké množství vody, které trichomy zachytí? A jaké regulační mechanismy se na tom budou podílet – bude se jednat o regulaci exprese akvaporinů podobně jako u tilandsií? Nebo mají temperátní druhy jiné strategie inkorporace vody z listu do svých živých zásob? Tyto otázky, a mnohé další, jsou příslibem zajímavých budoucích výzkumů.

### Příjem vody prostřednictvím hydratod

Hydatody jsou modifikované průduchy přeměněné za účelem gutace – tedy sekrece kapalné vody na povrch listu (Obr. 10). Přítomné jsou pouze u některých druhů rostlin, ovšem komplexnější výzkum ohledně jejich globálního rozšíření chybí. Překvapivé bylo zjištění, že se nachází i u xerofytních druhů rodu *Crassula*, které by měly vodou spíše šetřit (Martin and von Willert, 2000). Tento rozpor vypovídá o tom, že o fyziologickém významu hydratod víme skutečně málo. Samozřejmě se nabízí spekulace, jestli se u těchto rostlin nepodílí spíše na příjmu vody než na jejím

výdeji, ale žádné přesvědčivé důkazy pro to nejsou. A významem hydatod pro FWU u temperátních druhů se už vůbec nikdo nezabýval.



Obr. 9 Příčné řezy hydatodou na listě *Kalanchoe pinnata* L., zobrazeno světelným mikroskopem. Snímek 4a znázorňuje celou hydatodu, šipka ukazuje na průduch. Obrázek 4b je detail centrální části hydatody, kde šipka ukazuje na tracheidy, které navazují na buněčnou masu nazývanou ephitém (označen hvězdičkou). Převzato a upraveno z Moreira et al. (2012).

Následující poznatky o možném příjmu vody do listu prostřednictvím hydatod pochází z práce Martin and von Willert (2000) provedené na rostlinách rodu *Crassula*, které disponují CAM metabolismem. Indikacemi, že po navlhčení listoví došlo k příjmu vody, bylo zvýšení tloušťky listu a intenzivnější příjem CO<sub>2</sub>. Z výsledků experimentů je patrné, že k FWU skutečně došlo, ale použité metody nevypovídají nic o tom, jakou cestou se tento příjem vody udál. Závěr autorů, že FWU proběhl prostřednictvím hydatod, je postaven pouze na jejich přítomnosti u všech druhů, kde byl FWU pozorován. To ale může být pouze náhoda. Zároveň autoři pozorovali i druhy, které měly na listech hydatody, ale nejevily známky FWU. O něco zajímavější je zjištění, že při smáčení starších spodních listů se zvětšila tloušťka a příjem CO<sub>2</sub> i u mladších listů, které smáčené nebyly. Toto vypovídá o možnosti hydraulické redistribuce vody absorbované listovím (viz kapitola 4).

Přestože jasný důkaz pro příjem vody hydatodami neexistuje, teoreticky by to bylo možné. Hydatody jsou totiž svým způsobem takové vyústění xylému - obsahují tracheidy, které kontinuálně navazují na cévní svazky listu (Martin and von Willert, 2000; Obr. 10).

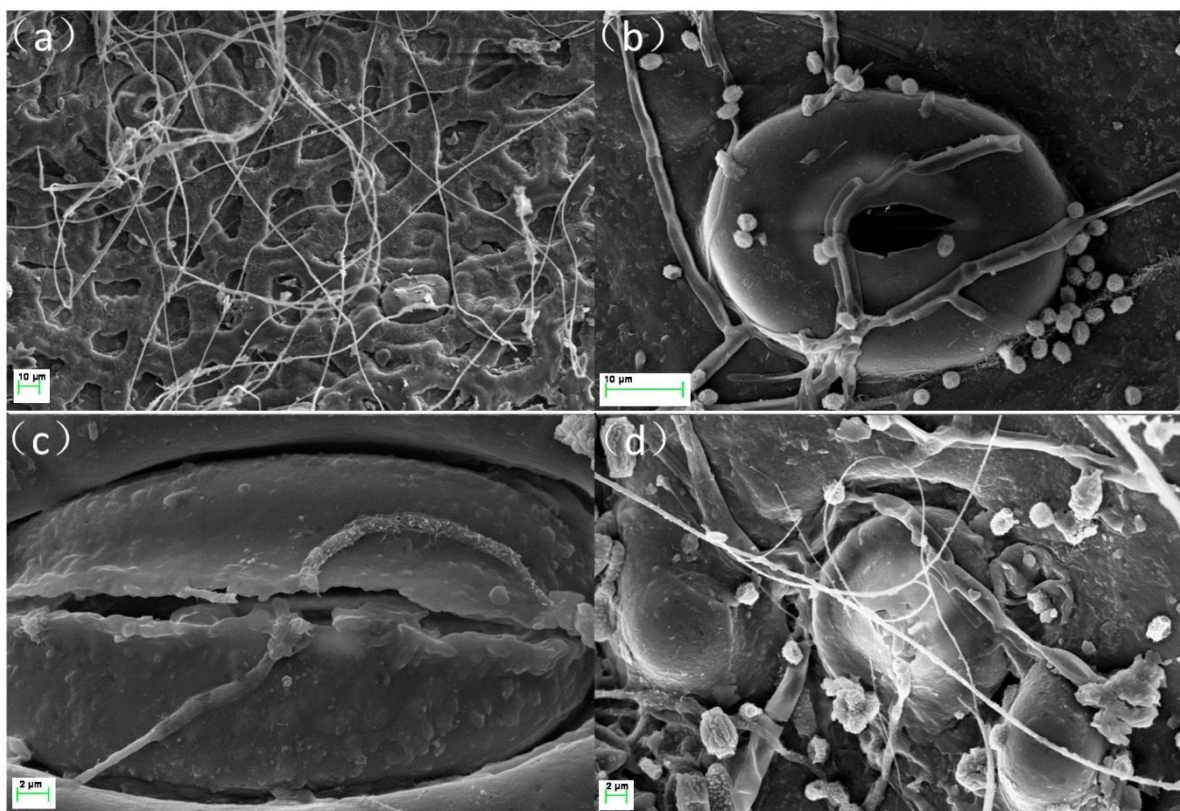
V situaci, kdy panuje vysoký kořenový vztlak a v důsledku toho dosáhne tlaková složka vodního potenciálu listu pozitivních hodnot, bude voda, či vodný roztok s rozpuštěnými látkami, z tracheid doslova vytlačen ven – probíhá tedy **gutace**. Jakmile se ale síla kořenového vztlaku vyčerpá a vodní potenciál se vrátí k původním hodnotám, voda uvnitř hydatody je stáhnuta zpět do tracheid. Pokud by v ten okamžik byl list pokrytý souvislou vrstvou vody, mohlo by teoreticky dojít k jejímu nasávání, a tedy FWU prostřednictvím hydatod.

Zároveň se zde nabízí možnost „*hydraulické aktivace hydatod*“, tedy stimulace jejich otevření při vodní vrstvě na listě a následné vytvoření vodního kontinua mezi nitrem a povrchem listu. Je k údivu, že se mi tento pojem nepodařilo dohledat v žádné literatuře. Patrně to dosud nikoho nenapadlo.

