

UDK 630*847:620.92

Pregledni znanstveni članek (*Preview Scientific Paper*)

Daljinski transport vode v drevesu - vodni potencial

Long distance trasport of water in wood - water potential

N. Torelli¹

Izvleček

Opisana je kohezijska tenzijska hipoteza. Gibanje vode iz tal v atmosfero poteka v sklenjenih vodnih stolpcih od talne raztopine skozi ksilem v atmosfero. Vodne stolpce v rastlinskem prevajjalnem tkivu vzdržujejo kohezivne in adhezivne sile vodnih molekul. Gonilna sila za gibanje vode vz dolž kontinuma tla-rastlina-atmosfera pomeni gradient vodnega potenciala. Diskutirana je vloga ozkih cevnih elementov kot varnostnega mehanizma. Predstavljene so ksilemske strukture, ki so delno povezane ali neodvisne od glavnih trendov evolucije lesa, s katerimi je bila dosežena prevajalna varnost.

Ključne besede: kohezijsko-tenzijska hipoteza, vodni potencial, cevni elementi, prevajalna varnost

Abstract

Cohesion-tension hypothesis is described. The movement of water from the soil to the atmosphere occurs in a continuous column of water from the soil solution to the atmosphere through the xylem. The column of water in plant vascular tissue is maintained by the cohesive and adhesive properties of water molecules. The gradient of water potential provides the driving force for the movement of the water along the soil-plant-atmosphere continuum. The role of the narrow tracheary elements as safety mechanism is discussed. Xylem structures partly related and the non related to the major trends of xylem evolution in which conductive safety can be achieved are presented.

Keywords: cohesion-tension hypothesis, water potential, tracheary elements, conductive safety

Kaj žene vodo visoko v krošnje dreves? Višina današnjih drevesnih orjakov presega 100 m. Po Guinnessovi knjigi svetovnih rekordov (McFarlan et al. 1990) naj bi bilo najvišje drevo na svetu "Harry Cole", obalna sekvoja (*Sequoia sempervirens*) iz Humboldt County, Kalifornija). Julija 1988 je bil Harry visok 113,1 m. "Dyerville Giant", imenovan tudi "champion tree", prav tako obalna sekvoja, iz Humboldt Redwood State Park, je visok 110,4 m. 1963 je naravoslovec P. A. Zahl v Redwood National Parku odkril obalno sekvojo, ki so jo prav tako imeli nekaj let za rekorderja. (Si lahko predstavljate, kako težko je izmeriti natančno višino visokega drevesa?!).

1995 sta se S. Sillett in M. W. Moffett povzpela nanj in mu izmerila 365 čevljev in 6 palcev ali 111,4 m. (Moffett 1997). Še višji so (bili) avstralski evkalipti. *Eucalyptus regnans*, imenovan mountain ash, iz Watts River, Victoria, je meril 132,6 m, prvotno verjetno celo med 143 m in 146 m. *Eucalyptus amygdalina* Mount Baw Bawa (ime!), Victoria je 1885 domnevno meril 143 m. Duglazija iz države Washington je 1905 merila 119,8 m (Salisbury & Ross 1992).

Kakšen je mehanizem, ki omogoča dvig vode tako visoko? Sesalna črpalka lahko dvigne vodo le do barometrske višine, t.j. do višine, ki jo "podpira" atmosferski tlak od spodaj, kar znese približno 10,3 m na morski gladini, kjer je normalni zračni tlak 1 atm. Za dvig vode do vrha Harryja bi

bil potreben tlak 10,9 atm oz. 1,11 MPa in še dodatni tlak za premagovanje trenja in vzdrževanje toka, skupaj torej 2,2 MPa (1,1 MPa + 1,1 MPa). Očitno ne potiska vode v vrhove dreves atmosferski tlak (pribl. 0,1 MPa)! Prav tako ne koreninski tlak, ki pri večini vrst ne presega 0,1 MPa. Kaj pa kapilarnost? Po kapilarah s polmerom $r = 40 \mu\text{m}$, ki ustrezajo tipičnim aksialnim traheidam iglavcev, bi se voda dvignila le 0,37 m visoko, po kapilarah s polmerom $r = 0,005 \mu\text{m}$, ki ustrezajo submikroskopskim kapilaram v celični steni, pa 2974 m.

