

JÓZEF BUCZEK

DYSKUSJA POGLĄDÓW NAD MECHANIZMEM POBIERANIA WODY PRZEZ ROŚLINY ŁADOWE

Ogólnie nam wiadomo, że rośliny łądowe pobierają wodę za pomocą korzeni. Pobieranie to może być wynikiem sił absorpcyjnych powstających w korzeniu, albo może zachodzić na skutek sił absorpcyjnych powstających w liściach i stąd transmitowanych do korzeni poprzez system naczyń i cewek łądygi. W związku z tym niemiecki badacz Renner (1912) rozróżnia dwa typy pobierania wody przez rośliny łądowe: aktywną oraz pasywną absorpcję. Jednakże terminy «aktywne» pobieranie wody charakterystyczne według Rennera dla funkcji samego korzenia i zależne od metabolizmu komórkowego, oraz «pasywne» pobieranie wody związane z istnieniem sił osmotycznych w tkankach liści typowe dla roślin silnie transpirujących, według Górskiego (1962), są niezbyt trafnie dobrane, gdyż «jak wynika z samej definicji siły jako przyczyny zmian zachodzących w naszym otoczeniu...» — jak pisze Górski w swoim podręczniku pt. «Fizjologia roślin» — «sił osmotycznych nie można określać mianem sił pasywnych». Również te siły są siłami aktywnymi, ponieważ podobnie jak siły «aktywne» w rozumieniu Rennera, powodują przepływ wody ze środowiska do komórki.

W związku z tym wydaje mi się bardziej słuszne ujęcie teorii i hipotez odnośnie do mechanizmu pobierania wody w następujące punkty: 1. teorie osmotycznego pobierania wody wyjaśniające proces absorpcji na drodze zjawisk osmotycznych zlokalizowanych w korzeniach, 2. teorie nieosmotycznego pobierania wody, które tłumaczą pobieranie wody fizjologiczną czynnością korzenia jak najściślej związaną z ogólnym metabolizmem całej rośliny oraz 3. pobieranie wody dzięki siłom ssącym, jakie powstają w transpirujących liściach.

W dalszej części artykułu opisane będą najważniejsze teorie i hipotezy odnośnie do mechanizmu pobierania wody przez rośliny łądowe.

1. Teorie pobierania wody na drodze osmozy

W myśl prawideł osmozy woda może poruszać się w kierunku środowiska o wzrastającej wartości osmotycznej. Na tej drodze próbował Dutrochet (1837) wytłumaczyć powstanie parcia korzeniowego. Według niego korzeń funkcjonuje

jako zwykły osmometr, a pobieranie wody zachodzi na zasadzie znanych prawideł osmotycznych, dzięki istnieniu w komórkach roślinnych półprzepuszczalnej błony cytoplazmatycznej. Korzeń pobiera wodę w podobny sposób jak pojedyncza komórka, a transport pobranej wody i jej wydzielanie w postaci płaczu roślin czy gutacji, jest identyczne z ruchem wody w osmometrze. O ile jednak hipotezą tą można było wytłumaczyć pobieranie wody przez włosniki czy tkankę parenchymatyczną korzenia, to w żadnym wypadku nie dało się wyjaśnić przejścia wody do naczyń. W naczyniach, jak wiemy, panuje znikoma siła ssąca w stosunku do siły ssącej komórek kory pierwotnej czy roztworu zewnętrznego.

Dalsze badania nad pobieraniem wody i powstawaniem parcia korzeniowego (Atkins (1916), Priestley (1920), oraz Sabinin (1925)), zwróciły uwagę na fakt niezmiernej wagi: pobieranie wody przez korzeń z roztworu, czy przejście wody z tkanki do tkanki zależy od tzw. siły ssącej soku komórkowego, a nie od jego wartości osmotycznej. Nie można zatem, jak to próbowano poprzednio, utożsamiać pobierania wody i jej transportu w tkankach korzenia z ruchem wody w osmometrze. Jak nam wiadomo, przenikanie wody do osmometru oraz ewentualne jej wydzielanie zależne jest od wartości osmotycznej panującej wewnątrz naczynia. W komórkach roślinnych natomiast, siła ssąca nigdy nie rozwija się w pełni. Przeshkadza temu elastyczna celulozowo-pektynowa ściana komórkowa, która otacza półprzepuszczalną cytoplazmę. Z chwilą wchodzenia wody do wnętrza komórki wakuola zwiększa swoją objętość i wywiera pewien nacisk na cytoplazmę i ściany komórkowe. Elastyczne ściany komórkowe pod wpływem nacisku z wnętrza komórki ulegają rozciąganiu, ale w miarę rozciągania wywierają coraz większy nacisk na treść komórki. To przeciwiśnienie elastycznych ścian komórkowych wywołanych ciśnieniem osmotycznym hamuje nieograniczone pobieranie wody przez komórkę roślinną. Zrozumiałe jest zatem, że wejście wody do komórki oraz przechodzenie jej z komórki do komórki, czy wędrówka wody w poszczególnych tkankach korzenia, zależy od wartości osmotycznej soku komórkowego i ciśnienia turgorowego. Zależność tę można wyrazić równaniem: $S = O - T$, gdzie O = wartość osmotyczna soku komórkowego, T = ciśnienie turgorowe komórki, S = siła ssąca. Z chwilą zrównoważenia wartości osmotycznej przez ciśnienie turgorowe siła ssąca równa jest zeru, a komórka czy tkanka nie pobiera wody, natomiast woda może przepływać przez komórkę czy tkankę. Atkins (1916) obserwował np., że woda może tak długo przepływać przez komórki korzenia, bez względu na wartość osmotyczną, jak długo pozostają one w pełnym turgorze.