## Příjem vody prostřednictvím organismů žijících na listě

Organismy žijící na povrchu listu se nazývají epifytické. Může se jednat o bakterie, houby, řasy a podobně, které rostlině neškodí – nejsou to patogeny.

Ve vědeckých pracích lze nalézt mnoho případů, kdy byly registrovány epifytické organismy (nejčastěji houby), které svými hyfami nebo haustorii pronikají do listu a stávají se endofyty, obvykle žijícími v apoplastu pletiv (Arnold and Engelbrecht, 2007; Burgess and Dawson, 2004; Wu et al., 2018; Obr. 11). Ke vstupu do rostliny využívají průduchovou štěrbinu (Burgess and Dawson, 2004), přičemž hyfa vytvoří fyzickou bariéru, která omezuje možnost tento průduch uzavřít (Arnold and Engelbrecht, 2007). Teoreticky by mohlo docházet i k průniku hyf do listu přes praskliny v kutikule. Byla vyslovena hypotéza, že hyfy proniknuvší do mesofylu mohou sloužit jako „knot“ pro vedení vlhkosti (Burgess and Dawson, 2004), a to jak z povrchu listu dovnitř (tedy FWU), tak zevnitř listu ven (tedy ztráty vody).



Obr. 10 Houbové hyfy pokrývající stomata na abaxiálních stranách epidermis listů následujících rostlin: (a) *Bulbophyllum ambrosia* (Hance) Schlechter (Orchidaceae), úsečka odpovídá 10 µm; (b) *Bulbophyllum delitescens* Hance (Orchidaceae), úsečka odpovídá 10 µm; (c) *Coelogyne viscosa* H. G. Reichenbach (Orchidaceae), úsečka odpovídá 2 µm; (d) *Hoya pottsii* Traill (Asclepiadaceae), úsečka odpovídá 2 µm. Snímky byly pořízeny prostřednictvím skenovacího elektronového mikroskopu. Převzato a upraveno z Wu et al. (2018).

Velké množství průniků hyf přes stomata bylo zaznamenáno na starších listech sekvoje vždyzelené (*Sequoia sempervirens*), pravděpodobně proto, že s časem se zvyšuje míra eroze jejich epistomatálních voskových zátek (Burgess and Dawson, 2004). Experimentálně bylo potvrzeno, že větší míra infekce listu epifytickými houbami znamenala až dvojnásobné ztráty vody oproti neinfikovaným listům (Arnold and Engelbrecht, 2007). Práce opačného zaměření, tedy o vlivu hyf

na FWU, zatím neexistuje. Avšak bylo pozorováno, že hyfy na listě mohou být pro rostlinu z hlediska zvlhčení listu i přínosem – totiž že při 100% vzdušné vlhkosti voda kondenzuje první právě na houbových hyfách (Pariyar et al., 2017).

Byly pozorovány i epifylické bakterie, které se vyskytovaly na BS na povrchu průduchů (Eichert et al., 2008). Jejich přítomnost v těchto místech může být zapříčiněna permanentně vyšší vlhkostí v blízkosti průduchu díky transpiraci, a nebo z důvodu, že se v témže místě pravděpodobně nachází propustnější kutikula, skrze kterou mohou při zavodnění listu unikat živiny (Schreiber, 2005).

Jak již bylo zmíněno výše, bakterie mohou na listu působit různé změny: zvětšují celkovou plochu povrchu, zadržují vodu, enzymaticky mění strukturu kutikuly (Schreiber, 2005) a vypouští biosurfaktanty (aktivní látky redukuující povrchové napětí; Hutchison and Gross, 1997) nebo extracelulární polysacharidy (Beattie and Lindow, 1999). Důležité je si uvědomit, že bakterie v tomto případě využívají povrch nebo apoplast rostliny jako své životní prostředí a s rostlinami nemají mutualistickou symbiózu – zachycenou vodu nebo živiny primárně přijímají ony. Pokud by došlo k přemnožení epifylických nebo endofytických bakterií, mohou svou biomasou začít stínit, snižovat ozáření pronikající k mezofylovým buňkám a tím by mohly omezit fotosyntézu. Potenciální přínosy rostlině z jejich přítomnosti na listě jsou tedy pravděpodobně docela relativní. Toto jsou pouze teoretické předpoklady, výzkumná práce na toto téma mi není známa.



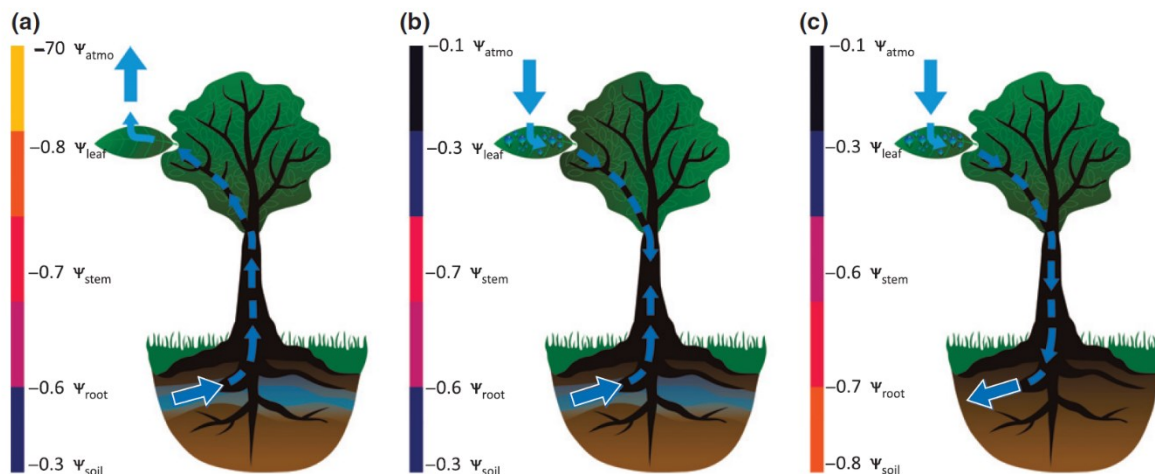
## Kapitola 4 Další osudy vody přijaté listem

Tok vody mezi vnějším prostředím a rostlinou, ale také v rámci těla rostliny, se v moderní literatuře nazývá zkratkou **SPAC**, anglicky Soil-Plant-Atmosphere Continuum (Obr. 12A). V překladu to znamená „kontinuální tok vody z půdy přes rostlinu do atmosféry“. Princip pohybu vody tímto kontinuem v daném směru stojí na teorii transpiračního sání: voda se vypařuje z BS mesofylu přes průduchy do atmosféry, to udržuje negativní tlak tekutiny v xylému, kde je souvislý vodní sloupec, který začíná již v kořenech, ale plynule navazuje na půdní vlhkost, kterou tento podtlak doslova „vysává“. Zároveň je v buňkách xylému velká koncentrace iontů, což tento jev ještě zesiluje a tomuto mechanismu se říká kořenový vztlak. Hnací silou toku je spád gradientu  $\Psi$ .