Kapilarni dvig h v metrih lahko izračunamo z enačbo (1). Njeno izvedbo najdete v srednješolskih učbenikih.

$$h = \frac{2g \cdot \cos \gamma}{r \cdot \pi \cdot g} \quad [\text{m}] [1],$$

¹ Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo, Rožna dolina Cesta VIII/34, Ljubljana, Slovenija

kjer je γ površinska napetost (voda $0,072 \text{ kg/s}^2$), ϑ kontaktni kot (v našem primeru 0° , $\cos\vartheta = 1,0$), r polmer kapilare v μm , ρ gostota kapljevine (v našem primeru voda: $998,2 \text{ kg/m}^3$ pri 20°C) in g težnostni pospešek $9,806 \text{ m/s}^2$.

Vendar pa so cevni elementi v lesu zaliti z vodo in nimajo odprtih mehnikov. Zato kapilarni dvig ni mogoč. V celičnih stenah listov in drugih tkiv resda obstajajo submikroskopski mehni, vendar ti rabijo le kot "prijemalnišča" za drevesni sok oz. ksilemsko vodo in ne omogočajo kapilarnega dvigovanja vode. (Salisbury & Ross 1992). Že zgodaj so ovrgli tudi možnost, da bi pri dvigovanju vode sodelovali žive celice.

Kaj potem takem žene vodo tako visoko?

Dvig vode oz. "soka" pojasnjuje kohezijska-tenzijska teorija, imenovana tudi kohezijsko-adhezijsko-tenzijska teorija ali manj ustrezno, teorija transpiracijskega vleka (Raven 1992).

Gonilna sila je gradient vodnega potenciala ψ od tal skozi rastlino do atmosfere. Vodni potencial ψ je kemični potencial vode v sistemu ali v delu sistema, izražen v tlačnih enotah glede na kemični potencial (prav tako v tlačnih enotah) čiste vode pri atmosferskem tlaku ter pri isti temperaturi in (nadmorski) višini, pri čemer je kemični potencial referenčne vode 0 (Salisbury 1992). Vodni potencial lahko definiramo tudi kot prosto energijo vode v sistemu glede na prosto energijo referenčnega "poola" čiste vode. Pomeni mero zmožnosti substrata, da absorbira ali sprošča vodo glede na drug substrat. Zelo nazorno si ga lahko predstavljamo tudi kot negativni tlak, potreben za "ekstrakcijo" oz. odtegnitev vlage iz substrata (RAYNER & BODDY 1988).

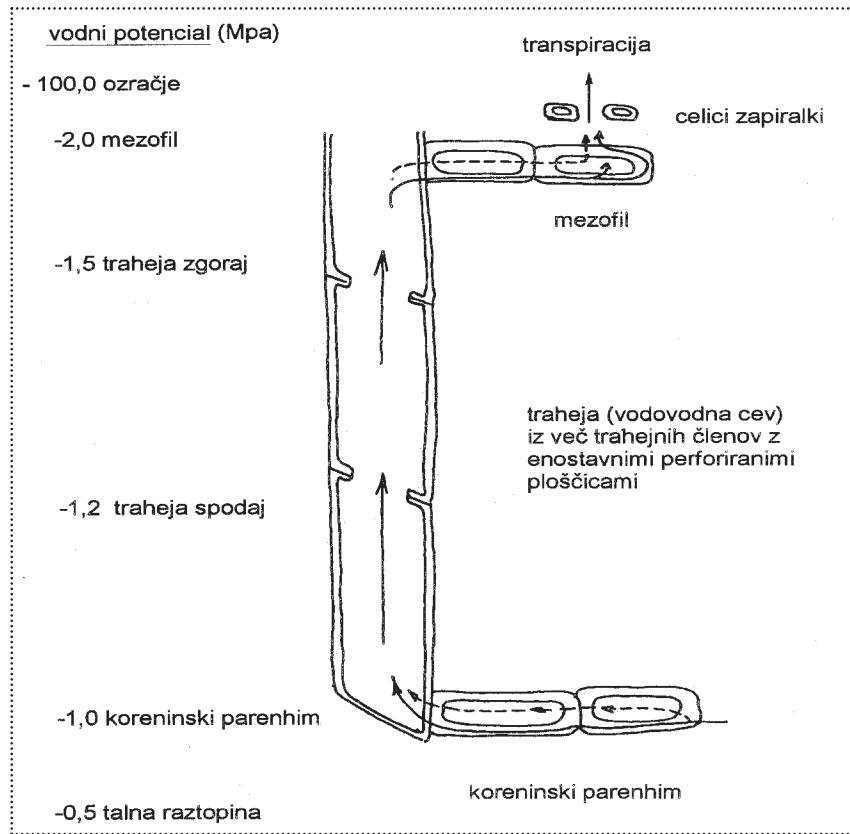
Rastlina je vpeta v ta gradient vodnega potenciala in je tako sestavni del kontinuma, ki ga tvorijo zrak, rastlina in tla. Voda se spontano giblje od mesta z manj negativnim vodnim potencialom (tla) proti mestu z bolj negativnim potencialom (atmosfera). Z