Powyższe rozważania stały się podstawą teorii nazwanej teorią Priestleya i Sabinina. W myśl tej teorii parcie korzeniowe powstaje na skutek osmotycznego przepływu wody z gleby do naczyń. Naczynia, mimo iż ich sok posiada mniejszą wartość osmotyczną niż sok komórek miękiszowych kory pierwotnej, przewyższają te ostatnie siłą ssącą. Siła ssąca komórek miękiszowych jest nieznaczna lub równa zeru, gdyż na ogół znajdują się one w stanie maksymalnego nasycenia wodą (stan pełnego turgoru) i zachowują się zupełnie biernie w transporcie wody. Oczywiście warunkiem przepływu wody do naczyń jest stały dopływ substancji osmotycznie

czynnych do wiązek naczyniowych na skutek procesów hydrolitycznych zachodzących w naczyniach i cewkach, względnie wydzielanie do nich węglowodanów przez komórki otaczające martwe elementy przewodzące (Atkins).

Dalsze badania nad parciem korzeniowym i absorpcją wody potoczyły się łącznie z eksperymentami nad absorpcją i akumulacją soli mineralnych, tym bardziej, że znajdowano pewne współzależności między tymi procesami, mianowicie: 1. ruch wody do wiązek naczyniowych zachodzi na zasadzie zjawisk osmotycznych. Warunkiem tego przepływu jest odpowiednie stężenie soli w naczyniach. 2. parcie korzeniowe obserwuje się tylko u korzeni zdrowych, zaopatrzonych w węglowodany, rosnących w środowisku dobrze natlenionym i zawierającym sole mineralne. 3. wszystkie czynniki istotne dla absorpcji i akumulacji soli mineralnych są również konieczne przy występowaniu parcia korzeniowego.

Punktem wyjścia Hoaglanda dla badań nad absorpcją i akumulacją soli mineralnych przez korzenie roślin były doświadczenia Stewarda (1932) przeprowadzone na skrawkach ziemniaka. Rozważania swoje nad tymi zagadnieniami zawarł Hoagland w monografii pt.: «Lectures on the inorganic nutrition of plants» (1944), gdzie znajdują się również jego poglądy na absorpcję wody i genezę parcia korzeniowego.

Adsorpcja i akumulacja soli zależna jest od metabolizmu zachodzącego w tkankach korzenia, przy czym decydującą rolę odgrywają warunki tlenowe i zaopatrzenie korzeni w węglowodany. Przeprowadzone przez Hoaglanda i Brojera (1936) doświadczenia na korzeniach jęczmienia dobrze zaopatrzonych w węglowodany, ale zawierających bardzo mało składników mineralnych wykazały, że głównym czynnikiem selektywnej absorpcji jonów była obecność tlenu w pożywce. Ruch jonów w cytoplazmie odbywa się dzięki procesom metabolicznym zachodzącym w komórkach na koszt materiałów zapasowych, natomiast brak tlenu ograniczający aerobowy metabolizm wpływa ujemnie na przepuszczalność cytoplazmy. Wydzielanie jonów do naczyń zależne jest również od metabolizmu tlenowego.

W oparciu o te eksperymentalne dane Hoagland jest zdania, iż pobieranie wody i przejście jej do naczyń — czego rezultatem jest parcie korzeniowe — nie zależy bezpośrednio od przemian energetycznych i metabolizmu tkankowego, ale wywołane jest stężeniem soli mineralnych w roztworze naczyń. W poglądach tych utwierdziły Hoaglanda dalsze doświadczenia (1943, 1944), w których znaleziono korelację między parciem korzeniowym i gutacją a absorpcją soli mineralnych. Badania przeprowadzono na korzeniach jęczmienia zanurzonych w wodzie destylowanej wietrzonej, w pożywce niewietrzonej i w pożywce wietrzonej. Tylko w tym ostatnim wypadku zachodziła gutacja. Wynikało by stąd, że parcie korzeniowe rozwija się jako następstwo aktywnego transportu jonów do naczyń, powodując przez to wzrost siły ssącej roztworu w naczyniach, co pociąga za sobą zwiększony transport wody.

