

## 8. VÝMĚNA TEPLA, VODNÍ PÁRY A CO<sub>2</sub> MEZI ROSTLINOU A OKOLÍM.

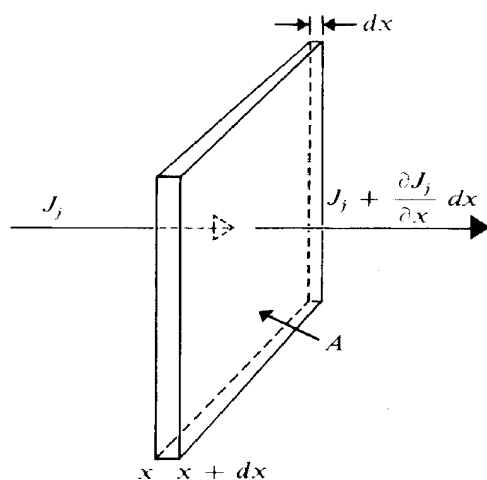
Typická rostlina má velkou rozlohu listů, aby mohla účinně pohlcovat co nejvíce fotosynteticky účinného záření (FAR) a oxidu uhličitého. Jen malá část FARu se ve fotosyntéze přemění v chemickou energii, zbytek se mění v teplo a zahřívá list. K tomu přistupuje teplo dodané listu infračervenou složkou slunečního záření (kterého je více než fotosynteticky účinné složky) a infračervené záření atmosféry a povrchů v okolí rostliny. Listy se však většinou nebezpečně nepřehřejí, protože odevzdávají teplo do okolí zářením, konvekcí a odparem vody. Příznivá tepelná bilance listů je důležitou podmínkou jejich přežití a zdárné činnosti.

Aby listy mohly pohlcovat CO<sub>2</sub> z atmosféry, musí otevřít mezibuněčné prostory uvnitř listu přístupu plynů z atmosféry. To se děje otevíráním průduchů v pokožce. Stejnou cestou ale uniká z listu vodní pára, a proto list transpiruje rychlostí úměrnou otevření průduchů. Voda ztracená transpirací se musí doplnit transpiračním proudem z kořenů. Pokud se jí nedostává, obvykle se průduchy zavírají a tím se stejnou měrou omezuje také fotosyntéza. Transpirace a vstup CO<sub>2</sub> do listu jsou tedy pevně spjaty. Proto je vhodné pojednávat o tepelné bilanci listů, jejich transpiraci a pohlcování oxidu uhličitého souběžně, zejména pokud jde o postižení rychlostí těchto pochodů.

K odparu dochází, poněvadž molekuly vodní páry postupují z míst vyšší koncentrace (a tedy vyššího vodního potenciálu), která obklopují povrch buněk uvnitř listu, na místa nižší koncentrace (nižšího  $\psi$ ) ve vzduchu obklopujícím list. V předchozí kapitole jsme uvedli, že hodnoty vodního potenciálu vzduchu i při poměrně vysoké relativní vlhkosti jsou velmi nízké. Oxid uhličitý vstupuje do listů, protože jeho koncentrace v mezibuněčných prostorách asimilačního parenchymu je nižší nežli v atmosféře. Pohyb molekul v obou případech se děje difuzí. Funkční závislosti, jimiž se řídí difuze, mají obdobu ve funkcích popisujících sdílení tepla. Jsou základem pro posuzování většiny přenosů hmoty i energie, k nimž dochází na povrchu rostliny a jimiž se budeme zabývat v této kapitole. Je proto vhodné připomenout základní vztahy, kterými se difuze řídí.

### 8.1 DIFUZE

Posuzujeme-li poměry znázorněné schématicky na **Obr. 8.1-1**, pak chceme zjistit hustotu toku  $J$  látky  $j$ , kterou značíme  $J_j$  [mol.m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup>] plochou  $A$  [m<sup>2</sup>] ve směru  $x$



[m]. Hustota toku je úměrná síle tok způsobující. Fick rozpoznal, že pro hustotu difuzního toku je touto silou gradient koncentrace ve směru toku tj.  $\partial c_j / \partial x$  [mol.m<sup>-4</sup>], když  $c_j$  má rozměr [mol.m<sup>-3</sup>]. Pro hustotu toku tedy platí

$$J_j = -D_j \frac{\partial c_j}{\partial x}$$

kde  $D_j$  [m<sup>2</sup>.s<sup>-1</sup>] je difuzní koeficient. Toto je první Fickův zákon.

**Obr. 8.1-1.** Schéma s veličinami vystupujícími v prvním Fickově zákonu.

Hustota difuzního toku při vstupu do vrstvy vymezené plochou  $A$  je  $J_j A$  a při výstupu z vrstvy vymezené plochou  $A$  je

$$\left( J_j + \frac{\partial J_j}{\partial x} dx \right) A$$

Změna koncentrace látky  $j$  v infinetisimální vrstvě vymezené plochou  $A$  tj.  $(\partial c_j / \partial t) A dx$  je rovna rozdílu hustoty toku na vstupu do vrstvy a na výstupu z ní, tedy

$$J_j A - \left( J_j + \frac{\partial J_j}{\partial x} dx \right) A = \frac{\partial c_j}{\partial t} A dx$$

Vyrušením  $J_j A$  na levé straně a dělením celé rovnice  $A$  získáme tzv. rovnici kontinuity

$$-\frac{\partial J_j}{\partial x} = \frac{\partial c_j}{\partial t}$$

a když do ní dosadíme výrazy z prvního Fickova zákona, dostáváme druhý Fickův zákon

$$\frac{\partial c_j}{\partial t} = -\frac{\partial}{\partial x} \left( -D_j \frac{\partial c_j}{\partial x} \right) = D_j \frac{\partial^2 c_j}{\partial x^2}$$

Z této diferenciální rovnice lze pro podmínku, že na počátku bylo celkové množství látky  $M_j$  soustředěno v rovině  $yz$  procházející počátkem osy  $x$ , odvodit, jaká bude v čase  $t$  koncentrace látky v rovině procházející bodem  $x$ . Je to

$$c_j = \frac{M_j}{2\sqrt{\pi D_j t}} e^{-\frac{x^2}{4D_j t}}$$

Když podle této rovnice vykreslíme, jaké hodnoty bude mít  $c_j$  při různých hodnotách osy  $x$  pro různé časy  $t$ , dostaneme křivky znázorněné na **Obr.8.1-2** pro časy  $t_a$ ,  $t_b$  a  $t_c$ . V čase  $t_0$  byla koncentrace látky  $j$  v rovině  $zy$  procházející počátkem osy  $x$  nekonečně velká, protože tam bylo soustředěno celé množství  $M_j$  látky. S postupem času se koncentrace v rovině počátku snižuje a zvonovitá křivka se stává roztaženější, ale plocha všech křivek je táž, odpovídá množství  $M_j$ .

Chceme-li určit, jak daleko postoupí molekuly difuzí v čase  $t$ , je vhodné si zvolit pro porovnávání v různých časech vzdálenost, v níž koncentrace molekul dosáhla podílu  $1/e$  (tj. 37 %) koncentrace, která byla na počátku v rovině  $x = 0$ . V **Obr.8.1-2** je tato vzdálenost označena  $x_e$ . Je to výhodné z tohoto důvodu: Podle poslední odvozené rovnice je koncentrace pro  $x = 0$

$$c_j = \frac{M_j}{2\sqrt{\pi D_j t}}$$

Koncentrace proto poklesne na  $1/e$  (tj.  $e^{-1}$ ) této hodnoty, je-li ve zmíněné rovnici exponent u čísla  $e$  roven  $-1$ . V tom případě platí, že

$$1 = \frac{x_e^2}{4D_j t_e} \quad \text{a} \quad x_e = \sqrt{4D_j t_e}$$

Poslední rovnice ukazuje velmi dobře základní vlastnost difuzních pochodů: Vzdálenost, kterou populace difundujících molekul urazí, je úměrná druhé odmocnině difuzního koeficientu a času. Vyjádřeno obráceně, čas, který molekuly potřebují, aby difuzí překonaly jistou vzdálenost, roste se čtvercem této vzdálenosti.