drugimi besedami: močno negativni vodni potencial atmosfere nenehno odtegne rastlini vodo - rastlina transpirira. Kolikšen je atmosferski vodni potencial? Ko relativna zračna vlažnost pada pod 100 %, se afiniteta zraka do vode močno poveča. Pri 100 % (pri vseh temperaturah) je ($=0$). Pri 98 % je $\psi = -2,72 \text{ MPa}$, kar zadostuje za dvig vodnega stolpca do višine 277 m. Pri relativni zračni vlažnosti 50 % pa je ψ že $-93,5 \text{ MPa}$ (preglednica 1.). Vodni potencial tal je, odvisno od tipa tal in vlažnosti, le nekoliko negativen (preglednica 2.).

Slika 1 prikazuje diagram kontinuma tla/rastlina/ozračje. Neprekinjena linija pomeni apoplastno in prekinjena simlastno pot. Apoplastna voda je voda v celičnih stenah, medceličnih prostorih in cevnih elementih (traheide, traheje), simlastna pa v protoplastih, ki jih povezujejo plazmodezmi (plazmodezemata). Voda se prosti giblje med simlastnimi in apoplastnimi kompartimenti, odvisno od vodnega potenciala.

Preglednica 1. Zveza med relativnim parnim tlakom (=vodna aktivnost, p/p_0), vodnim potencialom (MPa) in največjim polmerom por (μm), ki zadržijo vodo pri 250°C . (Spremenjeno po GRIFFINU 1977 iz RAYNERJA IN BODDYJA 1988, str. 43).

p/p_0	Vodni potencial (MPa)	Polmer por (μm)
1,000	0	(prosta voda)
0,9999	-0,0138	10,5
0,9998	-0,0276	5,2
0,9990	-0,138	1,1
0,9975	-0,345	0,4
0,9950	-0,69	0,2
0,9900	1,39	0,1
0,9800	-2,8	0,053
0,9700	-4,2	0,035
0,9600	-5,6	0,026
0,9500	-7,1	0,021
0,9000	-14,5	0,01
0,8500	-22,4	-
0,7500	-39,7	-
0,5000	-95,5	-



Slika 1. Kontinuum tla/rastlina/ozračje. Neprekinjena črta predstavlja apoplastno pot vodnega transporta (celične stene, medcelični prostori in cevni elementi), prekinjena pa simlastno (s plazmodezemata povezani protoplasti celic) (Risba po NILSNU IN ORCUTTU 1992).