Vzniklé kontinuum vodního sloupce ale není úplně stabilní – příliš silné transpirační sání v kombinaci s nedostatkem vody v půdě může způsobit tzv. **kavitaci**, tedy zavzdušnění tracheálního elementu. Tím je jeden konkrétní vodní sloupec přerušen a tomu se říká **embolie**. Ke vzniku vzduchových bublinek může docházet i při zamrznutí xylémových tekutin, které při tání ještě expandují, v důsledku čehož může být embolismem postižena velká část xylému (Mayr et al., 2014). Ke opětovnému zavodnění kavitovaných sloupců může přispívat voda získaná z FWU, jak ukázala práce na smrku ztepilém (*Picea abies L.*) v alpínských klimatických podmínkách (Mayr et al., 2014). Autoři této práce dospěli k zajímavým poznatkům ohledně embolie ve vysokohorských podmínkách: v lednu nastala až 86% ztráta hydraulické vodivosti xylému díky kavitacím, patrně z důvodu nedostupné vody v půdě (teploty nepřesáhly 2 °C). Přestože tyto půdní podmínky trvaly několik následujících měsíců, míra embolie vodivých pletiv se zásadně snižovala. Tato zjištění napovídají, že kavitované tracheidy mohly být znova zavodněny díky vodě, kterou přijalo listoví, pravděpodobně z tajícího sněhu. Následné laboratorní pokusy s ponorem koncových výhonů do  $^2\text{H}$  značené vody toto tvrzení potvrdily – kapalina byla přijata listy a cévními svazky dopravena dále po rostlině, v důsledku čehož došlo ke snížení embolie.

Mimo jiné v práci Mayr et al. (2014) podávají důkaz také o tzv. **hydraulické redistribuci** vody (zkratka HR). Tento pojem označuje putování kapalin v rámci rostlinného těla v jiném směru, než je klasické SPAC proudění od kořenů k listům (Obr. 12B). Stále se ale jedná o pohyb vody na základě spádu gradientu  $\Psi$ . Často se tímto pojmem popisuje pouze redistribuce vody v rámci kořenového systému (tzv. vertikální nebo horizontální HR), ale ve skutečnosti HR zahrnuje i příjem vody listem nebo recyklaci vody a živin při dehydrataci pletiv (definice podle Nadezhdina et al., 2010). Aby mohlo k hydraulické redistribuci dojít, musí být zastaveno transpirační sání, což znamená, že  $\Psi$  kořenů (potažmo půdy) musí být nižší než  $\Psi$  listů. Práci dokazujících existenci hydraulické redistribuce a její případný vztah k FWU je nespočet. Namátkou například (Gui et al., 2021; Mayr et al., 2014; Steppe et al., 2018).

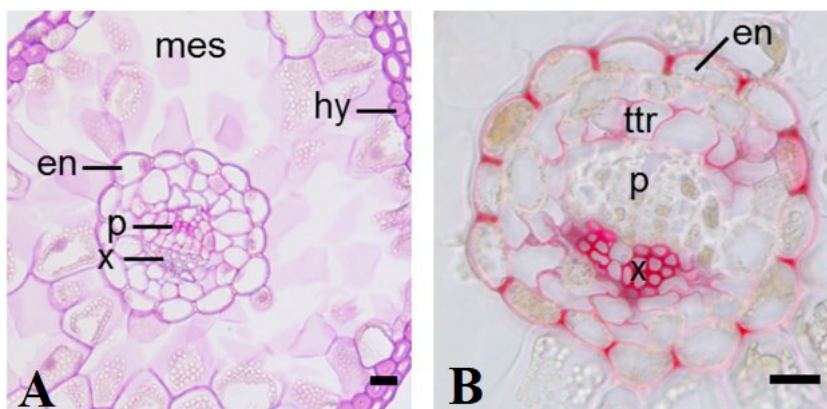
Tok vody přes tracheidy, který je opačný k toku při transpiračním sání se nazývá „záporný tok vody v xylému“. Na tomto jevu staví teorie tzv. **Atmosphere-Plant-Soil Continuum**, volně přeloženo jako „kontinuální proudění vody z atmosféry přes rostlinu až do půdy“, zkráceně APSC, (Obr. 12C). Pokud by byl list neustále zásobován vodou a zároveň byla velmi suchá půda, mohly by teoreticky vzniknout kontinuální vodní sloupec, proudící daným směrem (Goldsmith, 2013). Přesvědčivé důkazy však nyní chybí.



Obr. 11 Ilustrace tří možných cest vody rostlinným tělem na základě rozdílných gradientů  $\Psi$ . Na prvním obrázku (a) je tradiční tok vody z půdy přes rostlinu do atmosféry – nejvyšší  $\Psi$  je v půdě a nejnižší v atmosféře, rostlina proto přijímá vodu kořeny, vede ji svým tělem a listy ji vypouští ve formě vodní páry. Prostřední obrázek (b) znázorňuje situaci, kdy voda proudí do rostliny z půdy i z atmosféry –  $\Psi$  je tedy nejnižší ve stonku/kmeni a voda putuje tímto směrem jak od kořenů, tak z listů, pokud došlo k jejich smáčení. Obrázek (c) ilustruje obrácený tok vody z atmosféry přes rostlinu do půdy – tedy situaci, kdy je nejnižší  $\Psi$  v půdě a zároveň dochází ke smáčení listu. Zkratky:  $\Psi$  = vodní potenciál,  $\Psi_{\text{soil}}$  =  $\Psi$  půdy,  $\Psi_{\text{root}}$  =  $\Psi$  kořene,  $\Psi_{\text{stem}}$  =  $\Psi$  stonku,  $\Psi_{\text{leaf}}$  =  $\Psi$  listu,  $\Psi_{\text{atmo}}$  =  $\Psi$  atmosféry. Převzato z Goldsmith (2013).

### Pohyb vody v rámci listu

Pokud příjem vody listem probíhá primárně přes kutikulu, absorbovaná voda je v parenchymu rovnoměrně distribuována a stahuje se směrem k vodivým pletivům (Eller et al., 2016). Lze předpokládat, že voda přijatá FWU v první řadě hydratuje listová pletiva a teprve následně vstupuje do xylému. V rámci mezofylu se bude voda nejspíše volně pohybovat apoplastickými cestami po hydrofilních polysacharidech, které jsou součástí BS (Obr. 13A). U jehličnanů se vyskytuje jedna zvláštnost – jejich listové cévní svazky jsou obkrouženy vrstvou buněk nazývanou endodermis, která obsahuje lignin sloužící jako apoplastická bariéra (Obr. 13B). Aby mohlo dojít k výměně vody mezi mesofylem a středním válcem, je nutné, aby prošla přes symplast (Laur and Hacke, 2014).



