

ANNA STACHURSKA

CZYNNE I BIERNE POBIERANIE I TRANSPORT SOLI MINERALNYCH PRZEZ ROŚLINĘ

Fizjologowie roślin szkoły klasycznej Sachs i Pfeffer (jak podaje Sutcliffe 1962) uważali pobieranie i przewodzenie soli mineralnych za procesy bierne. Sądzili oni, że prąd transpiracyjny może transportować sole mineralne ze środowiska wzdłuż całej swej długości.

Późniejsze badania przyniosły niezgodne rezultaty. Wyniki doświadczeń Schmidta, Freelanda i Wrighta wykazały zależność pomiędzy pobieraniem wody i soli mineralnych. Schmidt (1936) w badaniach na *Sanchezia nobilis* wykazał istnienie zależności liniowej pomiędzy absorpcją wody i różnych jonów. Krzywe pobierania, za wyjątkiem azotanów, przechodziły przez początek układu wykazując, że pobieranie jonów zatrzymuje się przy zerowej absorpcji wody. Żaden inny badacz nie opisuje w takim wypadku całkowitego zahamowania pobierania jonów. Freeland (1936, 1937) badał pobieranie azotanów, fosforanów, potasu i wapnia przez fasolę i kukurydzę z pożywek o stosunkowo wysokim stężeniu (6,8 mM), Wright (1939) natomiast badał pobieranie tych samych jonów, również przez fasolę, używając pożywek o niższych stężeniach. Doświadczenie nad pobieraniem przeprowadzono w warunkach wysokiej i niskiej intensywności transpiracji (różnicowanych wilgotnością powietrza). Wykazano, że natężenie pobierania kwasu fosforowego i wapnia były w przybliżeniu proporcjonalne do transpiracji, natomiast pobieranie potasu i azotu mniej zależne.

W przeciwieństwie do tych wyników inni uczeni nie stwierdzili korelacji pomiędzy transpiracją a pobieraniem soli mineralnych. Badali oni wpływ transpiracji na zawartość popiołu (Hasselbring, Mendiola cyt. wg Hylmö 1953), na plon (Kiesselbach cyt. wg Hylmö 1953) oraz bezpośrednio na pobieranie soli (Muencher 1922).

Niezgodność rezultatów tych badań można tłumaczyć różnorodnością warunków, w jakich przeprowadzane były doświadczenia. Autorzy wykazywali jedynie istnienie lub brak widocznej zależności absorpcji wody i jonów, nie próbowali natomiast dociekać jej przyczyn.

Późniejsze monografie na ten temat przychylają się do teorii aktywnego pobierania jonów. Wyrazicielem tych poglądów był Hoagland (1944). Zauważył

on, że na pobieranie soli przez rośliny większy wpływ ma zawartość tlenu w pożywce niż w powietrzu otaczającym pędy. Hoagland przeprowadzał doświadczenia umieszczając korzenie jęczmienia w pożywce wietrzonej i niewietrzonej. U roślin rosnących w pożywce wietrzonej zaobserwował guttację, skąd wysnuł wniosek, że parcie korzeniowe jest następstwem aktywnego transportu jonów do naczyń, co powoduje wzrost siły ssącej w roztworze naczyń, a wtórnie wzmoczenie pobierania wody. Hoagland przypuszcza, że osłabienie procesów oddechowych zmniejsza przepuszczalność plazmy. Od przepuszczalności plazmy, wg jego teorii, uzależnione jest pobieranie wody i soli mineralnych i ich przenoszenie z komórki do komórki.

Powszechnie cytowane są prace Broyera i Hoaglanda (Hoagland i Broyer 1936, Broyer i Hoagland 1943). Oznaczali oni pobieranie wody i jonów przy wysokiej i niskiej transpiracji. Autorzy uważali, że doświadczenia Schmidta (1936), Freeland (1937) i Wrighta (1939) dlatego wykazały zależność pobierania soli mineralnych od absorpcji wody, że badacze ci nie brali pod uwagę początkowego stanu soli i cukrów w roślinach doświadczalnych.

Broyer i Hoagland hodowali więc jęczmień w okresie przygotowawczym w ten sposób, aby uzyskać rośliny: (1) o wysokim poziomie soli (high — salt status); roślinom przez ostatni tydzień codziennie zmieniano pożywkę, (2) o niskim poziomie soli (low — salt status) a wysokim poziomie cukrów; rośliny hodowano na pożywce niezmiennanej. Stwierdzono, że korzenie tych roślin (2) miały większą zawartość cukrów niż korzenie roślin o wysokim poziomie soli (1).