Pobieranie wody i soli mineralnych oraz ich przenoszenie z komórki do komórki zależne jest od przepuszczalności cytoplazmy komórkowej. Wiadomo, że warstwa cytoplazmy otaczającej sok komórkowy jest złożonym tworem szeregu wielko-

cząsteczkowych substancji tworzących określoną strukturę właściwą dla żywej plazmy. Ta złożona struktura wymaga ustawicznego dowozu energii zużywanej na utrzymanie plazmy w odpowiednim stanie. Stąd też zrozumiała jest rola tlenu w procesie przepuszczalności cytoplazmy dla wody i soli mineralnych. Osłabienie procesów oddechowych czy osłabienie metabolizmu komórkowego odbija się zatem ujemnie na selektywnej przepuszczalności cytoplazmy.

Przypuszczenie to potwierdziły między innymi doświadczenia Hoaglanda i Brojera (1944) przeprowadzone na siewkach jęczmienia, gdzie analizowano sok wyciekający z uciętych korzeni. Z doświadczeń tych wynika, że przepuszczanie przez pożywkę strumienia CO_2 czy N_2 obniża absorpcję soli i wydzielanie ich do naczyń. Wiąże się z tym zmniejszenie ilości wydzielanego płynu, a tym samym osłabienie parcia korzeniowego. Eksperymenty te skłoniły Hoaglanda do przyjęcia aktywnej sekrecji soli mineralnych do naczyń przy współudziale oddychania tlenowego. Parcie korzeniowe powstaje na skutek aktywnego transportu soli do wiązek naczyniowych, co powoduje wzrost siły ssącej roztworu w naczyniach. Dzięki tej sile ssącej w naczyniach tworzy się ciśnienie hydrostatyczne, czego rezultatem jest parcie korzeniowe, gutacja i płacz roślin.

Podobne stanowisko odnośnie do genety parcia korzeniowego reprezentuje szwedzki uczony Lundegardh (1957). Swoje poglądy opiera on na doświadczeniach przeprowadzonych na siewkach pszenicy (1940, 1944). W doświadczeniach tych wykazał związek pomiędzy parciem korzeniowym a aktywną akumulacją soli w tkankach korzenia.

Pobierane jony gromadzone są w tkankach korzenia i stopniowo wydzielane do elementów przewodzących korzeni. Akumulacja soli zachodzi z wydatkowaniem energii uzyskanej w procesie oddychania. Oddychanie to według Lundegardha (1940, 1945, 1950) jest specyficzne dla pobierania anionów. Badacz ten doświadczalnie wykazał, że jest to proces aerobowy, w którym bierze udział enzymatyczny układ składający się z dehydrogenazy kwasu bursztynowego oraz z układu co najmniej trzech cytochromów i oksydazy cytochromowej. Według Lundegardha cytochromy tworzą pomost, po którym wędrują aniony w głąb protoplazmy, w zamian za wydzielane na zewnątrz elektrony. Układ taki funkcjonuje w warunkach tlenowych. Kationy natomiast wciągane są do plazmy niezależnie od oddychania na drodze absorpcyjnej i na drodze dyfuzji.

Pobierane przez włósniki jony wędrują przez tkanki korzenia. Proces ten zdaniem Lundegardha jest procesem metabolicznym związanym z oddychaniem anionowym. Towarzyszy temu osmotyczny przepływ wody. Przejście jonów do naczyń natomiast jest procesem niemetalicznym i jak uważa Lundegardh w zasadzie jest identyczny z procesem akumulacji soli w wodniczkach. Ruch jonów z komórek otaczających naczynia do ich wnętrza ma charakter radialno-polarny. Uwarunkowane jest to wysoką w stosunku do jonów przepuszczalnością cytoplazmy komórek graniczących z naczyniami w porównaniu z taką przepuszczalnością dla bardziej zewnętrznych komórek korzenia. Na skutek zwiększonej siły ssącej soku naczyń woda przechodzi z komórek miękiszowych do naczyń na zasadzie osmozy.

W odróżnieniu jednak od poprzednio omawianych teorii, Lundegardh (1960) jest zdania, że znaczna część wody, która wydziela się podczas parcia korzeniowego, jest pochodzenia metabolicznego. Wodę tę nazwał Lundegardh «ekstra wodą»; powstaje ona podczas procesów metabolicznych zachodzących w korzeniach. Ekstra woda może tworzyć się w korzeniach wtedy, gdy osmotycznie czynne cząsteczki ulegają zużyciu w procesach metabolicznych, np. zużywanie cukru podczas intensywnego oddychania, zużywanie jonów NO_3 przy syntezie białek itp. Ekstra woda może wydzielać się z komórki niezależnie od jej stanu osmotycznego.