Preglednica 2. Vodni potencial tal pri 10 % in 30 % vlažnosti ψ (MPa). (Mauseth 1995, str. 341)

Tla	10% vlažnost	30% vlažnost
peščena	-0,05	-0,001
ilovnata	-0,5	-0,005
glinena	-10,0	-0,1

Celotni vodni potencial v kompleksnem sistemu je podan z več komponentami:

$$\psi = \psi_m + \psi_\pi + \psi_p + \psi_g \quad [2]$$

ker je ψ_m matrični potencial (zaradi interakcije vode s koloidi in zaradi kapilarnih sil - površinska napetost), ψ_π ozmotski ali topljenski potencial (zaradi topljencev), ψ_p je vodni potencial zaradi zunanjenega tlaka in ψ_g gravitacijski (težnostni) ali gravimetrični potencial. Za transport vode v drevesu in za vlažnost lesa je matrični potencial prevladujoča komponenta.

Gravitacijski potencial je pomemben za stoječe drevo, osmotski pa le, kjer je veliko topljanca (npr. v morju). Sok v apoplastu, vključno v traheidah in trahejah, je precej razredčen in ima ozmotski potencial reda 0,1 MPa, ali pa je še manj negativen. (SALISBURY & ROSS 1992). Matrični potencial lahko med drugim izračunamo iz enačbe za

kapilarni dvig [1]. S substitucijo dobimo enačbo:

$$\psi_m = \frac{-2g \cos\theta}{r} \quad [\text{MPa}] \quad [3]$$

Koncept matričnega potenciala lesarji najlažje razumemo na primeru sušenja lesa (RAYNER & BODDY 1988). V nasičenem lesu so vsi prazni prostori zaliti z vodo. Za odstranitev vode te daž zadostuje le neznaten podtlak (preglednica 1). V procesu sušenja se praznijo vse manjše kapilare, pri čemer je za odtegovanje vode potreben vse bolj negativni tlak. Kapilare oz. prostori s premerom $> 5 \mu\text{m}$ se bodo izpraznili, oz. ne vsebujejo vode, če je matrični potencial $< 0,03 \text{ MPa}$. V to velikostno kategorijo sodijo celični lumini, pa tudi prostori, ki so posledica razkroja lesa ali rovov in sekrov. Med -0,03 in -14,0 MPa se bodo izpraznili prostori s polmeri med 0,01 in 5 μm , tj. pikenjske odprtine, odprtine v pikenskih membranah in seveda še manjši prostori zaradi razkroja. Pri še večjih podtlakih se bodo začeli prazniti intermolekularni prostori v celičnih stenah.

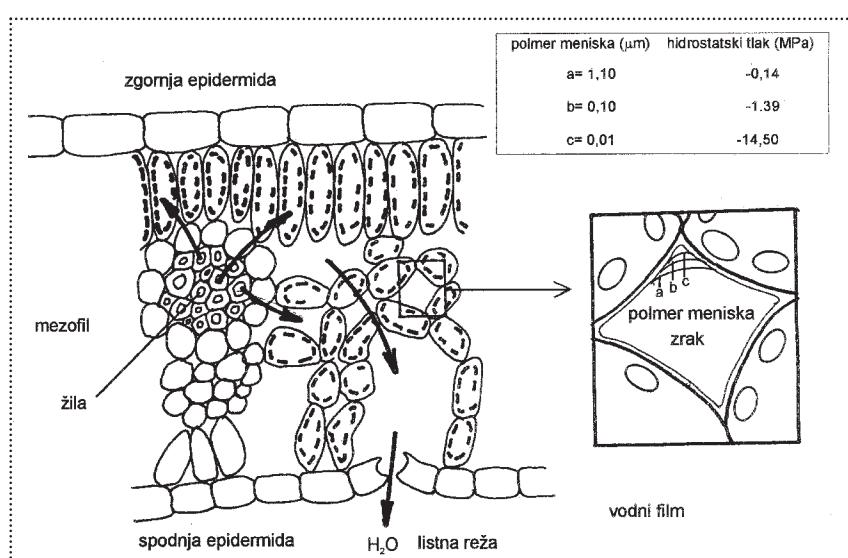
Pri transpiraciji oddana voda se nadomešča z izhlapevanjem s tankega filma vode, ki obdaja celice mezofila v listu (slika 2).