Doświadczenia wykazały, że rośliny o początkowym niskim poziomie soli absorbowały przy różnych intensywnościach transpiracji podobne ilości jonów potasu i bromu. Natomiast u roślin o początkowej wysokiej zawartości soli, wzrost intensywności transpiracji zwiększał pobieranie jonów. Wyciągnięto z tego wniosek, że duże stężenie soli w soku roślin może przy małej intensywności transpiracji powodować zahamowanie pobierania jonów. Hoagland uważa, że w tych warunkach transpiracja może wzmacniać pobieranie soli przez usuwanie jonów nagromadzonych uprzednio na skutek procesów metabolicznych.

W tym samym mniej więcej czasie rozwinął swoją teorię Lundegårdh opierając ją na wynikach swoich niezmiennie licznych badań (np. 1945, 1958, 1960) Lundegårdh uważa, że sole mineralne pobierane są przez komórki skórki korzenia w postaci jonów.

Wstępnym etapem tego procesu jest absorpcja jonów w zewnętrznej warstewce protoplazmy. Absorpcja ta przebiega niezmiennie szybko, nie ma charakteru metabolicznego (nie wykazuje znaczniejszej zależności od temperatury, ani od stężenia tlenu) i jest zjawiskiem w znacznej mierze odwracalnym.

Drugi etap pobierania, tj. wędrówka jonów w głąb komórki, ma charakter metaboliczny. Intensywność tego rodzaju procesu zależy od temperatury (zgodnie z prawem van't Hoffa) a także w pewnej mierze od oddychania. Wg Lundegårdha różny jest mechanizm pobierania anionów i kationów. Ścisła współzależność istnieje jedynie pomiędzy oddychaniem tlenowym korzeni a absorpcją anionów soli. Zależność ta dotyczy jedynie tej fazy oddychania, która ulega zaha-

mowaniu pod działaniem specyficznych inhibitorów oddechowych (tzw. oddychanie anionowe). Natomiast faza oddychania, niewrażliwa na te inhibitory (tzw. oddychanie podstawowe), nie odgrywa roli w pobieraniu anionów. Lundegårdh przeprowadzał badania na korzeniach roślin zbożowych w obecności i przy braku różnych soli w środowisku. Stwierdził, że cytochromy w obecności anionów ulegają utlenianiu, a przy wypłukaniu — redukcji. Wysnuł stąd wniosek, że w oddychaniu anionowym zasadniczą rolę odgrywa układ cytochromowy. Uważał, że aniony wędrują do komórki po pomoście zbudowanym z cytochromów. W tym ujęciu aktywne pobieranie jonów ograniczałoby się jedynie do akumulacji anionów. Kationy natomiast przenoszone są wg Lundegårdha do wakuoli niezależnie od oddychania; dążą one poprostu do ujemnie naładowanej protoplazmy.

Według Gumińskiego (1964) teoria Lundegårdha jest niezwykle sugestywna, bardziej jednak prawdopodobna wydaje się koncepcja Robertsona, wg której akumulacja jonów odbywa się w samych mitochondriach.

Ożywiona dyskusja na temat czynnego i biernego pobierania soli wywiązała się między Hylm ö z Instytutu Fizjologii Roślin w Lund (Szwecja) i jego współpracownikami, a Brouwerem z Laboratorium Botanicznego Uniwersytetu w Groningen (Holandia).

Hylm ö (1953) dokonywał pomiarów pobierania jonów przez siewki grochu, które w okresie przygotowawczym rosły na pożywce zapewniającej im dobre zaopatrzenie w sole mineralne. Rozróżnienia czynnego i biernego pobierania dokonywano przez umieszczenie roślin w różnych warunkach transpiracji. Hylm ö wykazał, że pobieranie jonów wapnia i chloru uzależnione jest od szybkości przepływu wody, niezależne zaś od sposobu ograniczania intensywności transpiracji (wysoka wilgotność, brak światła, obniżenie temperatury pożywki, odcięcie organów transpirujących). Hylm ö przedstawiał wyniki na wykresach, na których zależność pobierania jonów od pobierania wody przedstawiona była w postaci linii prostej przecinającej rzędną w punkcie, który odpowiadał pobieraniu jonów przy zerowym pobieraniu wody (tj. niezależnym od transpiracji). Hylm ö porównywał pochylenie otrzymanej prostej z nachyleniem, jakiego można się spodziewać gdyby transportowany był roztwór zewnętrzny; otrzymany stosunek nazwał «influx coefficient». Zawartość jonów Hylm ö analizował osobno w korzeniach i w łodygach. Ilość jonów w łodygach i liściach była wprost proporcjonalna do transportu wody, w korzeniach natomiast zależność taka występowała jedynie sporadycznie. Hylm ö sugerował więc wniosek, że od transpiracji nie tyle zależy samo pobieranie jonów, co ich transport naczyniami. W tej samej pracy Hylm ö wyraża jednak pogląd, że prąd transpiracyjny «ciągnie» biernie roztwór ze środowiska, w którym rosną korzenie do łodyg poprzez AFS (Apparent Free Space tj. pozornie wolną przestrzeń). Następnie każda komórka indywidualnie akumuluje jony, które przechodzą wtedy z AFS do wakuoli. Proces akumulacji zachodzi wg Hylm ö w komórkach korzenia w ten sam sposób jak u glonów jednokomórkowych. Przenikanie jonów do wakuoli uważa Hylm ö za proces metaboliczny. Jony, które zatrzymały się przed wakuolami, są w większej części zwracane do środowiska.