Arisz i współpracownicy (1951) oraz Andel (1953) na podstawie doświadczeń przeprowadzonych na pomidorach są zdania, że parcie korzeniowe uzależnione jest od obecności soli mineralnych w tkankach korzenia i zależne jest od stężenia roztworu zewnętrznego. Pobieranie wody jest procesem niezależnym od przemian energetycznych; zależy jedynie od osmotycznych właściwości poszczególnych tkanek i postępuje dzięki temu za wędrującymi jonami. Wędrowka jonów z roztworu zewnętrznego do naczyń umożliwiona jest symplastycznym charakterem korzenia i przebiega dzięki dyfuzji jonów. Pomiędzy poszczególnymi komórkami oraz tkankami istnieją połączenia cytoplazmatyczne (plasmodezmy), przez które jony mogą swobodnie wędrować. Pewną przeszkodę stanowią zgrubiałe ściany endodermy. Jednakże z badań Guttenberga (1943) wiemy, że w ścianach komórek endodermy znajdują się również kanaliki cytoplazmatyczne, dzięki którym dyfuzja jonów w tkankach korzenia może przebiegać od włosników aż do wiązek naczyniowych.

Absorpcja soli mineralnych jest procesem związanym z metabolizmem korzenia i wzrasta, gdy do roztworu zewnętrznego doda się np. sacharozy, natomiast wydzielenie jonów do naczyń w procesie tzw. sekrecji tkankowej jest procesem fizycznym, niezależnym od metabolizmu, a uzależnionym jedynie od zapasu soli w tkankach. Z sekrecją tą wiąże się pobieranie wody i powstawanie parcia korzeniowego. Przykładem tego są doświadczenia Arisza i Andela przeprowadzone na pomidorach. Autorzy ci obserwowali, że jony azotanowe i chlorki bardzo szybko przechodzą do naczyń, natomiast węglany i fosforany znacznie wolniej. Być może iż jest to związane z absorpcją i ruchliwością tych jonów w symplazmie korzenia. Po przeniesieniu natomiast korzeni z roztworu azotanów czy chlorków do izotonicznego roztworu mannitolu czy do wody destylowanej nie obserwowano spadku stężenia roztworu w naczyniach, a parcie korzeniowe zachodziło dalej. Proces ten może trwać nawet kilka dni. Arisz i Andel tłumaczą to zjawisko wydzieleniem jonów do naczyń w procesie sekrecji tkankowej z zapasów zmagazynowanych w plazmie komórek korzenia. Proces ten trwa aż do całkowitego wyczerpania jonów.

Omówione powyżej osmotyczne teorie pobierania wody i powstawania parcia korzeniowego nie są jedynymi poglądami odnośnie do tych zagadnień. Obok nich poczesne miejsce zajmują teorie stojące na stanowisku nieosmotycznego pobierania wody, które przypisują powstawanie parcia korzeniowego wyłącznie metabolicznej aktywności komórek korzenia.

2. Teorie nieosmotycznego pobierania wody

Zgodnie z teorią nieosmotyczną, pobieranie wody przez korzenie i tkanki roślinne może zachodzić wbrew ogólnie znanym prawidłom osmozy. Oczywiście, proces ten będzie możliwy tylko wtedy, gdy roślina będzie dysponowała dostateczną energią pozwalającą przetransportować wodę wbrew sile ssącej, czy to z roztworu zewnętrznego otaczającego korzenie, czy też pomiędzy poszczególnymi tkankami korzenia, pokonując ponadto opór cytoplazmy i ścian komórkowych. Energii tej dostarczają procesy metaboliczne zachodzące w tkankach korzenia.

Teoria nieosmotycznego pobierania wody znalazła poparcie w pracach Overbeeka (1942). Badacz ten przeprowadził doświadczenia na uciętych korzeniach pomidorów. Wartość osmotyczną wyciekającego soku mierzył metodą krioskopową, natomiast parcie korzeniowe oznaczał metodą kompensacji przy pomocy mannitolu. Znalezione duże różnice między wartością osmotyczną wyciekającego soku a wartością osmotyczną roztworu kompensującego skłoniły Overbeeka do przyjęcia nieosmotycznej alternatywy parcia korzeniowego. W jego doświadczeniach parcie korzeniowe mierzone metodą kompensacji wynosiło 1,4 atm., gdyż roztwór manitu o takiej sile ssącej hamował wydzielanie wody z uciętego pieńka. Przeprowadzone równocześnie pomiary wartości osmotycznej wyciekającego soku z korzeni zanurzonych do wody destylowanej osiągnęły wartość 0,4 atm. Miarą nieosmotycznego pobierania wody przez ucięte korzenie w tych doświadczeniach była różnica pomiędzy siłą parcia korzeniowego (1,4 atm.) a siłą ssącą soku w naczyniach (0,4 atm.), która wynosiła 1 atm. Te doświadczenia jak i dalsze z cyjankami, z których wynika, że nieosmotyczne pobieranie wody jest odwracalnie hamowane przez KCN przemawiają według Overbeeka za nieosmotyczną koncepcją pobierania wody przez rośliny.