Obr. 12 Příčný řez jehlicemi smrku sivého (*Picea glauca* (Moench) Voss) pod světelným mikroskopem. Na prvním snímku (A) je fialovým zbarvením znázorněno zastoupení polysacharidů; detekováno histochemickou metodou periodic acid Schiff reagent. Druhý snímek (B) dokazuje přítomnost lignifikovaných buněčných stěn v rámci endo-dermis (en) a xylému (x); obarveno floroglucinolem-HCl. Obě úsečky odpovídají 20  $\mu\text{m}$ . Zkratky: mes – mezofyl, hy – hypo-dermis, en – endoermis, p – floém, x – xylém, ttr – transfúzní tracheidy. Převzato a upraveno z Laur and Hacke (2014).

ných stěn v rámci endo-dermis (en) a xylému (x); obarveno floroglucinolem-HCl. Obě úsečky odpovídají 20  $\mu\text{m}$ . Zkratky: mes – mezofyl, hy – hypo-dermis, en – endoermis, p – floém, x – xylém, ttr – transfúzní tracheidy. Převzato a upraveno z Laur and Hacke (2014).

V případě FWU prostřednictvím trichomů je s největší pravděpodobností možný pohyb vody symplastem i apoplastem. Toto tvrzení potvrzuje experimentální práce Schreel et al. (2020) provedená na buku lesním (*Fagus sylvatica*).

### Pohyb vody celou rostlinou

Z předpokladu, že voda přijatá listem vstupuje do vodivých pletiv, lze vyvozovat, že tato voda může být dále vodivými pletivy rozváděna po těle rostliny všemi směry, podle toho, kde jí je na základě vodního potenciálu zrovna potřeba. Teoreticky může být použita i k transpiraci. Jednoduše řečeno, stává se součástí vodních zásob rostliny a může s ní být jakkoliv naloženo.

Jak již bylo zmíněno výše, voda může být použita například k opravě kavitací (Mayr et al., 2014). Nebo navýší turgorový tlak na BS a tím podpoří objemový růst rostlinných pletiv, například v oblasti kambia a felogenu v druhotně tloustnoucím kmeni (Steppe et al., 2018).

Důkazy o HR vody přijaté listy poskytuje například práce (Schreel et al., 2019b) provedená na tropickém kolíkovníku, nebo práce Gui et al. (2021) na asijských pouštních keřovitých dřevinách. První zmiňovaná práce simulovala kapalně srážky (značené deuteriem), druhá operovala s mlhou značenou izotopem kyslíku  $^{18}\text{O}$ . Obě práce však dospěly k podobným závěrům: jakmile došlo k obrácení gradientu vodního potenciálu – tedy nastal okamžik, že nejvyšší vodní potenciál byl v listech – obrátil se i xylémový tok a voda proudila směrem ke kořenům.

### Možný výstup vody kořeny

Je známo, že rostliny do půdy vypouští tzv. exudáty – různé sekundární metabolity, které mají jednak signální funkci, ale také mají za úkol učinit vodu a živiny v bezprostřední blízkosti kořenů dostupnější (například vylučované nízkomolekulární organické kyseliny, které usnadňují příjem fosfátu). Je ale možné, že by takto mohla být exudována i voda, která byla přijata listovím? K velkému překvapení se tímto tématem zabývala již jedna z prvních experimentálních prací na téma FWU: Breazeale et al. (1950) na semenáčcích rajčete (*Solanum* sp.). Autor provedl jednoduchý pokus s umístěním rostliny do mlžné atmosféry se 100% relativní vlhkostí, zatímco kořenový systém byl neprodyšně uzavřen v Erlenmeyerově baňce bez přítomnosti půdy. A nade všechna očekávání, skutečně došlo k viditelné exudaci vodného roztoku kořeny (avšak pouze v přítomnosti mlhy). Přestože při tomto experimentu chyběla půda, lze to považovat za částečný důkaz teorie „atmosphere-plant-soil continuum“.

Velice podobně koncipovaný experiment provedla autorka Cassana et al. (2016) na tropické dřevině blahočetu úzkolistém (*Araucaria angustifolia* (Bertol.)). Mladí jedinci byli stresováni suchem a poté vystaveni mlze obohacené o deuterium. Následné rozborů ukázaly, že došlo k FWU i HR a následně i k lehkému obohacení rhizosféry o vodu s vyšší koncentrací deuteria. Což sice potvrzuje výsledky Breazeale et al. (1950), ale stále se nejedná o potvrzení hypotézy APSC. Problémem je, že mohlo dojít k jednorázovému nasátí vody do listu a následné redistribuci až do půdy, ale neexistuje důkaz, že skutečně vzniklo zmiňované kontinuum – tedy skutečné propojení vlhkosti v atmosféře/na listu s vlhkostí v půdě (jak je tomu při transpiračním sání).

Na definitivní vyvrácení nebo potvrzení této hypotézy si ještě budeme muset nějakou chvíli počkat.

## Kapitola 5 Další konsekvence spojené s FWU

Schopnost přijímat vodu listy a jehlicemi bude dost možná jedním z hlavních důvodů, proč mohou některé stromy dorůstat výšky 100 m. Transportovat vodu z kořenů do těchto výšek vyžaduje extrémní hnací sílu, která může být vytvořena několika následujícími způsoby. K překonání gravitačního působení na vodu je třeba mít úzké kapiláry, kde se potřebný záporný tlak generuje díky povrchovému napětí a velkému zakřivení menisku kapaliny v takto úzké kapiláře. V úzkých kapilárách však vzniká větší tření a uplatňuje se proces adheze molekul vody k povrchu cévních elementů, které transport vody zpomalují. Dalším předpokladem pro dopravu vody do velkých výšek je silné transpirační sání. A při takto vysokých podtlacích roste i riziko přerušování vodního sloupce kavitací. Celkově je to velice metabolicky a energeticky náročná záležitost. Řešením by bylo vytahovat vodu do nižších výšek a zbytek nad tím doplnit z FWU (Burgess and Dawson, 2004).

Pokud je tato úvaha správná, potom dává smysl, proč se areál výskytu sekvoje (*S. sempervirens*) překrývá s rozsahem oblastí, kde se pravidelně vyskytují intenzivní mlžné opary (Burgess and Dawson, 2004).

V rámci denního rytmu mnohé rostliny využívají typických nočních podmínek vyšší vzdušné vlhkosti a nižších teplot, aby si doplnily obsah vody v listech (kterou v průběhu dne ztratily) s minimální ztrátou – jednoduše otevrou průduchy a mírně transpirují (Limm et al., 2009; Yan et al., 2015). Pokud by zároveň měly schopnost FWU, k doplnění vody by došlo rychleji a teoreticky by se při tom spotřebovalo méně půdní vody.

Vztahem mezi noční otevřeností průduchů a mírou FWU se zabývala práce Limm et al. (2009) provedená v kalifornských sekvojových lesích. Autoři se experimentálně zabývali významem nočního FWU pro listy, které zároveň vodu ztrácejí při noční transpiraci. Je zajímavé, že u většiny zkoumaných druhů bylo množství vody přijaté pomocí FWU menší, než kolik vody bylo za noc vytranspirováno (Obr 14). Ale celkové ztráty byly díky FWU alespoň částečně sníženy.