Brouwer (1953, 1954) dokonywał pomiarów pobierania azotanów, fosforanów i chlorków na siewkach bobu słabo zaopatrzonych w sole mineralne (hodowanych w okresie przygotowawczym na wodzie wodociągowej). Doświadczenia przeprowadzał metodą mikroporometryczną Sierpa i Brewiga (1935) na długim korzeniu bocznym, który dzielił (zaczynając od wierzchołka) na pięć 3-cm stref. Przewodzenie wody w tkankach korzenia zwiększał opierając się na doświadczeniach Rosene (1941) przez dodanie do pożywki cukrów, co powodowało zwiększenie ciśnienia, a zatem i zwiększenie transportu wody, przede wszystkim w strefach położonych dalej od wierzchołka. Brouwer uważał, że efekt ten jest podobny do otrzymanego przy dużej intensywności transpiracji, gdyż tak samo jest wywołany zwiększeniem siły ssącej komórek. Nadto Brouwer badał pobieranie jonów przy użyciu inhibitorów (DNP, KCN) oraz przy ograniczeniu oddychania (przepuszczał azot przez pożywkę). Brouwer stwierdził, że pobieranie anionów jest większe przy wysokim pobieraniu wody. Zastosowane inhibitory oraz ograniczenie oddychania zmniejszało pobieranie jonów. Pomimo to Brouwer uważał, że wyniki jego badań, stwierdzające możliwość zahamowania pobierania jonów przez zastosowane inhibitory bez zmniejszenia pobierania wody, mogą stanowić podstawę do odrzucenia koncepcji Hylmö o pasywnym pobieraniu jonów.

W późniejszych jednak pracach Brouwer (1956) zmienił częściowo poprzednio przyjętą koncepcję. Uważa, że inhibitory ograniczają aktywne pobieranie, natomiast pobieranie pasywne jonów jest proporcjonalne do przepływu wody. Sądzi, że zwiększenie absorpcji jonów przy wysokim pobieraniu wody wynika ze zmniejszenia stężenia soli mineralnych w naczyniach, albo ze zwiększenia przepuszczalności komórek dla jonów.

Poglądy swoje Brouwer opiera na teorii symplastycznej Arisza (1956) pracującego również w Groningen, według której jony wędrują z epidermis do łądygi, przemieszczając się aktywnie z komórki do komórki przez połączenia plazmatyczne zwane plazmodesmami.

Hylmö, który był przeciwnikiem tej teorii, uznał za właściwe powtórzyć doświadczenia Brouwera i sprawdzić jego wyniki. Odrzucił on (Hylmö 1955) koncepcję Brouwera opierającą się na przepuszczalności. W pracy tej Hylmö podzielił jony pobierane przez roślinę na (1) poruszające się w masowym przepływie (mass flow), — do grupy tej zalicza jony wapnia, chlorku, bromu, fosforany i siarczany, oraz (2) pobierane przede wszystkim aktywnie, za pomocą parcia korzeniowego — np. potasowe i azotanowe, które szybko nagromadzają się w wysokich stężeniach w wakuolach.

W końcu jednak spór łagodnieje (Brouwer 1956, Hylmö 1958), autorzy dochodzą do wniosku, że wyniki ich doświadczeń były podobne, a różna jedynie interpretacja.

Istniejąca rozbieżność została sprowadzona na płaszczyznę ilościową. Hylmö przypisywał procesowi pasywnemu około 75% pobierania jonów. Brouwer tylko 20%.

Zgodne z opinią Hylmö były poglądy Epsteina (1955, 1956) i Kramera

(1956), którzy sądzą, że jony obok procesu aktywnego transportu mogą przechodzić pasywnie przez roślinę poprzez AFS poruszając się w masowym przepływie (mass flow). W swoich doświadczeniach na siewkach jęczmienia Epstein udowodnił, że jony siarczanowe nie są akumulowane aktywnie lecz dostają się do łądy w masowym przepływie.