**Tab. 8.1-1.** Hodnoty difuzních koeficientů pro látky v roztoku a ve vzduchu.

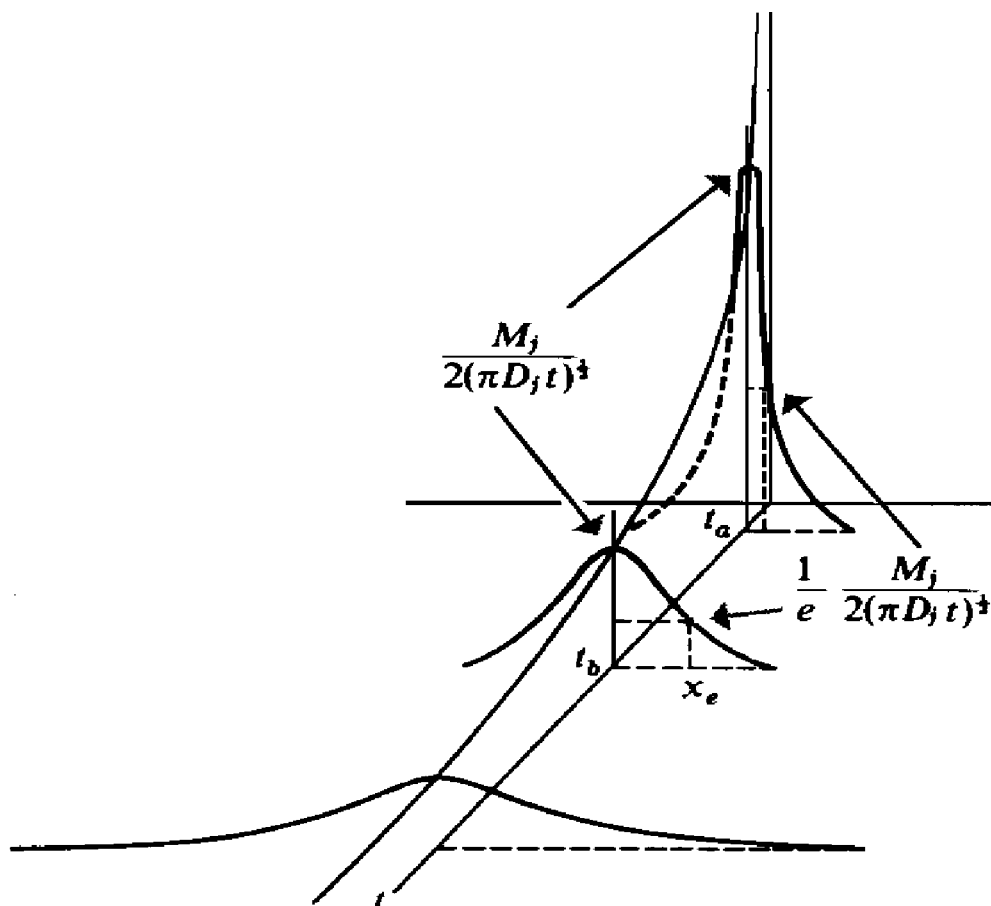
Látka	$D_j$ [ $\text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ]
Vodné roztoky	
alanin	$0,92 \times 10^{-9}$
citrát	$0,66 \times 10^{-9}$
sacharosa	$0,52 \times 10^{-9}$
Ca <sup>2+</sup>	$1,2 \times 10^{-9}$
K <sup>+</sup>	$1,9 \times 10^{-9}$
Na <sup>+</sup>	$1,5 \times 10^{-9}$
CO <sub>2</sub>	$1,7 \times 10^{-9}$
bílkovina 15 kDa	$10^{-10}$
bílkovina 1000 kDa	$10^{-11}$
Plyny ve vzduchu	
CO <sub>2</sub>	$1,51 \times 10^{-5}$
H <sub>2</sub> O	$2,42 \times 10^{-5}$
O <sub>2</sub>	$1,95 \times 10^{-5}$

V **Tab. 8.1-1** jsou uvedeny difuzní koeficienty některých látek v roztoku a některých plynů. Pro rozpuštěné ionty a malé organické molekuly jsou hodnoty  $D_j$  v rozmezí  $0,5$  až  $2,0 \times 10^{-9}$ , pro plyny zde uvedené jsou hodnoty  $D_j$  o čtyři řády vyšší:  $1,5$  až  $2,5 \times 10^{-5}$ . Z hodnot těchto koeficientů můžeme vypočítat, že malá organická molekula potřebuje při 25°C na překonání vzdálenosti, odpovídající průměrnému průměru rostlinné buňky, tj.  $50 \mu\text{m}$

$$t_e = \frac{(50 \times 10^{-6} \text{ m})^2}{4 \times 10^{-9} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}} = 0,6 \text{ s}$$

Difuze do vzdálenosti 1m by však trvala

$$t_e = \frac{(1 \text{ m})^2}{4 \times 10^{-9} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}} = 2,5 \times 10^8 \text{ s} \cong 8 \text{ roků}$$



**Obr. 8.1-2.** Profily koncentrace difundující látky ve směru osy  $x$  v různých časech od začátku difuze.

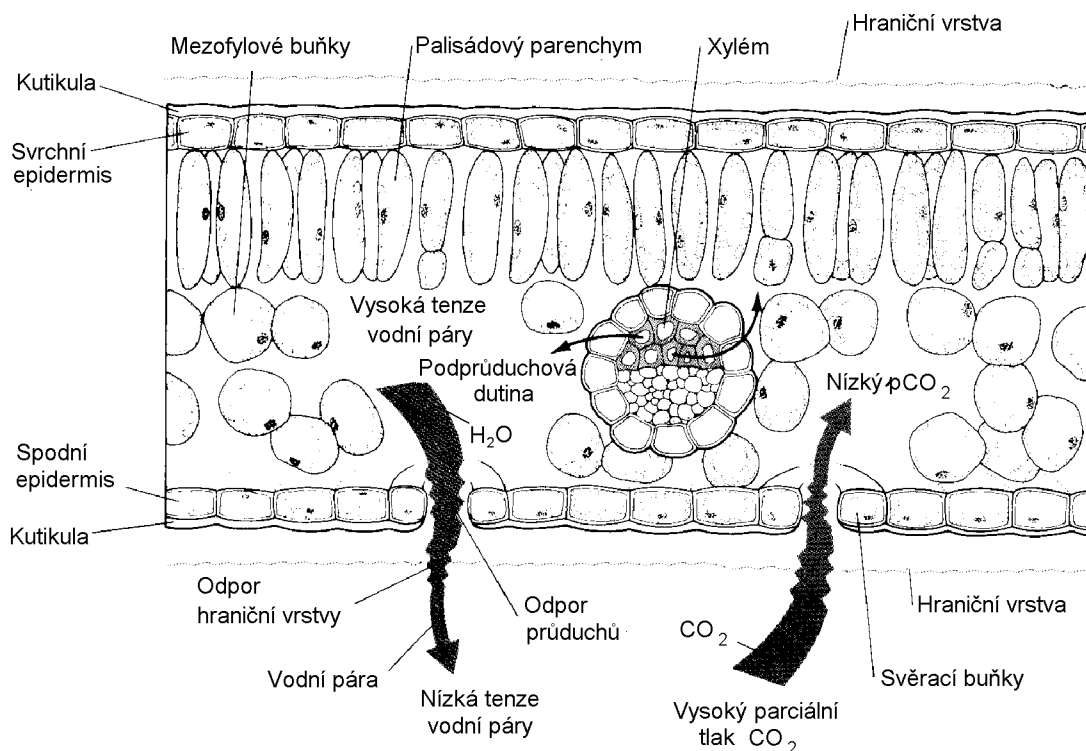
Vzdálenost pro difuzi vodní páry a oxidu uhličitého v mezibuněčných prostorech listu se pohybuje v rozmezí 0,1 až 1 mm. Molekuly vody při 20°C postoupí difuzí o 1 mm za

$$t_e = \frac{(1 \times 10^{-3} \text{ m})^2}{4 \times 2,42 \times 10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}} = 0,01 \text{ s}$$

Obdobná bude doba pro prostup hraniční vrstvy vzduchu při povrchu listu. Do vzdálenosti 1 m by však difundovaly 167 minut.

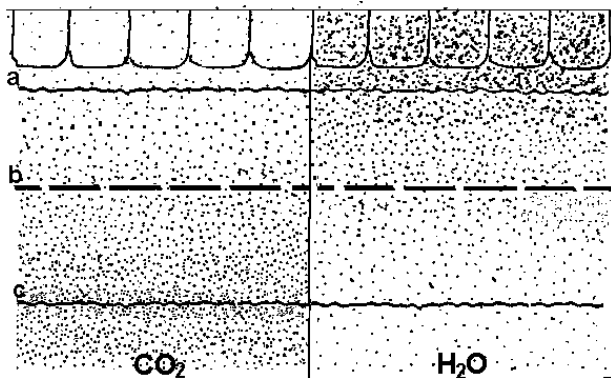
## 8.2 STUPNĚ PŘENOSU Z ASIMILAČNÍHO PARENCHYMU DO ATMOSFÉRY

Voda se odpařuje z vlhkého povrchu stěn buněk listového parenchymu. Dráha takto vzniklé vodní páry do atmosféry se obvykle rozděluje na tři stupně: (1) Difuze molekul vody mezibuněčnými prostory v listu; uspořádání těchto prostor a tedy podmínky pro tuto difuzi se v kratších časových úsecích nemění. (2) Prostup molekul vody průduchy, tj. štěrbinami mezi svěracími buňkami průduchů, jejichž šířka se mění vlivem různých činitelů. (3) Difuze molekul vody hraniční vrstvou atmosféry při povrchu listu, která má vlastnosti odlišné od ostatní atmosféry.



**Obr. 8.2-1.** Stupně přestupu molekul vody a oxidu uhličitého znázorněné na kresbě průřezem listu. Poněvadž kutikula je neprostupná pro molekuly vody i CO<sub>2</sub> difundují oba plyny touž cestou, ale v opačném směru. Pohybují se v mezibuněčných prostorech listu, procházejí průduchy a hraniční vrstvou vzduchu při povrchu listu.

Oxid uhličitý, který vstupuje z atmosféry do listu, má tyto tři stupně shodné s vodní párou. Dále však musí ještě prostoupit buněčnou stěnou a plasmatickou membránou buňky, protoplasmou a obalovými membránami chloroplastu, v jehož stromatu se zpracuje. Obvykle se všechny tyto další kroky na dráze CO<sub>2</sub> označují společným názvem jako stupeň mezofylový. Ten se však dále někdy rozděluje na difuzi buněčnou stěnou, protoplasmou, chloroplastovými obaly a na vlastní karboxylaci katalyzovanou enzymem Rubisco.