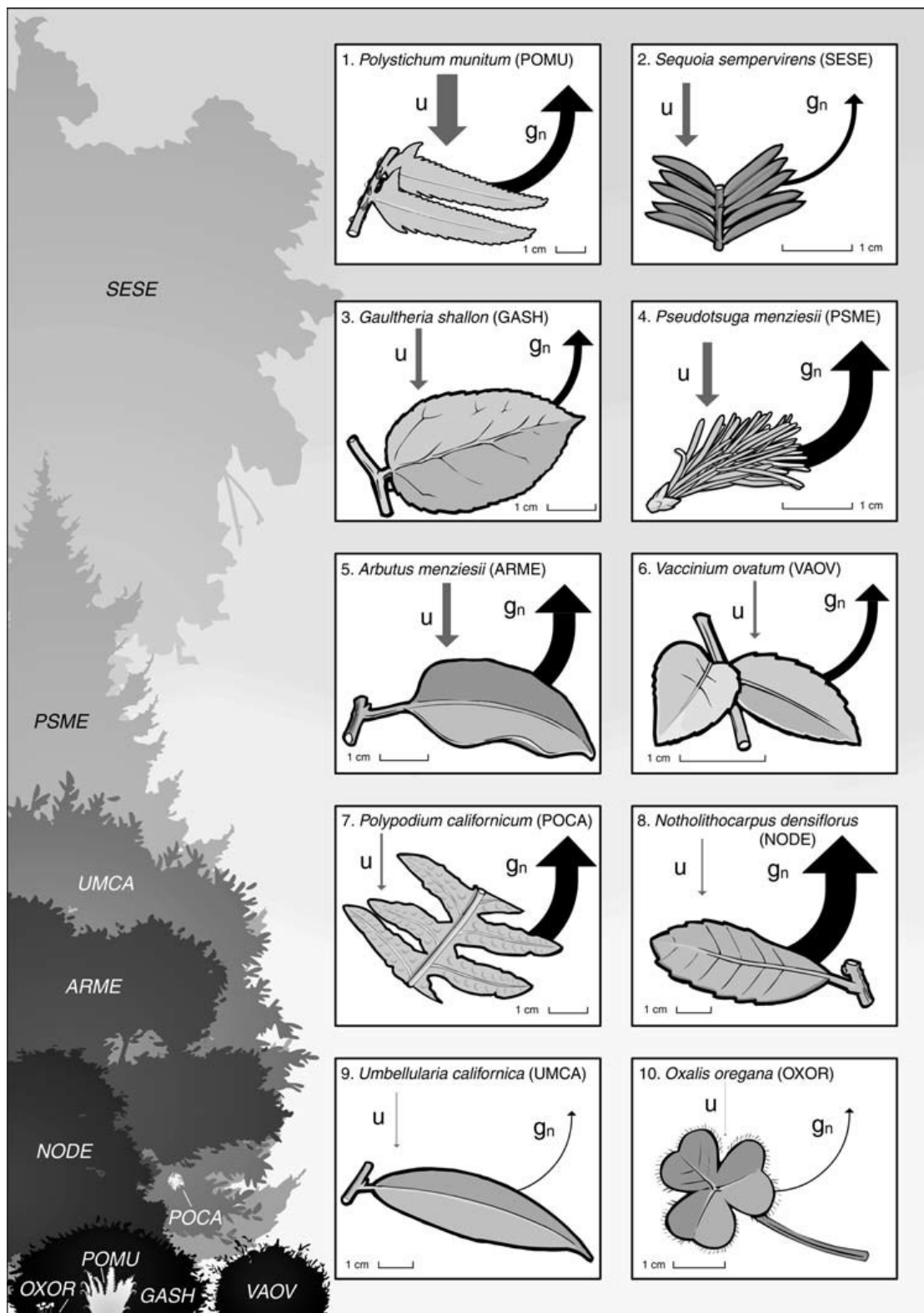
V rámci celého ekosystému může mít FWU různé další konsekvence, především v oblasti koloběhu vody. Rostliny, které jsou uzpůsobeny k příjmu vody listovím mají tyto povrchy hydrofilní, což znamená, že na nich snáze kondenzuje vzdušná vlhkost, která potom stéká dolů a zásobuje půdu nebo rostliny v podrostu vodou, která by jinak zůstala nedostupná (Limm et al., 2009).

Další možný benefit FWU pramení ze schopnosti přijmout vodu listem dříve, než se vypaří. Při lehkých srážkách (typu mrholení) v zapojeném porostu dojde ke smáčení listoví, ale už ne půdy. Následně se voda z listů začíná vypařovat, a pokud by rostliny neměly schopnost přijmout tuto vodu skrze listy, byla by ztracena a opět bez využití rostlinou vypařena – k dešti jako by nedošlo (Breshears et al., 2008). Podobně budou fungovat mnohé pouštní rostliny žijící v oblastech, kde jsou kapalná srážky vzácností a jediným zdrojem vody je vzdušná vlhkost kondenzující se na površích těl rostlin.

Také v období sucha bude schopnost FWU výhodou, jednoduše proto, že sníží vodní deficit v pletivech a může pomoci předejít kavitacím vodního sloupce ve vodivých pletivech, popřípadě zavodnit již kavitované cévní elementy.

No a samozřejmě případná existence APSC by byla významným přispěním do vodních rezerv v půdě, z čehož by mohl těžit celý ekosystém.





Obr. 13 Grafické znázornění intenzity příjmu vody listem a nočního výdeje vody transpirací. Každý box ilustruje morfologii listu jednoho druhu rostliny a šipky ukazují intenzitu toku vody. Šedá šipka reprezentuje míru příjmu vody listem (U) z vnějšího prostředí, tloušťka šipky znamená relativní intenzitu toku, vůči maximální kapacitě listu naměřené u daného druhu. Černé šipky reprezentují noční míru vodivosti průduchů ( $g_n$ ), od čehož se odvozují ztráty vody transpirací. Tloušťka šipky znamená noční otevřenost průduchů vůči maximální otevřenosti pro daný druh. Boxy jsou seřazeny podle přínosu přijaté vody k celkové hydrataci listu. Siluety korun nalevo ilustrují pozice zkoumaných druhů v rámci zapojeného lesního porostu. Převzato z Limm et al. (2009).

## Kapitola 6 Závěry a budoucnost výzkumu

Možností, kudy by voda mohla vstupovat do listu existuje vícero a nelze jednoznačně určit, která cesta je významnější. Pro některé rostliny to mohou být hydrofilní trichomy, pro jiné průduchy, možná hydatody a asi u všech rostlin se bude do určité míry zapojovat i kutikula. Určitě zajímavý bude další výzkum ohledně houbových endofytů, jejichž hyfy prostupují průduchovou štěrbinu a mohou mít značný vliv na celkový vodní režim listu.

Ovšem existence příjmu vody listem je již nepopiratelná. O čem se ještě mohou vést spory je význam FWU pro celkový vodní režim rostliny, potažmo koloběh vody v ekosystému. V návaznosti na to se mnoho prací řešících FWU ve svém závěru zmiňuje o potřebě brát FWU v potaz při studiu vodního režimu rostliny, a zároveň o nutnosti inkorporovat FWU také do klimatických, ekologických a hydrologických modelů. Při predikování zvládnutí sucha je potřeba počítat s tím, že i slabé srážky nebo jenom obyčejná mlha mohou zlepšit vodní bilanci rostlin. V souvislosti s tím bude dobré do předpovědí o dopadu klimatické změny na rostlinná společenstva uvažovat jako potenciální faktor i výskyt srážek, které nesmáčí půdu.