Równoległe istnienie procesów aktywnego i pasywnego pobierania jonów potwierdzili też współpracownicy Hylmö. Kylin i Hylmö (1957) w doświadczeniach nad pobieraniem siarczanów przez pszenicę stwierdzili, że około 75% absorpcji związane jest z transpiracją. Pettersson (1960, 1961) badał również pobieranie siarczanów przez słonecznik w zależności od intensywności transpiracji. Wyliczał on «influx coefficient» (wg Hylmö) i stwierdził, że maleje on wraz ze zwiększeniem ilości siarczanów w pożywce. Kihlman-Falk (1961) badała w tych samych warunkach pobieranie potasu i azotanów przez siewki pszenicy. Uważała również, że pobieranie tych jonów zależne jest od transpiracji i że zależność ta jest tym większa im stężenie jonu w pożywce jest mniejsze.

Czynnym i biernym pobieraniem zajmowali się również uczeni niemieccy Michael i Wilberg (1951), (Michael 1959). Badali oni pobieranie potasu i litu przez siewki żyta przy różnej intensywności transpiracji. Uważali, że pobieranie potasu jest niezależne od przepływu wody, natomiast pobieranie litu — zależne. Michael wnioskował, że jon potasu pobierany jest czynnie, natomiast jon litu — biernie. Przy transpiracji normalnej stosunek pobieranych jonów wynosił $\text{Li}^+ : \text{K}^+ = 4:10$.

Po dadaniu do pożywki etylo-uretanu stosunek pobieranych jonów wynosił 1:1. Usiłowano to wytłumaczyć zmniejszeniem przez inhibitor nadmiernego pobierania potasu. Wysznuwano też hipotezy, że wydzielanie potasu może być skutkiem ograniczenia oddychania. Michael uważał pobieranie jonów za proces metaboliczny, niezależny ani od przepływu wody, ani od stężenia pożywki, gdyż z roztworów rozcieńczonych roślina pobiera stosunkowo więcej jonów. Pewną rolę przypisywał Michael transpiracji w warunkach polowych. Uważał, że transpiracja może być pomocna przy transporcie słabych elektrolitów i słabo absorbujących się jonów. Nadto, w glebach zwężłych, transpiracja powoduje odtransportowanie z korzeni CO_2 , który blokuje procesy oddychania i pobierania jonów.

Hipotezom Hylmö przeciwstawili się Russell i Schorrock (1959). Badali oni pobieranie rubidu i fosforu przez siewki jęczmienia i słonecznika słabo zaopatrzone w sole. Pomiarów pobierania dokonywano przy różnej intensywności transpiracji. Przy przedstawianiu wyników autorzy wyliczali «transpiration stream concentration factor» (współczynnik stężenia prądu transpiracyjnego).

$$\text{T. S. C. F.} = \frac{\text{stężenie jonu w prądzie transpiracyjnym}}{\text{stężenie jonu w pożywce}}$$

Tak więc $\text{T. S. C. F.} = 1$ wskazuje, że jony przechodzą z pożywki do łądy z tą samą prędkością co woda; niższe od jednego, że jon porusza się wolniej od wody. W obu wymienionych przypadkach ruch jonów może być rezultatem swobodnej

dyfuzji. Jeśli T. S. C. F. osiąga wartości większe od jednego, to autorzy uważają, że jony poruszają się szybciej od wody, wbrew gradientowi stężenia, co ma stanowić dowód, że jony przenoszone są za pomocą wydatku energii metabolicznej.

T. S. C. F. zmienia się w zależności od stężenia pożywki i zaopatrzenia roślin w składniki mineralne. Otrzymano wyższe wartości T. S. C. F. gdy pożywka, na której rosły rośliny, miała niskie stężenie badanych jonów. W wypadku gdy stężenie badanego jonu w prądzie transpiracyjnym było większe niż w pożywce, intensywna transpiracja oddziaływała pośrednio na pobieranie jonów przez redukcję stężenia soli w ksylemie korzenia. Przy wartościach T. S. C. F. niższych od jedności, pobieranie wody nie miało wpływu na pobieranie soli. Wyniki te zgodne są z wynikami Hoaglanda i Broyera (1943), gdzie warunki transpiracji wywierały wpływ na rośliny «high salt status».

Jeżeli roślina znajduje się w takich warunkach, że zmiany intensywności transpiracji oddziałują na ilość pobieranych jonów, możliwe jest podzielenie składników pokarmowych dochodzących do łodygi na dwie części. Część pierwszą stanowią jony, które mogą dostać się do łodygi bez udziału transpiracji; część drugą — jony przenoszone do łodygi na skutek ruchu wody. Fakt, że przez wyliczenie można wydzielić obie te części, nie może stanowić podstawy do twierdzenia, że inny jest mechanizm pobierania jonów w obecności transpiracji niż przy braku transpiracji. Z tego powodu Russell kwestionuje hipotezę Hylm ö o odrębnych komponentach: aktywnym i pasywnym. Autorzy wyrażają pogląd, że otrzymane wyniki wskazują na istnienie w korzeniu bariery plazmatycznej stawiającej wysoki opór przechodzącym jonom. Bariera ta umiejscowiona jest prawdopodobnie w endodermie. Wynikałoby z tego, że przechodzenie jonów przez korzeń jako całość ma podobny charakter do wnikania jonów do poszczególnych komórek, w których taką barierę stanowi tonoplast.