Pri tem se vodni film zaradi adhezije umika v pore hidrofilnih celičnih sten. Kohezijske sile v vodi kljubujejo povečanju površine filma (učinek površinske napetosti). Vodo privlačijo adhezivne in kohezivne sile. Nastajajo meniski. Bolj konkavni so meniski, bolj negativen je tlak vodnega filma - vodni potencial se zmanjšuje. Slednjič gradient vodnega potenciala doseže traheide ali trahejne elemente. Prehod prek mezofila poteka po simplastnih in apoplastnih poteh.

Kot vemo, je apoplast "mrvi" del rastline: celične stene, medcelični prostori in lumni mrivih celic kot so traheide in traheje. Dvigovanje vode oz.ока v rastlini lahko poteka izključno po apoplastu, zlasti v ksilemskem delu. Izjema so kasparijevi trakovi v endodermu v koreninah. "Živi" del rastline je simplast, ki ga sestavlja kontinuum citoplazme vseh celic v rastlini. Izguba vode iz cevnih elementov bistveno ne vpliva na osmotski potencial, saj vsebuje le malo topljencev. Bolj pomembne so kohezivne lastnosti. Ko vodne molekule zapuščajo ksilem, potegnejo za seboj druge, saj so vse vodne molekule v rastlini povezane z vodikovo vezjo. Voda je težka in vodne v najvišjih cevnih elementih morajo dvigniti težo celotnega vodnega stolpca. Stolpec je obremenjen na nateg, zato je tlačni potencial negativen. Vodne molekule so zelo adhezivne. Vodne molekule v stiku s steno ostanejo nanjo prilepljene oz. pritrjene in hkrati ovirajo druge molekule pri gibanju navzgor. Za premagovanje trenja mora biti vodni potencial za vsakih 10 m višine vsaj 0,01 MPa bolj negativen od koreninskega vodnega potenciala. Če k trenju prištejemo še težnost, potem mora biti za vsakih 10 m 0,2 MPa. V rastlinah, ki imajo samo traheide, je potrebna razlika še večja.

Korenine sprejemajo vodo po apoplastni, simplastni ali transcelularni poti (RAVEN, 1992).

Daljinski transport na opisani način deluje toliko časa, dokler so tla dovolj vlažna (prim. preglednico 1). Peščena tla z vlažnostjo 30 % imajo vodni potencial pribl. -0,001 MPa (skoraj toliko kot čista voda). S sušenjem tal se izloča



Slika 2. Nastanek transpiracijskega vleka v listu. Evaporacija z vodnega filma, ki obdaja mezofilne celice lista, vzdržuje visoko vlažnost v zračnih prostorih lista. Evaporacija povzroči nastanek meniskov z vse manjšimi polmeri in vse večjo tenzijo pod njimi. Tenzija oz. negativni tlak vode, ki obdaja zračne prostore v listu, pomeni fizikalno osnovo za transpiracijski vlek (risba po Campbellu 1996).

vse več gibljivih vodnih molekul. Suha tla imajo manj vode, ki je poleg tega še manj mobilna. V hudi suši se zaprostne reže in zelo skromna transpiracija lahko poteka le še skozi kutikulo. Vodni potencial listov postaja vse bolj negativen, vendar se tok vode močno upočasni, ker so tla suha. Tenzija v vodnih stolpcih narašča in kohezija vodnih molekul lokalno lahko popusti. pride do kavitacije (lat. *cavus* = votel). Vodni stolpec, ki je bil preobremenjen na natek se strga in razmakne. Nastane mehurček, ki v trenutku nastanka pomeni vakuum, kasneje pa ga zapolni vodna para (parni tlak vodne pare pri 20°C je $2,33 \times 10^{-3}$ MPa) in plini, ki so raztopljeni v drevesnem soku. Vrzel med prekinjenim vodnim stolpcem oz. mehurček povzroči embolijo (začepljenje), ki se širi do prve trdne bariere (pikenjska membrana). Zaradi površinske napetosti se mehur oz. embolija tukaj ustavi. Če nastane embolija v traheidi, se ne širi v sosednje celice (traheida je dolga 3 - 4 mm). Embolija v traheji pa se lahko razsiri po njeni celotni dolžini (pri bukvi do 6 m, pri jasu do 20 m). Kavitacija je navadno irreverzibilna in cevni element za vselej izloči iz procesa prevajanja vode. V posebno ugodnih pogojih, ko so sosednje celice polne vode in ko se v hladni in vlažni noči ustavi transpiracija, se cevni element lahko ponovno napolni. Pri drevu s širokimi zmogljivimi cevnimi elementi (npr. venčasto porozne vrste: npr. hrast, jasen), kjer je kavitacija pogosta oz. normalna, temelji preživetvena strategija drevesa prej na nadomeščanju emboliranih cevnih elementov z novimi in manj ohranjanju obstoječega prevajalnega sistema. Tedaj mora drevo "investirati" mnogo energije v nastanek novih cev-