**Obr. 8.2-2.** Přestup molekul vodní páry a CO<sub>2</sub> mezibuněčnými prostory, průduchy a hraniční vrstvou. **a** - vrstva při povrchu mezofylových buněk, **b** - epidermis s průduchy, **c** - hranice hraniční vrstvy.

Přenos tepla konvekcí z povrchu listu do atmosféry má pouze jeden krok: musí prostoupit hraniční vrstvou. Pro přenos tepla konvekcí je lhostejné, zda jsou průduchy zavřené nebo otevřené.

Popíšeme nejprve vlastnosti jednotlivých stupňů přenosu a pak se budeme zabývat kvantitativními závislostmi rychlosti přenosů v nich. Začneme hraniční vrstvou, která je všem druhům přenosů z listu společná.

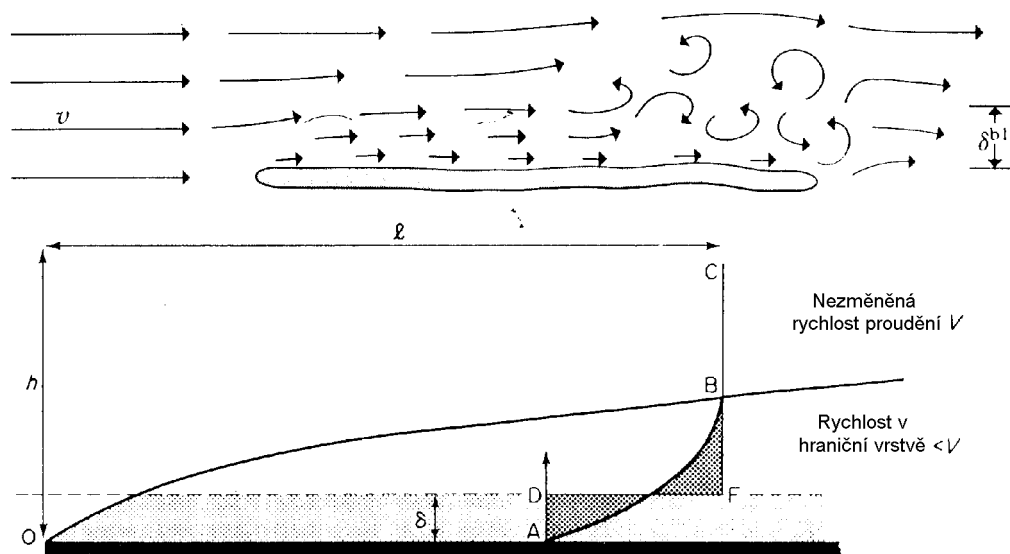
### 8.2.1 HRANIČNÍ VRSTVA

Hraniční vrstva vzniká při povrchu každého tělesa vloženého do proudu kapaliny nebo plynu. V hraniční vrstvě je rychlost proudění nižší než v okolní proudící tekutině. Třením o povrch tělesa a přitažlivými silami jsou vrstvy tekutiny nejbližší povrchu silně zbrzděny a pohybují se pomalým laminárním tokem. V jisté vzdálenosti od povrchu pak přechází pohyb v turbulentní a jeho rychlost se postupně vyrovná rychlosti v okolní tekutině.

**obr. 8.2-3B** schématicky znázorňuje tvar rozhraní mezi hraniční vrstvou a volnou atmosférou pro plochou desku (podobnou listu) v proudu vzduchu. U náběžné hrany je tloušťka hraniční vrstvy nejmenší a roste ve směru toku až k jisté maximální hodnotě. Profil změn rychlosti je v obrázku vyznačen křivkou ABC. Při povrchu desky je tedy plyn nehybný a jeho rychlost stoupá se vzdáleností od desky exponenciálně. V určité vzdálenosti od náběžné hrany se v hraniční vrstvě objevuje i turbulentní proudění, takže povaha hraniční vrstvy není jednotná. Laminárně proudícími vrstvami postupuje difuze zhruba stejnou rychlostí jako v nehybném vzduchu. Bude se v nich také ve směru difuze měnit koncentrace molekul, které sledujeme (např. vodní páry). Za rozhraním hraniční vrstvy v atmosféře je již celková rychlost proudění všude zhruba stejná, často však je proudění výrazně turbulentní. Proto je důležité znát tloušťku hraniční vrstvy pro výpočty difuzního proudu.

Ve směru proudění vzduchu se tedy mění jak tloušťka hraniční vrstvy, tak povaha proudění vzduchu v ní. Kromě toho rozhraní mezi hraniční vrstvou a volnou atmosférou není ostré, přechod je plynulý. Pro matematické zpracování se používá zástupná účinná tloušťka hraniční vrstvy, což je dohodnutá veličina, tj. tloušťka vrstvy nehybného nebo laminárně proudícího vzduchu, která má stejnou hodnotu difuzní vodivosti (nebo

odporu) jako skutečná hraniční vrstva, jejíž vlastnosti jsou proměnlivé. V **obr. 8.2-3B** je znázorněna vytečkovaná plocha o šířce  $\delta$ , jejíž ohraničení prochází body D a F.



**Obr. 8.2-3.** Hraniční vrstva. **A** - schéma proudnic, **B** - průběh rozhraní a náhradní tloušťka hraniční vrstvy

Všude, kde se ve výpočtech používá tloušťka hraniční vrstvy, nebo kde se z výpočtů její hodnota stanovuje, jde o tuto tloušťku zástupné účinné hraniční vrstvy klidného (nebo přísně laminárně proudícího) vzduchu. Představu o rozpětí hodnot, kterých může tloušťka hraniční vrstvy u listů nabývat, dávají hodnoty v **Tab. 8.2-1**.

**Tab. 8.2-1.** Zástupná tloušťka hraniční vrstvy při povrchu listu pro různé rozměry listu a různé rychlosti větru.  $l$  [m] je střední délka listu ve směru větru;  $v$  [m.s<sup>-1</sup>] je rychlost větru v okolní atmosféře. Hodnoty jsou vypočteny z rovnice  $\delta^{bl} = 4,0 \sqrt{(l/v)}$ .

$l$ [m]	$v$ [m s <sup>-1</sup> ]						
	0,10	0,28	0,45	1,00	2,78	4,47	10,00
$\delta^{bl}$ [mm]							
0,002	0,57	0,34	0,27	0,179	0,107	0,085	0,057
0,01	1,26	0,76	0,60	0,40	0,24	0,189	0,126
0,05	2,8	1,69	1,33	0,89	0,54	0,42	0,28
0,2	5,7	3,4	2,7	1,8	1,07	0,85	0,57
0,5	8,9	5,3	4,2	2,8	1,70	1,34	0,89

Hodnoty v **Tab. 8.2-1** jsou vypočteny z rovnice pro efektivní tloušťku hraniční vrstvy,  $\delta^{bl}$  (index bl je od anglického názvu boundary layer)

$$\delta^{bl} = 4,0 \sqrt{(l/v)}$$

kde  $l$  je střední délka listu a  $v$  je rychlost proudění vzduchu (větru) mimo hraniční vrstvu. Tato rovnice má sice exaktní základ, ale hodnota parametru 4,0 se volila empiricky, podle naměřených výsledků.