Dalsze doświadczenia nad zależnością pobierania jonów i wody przeprowadzono przeważnie na korzeniach umieszczonych w pożywce znajdującej się pod zwiększonym ciśnieniem.

W cytowanych tu pracach metodą tą posługiwał się już Brouwer (1954, 1956) i Hylm ö (1955) powtarzając doświadczenia Brouwera. Brouwer zakładał, że wzrost gradientu ciśnienia dyfuzyjnego zwiększa przepuszczalność (dla wody) korzeni bobu, co wynika ze zmniejszenia turgoru komórek. Hylm ö sądził, że wzrost ciśnienia hydrostatycznego powoduje zwiększenie przepływu wody przez małe pory, aż do momentu, gdy wszystkie pory powierzchni nie zostaną wykorzystane. Szybkość ruchu wody byłaby więc zgodnie z prawem Poiseuilla proporcjonalna do ciśnienia. Mess i Westherley (1957) również wyrazili opinię, że zastosowanie ciśnienia zewnętrznego powiększa przepuszczalność dla wody odciętych korzeni pomidorów.

Szybkość poruszania się potasu badali tą metodą Jackson i Weatherley (1962) w Anglii (Nottingham). Doświadczenia przeprowadzali umieszczając odcięte korzenie pomidorów w pożywce w specjalnych komorach ciśnieniowych. Stwierdzili, że wraz ze wzrostem ciśnienia hydrostatycznego zwiększa się szybkość przemie-

szczania potasu, co tłumaczyli, choćby częściowo, wzrostem przepuszczalności komórek dla jonów.

Podobne doświadczenie na tym samym materiale przeprowadzał w Danii Jensen (1962) nad pobieraniem azotanów. Otrzymał również zwiększenie pobierania azotanów wraz ze zwiększeniem przepływu wody, ale zależność ta nie była proporcjonalna.

W Północnej Karolinie pobieraniem fosforanów zajmowali się Lopushinsky i Kramer (1961), fosforanów i wapnia Lopushinsky (1964). Badania przeprowadzali również na odciętych korzeniach pomidorów umieszczonych w komorach z pożywką znajdującą się pod ciśnieniem hydrostatycznym. W doświadczeniach wstępnych określono wpływ ciśnienia (0—40 funt/cal²) na szybkość przepływu wody przez korzenie. Szybkość ruchu wody wzrastała ze wzrostem ciśnienia, ale zależność ta była proporcjonalna tylko do wzrostu ciśnienia do 15 funtów. Wyniki sugerują, że przepuszczalność korzeni dla wody zwiększa się ze wzrostem ciśnienia do 15 funtów i pozostaje stała przy dalszym podwyższeniu ciśnienia. Jest prawdopodobne, że przy ciśnieniu 15 funtów woda porusza się poprzez korzenie wszystkimi dostępnymi drogami.

Szybkość poruszania się soli w ksylemie określano z pomiarów objętości eksudatu wydzielonego z odciętych kikutów korzeni i stężenia zawartych w nim soli. Porównywano ilość soli poruszających się w korzeniu gdy woda przechodziła przez nie pod ciśnieniem z ilością soli przepływającej przez ksylem w nieobecności zewnętrznego ciśnienia hydrostatycznego tj. za pomocą aktywnego transportu. Podwyższenie ciśnienia zwiększało szybkość ruchu P³² i Ca⁴⁵ w ksylemie korzeni. Wynika to z faktu, że ogólna ilość tych pierwiastków w eksudacie była zawsze większa po zastosowaniu ciśnienia, niż ich ilość w eksudacie parcia korzeniowego. Przy ciśnieniu 30 funtów/cal² ilość jonów w soku ksylemu była 2—2,4 razy większa niż poruszająca się wskutek aktywnego transportu. Charakterystyczne jest, że Ca i P inaczej reagują na zwiększenie ciśnienia. Ilość P³² poruszająca się na skutek zastosowanego ciśnienia wzrasta wraz z podwyższeniem ciśnienia do 10 funtów, spada przy ciśnieniu 10—15 funtów, po czym wzrasta (dwukrotnie) przy podwyższaniu ciśnienia od 15—30 funtów. Odnośna ilość jonów Ca⁴⁵ początkowo (do 10 funtów) wzrastała, ale przy podwyższeniu ciśnienia od 10—30 funtów utrzymywała się na stałym poziomie.