Nepochybuji, že celý fenomén příjmu vody listem bude mít ještě mnohé další, dnes netušené konsekvence na vyšších hierarchických úrovních, a těším se na nové objevy.

## Seznam použité literatury

- Arnold, A.E., Engelbrecht, B.M.J., 2007. Fungal endophytes nearly double minimum leaf conductance in seedlings of a neotropical tree species. *J. Trop. Ecol.* 23, 369–372. <https://doi.org/10.1017/S0266467407004038>
- Ballego-Campos, I., Forzza, R.C., Paiva, E.A.S., 2020. More than Scales: Evidence for the Production and Exudation of Mucilage by the Peltate Trichomes of *Tillandsia cyanea* (Bromeliaceae: Tillandsioideae). *Plants* 9, 763. <https://doi.org/10.3390/plants9060763>
- Beattie, G.A., Lindow, S.E., 1999. Bacterial Colonization of Leaves: A Spectrum of Strategies. *Phytopathology*® 89, 353–359. <https://doi.org/10.1094/PHYTO.1999.89.5.353>
- Benz, B.W., Martin, C.E., 2006. Foliar trichomes, boundary layers, and gas exchange in 12 species of epiphytic *Tillandsia* (Bromeliaceae). *J. Plant Physiol.* 163, 648–656. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2005.05.008>
- Berry, Z.C., Emery, N.C., Gotsch, S.G., Goldsmith, G.R., 2019. Foliar water uptake: Processes, pathways, and integration into plant water budgets. *Plant Cell Environ.* 42, 410–423. <https://doi.org/10.1111/pce.13439>
- Berry, Z.C., White, J.C., Smith, W.K., 2014. Foliar uptake, carbon fluxes and water status are affected by the timing of daily fog in saplings from a threatened cloud forest. *Tree Physiol.* 34, 459–470. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpu032>
- Binks, O., Coughlin, I., Mencuccini, M., Meir, P., 2020. Equivalence of foliar water uptake and stomatal conductance? *Plant Cell Environ.* 43, 524–528. <https://doi.org/10.1111/pce.13663>
- Boanares, D., Isaias, R.R.M.S., de Sousa, H.C., Kozovits, A.R., 2018. Strategies of leaf water uptake based on anatomical traits. *Plant Biol.* 20, 848–856. <https://doi.org/10.1111/plb.12832>
- Boucher, J.-F., Munson, A.D., Bernier, P.Y., 1995. Foliar absorption of dew influences shoot water potential and root growth in *Pinus strobus* seedlings. *Tree Physiol.* 15, 819–823. <https://doi.org/10.1093/treephys/15.12.819>
- Breazeale, E.L., McGeorge, W.T., Breazeale, J.F., 1950. Moisture absorption by plants from an atmosphere of high humidity. *Plant Physiol.* 25, 413–419. <https://doi.org/10.1104/pp.25.3.413>
- Breshears, D.D., McDowell, N.G., Goddard, K.L., Dayem, K.E., Martens, S.N., Meyer, C.W., Brown, K.M., 2008. Foliar absorption of intercepted rainfall improves woody plant water status most during drought. *Ecology* 89, 41–47. <https://doi.org/10.1890/07-0437.1>
- Burgess, S.S.O., Dawson, T.E., 2004. The contribution of fog to the water relations of *Sequoia sempervirens* (D. Don): foliar uptake and prevention of dehydration. *Plant Cell Environ.* 27, 1023–1034. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2004.01207.x>
- Burkhardt, J., Basi, S., Pariyar, S., Hunsche, M., 2012. Stomatal penetration by aqueous solutions – an update involving leaf surface particles. *New Phytol.* 196, 774–787. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04307.x>

- Cassana, F.F., Eller, C.B., Oliveira, R.S., Dillenburg, L.R., 2016. Effects of soil water availability on foliar water uptake of *Araucaria angustifolia*. *Plant Soil* 399, 147–157. <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2685-0>
- Cernusak, L.A., Ubierna, N., Jenkins, M.W., Garrity, S.R., Rahn, T., Powers, H.H., Hanson, D.T., Sevanto, S., Wong, S.C., McDowell, N.G., Farquhar, G.D., 2018. Unsaturation of vapour pressure inside leaves of two conifer species. *Sci. Rep.* 8, 7667. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-25838-2>
- Dawson, T.E., Goldsmith, G.R., 2018. The value of wet leaves. *New Phytol.* 219, 1156–1169. <https://doi.org/10.1111/nph.15307>
- Eichert, T., Burkhardt, J., 2001. Quantification of stomatal uptake of ionic solutes using a new model system. *J. Exp. Bot.* 52, 771–781. <https://doi.org/10.1093/jexbot/52.357.771>
- Eichert, T., Goldbach, H.E., 2008. Equivalent pore radii of hydrophilic foliar uptake routes in stomatous and astomatous leaf surfaces – further evidence for a stomatal pathway. *Physiol. Plant.* 132, 491–502. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2007.01023.x>
- Eichert, T., Kurtz, A., Steiner, U., Goldbach, H.E., 2008. Size exclusion limits and lateral heterogeneity of the stomatal foliar uptake pathway for aqueous solutes and water-suspended nanoparticles. *Physiol. Plant.* 134, 151–160. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2008.01135.x>
- Eller, C.B., Burgess, S.S.O., Oliveira, R.S., 2015. Environmental controls in the water use patterns of a tropical cloud forest tree species, *Drimys brasiliensis* (Winteraceae). *Tree Physiol.* 35, 387–399. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpv001>
- Eller, C.B., Lima, A.L., Oliveira, R.S., 2016. Cloud forest trees with higher foliar water uptake capacity and anisohydric behavior are more vulnerable to drought and climate change. *New Phytol.* 211, 489–501. <https://doi.org/10.1111/nph.13952>
- Eller, C.B., Lima, A.L., Oliveira, R.S., 2013. Foliar uptake of fog water and transport belowground alleviates drought effects in the cloud forest tree species, *Drimys brasiliensis* (Winteraceae). *New Phytol.* 199, 151–162. <https://doi.org/10.1111/nph.12248>
- Feild, T.S., Zwieniecki, M.A., Donoghue, M.J., Holbrook, N.M., 1998. Stomatal plugs of *Drimys winteri* (Winteraceae) protect leaves from mist but not drought. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 95, 14256–14259. <https://doi.org/10.1073/pnas.95.24.14256>
- Fernández, V., Bahamonde, H.A., Javier Peguero-Pina, J., Gil-Pelegrín, E., Sancho-Knapik, D., Gil, L., Goldbach, H.E., Eichert, T., 2017. Physico-chemical properties of plant cuticles and their functional and ecological significance. *J. Exp. Bot.* 68, 5293–5306. <https://doi.org/10.1093/jxb/erx302>
- Fernández, V., Sancho-Knapik, D., Guzmán, P., Peguero-Pina, J.J., Gil, L., Karabourniotis, G., Khayet, M., Fasseas, C., Heredia-Guerrero, J.A., Heredia, A., Gil-Pelegrín, E., 2014. Wettability, Polarity, and Water Absorption of Holm Oak Leaves: Effect of Leaf Side and Age. *Plant Physiol.* 166, 168–180. <https://doi.org/10.1104/pp.114.242040>
- Goldsmith, G.R., 2013. Changing directions: the atmosphere–plant–soil continuum. *New Phytol.* 199, 4–6. <https://doi.org/10.1111/nph.12332>