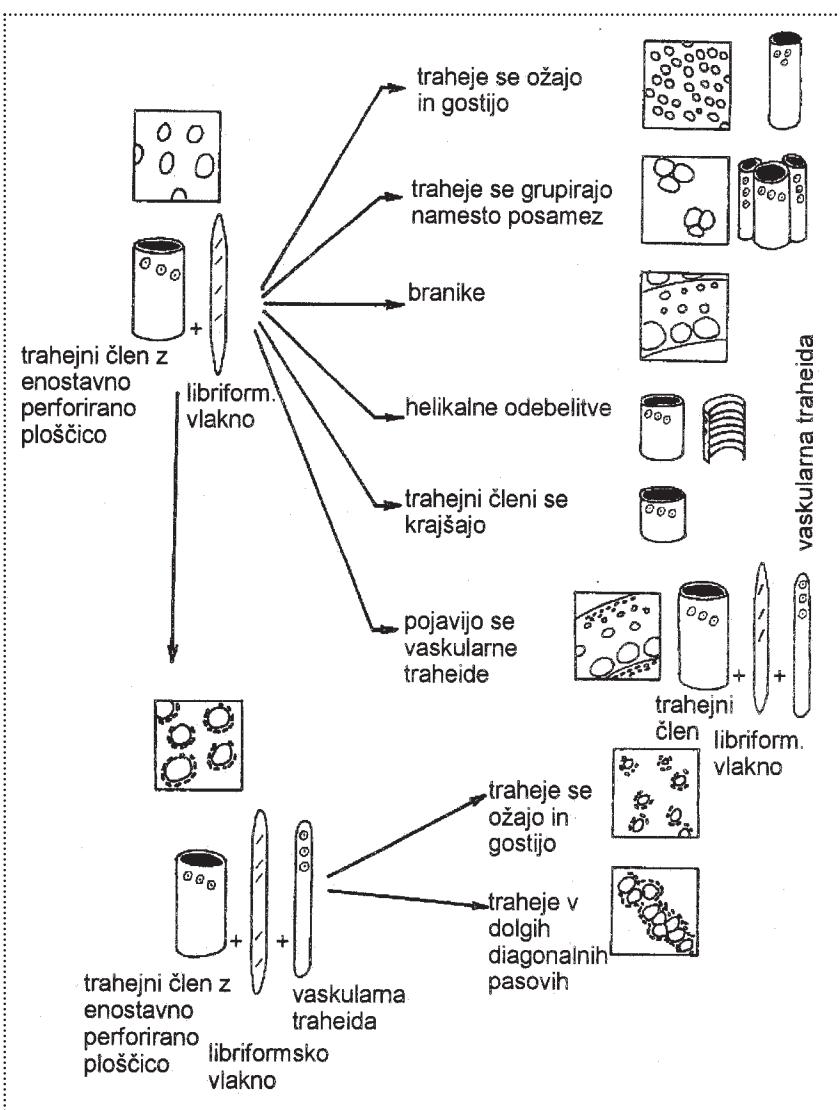
nih elementov. Preglednica 3 prikazuje maksimalne hitrosti vodnega toka.

Na drugi strani pa je v lesu z ožjimi cevnimi elementi verjetnost kavitacije manjša. V ožjih elementih je delež vodnih molekul, ki jih adhezija veže na stene, mnogo večji kot v širokih cevnih elementih. V zelo ozkih cevnih elementih "armaturni ovoj" povezuje vse vodne molekule.