### 8.2.2 PRŮDUCHY

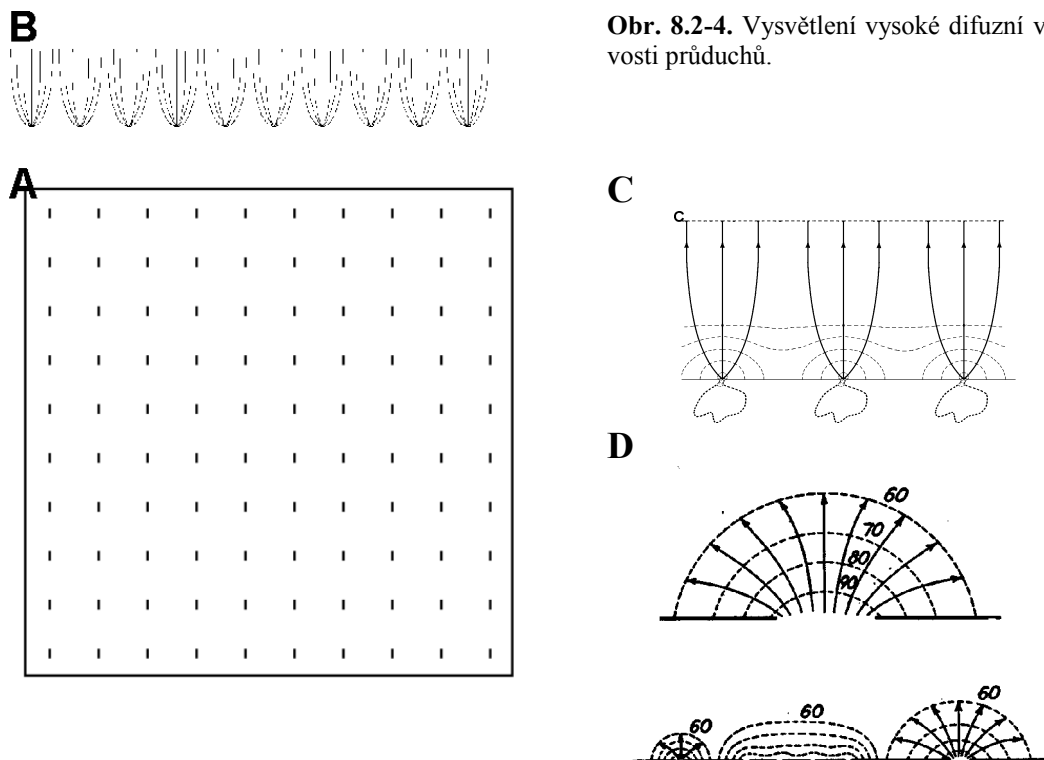
Průduchy umožňují velmi účinnou regulaci odporu, který se na povrchu listu klade difuznímu toku vodní páry z listu. Souběžně s tím ovšem také regulují vstup oxidu uhličitého do listu. Jsou to štěrby mezi přilehlými stěnami vždy dvou svěracích buněk, které se mohou rozevírat a svírat (popis buněk a funkce viz dále). **Tab. 8.2-2** udává plošnou hustotu a rozměry průduchů u rostlin vybraných tak, aby se ukázaly rozptěti hodnot. Délka štěrby se pohybuje od 5 do 40  $\mu\text{m}$ , šířka rozevřené štěrby od 1 do 12  $\mu\text{m}$ , počet průduchů na 1  $\text{mm}^2$  zhruba od 15 do 1300 (nejčastěji je v rozmezí 100 až 300 průduchů na 1  $\text{mm}^2$ ). Počet se také u jednoho druhu může výrazně lišit podle podmínek, v nichž rostlina roste. Z tabulky také plyne, že část, kterou z povrchu listu zaujímá plocha otevřených průduchů, se nejčastěji pohybuje mezi 0,5 a 1 %. Touto malou plochou, rozdělenou ve velké množství malých otvorů probíhá difuze velmi rychle. Z listu s otevřenými průduchy se voda odpařuje asi poloviční rychlostí, jakou by se odpařovala z volné vodní hladiny stejné rozlohy.

**Tab. 8.2-2.** Počet, rozměry a plocha otevřených štěrbin průduchů u různých rostlin.  $d \times \bar{s}$  - průměrná délka štěrby  $\times$  průměrná šířka zcela otevřené štěrby; A - plocha otvoru otevřeného průduchu;  $A_p/A_l \times 100$  - kolik procent z povrchu listu zaujímá plocha průduchových otvorů. Údaje převzaté z knihy O.F. Curtis, D.G. Clark An Introduction to Plant Physiology, McGraw-Hill, 1950, pocházejí od těchto autorů: E - Eckerson 1908; M - Miller 1938; C - Mc Daniels and Cowert 1944; Y - Yocum 1935; úplné citace jsou uvedeny v citované učebnici.

Druh rostliny	Typ fixace CO <sub>2</sub>	Počet na mm <sup>2</sup> povrchu svrchní povrch	spodní povrch	$d \times \bar{s}$ [ $\mu\text{m}$ ]	A [ $\mu\text{m}^2$ ]	$A_p/A_l \times 100$ [%]	Autor
<i>Triticum sativum</i>	C <sub>3</sub>	33	14	38 x 7	209	0,52	E
<i>Zea mays</i>	C <sub>4</sub>	52 (95)	68 (160)	19 x 5	75	0,82	E
<i>Helianthus annuus</i>	C <sub>3</sub>	58 (207)	156(250)	22 x 8	136	3,13	E
<i>Lycopersicon esculentum</i>	C <sub>3</sub>	96	203	-	-	-	M
<i>Phaseolus vulgaris</i>	C <sub>3</sub>	40	281	7 x 3	17	0,54	E
<i>Trifolium pratense</i>	C <sub>3</sub>	253	163	-	-	-	M
<i>Quercus rubra</i>	C <sub>3</sub>	0	680	-	-	-	Y
<i>Malus pumila</i>	C <sub>3</sub>	0	400	-	-	-	MC
<i>Fagus silvatica</i>	C <sub>3</sub>	0	340	-	-	-	-
<i>Crassula argentea</i>	CAM	24	33	-	-	-	-
<i>Sedum acre</i>	CAM	18	18	-	-	-	-

Fyzikální podstatou difuze průduchy se poprvé soustavně zabývali Brown a Escombe okolo r. 1900. Měřili prostup plynů tenkými přepážkami, do nichž provrtali

otvory; měnili velikost otvorů a jejich odstupy. Zjistili, že při takovém poměru průměru otvorů k jejich vzdálenosti, jaký shledáváme u průduchů, dochází k nejvyšší rychlosti prostupu oxidu uhličitého perforovanou přepážkou, tj. okolo 45% rychlosti difuze nezakrytým otvorem. Také poměr úhrnné plochy těchto otvorů k ploše přepážky byl obdobný jako u průduchů, tj. menší než 1 %.



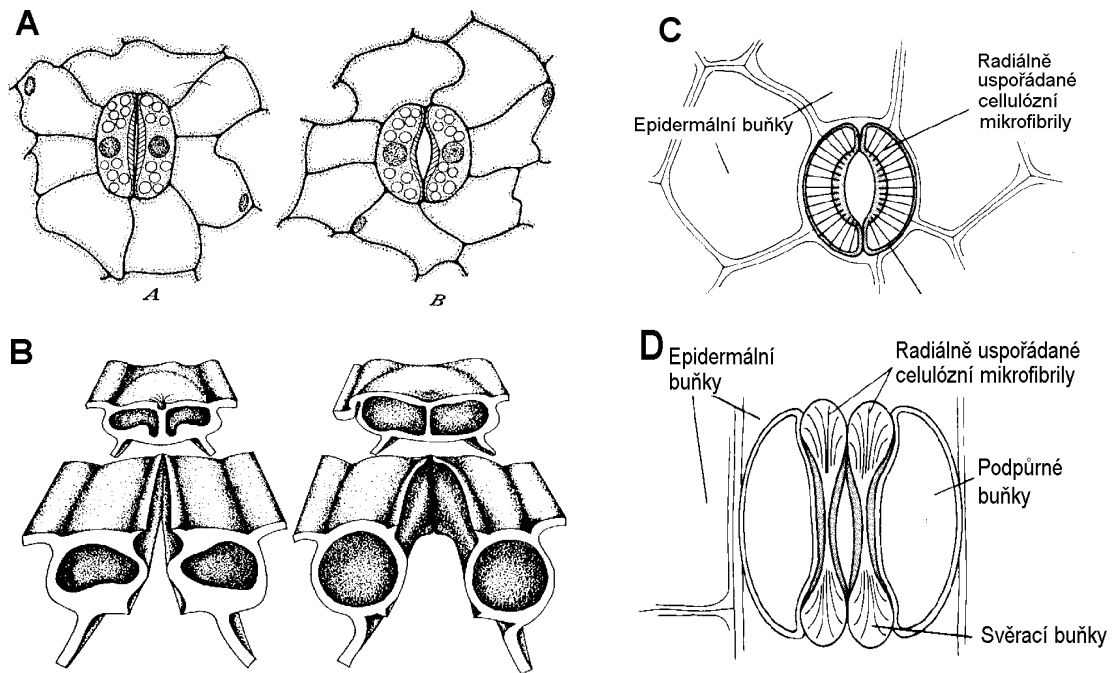
**Obr. 8.2-4.** Vysvětlení vysoké difuzní vodivosti průduchů.

Vysvětlení vysoké difuzní vodivosti průduchů je znázorněno na **Obr. 8.2-4**. Těsně při povrchu listu mohou molekuly z průduchu difundovat ve směru všech poloměrů myšlené polokoule se středem ve středu průduchu. Při difuzi z volné hladiny je účinný směr difuzního pohybu molekul jen směr kolmý na její povrch. Proto je omezení difuze průduchy, mají-li správnou velikost a vhodné odstupy, poměrně malé.

Smysl průduchů je v tom, že se mohou podle potřeby otevírat ale také zavírat. Zavřené průduchy zabraňují difuzi velmi účinně. Obvykle jimi prochází jen 1 až 5 % toku procházejícího otevřenými průduchy. Všechny průduchy mají podobnou stavbu a, i když se u různých rostlin liší v podrobnostech tvaru, pracují na stejném základě (**Obr.8.2-6**). Průduch tvoří dvě svěrací buňky a jejich funkci napomáhají ve většině případů ještě sousední buňky vedlejší. Průduch se otevírá tím, že stoupne turgor ve svěracích buňkách, které průduch tvoří a zavírá se, když turgor poklesne. Mechanismy, které změny turgoru řídí, jsou popsány v příští kapitole. **Obr.8.2-6** ukazuje také různé obměny stavby průduchů. Nejhojnější je tvar průduchů, jaký je u dvojděložných rostlin, jejichž svěrací buňky mají ledvinitý tvar. U některých jednoděložných, jako např. u trav, jsou průduchy s tvarem činkovitým.

Zvýšení turgoru způsobí otevření štěrbin díky zvláštnostem stavby buněčné stěny svěracích buněk (viz **Obr. 8.2-5**). U ledvinitých buněk dvojděložných rostlin bývá buněčná stěna obvykle silně ztloustlá na straně obrácené do štěrbin. Při stoupnutí tlaku v buňce se proto může snáze vydouvat vnější stěna, oddělující svěrací buňky od buněk vedlejších, které někdy stavbou své stěny těmito pohyby napomáhají.