Wyniki te zgodne są z pracami Biddulpha i innych (1958) oraz Wiebe i Kramera (1954), którzy wykazali, że przy wysokich ciśnieniach poruszanie się wapnia może być mniej uzależnione od zmian przepuszczalności niż fosforanów. Lopushinsky wyraża opinię, że przy małym ciśnieniu hydrostatycznym sole poruszają się w ksylemie korzenia przede wszystkim przez aktywny transport. Przy wysokich ciśnieniach istnieje możliwość, że ruch jonów może następować dodatkowo także przez dyfuzję i masowy przepływ (mass flow). Ciśnienie, zwiększając szybkość ruchu wody poprzez korzenie, tworzy tym samym gradient koncentracji soli pomiędzy korą i ksylemem, który może przyspieszyć ruch jonów w ksylemie. Kon-

cepcję tę opiera Lopushinsky na pracy uczonych kalifornijskich Bersteina i Niemana (1960), którzy uważali, że szybszy ruch wody niż jonów w korzeniach powoduje, że stężenie soli podwyższa się w korze, a obniża w ksylemie. Stwarza to gradient koncentracji, który może przyspieszyć transport jonów w ksylemie.

Zwiększenie transportu wody powoduje zmniejszenie stężenia soli w eksudacie, co wskazuje na możliwość istnienia w korzeniach bariery uniemożliwiającej swobodne poruszanie się jonów w ksylemie. Bariera ta umiejscowiona jest prawdopodobnie w endodermie.

Lopushinsky (1964) badał też pobieranie fosforu przy użyciu inhibitora oddechowego — azydku sodu (do pożywki testowej dodawał 10^{-3} M NaN_3). Inhibitor ten nieomal natychmiast (po 2 min.) redukował przepływ wody w korzeniach do 9% (w stosunku do ruchu wody przed zaaplikowaniem azydku sodu), co sugeruje bezpośrednie działanie inhibitora na przepuszczalność korzeni dla wody. Ilość P^{32} w ksylemie również zmniejszała się po zastosowaniu inhibitora, spadając po godzinie do 12% (ilości fosforu znajdującej się w ksylemie przed dodaniem azydku).

Zależnością pobierania soli mineralnych od transpiracji zajmowali się również uczeni radzieccy.

Ratner (1944) wyraził opinię, że między tymi dwoma procesami nie ma prostej zależności.

Szarf (1964) badał ilość P^{32} w liściach 1—2 letnich siewek sosny, dębu, brzozy i topoli, hodowanych w kulturach piaskowych. Warunki transpiracji regulowano zmianą wilgotności. Gdy intensywność transpiracji zwiększała się od 2,4—11 razy, wówczas pobieranie fosforu wzrastało 1,1—2,8-krotnie. Nie stwierdzono więc zależności pomiędzy tymi procesami.

Jak wynika z przeglądu przytoczonych prac, w historii badań nad czynnym i biernym pobieraniem i transportem soli, treść zawarta w tych pojęciach ulegała pewnym przemianom.

Obecnie precyzuje się ściślej pojęcie czynnego i biernego pobierania soli mineralnych (Gumiński 1958, Sutcliffe 1958, 1962, Brouwer 1965). W procesie pobierania jonów można wydzielić następujące etapy:

1) Proces wstępny, bierny, niemetaboliczny — jest to dyfuzja jonów ze środowiska do AFS (apparent free space) korzenia. Pozornie wolna przestrzeń (AFS) umiejscowiona jest w ścianach komórkowych i cytoplazmie; objętość jej stanowi 8% (wg Levitt 1957), 25% (wg Butler 1953), lub 27% (wg Kyhlin, Hylmö 1957) objętości korzenia. W AFS wyróżnia się WFS (water free space) i DFS (Donnan free space). Wodna wolna przestrzeń (WFS) komórek i tkanek definiowana jest jako przestrzeń gdzie roztwory swobodnie przenikają. Przestrzeń tę można wyliczyć w procencie objętości tylko po upewnieniu się, że stężenie jonów jest w niej podobne do stężenia w roztworze otaczającym. W Donnanowskiej wolnej przestrzeni (DFS) jony związane są w centrach absorpcyjnych. To, następujące natychmiast po zanurzeniu tkanki w roztworze, nagłe wejście jonów do absorbującej części korzenia nie jest bezpośrednio związane z metabolizmem, uzależnione jest natomiast od warunków

zewewnętrznych i wewnętrznych, (tj. fizykochemicznych właściwości środowiska i cytoplazmy).

2) Czynny, metaboliczny proces polega na przenoszeniu jonów przez błony plazmatyczne do wakuoli. Ten transport jonów jest w wysokim stopniu uzależniony od aktywności metabolicznej. Jako powiązanie pomiędzy energią dostarczoną przez metabolizm a transportem jonów proponowane są różne mechanizmy; np. nośniki anionowe — cytochromy (Lundegårdh 1958), nośniki organiczne (Robertson i inni 1955); na razie zbyt mało jest wiadomości upoważniających do preferowania któregoś z nich (Brouwer 1965, Nowotny — Mieczyska 1965). Wynikiem tego procesu jest akumulacja jonów w wakuolach.