Ožji cevni elementi zagotavljajo rastlini večjo prevajalno varnost, vendar ob manjši prevajalni učinkovitosti. Menimo, da brez tega stenskega armaturnega ovoja transport vode pri rastlinah na zelo sušnih habitatih ne bi bil

dovolj zanesljiv. Brez armaturnega ovoja utegne biti vprašljiv tudi transport vode v krošnje najvišjih dreves.

Za lesno tkivo rastlin, ki uspevajo na zelo sušnih rastiščih, so na splošno značilni ozki cevni elementi (traheide, tudi pri listavcih). Tudi pojav kasnega lesa z ožjimi cevnimi elementi je svojevrstna prilagoditev na poletne sušne prilike. Pojav kasnega lesa se kaže tudi v jasno diferenciranih branikah. (Letnice so bolj izrazite pri lesovih, kjer obstajajo strukturne in gostotne razlike med kasnim in ranim lesom sosednjih branik!) Poleti cevni elementi ranega lesa kavitirajo in prevajanje prevzamejo ožji cevni elementi kasnega lesa.



Slika 3. Način doseganja prevajalne varnosti. Tkivne značilnosti, prikazane na desni, so znatno pogosteje v sušnih habitatih in niso posledica glavnih trendov evolucije lesnega tkiva (krajšanje fuziformnih kombijev inicjal, krajšanje vlaken in cevnih elementov, nastanek trahejnih členov z enostavno perforirano ploščico, vlakna z močno postkambijalno rastjo). (Risba po Carquistu 1988, str. 334).

Maksimalna hitrost (m/h)

vednozeleni iglavci	1,2
difuznoporozni listavci	6,0
venčastoporozni listavci	44,0
zelike	60,0
ovijalke	150,0

Traheide so sicer starinski element, ki je star prek 400 milijonov let, vendar nikakor ni zastarel! Zaradi majhnega premora (tangencialne dimenzijske 18-80 µm) zagotavljajo varnost vodnega transporta tudi tedaj, ko so vodni stolpci zelo napeti. Pomenijo nekakšno "zavarovalno polico" (Milburn 1991). Razni tipi traheid zagotavljajo prevajalno varnost v sušnih habitatih in razmerah. Slika 3. (CARLQUIST 1988) prikazuje "zunajevolucijski" trend prilaganja lesnega tkiva na sušne razmere. Semkaj sodijo npr. ožje traheje, grupiranje trahej, pojav branik oz. prirastnih kolobarjev, helikalne skulpture, pojav vazicentričnih in vaskularnih traheid. Te strukture se lahko pojavi posamezno ali v kombinacijah.

Ali je mogoče preveriti pravilnost kohezijsko-tenzijske teorije (prim. npr. RAVEN ET AL. 1992)?

Prvi način je neposredno merjenje tenzije v vodnih stolpcih lesa. Če odrežemo vejico iz transpirajočega drevesa, se bodo vodni stolpci v prevodnih elementih hipoma "umaknili" pod prerezano površino. Namestimo vejico v tlačno "bombo" ("Scholanderjeva bomba") tako, da je del vejice z listi znotraj bombe, del z gladko odrezanim prerezom pa štrli iz nje. Stopnjujmo tlak v bombi! Tlak, ki je potreben, da se na površini reza pojavi voda, je približno enak velikosti tenzije, oz. podtlaka, ki je vladal v vodnih stolpcih v vejici, preden smo jo odrezali. Rezultati, dobavljeni s to metodo, se ujemajo z vrednostmi, kot jih napoveduje kohezijsko-tenzijska teorija.

Drugi dokaz, ki govori v prid kohezijsko-tenzijske teorije, je dejstvo, da se

začne zjutraj voda začne najprej premikati v vejicah, kjer se najprej pojavi tenzija in šele kasneje v deblu. Zvečer transport vode preneha najprej v vejicah in šele kasneje v deblu. Preglednica 2 prikazuje maksimalne hitrosti gibanja vode pri različnih kategorijah rastlin.

