

ZALEŻNOŚĆ CIŚNIENIA KORZENIOWEGO OD PRZEWODNOŚCI HYDRAULICZNEJ RADIALNYCH KORZENIOWYCH SZLAKÓW WODNYCH WEDLE MODELU KORZENIA JAKO MEMBRANY POROWATEJ

Barbara Cisowska, Grażyna Suchanek, Marian Kargol

Cisowska B., Suchanek G., Kargol M., 2011: Zależność ciśnienia korzeniowego od przewodności hydraulicznej radialnych korzeniowych szlaków wodnych wedle modelu korzenia jako membrany porowatej (*The dependence of root pressure on hydraulic conductivity of radial root water pathways according to the root model as a porous membrane*), *Monitoring Środowiska Przyrodniczego*, Vol. 12, s. 33–41, Kieleckie Towarzystwo Naukowe, Kielce.

Zarys treści: W pracy po raz pierwszy przedstawiono matematyczny opis parcia korzeniowego jako zjawiska zależnego od struktury korzenia. Pokazano, w jaki sposób ciśnienie korzeniowe zależy od wydolności radialnych szlaków wodnych, którymi woda pobrana z gleby przemieszcza się do naczyń ksylemu. Opierając się na modelu korzenia jako pojedynczej membrany porowatej (Kargol, 2001; 2007; Kargol, Kargol, 2003a; 2003b; Suchanek, 2008; 2010), wyprowadzono zależności parametrów transportowych (L_{pr} , σ_r , ω_p) korzenia izolowanego, od współczynników filtracji L_{pa} i L_{pb} dwóch korzeniowych szlaków wodnych, tj. (a) szlaku „z komórki do komórki” i (b) szlaku apoplastycznego. Wykazano, że zmiana przewodności hydraulicznej dowolnego z nich ma wpływ na wypadkowe wartości współczynników odbicia (σ_r) korzenia izolowanego. Teoretyczne przewidywania modelu zweryfikowano, porównując je z danymi eksperymentalnymi dotyczącymi izolowanych korzeni kukurydzy, zamieszczonymi w pracy Steudle’a i współpracowników (Steudle i in., 1993). Wyniki tej pracy mogą być istotne w badaniach dotyczących pobierania przez systemy korzeniowe substancji zanieczyszczających glebę, transportowania ich do naczyń ksylemu oraz akumulowania ich w tkankach rośliny.

Słowa kluczowe: formalizm Kedem-Katchalsky’ego, membrana porowata, mechanistyczne równania transportowe, parcie korzeniowe, radialne szlaki wodne w korzeniu.

Key words: Kedem-Katchalsky formalism, porous membrane, mechanical transport equations, root pressure, radial root water pathways.

Barbara Cisowska, Grażyna Suchanek, Marian Kargol, Katedra Ochrony i Kształtowania Środowiska UJK, 25-408 Kielce, ul. Świętokrzyska 15, e-mail: suchaneg@pu.kielce.pl

1. Wprowadzenie

W badaniach transportu korzeniowego zakłada się, że izolowany korzeń zachowuje się jak osmometr zanurzony w roztworze glebowym (Fiskus, Kramer, 1975; Steudle, 1990; 1992; Steudle i in., 1983; 1987; 1989; 1993). Selektywna membrana tego osmometru traktowana jest na ogół jak termodynamiczna „czarna skrzynka”, opisana równaniami Kedem-Katchalsky’ego

(KK) (Katchalsky, Curran, 1965; Kedem, Katchalsky, 1958).

Dogodnym modelem korzenia może być również osmometr wyposażony w niejednorodną membranę porowatą (Suchanek 2008, 2010), która podlega tzw. mechanistycznym równaniom transportowym Kargola i Kargola (Kargol, 2001, 2007; Kargol, Kargol, 2003a; 2003b). Równania te mają identyczną postać matematyczną jak równania KK, ale obejmują też warunki do-

datkowe wynikające z przyjęcia określonej struktury membrany modelowej (Suchanek, 2005, 2008, 2010). Transport wody i substancji rozpuszczonej przez membranę porowatą zachodzi mianowicie poprzez rozmieszczone losowo pory o zróżnicowanych średnicach przekrojów poprzecznych. Część z tych porów ma zbyt małe rozmiary, by mogły się w nich zmieścić cząsteczki substancji rozpuszczonej (i pory te są półprzepuszczalne), natomiast pozostałe pory (o większych średnicach) są dla tej substancji przepuszczalne. Membranę taką umownie można podzielić na półprzepuszczalną część (a) i przepuszczalną część (b). Selektowność tej membrany (wyrażona tzw. współczynnikiem odbicia (σ)) zależy, ogólnie mówiąc, od tego, jaką część wszystkich jej porów stanowią pory półprzepuszczalne.