3) Transport poprzez tkankę korzenia do naczyń — odbywa się poprzez mostki, którymi połączone są indywidualne komórki, tzw. plazmodesmy; tworzą one jednolity symplast, który łączy komórki tkanek korzenia pomiędzy sobą i z naczyniami ksylemu (Arisz 1956).

W korzeniu zachodzą równocześnie procesy akumulacji i transportu jonów do łodyg. Czynnikiem ograniczającym intensywność obu tych procesów jest szybkość pobierania soli mineralnych przez korzenie rośliny. Jeśli akumulacja zbliża się do wysycenia, może zmniejszyć się szybkość pobierania, ale transport do łodyg przebiega z niezmienną prędkością. Istnieje pogląd, że transport do naczyń znajduje się pod kontrolą metabolizmu. Stwierdzono wielokrotnie, że stężenie jonów w soku naczyń jest 7—25 razy większa niż w roztworze otaczającym (Brouwer 1965).

W świetle tych badań można uważać, że powiązanie pomiędzy pobieraniem wody i jonów występuje głównie przy transporcie jonów do łodyg (3). Tak więc pomimo, że w dawniejszych pracach Brouwer (1953, 1954, 1956), Hylmö (1953, 1955, 1958), Michael (1951, 1959) i inni badając wpływ transpiracji na pobieranie jonów rozpatrywali absorpcję czynną i bierną, obecnie mówi się raczej o powiązaniu pomiędzy transportem wody i transportem jonów (Brouwer 1965), względnie o wpływie ruchu wody na poruszanie się jonów w ksylemie (Lopushinsky 1964).

LITERATURA

- Arisz W., 1956. Significance of the symplasm theory for transport across the root. *Protoplasma* 46, 5—62.
- Bestein L., Nieman R., 1960. Apparent Free Space of plant roots. *Plant Physiol.* 35, 589—598.
- Biddulph O., Biddulph S., Cory R., Koontz H., 1958. Circulation patterns for phosphorus, sulfur and calcium in the bean plants. *Plant Physiol.* 33, 293—300.
- Brouwer R., 1953. Transpiration and anion uptake. *Proc. Kon. Nederl. Ak. Wetensch. C* 56, 639—649.
- Brouwer R., 1954. The regulating influence of transpiration and suction tension on the water and salt uptake by the roots of intact *Vicia faba* plants. *Acta Bot. Neerl.* 3, 264—312.
- Brouwer R., 1956. Investigations into the occurrence of active and passive components in the ion uptake by *Vicia Faba*. *Acta Bot. Neerl.* 5 (4), 287—314.
- Brouwer R., 1965. Ion absorption and transport in plants. *Annual review of plant physiology* 16, 241—266.
- Broyer T., Hoagland D., 1943. Metabolic activities of roots and their bearing on the relation of upward movement of salt and water in plants. *Amer. Jour. Bot.* 30, 261—273.