Podobne stanowisko reprezentuje Rosene (1944, 1947), która obserwowała częściowe lub całkowite zahamowanie pobierania wody czy eksudacji przez cyjanki w korzeniach cebuli. Autorka przypuszcza, że całkowita ilość pobieranej wody przez korzenie jest pochodzenia nieosmotycznego. Obserwowane przez Overbeeka tylko częściowe zahamowanie absorpcji wody przez cyjanki tłumaczy Rosene stosowaniem zbyt słabych stężeń KCN.

Wydaje się jednak, że ten skrajny pogląd nie jest słuszny. Wiadomo z wielu doświadczeń przytaczanych poprzednio, że stężenie roztworu w naczyniach odgrywa ważną rolę w zjawiskach absorpcji wody.

Dużą wymowę mają doświadczenia Eatona (1943) przemawiające na korzyść osmotycznej teorii parcia korzeniowego. Eaton badał parcie korzeniowe na siewkach bawełny, które rosły w kulturach piaskowych na jednakowych pożywkach ale o wzrastającym stężeniu chlorków. Po kilkutygodniowym wzroście ucinał pędy i badał wartość osmotyczną wyciekającego soku. Wydzielanie soku z uciętego korzenia zachodziło tylko w tym przypadku, gdy stężenie roztworu zewnętrznego było niższe od stężenia wyciekającego soku. Gdy następnie przeniósł ucięte korzenie bawełny do wody wodociągowej, obserwował wyciekanie soku u wszystkich roślin.

W tym układzie bowiem różnica pomiędzy stężeniem roztworu w naczyniach a roztworem zewnętrznym była zawsze dodatnia. Wielkość parcia korzeniowego była wprost proporcjonalna do różnicy między wartością osmotyczną soku wyciekającego z naczyń a wartością osmotyczną roztworu zewnętrznego. Parcie korzeniowe zdaniem Eatona zależne jest zatem od stężenia soku w naczyniach i stężenia roztworu zewnętrznego.

3. Pobieranie wody przy udziale transpiracji

U roślin silnie transpirujących parcie korzeniowe nie odgrywa większej roli, a cała ilość wody pobieranej kontrolowana jest przez jej utratę z liści. Pozorny ten paradoks stanie się zrozumiałą, gdy weźmiemy pod uwagę olbrzymią siłę ssącą rozwijającą się w tracących wodę komórkach liściowych. Proces utraty wody zachodzi stale podczas transpiracji, dzięki czemu w komórkach miękiszowych liści istnieje zawsze w czasie trwania tego procesu niedobór wody, co powoduje wzrost siły ssącej. Siła ta umożliwia stały napływ wody z wiązek naczyniowych liścia do wszystkich jego komórek. Istnienie nieprzerwanych ciągów wodnych w naczyniach (cewkach) umożliwia transmitowanie tej siły przez naczynia pędu do korzenia. Tym samym woda «biernie» pobierana przez korzeń dzięki siłom ssącym komórek liścia rozprowadzana jest po całym organizmie rośliny.

Wspomniałem już o istnieniu nieprzerwanych ciągów wody w elementach przewodzących. Wymaga to dodatkowego wyjaśnienia, które znajdziemy w opisaną poniżej teorii kohezynnej.

Teoria kohezynna była szeroko opracowana przez Dixona (1895) i Rennera (1915, 1925a, 1925b, 1929). Strugger (1938, 1939a i b, 1943) oraz Rouschal i Strugger (1940) rozwinęli tę teorię przeprowadzając na szeroką skalę badania przy użyciu metod fluorescencyjnych. Obejmuje ona ruch wody w naczyniach i poza nimi w tkankach roślinnych. Ogólne ujęcie tej teorii jest następujące: nieprzerwane ciągi wodne w kapilarach naczyń, dzięki dużej spójności (kohezja) znajdują się w łączności z podobnymi ciągami wodnymi w porowatych ścianach komórkowych. W ten sposób każda komórka otoczona wodą znajdującą się w jej błonie komórkowej ma łączność z główną masą wody przepływającą w elementach przewodzących (naczyniach) od korzeni do liści. Parowanie wody z powierzchni komórek miękiszowych liści do przestworów międzykomórkowych zwiększa siłę ssącą tych komórek. Ta siła powodując pobieranie wody z wiązek naczyniowych wywołuje równocześnie stan ustawicznego napięcia ciągów wodnych. Ich rozerwaniu w naczyniach zapobiega siła spójności cząsteczek wody (kohezja).