- Gouvra, E., Grammatikopoulos, G., 2003. Beneficial effects of direct foliar water uptake on shoot water potential of five chasmophytes. *Can. J. Bot.* 81, 1278–1284. <https://doi.org/10.1139/b03-108>
- Gui, Z., Li, L., Qin, S., Zhang, Y., 2021. Foliar water uptake of four shrub species in a semi-arid desert. *J. Arid Environ.* 195, 104629. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2021.104629>
- Guzmán-Delgado, P., Laca, E., Zwieniecki, M.A., 2021. Unravelling foliar water uptake pathways: The contribution of stomata and the cuticle. *Plant Cell Environ.* 44, 1728–1740. <https://doi.org/10.1111/pce.14041>
- Hoad, S.P., Jeffree, C.E., Grace, J., 1992. Effects of wind and abrasion on cuticular integrity in *Fagus sylvatica* L. and consequences for transfer of pollutants through leaf surfaces. *Agric. Ecosyst. Environ.* 42, 275–289. [https://doi.org/10.1016/0167-8809\(92\)90004-U](https://doi.org/10.1016/0167-8809(92)90004-U)
- Hutchison, M.L., Gross, D.C., 1997. Lipopeptide Phytotoxins Produced by *Pseudomonas syringae* pv. *syringae*: Comparison of the Biosurfactant and Ion Channel-Forming Activities of Syringopeptin and Syringomycin. *Mol. Plant-Microbe Interactions®* 10, 347–354. <https://doi.org/10.1094/MPMI.1997.10.3.347>
- Kane, C.N., Jordan, G.J., Jansen, S., McAdam, S.A.M., 2020. A Permeable Cuticle, Not Open Stomata, Is the Primary Source of Water Loss From Expanding Leaves. *Front. Plant Sci.* 11, 774. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00774>
- Keenan, T.F., Hollinger, D.Y., Bohrer, G., Dragoni, D., Munger, J.W., Schmid, H.P., Richardson, A.D., 2013. Increase in forest water-use efficiency as atmospheric carbon dioxide concentrations rise. *Nature* 499, 324–327. <https://doi.org/10.1038/nature12291>
- Kim, K.S., Taylor, S.E., Gleason, M.L., Nutter Jr., F.W., Coop, L.B., Pfender, W.F., Seem, R.C., Sentelhas, P.C., Gillespie, T.J., Dalla Marta, A., 2010. Spatial portability of numerical models of leaf wetness duration based on empirical approaches. *Agric. For. Meteorol.* 150, 871–880. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2010.02.006>
- Knoll, D., Schreiber, L., 2000. Plant–Microbe Interactions: Wetting of Ivy (*Hedera helix* L.) Leaf Surfaces in Relation to Colonization by Epiphytic Microorganisms. *Microb. Ecol.* 40, 33–42. <https://doi.org/10.1007/s002480000012>
- Laur, J., Hacke, U.G., 2014. Exploring *Picea glauca* aquaporins in the context of needle water uptake and xylem refilling. *New Phytol.* 203, 388–400. <https://doi.org/10.1111/nph.12806>
- Limm, E.B., Dawson, T.E., 2010. *Polystichum munitum* (Dryopteridaceae) varies geographically in its capacity to absorb fog water by foliar uptake within the redwood forest ecosystem. *Am. J. Bot.* 97, 1121–1128. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000081>
- Limm, E.B., Simonin, K.A., Bothman, A.G., Dawson, T.E., 2009. Foliar water uptake: a common water acquisition strategy for plants of the redwood forest. *Oecologia* 161, 449–459. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1400-3>
- Lindow, S.E., Brandl, M.T., 2003. Microbiology of the Phyllosphere. *APPL Env. MICROBIOL* 69, 9.

- Liu, Z., Zhang, H., Yu, X., Jia, G., Jiang, J., 2021. Evidence of foliar water uptake in a conifer species. *Agric. Water Manag.* 255, 106993. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2021.106993>
- Martin, C.E., von Willert, and D.J., 2000. Leaf Epidermal Hydathodes and the Ecophysiological Consequences of Foliar Water Uptake in Species of *Crassula* from the Namib Desert in Southern Africa. *Plant Biol.* 2, 229–242. <https://doi.org/10.1055/s-2000-9163>
- Mayr, S., Schmid, P., Laur, J., Rosner, S., Charra-Vaskou, K., Dämon, B., Hacke, U.G., 2014. Uptake of Water via Branches Helps Timberline Conifers Refill Embolized Xylem in Late Winter. *Plant Physiol.* 164, 1731–1740. <https://doi.org/10.1104/pp.114.236646>
- Moreira, N.S., Nascimento, L.B.S., Leal-Costa, M.V., Tavares, E.S., 2012. Comparative anatomy of leaves of *Kalanchoe pinnata* and *K. crenata* in sun and shade conditions, as a support for their identification. *Rev. Bras. Farmacogn.* 22, 929–936. <https://doi.org/10.1590/S0102-695X2012005000056>
- Nadezhdina, N., David, T.S., David, J.S., Ferreira, M.I., Dohnal, M., Tesař, M., Gartner, K., Leitgeb, E., Nadezhdin, V., Cermak, J., Jimenez, M.S., Morales, D., 2010. Trees never rest: the multiple facets of hydraulic redistribution. *Ecohydrology* 3, 431–444. <https://doi.org/10.1002/eco.148>
- Neinhuis, C., 1997. Characterization and Distribution of Water-repellent, Self-cleaning Plant Surfaces. *Ann. Bot.* 79, 667–677. <https://doi.org/10.1006/anbo.1997.0400>
- Ohrui, T., Nobira, H., Sakata, Y., Taji, T., Yamamoto, C., Nishida, K., Yamakawa, T., Sasuga, Y., Yaguchi, Y., Takenaga, H., Tanaka, S., 2007. Foliar trichome- and aquaporin-aided water uptake in a drought-resistant epiphyte *Tillandsia ionantha* Planchon. *Planta* 227, 47–56. <https://doi.org/10.1007/s00425-007-0593-0>
- Papini, A., Tani, G., Di Falco, P., Brighigna, L., 2010. The ultrastructure of the development of *Tillandsia* (Bromeliaceae) trichome. *Flora - Morphol. Distrib. Funct. Ecol. Plants* 205, 94–100. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2009.02.001>
- Pariyar, S., Chang, S.-C., Zinsmeister, D., Zhou, H., Grantz, D.A., Hunsche, M., Burkhardt, J., 2017. Xeromorphic traits help to maintain photosynthesis in the perhumid climate of a Taiwanese cloud forest. *Oecologia* 184, 609–621. <https://doi.org/10.1007/s00442-017-3894-4>
- Schlegel, T.K., Schönherr, J., Schreiber, L., 2005. Size selectivity of aqueous pores in stomatous cuticles of *Vicia faba* leaves. *Planta* 221, 648–655. <https://doi.org/10.1007/s00425-005-1480-1>
- Schönherr, J., 2006. Characterization of aqueous pores in plant cuticles and permeation of ionic solutes. *J. Exp. Bot.* 57, 2471–2491. <https://doi.org/10.1093/jxb/erj217>
- Schönherr, J., 2002. A mechanistic analysis of penetration of glyphosate salts across stomatous cuticular membranes: Penetration of glyphosate salts across cuticular membranes. *Pest Manag. Sci.* 58, 343–351. <https://doi.org/10.1002/ps.462>
- Schönherr, J., 2000. Calcium chloride penetrates plant cuticles via aqueous pores. *Planta* 212, 112–118. <https://doi.org/10.1007/s004250000373>
- Schönherr, J., 1976. Water permeability of isolated cuticular membranes: The effect of cuticular waxes on diffusion of water. *Planta* 131, 159–164. <https://doi.org/10.1007/BF00389989>