- Butler G., 1953. Ion uptake by young wheat plants. II The «Apparent Free Space» of wheat roots. *Physiol. Plant.* 6, 617—635.
- Epstein E., 1955. Passive permeation and active transport of ions in plant roots. *Plant Physiol.* 6, 529—535.
- Epstein E., 1956. Mineral nutrition of plants: mechanism, of uptake and transport. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 7, 1—24.
- Freeland R., 1936. Effect of transpiration upon the absorption and distribution of mineral salt in plants. *Amer. J. Bot.* 23, 355—362.
- Freeland R., 1937. Effect of transpiration upon the absorption of mineral salts. *Amer. Journ. Bot.* 24, 373—376.
- Gumiński S., 1958. O mechanizmie pobierania soli mineralnych przez korzenie roślin. *Postępy Biochemii.* IV, 3, 301—312.
- Gumiński S., 1964. Powiązanie pomiędzy oddychaniem a pobieraniem soli mineralnych oraz wody przez korzenie. *Acta Agrobotanica.* 16, 37—48.
- Hoagland D., 1944. Lectures on the inorganic nutrition of plants. *Chronica Bot. Comp.* Waltham. Mass.
- Hoagland D., Broyer T., 1936. General nature of the process of salt accumulation by roots with description of experimental methods. *Plant Physiol.* 11, 471—507.
- Hylmø B., 1953. Transpiration and ion absorption. *Physiol. Plantarum.* 6, 333—405.
- Hylmø B., 1955. Passive components in the ion absorption of the plant. I. The zonal ion and water absorption in Brouwer's experiments. *Physiol. Plantarum.* 8, 433—449.
- Hylmø B., 1958. Passive components in the ion absorption of the plant. II. The zonal water flow, ion passage, and pore size in roots of *Vicia faba*. *Physiol. Plantarum.* 11, 382—398.
- Jackson J., Weatherley P., 1962. The effect of hydrostatic pressure gradients on the movement of potassium across the root cortex. *J. Exptl. Bot.* 13, 128—134.
- Jensen G., 1962. Active and passive components in ion uptake processes. Experiments with intact and excised tomato root systems. *Physiol. Plantarum* 15, 363—368.
- Kihlman-Falk E., 1961. Components in the uptake and transport of high accumulative ions in wheat. *Physiol. Plantarum* 14, 417—438.
- Kramer P., 1956. Physical and physiological aspects of water absorption. *Encyclopedia of plant physiology.* Ruhland. III, 124—159.
- Kylin A., Hylmø B., 1957. Uptake and transport of sulphate in wheat. Active and passive components. *Physiol. Plantarum* 10, 467—484.
- Levitt J., 1957. The significance of «Apparent Free Space» (AFS) in ion absorption. *Physiol. Plantarum* 10, 882—888.
- Lopushinsky W., 1964. Effect of water movement on ion movement into the xylem of tomato roots. *Plant Physiol.* 39, 495—501.
- Lopushinsky W., Kramer P., 1961. Effect of water movement on salt movement through tomato roots. *Nature.* 192, 994—995.
- Lundegårdh H., 1945. Absorption, transport and exudation of inorganic ions by the roots. *Ark. f. Bot.* 32 A, 1—139.
- Lundegårdh H., 1958. Investigations the mechanism of absorption and accumulation of salts. *Physiol. Plantarum* 11, 332—346.
- Lundegårdh H., 1960. Anion respiration. *Encyclopedia of plant physiology.* Ruhland. XII/2, 185—233.
- Mees G., Weatherley P., 1957. The mechanism of water absorption by roots. II. The role of hydrostatic pressure gradients across the cortex. *Proc. Roy. Soc.* 147B, 381—391.
- Michael G., 1959. Über das Wahlvermögen der Pflanzen bei der Mineralstoffaufnahme. *Deutsch. Acad. d. Landwirt.* Berlin. 8, IV.
- Michael G., Wilberg E., 1951. Untersuchungen über die Stoffaufnahme der höheren Pflanze. *Z. Pflanzenernähr.* 52, 242—258.

- Muenschner W., 1922. Effect of transpiration on the absorption of salts by plants. *Amer. Jour. Bot.* 9, 311—330.
- Nowotny — Mieczynska A., 1965. *Fizjologia mineralnego zywienia roslin*. PWRiL. Warszawa. 601.
- Pettersson S., 1960. Ion absorption in young sunflower plants. I. Uptake and transport mechanism for sulphate. *Physiol. Plantarum* 13, 133—147.
- Pettersson S., 1961. Ion absorption in young sunflower plants. II. The sulphate uptake in the Apparent Free Space. *Physiol. Plantarum* 14, 124—132.
- Ratner E., 1944. O wzaimoswiazii miezdu pogloszczeniu wody i mineralnych wieszczestw rastienii i roli wnutriennych faktorow. *Dokl. A. N. SSSR*. 45, nr 4.
- Robertson R., Wilkins N., Hope A., Nestell L., 1955. Studies in the metabolism of plant cells. X. Respiratory activity and ionic relations of plant mitochondria. *Aust. Journ. Biol. Sci.* 8, 164—185.
- Rosene H., 1941. Control of water transport in local root regions of attached and isolated roots by means of the osmotic pressure of the external solution. *Am. J. Bot.* 28, 402—410.
- Russel R., Shorrocks M., 1959. The relationship between transpiration and absorption of inorganic ions by intact plants. *Journ. Exper. Bot.* 10, 301—316.
- Schmidt O., 1936. Die Mineralstoffaufnahme der höheren Pflanze als Funktion einer Wechselbeziehung zwischen inneren und ausseren Faktoren. *Zeitschr. Bot.* 30, 289—334.
- Sierp H., Brewig A., 1935. Quantitative Untersuchungen über die Wasserabsorptionszone der Wurzeln. *Jahrb. Wiss. Bot.* 82, 99—122.
- Sutcliffe J., 1958. Salt uptake in plants. *Nature*. 178, 897—899.
- Sutcliffe J., 1962. *Mineral salt absorption in plants*. Pergamon Press. Oxford, London, New York, Paris, 194.
- Szarf S., 1964. Pogloszczenie fosfora sejancami drewnesnych porod w zawisimosti ot transpiracji. *Fizjologiczeskoje obosnowanije sistemy pitania rastienji*. *Ak. Nauk SSSR*. 260—264.
- Wiebe H., Kramer P., 1954. Translocation of radioactive isotopes from various regions of roots of barley seedlings. *Plant Physiol* 29, 342—348.
- Wright K., 1939. Transpiration and absorption of mineral salts *Plant. Physiol.* 14, 171—174.