Jak nam wiadomo, rośliny żyjące w warunkach normalnych wykazują w większym lub mniejszym stopniu nasilenie intensywności transpiracji. Z chwilą, gdy transpiracja zmniejsza się lub ustaje, transport wody zachodzi dalej dzięki parciu korzeniowemu. Pobieranie wody przez korzenie zachodzi albo na skutek zjawisk osmotycznych regulowanych przez metabolizującą tkankę (teoria osmotyczna),

a więc pośrednio zależne jest od przemian energetycznych, albo jest rezultatem bezpośredniego zużywania energii w procesach absorpcji i transportu wody (teoria nieosmotyczna).

Obydwie teorie pobierania wody przy udziale korzeni, osmotyczna i nieosmotyczna, różnią się energetycznym ujęciem tego procesu. Teoria osmotyczna zakłada pośredni udział przemiany energii w pobieraniu wody i powstawaniu parcia korzeniowego przez absorpcję jonów i ich akumulację. Nagromadzenie pewnej ilości soli w komórce powoduje wzrost jej siły ssącej, która decyduje o pobieraniu wody i jej przepływie. Teoria pobierania wody na zasadzie zjawisk nieosmotycznych zakłada natomiast, iż energia uzyskana w procesie oddychania tlenowego «bezpośrednio», zużywana jest na pobieranie wody i parcie korzeniowe. Jednakże ani jedna ani druga teoria nie wyjaśniają wyczerpująco mechanizmu wydzielania wody do wiązek naczyniowych.

Omówione poprzednio teorie osmotycznego pobierania wody (Hoagland, Lundegardh, Arisz, Andel) są w zasadzie bardzo zbliżone do siebie. Proponują one pewien typ sekrecji wody do naczyń, który związany jest z osmotycznym wydzielaniem wody przez komórki otaczające naczynia do wiązek naczyniowych. Niezależnie jednak od tego, jaką przyjmie się teorię pobierania wody i powstawania parcia korzeniowego (osmotyczną czy nieosmotyczną) zawsze należy spodziewać się, iż procesy te związane są z przemianą energii. Energia ta uwalniana jest w procesie oddychania tlenowego. Nie zdajemy sobie natomiast jasno sprawy, w jaki sposób energia ta zużywana jest w procesach absorpcji wody, jej transportu, czy powstawania parcia korzeniowego. Odnosi się to oczywiście do roślin słabo transpirujących. Natomiast u roślin silnie transpirujących, zdawałoby się, iż aktywność metaboliczna ma mały związek z pobieraniem wody. Przypuszczenie to opiera się na założeniu, że proces transpiracji, czyli utraty wody przez liście ma charakter czysto fizyczny nie różniący się w zasadzie od parowania. Jednakże badania ostatnich lat wykazują, iż nie można stwarzać sztucznej granicy pomiędzy pobieraniem wody w procesie parcia korzeniowego i w procesie transpiracji. Zjawiska te należy rozpatrywać łącznie, gdyż pomiędzy obydwojma procesami zachodzą bardzo istotne korelacje. Ponadto pogląd o wyłącznie fizycznym charakterze transpiracji nie da się już dzisiaj utrzymać wobec najnowszych badań nad tymi zagadnieniami.

Do powyższych wniosków skłoniły autora niniejszego artykułu prace Gumińskiego i współpracowników (1959), prace Rufelta (1959) oraz własne badania nad pobieraniem i transpiracją wody przez rośliny wyższe. Z tych prac sądzić można, że przyczyny zmian w transpiracji w pewnym stopniu zlokalizowane są również w korzeniu, ale tylko w tym przypadku, gdy istnieje nieprzerwana kolumna wody w całej roślinie. Zjawisko zależności pobierania wody przez korzenie od ich oddychania wyraźnie wystąpiło w doświadczeniach Gumińskiego, Badury i Buczka (1959) przeprowadzonych na pomidorach i kukurydzy. Doświadczenia te wykazały, że pobieranie wody przez rośliny transpirujące związane jest z oddychaniem korzeni. Charakterystyczne jest tutaj to, że pobieranie wody związane jest przede wszystkim z oddychaniem tlenowym, tak u pomidorów, jak i u kukurydzy.

Stosowane przez tych autorów inhibitory oddechowe takie jak KCN, DIECA, zieleń malachitowa i 2,4-DNP hamowały wyraźnie pobieranie wody u pomidorów, u kukurydzy natomiast nieco słabiej. Z doświadczeń, w których stosowano 2,4-DNP wynika, że uwalniana przy oddychaniu energia zanim zostanie zużyta w procesie transportu wody przez korzenie, musi być uprzednio zmagazynowana w formie wysokoenergetycznych wiązań fosforowych. Podobne rezultaty uzyskał Rufelt (1959) na siewkach pszenicy. Pod wpływem inhibitorów oddechowych (2,4-DNP, NaN_2 , DIECA), wyraźnie spadła intensywność transpiracji. Tłumaczy on to zjawisko działaniem tych inhibitorów na transport wody tak w procesie parcia korzeniowego, jak też w procesie transpiracji.