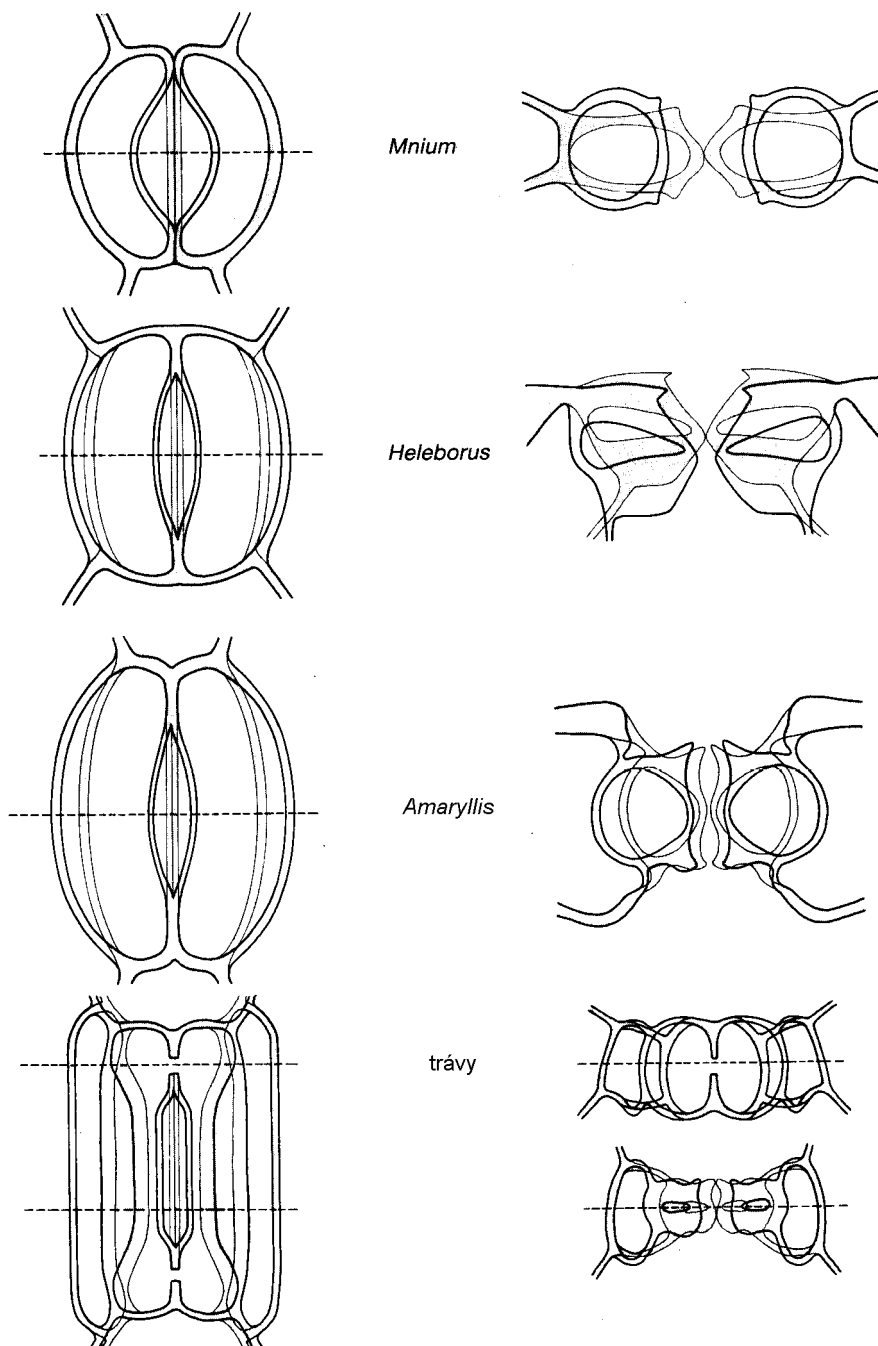
Obr. 8.2-5. Jak se průduch stoupnutím turgoru rozevívá

Kromě toho je buněčná stěna svěracích buněk vyztužena prstenci celulosních fibril, které omezují zvětšování průměru válcovité buňky, ale nebrání jejímu protahování ve směru osy válce (viz Obr. 8.2-5). Činkovité svěrací buňky jednoduchých mají obdobné radiální fibrily na objemnějších koncích uspořádány tak, že po zvětšení jejich objemu koncové části způsobí zakřivení listů a otevření průduchu.

### 8.2.3 MEZIBUNĚČNÉ PROSTORY V LISTU

Mnozí badatelé soudí, že se většina vodní páry unikající z listu vypaří z povrchu buněk tvořících podprůduchové dutiny (viz Obr. 8.2-1) Jiní se domnívají, že tomu tak není, neboť na povrchu stěn svěracích buněk a některých dalších buněk v těsném sousedství průduchů bývají často voskové povlaky. Vodní pára tedy musí urazit kratší (100  $\mu m$ ) nebo delší (1000  $\mu m$ ) dráhu mezibuněčnými dutinami, než dospěje k průduchu.

Naproti tomu oxid uhličitý musí pronikat až do chloroplastů buněk a jeho difuzní dráha tedy zahrnuje ještě další vrstvy. Prochází vodou v buněčné stěně, plasmatickou membránou, protoplasmou buněk, obalovými membránami chloroplastu a ještě stromatem chloroplastu, nežli dorazí k enzymu Rubisco. U  $C_3$  rostlin takto musí oxid uhličitý putovat do chloroplastů všech buněk asimilačního parenchymu, tedy i do buněk palisádových, které bývají často těsně k sobě přiloženy. U  $C_4$  rostlin vede cesta  $CO_2$  jen k buňkám mezofylu, v nichž PEP-karboxylasa udržuje velmi nízkou koncentraci  $CO_2$ , takže koncentrační spád do těchto buněk je velmi strmý. Z mezofylových buněk se  $CO_2$  přepravuje do buněk pochev svazků cévních v molekulách organických (amino)kyselin, do nichž byl karboxylací zabudován. Na rozhraní věnčitých buněk s mezibuněčnou atmosférou tedy nemusí koncentrační gradient  $CO_2$  spadat do buňky, naopak, část dekarboxylací uvolňovaného  $CO_2$  může z věnčitých buněk unikat.



**Obr. 8.2-6.** Schématické kresby tvaru svěřacích buněk průduchů u různých rostlin a jejich pohyby.

### 8.3 VODIVOSTI, ODPORY A RYCHLOSTI PŘENOSU

Druhý Fickův zákon je užitečný, když chceme uvažovat o tom, jak se difuzí šíří nějaká látka z jednoho místa do prostoru. Při úvahách o výměně plynů difuzí mezi listem a atmosférou jde o poměry, které jsou formálně bližší prvnímu Fickovu zákonu a tak i rovnice, kterých se používá pro kvantitativní vystižení dějů jsou podobné. Jde tu totiž obvykle o ustálený stav pohybu molekul plynu mezi dvěma hladinami koncentrace (tlaku), které se po dobu, kterou posuzujeme, nemění. Místo hladin můžeme také mluvit o rozhraních.

Molekuly vodní páry jsou plynnou součástí vzduchu jako molekuly CO<sub>2</sub>. Kdekoli tedy dochází ve vlhkém vzduchu k difuzi vodní páry dochází tam i k difuzi CO<sub>2</sub>. V obou případech bude difuze postupovat ve směru klesající koncentrace daného plynu. Rychlosti, kterými budou CO<sub>2</sub> a H<sub>2</sub>O v plynné fázi postupovat tímž úsekem (vrstvou, rozhraním) difuzní dráhy, budou v témž poměru jako hodnoty jejich difuzních koeficientů. Tento poměr je (viz **Tab. 8.1-1**) pro  $D_{H_2O} : D_{CO_2} = (2,42 \times 10^{-5}) : (1,51 \times 10^{-5}) = 1,60$  a obrácený poměr má hodnotu 0,62. To znamená, že CO<sub>2</sub> difunduje pomaleji nežli voda, což je dáno tím, že jeho molekuly jsou větší.

V dalším budeme proto mít na paměti, že to co platí pro difuzi vody platí stejně pro difuzi CO<sub>2</sub>, vezmeme-li v úvahu, jaký je koncentrační spád pro jednu a druhou látku. Pro výměnu mezi listem a okolním vzduchem budou mít CO<sub>2</sub> i H<sub>2</sub>O společnou dráhu mezi povrchem mezofylových buněk, na němž je vysoká koncentrace vodní páry a nízká koncentrace CO<sub>2</sub> a mezi hranicí turbulentním pohybem rovnoměrně promísené atmosféry, v níž je nízká koncentrace vodní páry a vyšší koncentrace CO<sub>2</sub> než v listu. Oba plyny difundují od jednoho povrchu k druhému na poměrně krátkou vzdálenost a přitom se jejich koncentrace postupně snižují. Poněvadž jde o skutečně tenké vrstvy (v desetínách mm až několik mm) o ploše velké v poměru k této tloušťce, podobá se situace schématu nakreslenému pro výklad prvního Fickova zákona. Je téměř shodná s difuzí přes membrány a pro její matematické vystižení se používá stejné rovnice, která se formálně shoduje s prvním Fickovým zákonem.