- Schönherr, J., Bukovac, M.J., 1972. Penetration of Stomata by Liquids: Dependence on Surface Tension, Wettability, and Stomatal Morphology. *Plant Physiol.* 49, 813–819. <https://doi.org/10.1104/pp.49.5.813>
- Schreel, J.D.M., Leroux, O., Goossens, W., Brodersen, C., Rubinstein, A., Steppe, K., 2020. Identifying the pathways for foliar water uptake in beech (*Fagus sylvatica* L.): a major role for trichomes. *Plant J.* 103, 769–780. <https://doi.org/10.1111/tpj.14770>
- Schreel, J.D.M., von der Crone, J.S., Kangur, O., Steppe, K., 2019a. Influence of Drought on Foliar Water Uptake Capacity of Temperate Tree Species. *Forests* 10, 562. <https://doi.org/10.3390/f10070562>
- Schreel, J.D.M., Wal, B.A.E.V. de, Hervé-Fernandez, P., Boeckx, P., Steppe, K., 2019b. Hydraulic redistribution of foliar absorbed water causes turgor-driven growth in mangrove seedlings. <https://doi.org/10.1111/pce.13556>
- Schreiber, L., 2005. Polar Paths of Diffusion across Plant Cuticles: New Evidence for an Old Hypothesis. *Ann. Bot.* 95, 1069–1073. <https://doi.org/10.1093/aob/mci122>
- Schönherr, J., Schreiber, L., 2004. Size selectivity of aqueous pores in astomatous cuticular membranes isolated from *Populus canescens* (Aiton) Sm. leaves. *Planta* 219. <https://doi.org/10.1007/s00425-004-1239-0>
- Simonin, K.A., Santiago, L.S., Dawson, T.E., 2009. Fog interception by *Sequoia sempervirens* (D. Don) crowns decouples physiology from soil water deficit. *Plant Cell Environ.* 32, 882–892. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.01967.x>
- Steppe, K., Vandegheuchte, M.W., Van de Wal, B.A.E., Hoste, P., Guyot, A., Lovelock, C.E., Lockington, D.A., 2018. Direct uptake of canopy rainwater causes turgor-driven growth spurts in the mangrove *Avicennia marina*. *Tree Physiol.* 38, 979–991. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpy024>
- Stone, E.C., 1957. Dew as an Ecological Factor: I. A Review of the Literature. *Ecology* 38, 407. <https://doi.org/10.2307/1929883>
- Tredenick, E.C., Farquhar, G.D., 2021. Dynamics of moisture diffusion and adsorption in plant cuticles including the role of cellulose. *Nat. Commun.* 12, 5042. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-25225-y>
- Vega, C., Valbuena-Carabaña, M., Gil, L., Fernández, V., 2021. Water Sorption and Desorption of Isolated Cuticles From Three Woody Species With Focus on *Ilex aquifolium*. *Front. Plant Sci.* 12, 728627. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.728627>
- Vesala, T., Sevanto, S., Grönholm, T., Salmon, Y., Nikinmaa, E., Hari, P., Hölttä, T., 2017. Effect of Leaf Water Potential on Internal Humidity and CO<sub>2</sub> Dissolution: Reverse Transpiration and Improved Water Use Efficiency under Negative Pressure. *Front. Plant Sci.* 8. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00054>
- Villar-Salvador, P., Planelles, R., Oliet, J., Penuelas-Rubira, J.L., Jacobs, D.F., Gonzalez, M., 2004. Drought tolerance and transplanting performance of holm oak (*Quercus ilex*) seedlings after

drought hardening in the nursery. *Tree Physiol.* 24, 1147–1155.

<https://doi.org/10.1093/treephys/24.10.1147>

Wang, H., Shi, H., Wang, Y., 2015. The Wetting of Leaf Surfaces and Its Ecological Significances, in: Aliofkhazraei, M. (Ed.), *Wetting and Wettability*. InTech. <https://doi.org/10.5772/61205>

Westhoff, M., Zimmermann, D., Zimmermann, G., Gessner, P., Wegner, L.H., Bentrup, F.-W., Zimmermann, U., 2009. Distribution and function of epistomatal mucilage plugs. *Protoplasma* 235, 101–105. <https://doi.org/10.1007/s00709-008-0029-0>

Wu, Y., Song, L., Liu, Wenyao, Liu, Wenjie, Li, S., Fu, P., Shen, Y., Wu, J., Wang, P., Chen, Q., Lu, H., 2018. Fog Water Is Important in Maintaining the Water Budgets of Vascular Epiphytes in an Asian Tropical Karst Forests during the Dry Season. *Forests* 9, 260.

<https://doi.org/10.3390/f9050260>

Yan, X., Zhou, M., Dong, X., Zou, S., Xiao, H., Ma, X.-F., 2015. Molecular mechanisms of foliar water uptake in a desert tree. *AoB PLANTS* 7. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plv129>

Zimmermann, D., Westhoff, M., Zimmermann, G., Geßner, P., Gessner, A., Wegner, L.H., Rokitta, M., Ache, P., Schneider, H., Vásquez, J.A., Kruck, W., Shirley, S., Jakob, P., Hedrich, R., Bentrup, F.-W., Bamberg, E., Zimmermann, U., 2007. Foliar water supply of tall trees: evidence for mucilage-facilitated moisture uptake from the atmosphere and the impact on pressure bomb measurements. *Protoplasma* 232, 11–34. <https://doi.org/10.1007/s00709-007-0279-2>

Plant Organs – Leaf. Dicot. (28. 11 2019). Načteno z Atlas of Plant and Animal Histology:

<https://mmegias.webs.uvigo.es/02-english/2-organos-v/o-imagenes-grandes/hoja-transv.php>