Dalsze doświadczenia odnośnie do transpiracji przeprowadzone przez Buczka (1963) na odciętych od rośliny macierzystej liściach, potwierdziły wnioski uzyskane przez wyżej cytowanych autorów. Doświadczenia przeprowadzone były na liściach trzykrotki i jabłoni purpurowej przy zastosowaniu inhibitorów oddechowych (KCN i DIECA), inhibitora fosforylacji 2,4-DNP oraz tyrozyny jako stymulatora oddechowego. Inhibitory oddechowe jak i 2,4-DNP zahamowały utratę wody w procesie transpiracji, natomiast tyrozyna zwiększyła wydzielanie wody w bardzo wyraźnym stopniu. W związku z tym autor wysunął hipotezę, że proces transpiracji związany jest z energią uwalnianą przy oddychaniu liści, która zużywana jest w procesie wydzielania wody do przestworów międzykomórkowych. Zachodzi tutaj pewna analogia do gutacji. Mianowicie w epidermisie liści znajdują się tzw. hydatody, przez które wydziela się woda w procesie gutacji. Z punktu widzenia fizjologicznego znane są hydatody bierne, przez które wydziela się woda na skutek parcia korzeniowego oraz hydatody czynne, przez które woda wyciskana jest na zewnątrz na skutek sił tkwiących w samych hydatodach. Być może, że transpiracja przebiega podobnie jak w hydatodach czynnych, a wydzielanie wody z komórek miękiszowych do przestworów międzykomórkowych liścia wymaga nakładu energii.

Wracając do zagadnienia pobierania wody w związku z absorpcją soli mineralnych okazało się, że niektóre sole, głównie azotany, wpływają na zwiększenie pobierania wody u roślin. Badania nad tym zagadnieniem przeprowadził Poskuta (1961) mierząc wyciekający sok z uciętych korzeni kukurydzy. Stwierdził, że azotany wykazują większy wpływ na ilość wyciekającego soku niż inne formy azotu.

Rola azotanów w pobieraniu wody przez korzenie będzie zrozumiała, gdy uwzględni się właściwość jonów NO_3 kompensowania niedostatku tlenu w środowisku życia korzeni. O tej właściwości jonów azotanowych doniosły prace Arnona (1937), Gumińskiego i współpracowników (1957) oraz Stabrowskiej (1959). Doświadczenia przeprowadzone przez tych badaczy wykazały, że azotany mogą w pewnych warunkach uzupełniać brak tlenu w korzeniach niektórych roślin.

Wnioski wysunięte z powyższych prac stały się podstawą badań dla autora niniejszego artykułu nad pobieraniem wody i transpiracją u lnu i pomidorów, w zależności od pobierania soli azotanowych względnie amonowych. Autor stwierdził (1963) wyraźną zależność pobierania wody i transpiracji od pobieranych przez korzenie form azotu. Azotany w warunkach słabego natlenienia pożywki zwiększały

pobieranie wody i transpirację, natomiast sole amonowe w tych samych warunkach hamowały oba procesy. Różnice te przy dostatecznie intensywnym wietrzeniu pożywki zanikały. Nasuwa się stąd wniosek, że zwiększone pobieranie wody pod wpływem azotanów w środowisku niedotlenienia pożywki zachodzi dzięki właściwościom kompensowania braku tlenu przez jon NO_3 . Przypuszczenie to jest wyraźne w porównaniu z jonami amonowymi.

Przegląd cytowanych wyżej prac nasuwa jeden niezmiernie ważny wniosek: pobieranie wody i jej utrata w procesie transpiracji są procesami biologicznymi związanymi jak najściślej z metabolizmem całej rośliny.