Rovnice určuje tok hmoty přes ploché rozhraní o dané ploše

$$J_j \text{ [mol.m}^{-2}\text{.s}^{-1}] = D \text{ [m}^2\text{.s}^{-1}] dc / dx \text{ [mol.m}^{-3}\text{/m]}$$

Poněvadž jde o pochod v ustáleném stavu a koncentrace na rozhraních zůstávají konstantní, můžeme  $dc/dx$  nahradit většími změnami  $\Delta c/\Delta x$  a tloušťku, případně i jiné vlastnosti vrstvy  $\Delta x$  můžeme pro konkrétní případy zahrnout do difusního koeficientu. Takto upravená vlastnost dané vrstvy se nazývá vodivost a používá se pro ni symbol  $g$  s indexy, které vymezují povahu vrstvy o jejíž vodivost jde (viz **Tab. 8.3-1**). Poněvadž je to  $D_j / dx$  má rozměr  $[\text{m}^2.\text{s}^{-1}/\text{m} = \text{m}.\text{s}^{-1}]$ . Hustota toku potom je

$$J_j \text{ [mol.m}^{-2}\text{.s}^{-1}] = g \text{ [m.s}^{-1}] \Delta c \text{ [mol.m}^{-3}]$$

Množství difundujících molekul plynů se často místo koncentrace v molech na jednotku objemu vyjadřuje molárním zlomkem dané látky: mol H<sub>2</sub>O nebo CO<sub>2</sub> na mol vzduchu (průměrná molekulová hmotnost vzduchu je 29,00). Poněvadž molární zlomek je číslo bezrozměrné, má pak vodivost rozměr toku:  $[\text{mol.m}^{-2}\text{.s}^{-1}]$ .

Rovnice pro přestup látek nějakou vrstvou nebo rozhraním je zcela podobná rovnici pro vztah mezi intenzitou elektrického proudu a napětím

$$I \text{ (A)} = L \text{ (\Omega}^{-1}\text{)} E \text{ (V)}$$

ve které napětí představuje hnací sílu pro tok elektronů, podobně jako rozdíl koncentrací je hnací silou přemísťování molekul při difuzi. Obdoba s klasickou formou Ohmova zákona se zdá být jen formální vzhledem k jiným jednotkám. Je však správná i ve své

podstatě, protože se dá napsat také pro hustotu elektrického proudu ( $[Coulomb \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}]$ ) a napětí je rozdíl v hustotách elektronů na určité vzdálenosti.

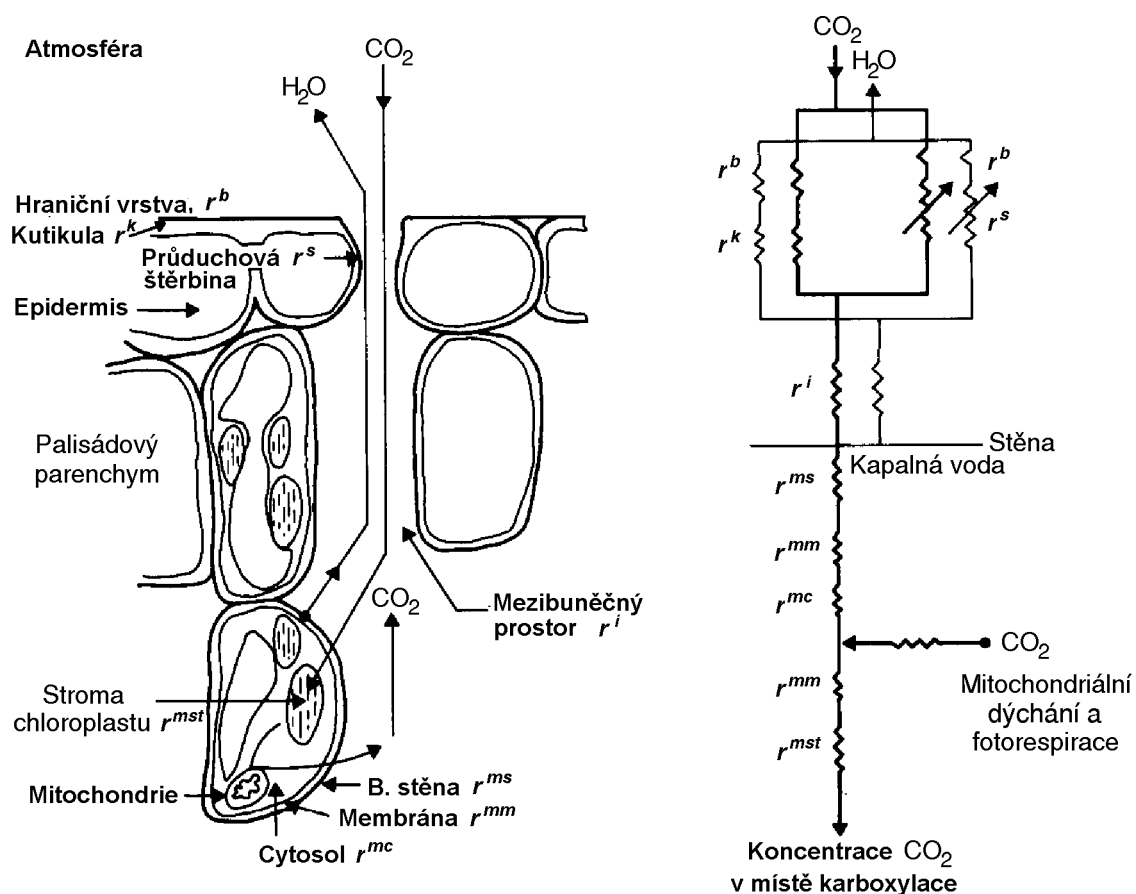
U elektrického proudu se častěji než vodivost používá odpor vodivé dráhy, což je jen převrácená hodnota vodivosti:

$$I (A) = E (V) / R (\Omega)$$

Odpor se také velmi často používá pro charakterizaci vrstev, v nichž se děje tok difúzí. Značí se  $r$  s různými indexy, které specifikují vrstvu, jako u vodivosti (viz **Tab. 8.3-1**). Tok pak je dán vztahem

$$J_j [mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}] = \Delta c [mol \cdot m^{-3}] / r [s \cdot m^{-1}].$$

Pro rozdělení difúzních drah vodní páry a CO<sub>2</sub> na jednotlivé úseky se velmi často používají schémata analogická elektrickým okruhům, v nichž jednotlivé úseky (vrstvy, rozhraní) difúzní dráhy jsou nahrazeny odpovídajícími odpory. Příklad je uveden na **Obr. 8.3-1**.



**Obr. 8.3-1.** Schéma difúzních odporů pro výměnu H<sub>2</sub>O a CO<sub>2</sub> mezi listem a atmosférou. Jednotlivým krokům přestupu plynů, zakresleným v levé straně obrázku jsou přisouzeny odpory spojené na způsob elektrického schématu v pravé straně obrázku.

Formálně stejný popis jako pro difúzi plynu (vodní páry) určitou definovanou vrstvou se používá také pro přenos tepla konvekci z teplejšího rozhraní na rozhraní chladnější.

$$J_{Hc} = -K_a \frac{\partial T}{\partial x} = K'_a \frac{\Delta T}{\Delta x}$$

s rozměry

$$[W \cdot m^{-2}] = [W \cdot m^{-1} \cdot K^{-1}] [K / m]$$

Koeficient termální konduktivity v posledním výrazu,  $K'_a$ , se vztahuje na vrstvu o tloušťce  $\Delta x$  a obvykle se udává kladný, je-li  $\Delta T = T_l - T_a$ , tj. odečítá-li se teplota atmosféry od teploty listu. V tom případě se tok tepla považuje za kladný, jestliže směřuje z listu do atmosféry, jestliže se list konvekcí ochlazuje. V některých pojednáních najdeme také opačné značení, které je důsledně logické: jako u radiční bilance listu, považuje listem přijaté teplo za kladné a listem vydané za záporné.

Jako v případech difuze, tak i při přenosu tepla se také často posuzuje přestup tepla nějakou vrstvou nebo rozhraním, jejichž geometrii by bylo těžké určovat. Koeficient pro přenos tepla se zjistí empiricky, nebo se dá odvodit z jiných známých veličin. V tom případě se používá, podobně jako u difuze, vodivost nebo odpor dané vrstvy nebo rozhraní

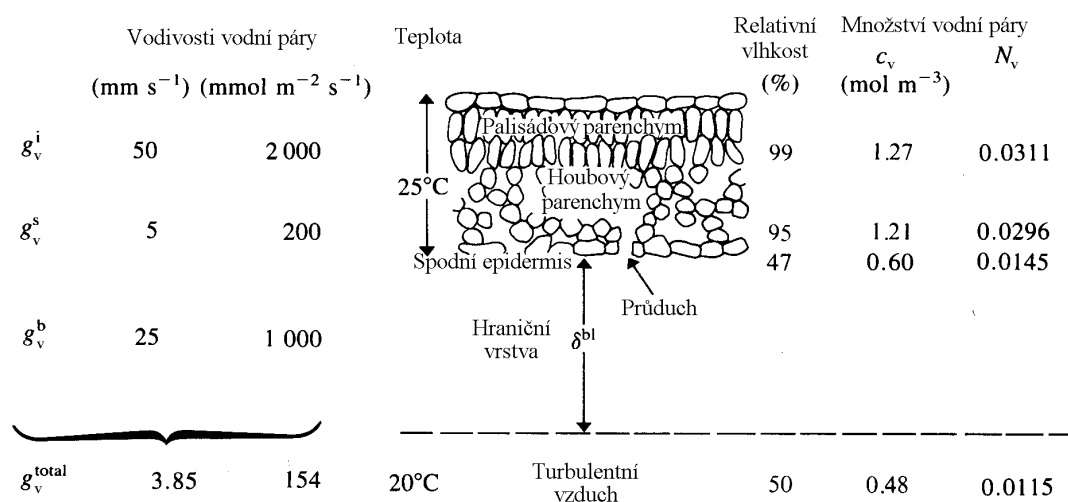
$$J_{Hc} = g_H \Delta T = \Delta T / r_H$$

při čemž rozměr  $g_H$  je  $W \cdot m^{-2}$  a rozměr  $r_H$  je  $m^2 \cdot W^{-1}$ .