V prid teoriji govorijo tudi dnevne spremembe premera debel. Te naj bi bile posledica negativnega tlaka v vodnem omrežju. Zaradi kohezije med vodnimi molekulami in adhezijo med vodnimi molekulami in stenami prevodnih elementov, se tedaj vodni stolpci ne strgajo, niti se ne odlepijo od sten cevnih elementov. Ko začne drevo zjutraj s transpiracijo oddajati vodo, se najprej uskoči zgornji del debla, saj korenine ne morejo takoj nadomestiti oddane vode. Šele kasneje se uskoči spodnji del debla. Ob koncu dneva, ko se začne zmanjševati transpiracija, se zgornji del debla prej razsiri kot spodnji del.

Čemu transpiracija? Rastlina potrebuje vodo za fotosintezo. Voda je tudi transportni medij za mineralne snovi, z izparevanjem pa tudi hladi liste in tako varuje toplotno občutljive fotosintezne encime.

S transpiracijo oddaja dreve ogromne količine vode v ozračje. Preglednica 4 prikazuje oddano vodo v mg na kvadratni decimeter listne površine na uro.

Bukov gozd v vegetacijskem obdobju transpirira pribl. 60 % celotne količine padavin. Odrasla breza s pribl. 200.000 listi odda v vročem, suhem dnevu do 400 litrov vode. Kvadratni centimeter listne površine macesna ima pribl. 1.500 listnih rež, rdečega

bora 12.000 in lipe 37.000!

Iz teh podatkov ni težko oceniti pomembna drevja oz. gozda za klimo.

Literatura

Campbell, N.A. 1996. Biology, 4. Izd. The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc., Menlo Park, etc.

Mauseth, J.D. 1995. Botany. 2. Izd. Saunders College Publishing, Philadelphia etc.

Moffett, M.W. 1997. Tree giants. National Geographic 191 (1):46-61.

Nilsen, E.T. & D.M. Orcutt 1992. The physiology of plants under stress. John Wiley & Sons, Inc., New York, etc.

Raven, P.H., Evert, R.F. & S.E. Eichhorn 1992. Biology of plants, 5. izd. Worth Publishers, New York.

Rayner, A.D.M. & L.Boddy 1988. Fungal decomposition of wood. Its biology and ecology. John Wiley & Sons, Chichester, New York, Brisbane, Toronto, Singapore.

Robertson, A.A. 1965. Investigation of the cellulose-water relationship by the pressure plate method. Tappi 48:568-573.

Salisbury, F.B. & C.W.Ross 1992. Plant physiology, 4.izd. Wadsworth Publishing Company, Belmont, California.

Stone, J.E. & A.M. Scallan 1967. The effect of component removal upon the porous structure of the cell wall of wood. II. Swelling in water and the fiber saturation point. Tappi 50:496-501.

Strasburger et al. 1991. Lehrbuch der Botanik. 33. Izd. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Jena, New York.

ŠKRAT

Tudi v dobi računalništva in moderne tehnike tiskarski škrat ne miruje. Nam jo je zagadel v članku avtorice Fani Potočnik Skupni vzpon na Rudnico - simbol sodelovanja in partnerstva med nemškim kupcem ter slovenskimi dobavitelji v št. 5/98 na strani 146. Začetek drugega odstavka se pravilno glasi: "Začelo se je pred približno dvajsetimi leti, ..." in ne pred dvemi leti, kot se nam je pomotoma zapisalo. Avtorici in Lesnini - Zunanji trgovini se za nenamerno napako opravičujemo.

Preglednica 4. Transpiracija dreves (mg H₂O dm⁻² h⁻¹). (Skrajšano po Piseku et al. iz Strasburgerja et al. 1991, str. 330)

Drevesna vrsta	Celotna transpiracija pri odprtih listnih režah	Kutikularna transpiracija po zaprtju listnih rež	Delež (%) kutikularne transpiracije
Breza	780	95	12,0
Bukov	420	90	21,0
Smreka	480	15	3,0
Rdeči bor	540	13	2,5