*Katedra Fizjologii Roślin
Uniwersytetu Wrocławskiego*

LITERATURA

- Andel O. M. van., 1953. The influence of salts on the exudation of tomato plants. *Acta bot. neerl.* 2: 445—521.
- Arisz W. H., Helder R. J., van Nie R., 1951. Analysis of the exudation process in tomato plants. *J. of Exper. Bot.* 2: 257—297.
- Arnon D. J., 1937. Ammonium and nitrate nitrogen nutrition of barley at different season in relation to hydrogen-ion concentration, manganese, copper and oxygen supply. *Soil Sci.* 44: 91—113.
- Atkins W. G. R., 1916. Cyt. wg Ruhland. 1956. *Handbuch d. Pflanzenphysiologie.* T. 3, s. 124—159. Berlin, Springer.
- Broyer T. C., Hoagland D. R., 1943. Metabolic activities of roots and their bearing on the relation of upward movement of salts and water in plants. *Amer. J. Bot.* 30: 261—273.
- Buczek J., 1963. Changes in distribution of water in plants as a result of the absorption of nitrates or ammonium salts. *Acta Soc. Bot. Pol.* 32: 327—348.
- Buczek J., 1963. On the metabolic aspects of the transpiration of leaves. *Acta Soc. Bot. Pol.* 32: 511—530.
- Dutrochet R. J. H., 1937, cyt. wg Ruhland. 1956. *Handbuch d. Pflanzenphysiologie.* T. 3, s. 124—159. Berlin, Springer.
- Dixon H. H., Joly J., 1895. On the ascent of sap. *Trans. Roy. Soc. Lond.* 189: 563—576.
- Eaton F. M., 1943. The osmotic and vitalistic interpretations of exudation. *Amer. J. Bot.* 30: 663—674.
- Górski F., 1962. *Fizjologia Roślin.* Warszawa PWN.
- Gumiński S., Czerwiński W., Unger E., Skrabka H., 1957. Badania nad oddychaniem korzeni. *Acta Soc. Bot. Pol.* 26: 631—645.
- Gumiński S., Badura L., Buczek J., 1959. Studium porównawcze oddychania korzeni kukurydzy i pomidorów. *Acta Soc. Bot. Pol.* 28: 705—726.
- Guttenberg H. von., 1943. Die Aufgaben der Endodermis. *Biol. Zbl.* 63: 236—251.
- Hoagland D. R., 1944. *Lectures on the inorganic nutrition of plants.* Waltham, Mass USA.
- Hoagland D. R., Broyer T. C., 1936. General nature of the process of salt accumulation by roots with description of experimental methods. *Plant Physiol.* 11: 471—507.
- Lundegardh H., 1940. Anionenatmung und Blüten. *Planta* 31: 184—191.
- 1944. Bleeding and sap movement. *Ark. Bot.* 31: 1—56.
- 1945. Absorption, transport and exudation of inorganic ions by the roots. *Ark. Bot.* 32: 1—139.
- 1950. The translocation of salts and water through wheat roots. *Physiol. Plantarum*, 3: 103—151.
- 1957. *Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben.* Jena. Gustav Fischer.
- 1960. *Pflanzenphysiologie.* Jena. Gustav Fischer.
- Burström H., 1933. Atmung und Ionenaufnahme. *Planta*. 18: 683—699.

- Overbeek J. van., 1942. Water uptake by excised root systems of the tomato due to non-osmotic forces. *Amer. J. Bot.* 29: 677—683.
- Poskuta J., 1961. Nowe aspekty roli azotanów względnie soli amonowych jako źródeł azotu dla roślin. *Acta Soc. Bot. Pol.* 30: 195—262.
- Priestley J. H., 1920. The mechanism of root pressure. *New Phytol.* 19: 189—200.
- Renner O., 1912. Versuche zur Mechanik der Wasserversorgung. *Ber. dtsh. bot. Ges.* 30: 567—580, 642—648.
- Renner O., 1915. Theoretisches und Experimentelles zur Kohesionstheorie d. Wasserbewegung in d. Pflanze. *Jb. wiss. Bot.* 56: 617—667.
- Renner O., 1925a. Zum Nachweis negativer Drucke im Gefasswasser bewurzelter Holzgewachse. *Flora* 19: 402—408.
- Renner O., 1925b. Die Porenweite der Zellhaute in ihrer Beziehung zum Saftsteigen. *Ber. dtsh. bot. Ges.* 43: 207—211.
- Renner O., 1929. Versuche zur Bestimmung des Filtrationswiderstandes der Wurzeln. *Jb. wiss. Bot.* 70: 805—838.
- Rosene H. F., 1944. Effects of cyanide on rate of exudation in excised onion roots. *Amer. J. Bot.* 31: 172—174.
- Rosene H. F., 1947. Reversible azide inhibition of oxygen consumption and water transfer in root tissue. *J. Cellul. a. Comp. Physiol.* 30: 15—30.
- Rouschal E., Strugger S., 1940. Der fluoreszenzoptisch-histochemische Nachweis der kutikularen Sekretion und das Salzweges im Mesophyll. *Ber. dtsh. bot. Ges.* 58: 50—67.
- Rufelt H. 1959. Changes in the transpiration of wheat leaves caused by changes in the properties of the root medium. *Physiol. Plantarum*, 12: 390—399.
- Sabinin D. A., 1925, cyt. wg Ruhland W., 1956. *Handbuch d. Pflanzenphysiologie*. T. 3, s. 489—502. Berlin. Springer.
- Stabrowska J., 1959. Wzrost roślin na azotanach lub na solach amonowych w zależności od stopnia natleniania podłoża. *Acta Soc. Bot. Pol.* 28: 589—620.
- Steward F. C., 1932. The absorption and accumulation of solutes by living plant cells. *Protoplasma*, 15: 29—58.
- Strugger S., 1938. Die lumineszenzmikroskopische Analyse des Transpirationsstromes in Parenchymen. *Mit. I. Flora* 33: 56—68.
- Strugger S., 1939a i b. *Mit. II i III. Biol. Zbl.* 59: 274—288, 409—442.
- Strugger S., 1943. Der aufsteigende Saftstrom in der Pflanze. *Naturwiss.* 31: 191—194.