**Tab. 8.3-1.** Značení vodivostí a odporů pro jednotlivé vrstvy, v nichž dochází k přenosu oxidu uhličitého, vody a tepla mezi listem a atmosférou. Voda se odpařuje z povrchu mezofylových buněk, proto u ní hodnoty pro přestup do buněk ( $g^m$ ,  $r^m$ ) nemají smysl. Podobně konvekční přenos tepla (značený symbolem  $H_c$ ) vzhází z vnějšího povrchu listu a neuvažují se hodnoty vodivostí a odporů pro vnitřek listu.

přestup čím	vodivost pro přenos			odpor pro přenos		
	CO <sub>2</sub>	H <sub>2</sub> O	H <sub>c</sub>	CO <sub>2</sub>	H <sub>2</sub> O	H <sub>c</sub>
hraniční vrstvou	$g_C^b$	$g_V^b$	$g_H^b$	$r_C^b$	$r_V^b$	$r_H^b$
průduchy	$g_C^s$	$g_V^s$	-	$r_C^s$	$r_V^s$	-
mezibuněčnými prostory	$g_C^i$	$g_V^i$	-	$r_C^i$	$r_V^i$	-
mezofylovými buňkami	$g_C^m$	-	-	$r_C^m$	-	-

**Obr. 8.3-2.** ukazuje typické hodnoty charakterizující přestup vodní páry do atmosféry z průměrného listu.



**Obr. 8.3-2.** Typické průměrné hodnoty obsahu vodní páry v jednotlivých úsecích difusní dráhy z listu do atmosféry a vodivosti pro jednotlivé přestupy. Obsah vodní páry je vedle molární koncentrace uveden také jako molární zlomek a v levé části obrázku jsou vodivosti pro jeden i druhý způsob.

Jestliže pro úhrnný rozdíl koncentrace vodní páry mezi stěnami mezofylových buněk a vzduchem za hraniční vrstvou, s pomocí úhrnné vodivosti pro celou tuto dráhu spočítáme rychlost transpiračního proudu, dostaneme hodnotu

$(1,27 - 0,48) [\text{mol.m}^{-3}] \times 3,85 \times 10^{-3} [\text{m.s}^{-1}] = 3,04 \times 10^{-3} [\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}]$   
 což je průměrná hodnota pro rychlost transpirace.

Na **Obr. 8.3-2** je také vidět zdánlivý paradox, kdy vodní pára difunduje z místa nižší na místo vyšší relativní vlhkosti. Je to dáno tím, že vzduch za hraniční vrstvou je o 5 °C chladnější, než vzduch těsně při povrchu listu, jehož teplota je 25 °C. Jaké jsou vztahy mezi obsahem vodní páry nasyceného vzduchu v mezibuněčných prostorech listu a vzduchu za hraniční vrstvou při 50 % relativní vlhkosti, ukazuje **Tab. 8.3-2**.

Teplota °C		$c_v^{ls}$ g.m <sup>-3</sup>	$c_v^a$ g.m <sup>-3</sup>	$\Delta c_v$ g.m <sup>-3</sup>
A	10	9,41	4,7	4,71
	20	17,31	8,66	8,66
	30	30,40	15,2	15,2
B	10	9,41	8,66	0,75
	20	17,31	8,66	8,65
	30	30,40	8,66	21,74

**Tab. 8.3-2.** Rozdíly v koncentraci (hustotě) vodní páry mezi vzduchem uvnitř listu nasyceným vodní parou a vzduchem v okolní atmosféře při 50 % relativní vlhkosti. V řadě A je teplota vzduchu vždy táž jako teplota listu. V řadě B je teplota vzduchu ve všech případech 20 °C.

Jaké změny mohou nastat v obsahu vodní páry a relativní vlhkosti při náhlé změně teploty, která změní hodnoty relativní vlhkosti vzduchu, je pro vybrané příklady zachyceno v **Tab. 8.3-3**.

**Tab. 8.3-3.** Vztahy mezi obsahem vodní páry ve vzduchu mezibuněčných prostor a okolní atmosféry a odpovídajícími relativními vlhkostmi při náhlých změnách teploty.

Podmínky	List	Vzduch za hraniční vrstvou	Rozdíl
Teplota (°C)	20	20	žádný
Relativní vlhkost (%)	~100	10	90
Hustota vodní páry (g.m <sup>-3</sup> )	10,9	1,1	9,8
Teplota (°C)	30	20	10
Relativní vlhkost (%)	~ 100	90	10
Hustota vodní páry (g.m <sup>-3</sup> )	20,3	9,8	10,5

Typické střední hodnoty, případně rozpětí hodnot, v němž se pohybují vodivosti a odpory určující přestup v jednotlivých stupních difuzní dráhy vody z povrchu mezofylových buněk do volné atmosféry, jsou uvedeny v **Tab. 8.3-4**.

Jak uvedeno výše, dráha pro oxid uhličitý je delší než pro vodní páru, neboť CO<sub>2</sub> se musí dostat až k Rubisco v chloroplastu, a tak v odporových schématech (viz **obr. 8.3-1**) přibývají další stupně. Rozložení mezofylové vodivosti (odporu) na další stupně (buněčná stěna, plasmalema, protoplasma, chloroplast, karboxylace), jejich typické střední hodnoty a rozpětí kolísání jsou uvedeny v **Tab. 8.3-5**.

**Tab. 8.3-4.** Typické střední hodnoty, případně rozpětí kolísání hodnot vodivosti (odporu) pro jednotlivé stupně přestupu vodní páry z mezofylu listu do okolní atmosféry.

Vrstva (rozhraní) přestupu, její (jeho) povaha nebo stav	Vodivost		Odpor	
	mm.s <sup>-1</sup>	mmol.m <sup>-2</sup> .s <sup>-1</sup>	s.m <sup>-1</sup>	m <sup>2</sup> .s.mol <sup>-1</sup>
Hraniční vrstva				
tenká	80	3200	13	0,3
tlustá	8	320	130	3
Průduchy otevřené				
- - s velkou plochou	19	760	53	1,3
- - s malou plochou	1,7	70	600	14
- - mezofytů	4 - 20	160 - 800	50 - 250	1,3 - 6
- - xerofytů a stromů	1 - 4	40 - 160	250 - 1000	6 - 25
Průduchy zavřené	0	0	∞	∞
Kutikula				
polní plodiny	0,1 - 0,4	4 - 16	2500 - 10000	60 - 250
většina stromů	0,05 - 0,2	2 - 8	5000 - 20000	125 - 500
většina xerofytů	0,01 - 0,1	0,4 - 4	10000-100000	250-2500
Mezibuněčné prostory				
výpočet	24 - 240	1000 - 10000	4,2 - 42	0,1 - 1
typické naměřené hodnoty	40 - 100	1600 - 4000	10 - 25	0,2 - 0,6
List (spodní povrch)				
polní plodiny	2 - 10	80-400	100 - 500	2,5 - 13
stromy	0,5 - 3	20-120	300 - 2000	8 - 50

Pro interpretaci výsledků měření, týkajících se asimilace oxidu uhličitého, má mimořádný význam skutečnost, že difuzní dráha pro H<sub>2</sub>O a CO<sub>2</sub> je stejná od povrchu mezofylových buněk do atmosféry za hraniční vrstvou. Umožňuje to vypočítat hodnoty pro měření nepřístupné, tj. koncentraci CO<sub>2</sub> při povrchu mezofylových buněk, o níž se obvykle hovoří jako o koncentraci „uvnitř listu“ nebo v mezibuněčných prostorech mezofyly. Výpočet je založen na tom, že hodnoty odporů (vodivostí) na dráze obou plynů jsou v pevném poměru daném jejich odlišnými difuzivitami (hodnota poměru viz výše).

Tak např. pro případ odpovídající **obr. 8.3-2**, jestliže naměříme rychlost transpirace  $3 \times 10^{-3}$  [mol.m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup>] a víme, že teplota listu je 25 °C a teplota vzduchu je 20 °C a dále, že relativní vlhkost vzduchu je 48 %, můžeme z toho vypočítat hodnotu vodivosti pro celou difuzní dráhu, tj. 3,85 m.s<sup>-1</sup>. Vodivost téže dráhy pro CO<sub>2</sub> bude 2,39 mm.s<sup>-1</sup>. Naměříme-li rychlost spotřeby CO<sub>2</sub> 20 μmol.m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup>, pak rozdíl koncentrací CO<sub>2</sub> mezi atmosférou a mezibuněčnými prostory (správně povrchem mezofylových buněk) uvnitř listu je

$$20 [\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}] : 2,39 \times 10^{-3} [\text{m.s}^{-1}] = 8368 \mu\text{mol.m}^{-3}$$

a poněvadž koncentrace CO<sub>2</sub> ve vzduchu je okolo 15600 μmol.m<sup>-3</sup>, je v mezofylových prostorech koncentrace zhruba poloviční.

**Tab. 8.3-5.** Typické střední hodnoty, případně rozpětí kolísání hodnot vodivosti (odporu) pro jednotlivé stupně přestupu oxidu uhličitého z atmosféry do mezofylových buněk listu a dále až do chloroplastů.

Vrstva/úsek/rozhraní dráhy přenosu	Vodivost		Odpor	
	mm.s <sup>-1</sup>	mmol.m <sup>-2</sup> .s <sup>-1</sup>	s.m <sup>-1</sup>	m <sup>2</sup> .s.mol <sup>-1</sup>
Spodní povrch listu <sup>1)</sup>				
plodiny	1,2 až 6	50 až 250	160 až 800	4 až 20
stromy	0,3 až 2	12 až 75	500 až 2500	13 až 80
Buněčná stěna	30	1200	30	0,8
Plasmalema	10	400	100	2,5
Cytosol	100	4000	10	0,25
Mezofyl				
odhad	7	300	140	3,5
měření-mesofyty	2,5 až 25	100 až 1000	40 až 400	1 až 10
Chloroplast				
odhad	10	400	100	2,5
měření	>5	>200	<200	<5

#### 8.4 PENMANOVA ROVNICE PRO POTENCIÁLNÍ EVAPOTRANSPIRACI A JEJÍ MODIFIKACE

Cílem je odhad rychlosti odparu z vlhkého povrchu výpočtem, k němuž se použijí pouze hodnoty veličin, které lze snadno změřit. Zejména se z výpočtu má odstranit teplota odpařujícího povrchu a jí odpovídající tence nasycené vodní páry, kterou odpar na vlhkém povrchu začíná. Konečným cílem je nástroj k výpočtu odparu z listu (nebo z listoví); u těchto objektů je v mnoha situacích obtížné změřit spolehlivě průměrnou hodnotu teploty. Pro jednoduchost budeme od začátku hovořit o odpařujícím povrchu jako o listu. Zvláštnosti, kterými se odpar z listu liší od odparu z vlhkého povrchu, se projeví až v posledních rovnicích. Vyjde se z tepelné bilance listu

$$Q + H + V = 0$$

kde  $Q$  je součet toků zářivé energie (s kladným znaménkem toky listem pohlcené, se záporným energie vyzářená),  $H$  je teplo sdílené s okolním prostředím (vzduchem) konvekcí (kladné, je-li prostředí teplejší, záporné v prostředí chladnějším) a  $V$  je změna tepelného obsahu listu spojená se změnou skupenství vody (kladná hodnota při kondensaci vody, záporná při jejím odpařování).

Výměna tepla mezi listem a vzduchem zprostředkovaná konvekcí je dána rovnicí pro vedení tepla

$$H = c_p \rho (T_l - T_a) g_H = c_p \rho \Delta T g_H$$



$c_p$  [1006 J.kg<sup>-1</sup>.K<sup>-1</sup>] je měrné teplo vzduchu,  $\rho$  [1,22 kg.m<sup>-3</sup>] jeho hustota,  $g_H$  [m.s<sup>-1</sup>] je tepelná vodivost pro přenos tepla z listu do okolní atmosféry,  $T_l$  [K] je teplota listu a  $T_a$  je teplota vzduchu.

Výměna tepla mezi listem a vzduchem spojená s odparem vody a přestupem vodní páry z listu (vlhkého povrchu) do okolního vzduchu je dána rovnicí

$$-V = c_p \rho \frac{e_{sT_l} - e_a}{\gamma} g_w$$

kde  $e_{sT_l}$  [Pa] je tlak nasycené vodní páry při teplotě listu,  $e_a$  je tlak vodní páry ve vzduchu obklopujícím list,  $g_w$  [m.s<sup>-1</sup>] je vodivost pro přenos vodní páry z listu do okolní atmosféry a  $\gamma$  [66 Pa.K<sup>-1</sup>] je psychrometrická konstanta, která převádí rozdíl v tlaku vodní páry na rozdíl teplot. Cílem je nalézt výraz pro  $-V$ , v němž se nevyskytuje teplota listu ani na ní závislé hodnoty (tlak nasycené vodní páry při teplotě listu). Nejprve vyjádříme  $e_{sT_l} - e_a$

$$e_{sT_l} - e_a = e_{sT_l} - e_{sT_a} + e_{sT_a} - e_a = s \Delta T + \vartheta$$

kde  $s$  je sečna která spojuje body na křivce závislosti tence nasycené vodní páry na teplotě, odpovídající teplotám listu a vzduchu (nebo také tečna této křivky pro teplotu  $(T_l + T_a) / 2$ ) a  $\vartheta$  je deficit tence vodní páry ve vzduchu, čili  $e_{sT_a} - e_a$ . Získaný výraz dosadíme do rovnice pro  $-V$

$$-V = c_p \rho \frac{s \Delta T + \vartheta}{\gamma} g_w$$

vyjádříme z ní  $\Delta T$

$$s \Delta T + \vartheta = - \frac{V \gamma}{c_p \rho g_w}$$

$$\Delta T = \frac{c_p \rho \vartheta g_w - V \gamma}{s c_p \rho g_w}$$

a dosadíme do rovnice pro  $H$

$$H = \frac{c_p \rho \vartheta g_w - V \gamma}{s g_w} g_H = \frac{g_H (c_p \rho \vartheta g_w - V \gamma)}{s g_w}$$

Takto získaný výraz pro  $H$  dosadíme do rovnice tepelné bilance listu

$$-V = H + Q$$

$$-V = \frac{g_H (c_p \rho \vartheta g_w - V \gamma)}{s g_w} + Q = - \frac{V \gamma g_H}{s g_w} + \frac{c_p \rho \vartheta g_H}{s} + Q$$

a získáme konečný výraz pro  $-V$

$$-V \left(1 + \frac{\gamma g_H}{s g_w}\right) = \frac{s Q + c_p \rho \vartheta g_H}{s}$$

$$-V = \frac{s Q + c_p \rho \vartheta g_H}{s + \gamma \frac{g_H}{g_w}}$$

Z  $-V$  získáme rychlost odpařování (transpirace) vydělením měrným teplem odparu vody [ $\text{J} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} / \text{J} \cdot \text{mol}^{-1} = \text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ].

Jde-li nám o odpar z vlhkého povrchu, pak dráhy pro přenos tepla a vodní páry jsou velmi podobné,  $g_H \cong g_w$  a rovnice nabude tvaru

$$-V = \frac{sQ + c_p \rho \vartheta g_H}{s + \gamma}$$

kde  $g_H$  může být nahrazeno  $g_w$ .

Jde-li o listy, pak dráha vodní páry zahrnuje přenos z mezibuněčných prostor listu skrze průduchy na vnější povrch listu, který bude charakterizován vodivostí  $g_s$  a přenos v hraniční vrstvě vzduchu, jehož rychlost určuje vodivost  $g_a$ . Úhrnná vodivost pro přestup vodní páry,  $g_w$ , bude v tomto případě

$$\frac{1}{g_w} = \frac{1}{g_s} + \frac{1}{g_a}$$

dosazením za  $g_w$  do předposlední rovnice dostaneme

$$-V = \frac{sQ + c_p \rho \vartheta g_H}{s + \gamma \left( \frac{g_H}{g_s} + \frac{g_H}{g_a} \right)}$$

Poměr vodivostí pro teplo a pro vodní páru ve vzduchu hraniční vrstvy při 15 °C je  $g_H / g_a = 0,93$ . Můžeme tuto hodnotu dosadit do předchozí rovnice. Můžeme ale také s malou chybou položit  $g_H = g_a$  a poslední rovnice pak dostane tvar

$$-V = \frac{sQ + c_p \rho \vartheta g_a}{s + \gamma \left( 1 + \frac{g_a}{g_s} \right)}$$

### 8.4.1 PSYCHROMETRICKÁ KONSTANTA

Jisté množství vzduchu o tlaku  $p$ , které mělo původně teplotu  $T$  a tlak vodní páry  $e$  se odparem vody nasatí vodní parou na tlak  $e_s$  a teplota poklesne na  $T_s$ . Vztah mezi těmito veličinami se odvodí takto:

Koncentrace vodní páry na počátku je

$$\frac{\rho \varepsilon e}{p - e}$$

Když tlak vodní páry stoupne z  $e$  na  $e_s$ , pak množství tepla na jednotku objemu vzduchu, které se na to spotřebuje, je

$$\frac{\lambda \rho \varepsilon (e_s - e)}{p}$$

Toto množství tepla musí být také rovno

$$\rho c_p (T - T_s)$$

Platí tedy

$$\frac{\lambda \rho \varepsilon (e_s - e)}{p} = \rho c_p (T - T_s)$$

z čehož se dá přeskupením získat

$$e = e_s - \frac{c_p p}{\lambda \varepsilon} (T - T_s)$$

Výraz

$$\frac{c_p p}{\lambda \varepsilon}$$

je psychrometrická konstanta  $\gamma = 66 \text{ Pa} \cdot \text{K}^{-1}$ .