Oba modele korzenia, wspomniane wyżej, objaśniają zjawisko parcia korzeniowego jako skutek akumulacji substancji rozpuszczonej (s) w naczyniach ksylemu i definiują tzw. ciśnienie korzeniowe (P_{ro}). Jest to ciśnienie hydrostatyczne mierzone w ksylemie, które wystarcza do całkowitego zahamowania objętościowego strumienia wody (J_{vr}) pobieranej przez korzeń (Steudle, 1990, 1992; Steudle i in., 1983, 1987, 1989, 1993; Suchanek, 2010). Gdy korzeniowi przypiszemy właściwości membrany KK, warunek ($J_{vr} = 0$) obowiązuje w każdym punkcie tej membrany i opisuje stan równowagi korzenia w odniesieniu do transportu wody. Jeśli natomiast przybliżymy korzeń membranę porowatą, to wtedy model rozróżnia dwa wodne szlaki korzeniowe, tj. szlak „z komórki do komórki” (reprezentowany przez półprzepuszczalną część (a) membrany) oraz szlak apoplastyczny (któremu odpowiada jej przepuszczalna część (b)). Wtedy między medium a ksylemem (przez części (a) i (b) membrany korzeniowej) nadal płyną strumienie cząstkowe J_{va} i J_{vb} , równe i przeciwnie skierowane. Warunek: $J_{vr} = 0$ opisuje zatem stan stacjonarny układu korzeń – roztwór glebowy. Ponieważ membrana jest selektywna, przemieszczają się przez nią także dwa strumienie substancji rozpuszczonej, tj. aktywny strumień (j_s^*), skierowany do ksylemu, i bierny strumień (j_s), – na zewnątrz korzenia, przy czym: $j_s^* = -j_s$.

W niniejszej pracy, opierając się na modelu korzenia jako membrany porowatej, pokażemy, jak zmiana współczynników filtracji (L_{pa} i L_{pb}) poszczególnych szlaków transportowych (czyli szlaku „z komórki do komórki” oraz apoplastu) wpływa na ciśnienie korzeniowe (P_{ro}) oraz na współczynnik odbicia (σ_r) korzenia. Nasz model zweryfikujemy, opierając się na eksperymencie wykonanym przez E. Steudle’a i współpracowników (Steudle i in., 1993). Zwiększali oni radialny transport korzeniowy szlakiem apoplastycznym, po-

przez tworzenie dodatkowych por w tkance korzeni kukurydzy przy pomocy szklanej mikropilary o znanej średnicy. Wykazano, że procedura ta nie ma wpływu na przewodność hydrauliczną korzeni (L_{pr}), jednak znacząco obniża ich selektywność oraz parcie korzeniowe. Praca ta zawiera również jakościową interpretację wyników badań, dokonaną na bazie równań KK (Katchalsky, Curran, 1965; Kedem, Katchalsky, 1958).

Wykażemy, że model korzenia, jako membrany porowatej opisaną równaniami mechanistycznymi (Kargol, 2001, 2007; Kargol i Kargol, 2003a; 2003b), umożliwia ilościowy opis tych danych eksperymentalnych, a tym samym dokładniej obrazuje radialny transport korzeniowy niż model oparty tylko na równaniach KK.

2. Mechanistyczny model korzenia

W niniejszej pracy przyjęliśmy model korzenia izolowanego, jako osmometru wyposażonego w pojedynczą niejednorodną membranę porowatą (ryc. 1.1 i 1.2), która reprezentuje całą tkankę korzenia między ksylemem a otaczającym korzeń medium. Zakładamy, że transport wody i substancji rozpuszczonej (s) przez taką membranę zachodzi poprzez pory o zróżnicowanych średnicach przekrojów poprzecznych, rozmieszczone losowo. Woda przechodzi swobodnie przez wszystkie pory membrany, natomiast substancja rozpuszczona przechodzi tylko przez te pory, których średnice (d_a) są większe od średnicy (d_s) cząsteczki substancji s ($d_a < d_s$). Pozostałe pory o średnicach (d_b) (dla których $d_b > d_s$) są dla tej substancji półprzepuszczalne. Każdy por wykazuje zatem lokalny współczynnik odbicia 0 lub 1 ($\sigma_a = 1$ lub $\sigma_b = 0$). Selektowność całej membrany korzeniowej, opisana współczynnikiem odbicia (σ_r), zależy od tego, jaka część całkowitego transportu wody zachodzi poprzez pory półprzepuszczalne.

Transport wody i substancji rozpuszczonej przez membranę korzeniową opisują następujące równania mechanistyczne (Kargol, Kargol, 2003a; 2003b; Katchalsky, Curran, 1965):

$$J_{vr} = L_{pr} \Delta P_{xg} - L_{pr} \sigma_r \Delta \Pi_{xg} \quad (1a)$$

$$j_{sr} = L_{pr} (1 - \sigma_r) \bar{c}_s \Delta P_{xg} + \omega_{dr} \Delta \Pi_{xg} \quad (1b)$$

gdzie:

J_{vr} – radialny strumień objętościowy zmierzający od gleby do ksylemu (na ogół utożsamiany ze strumieniem wody),

j_{sr} – bierny strumień substancji rozpuszczonej (s),

ΔP_{xg} – różnica ciśnień mechanicznych między ksylemem (x) a roztworem glebowym (g),

$\Delta\Pi_{xg}$ – różnica ciśnień osmotycznych,
 L_{pr} – współczynnik filtracji korzenia,
 σ_r – współczynnik odbicia,
 ω_r – współczynnik przenikalności substancji rozpuszczonej przez korzeń,

$$\bar{c}_s = \frac{c_x + c_g}{2} \text{ – średnie stężenie substancji.}$$

Wielkości występujące w równaniach (1a) i (1b) podlegają następującym warunkom, wynikającym z przyjęcia konkretnej (porowatej) struktury membranowej (Kargol, Kargol, 2003a; 2003b; Katchalsky, Curran, 1965):

$$J_{vr} = J_{va} + J_{vb} \quad (2a)$$

$$L_{pr} = L_{pa} + L_{pb} \quad (2b)$$

$$\sigma_r = \frac{L_{pa}}{L_{pr}} \quad (2c)$$

gdzie:

J_{va} , J_{vb} – strumienie objętościowe przemieszczające się, odpowiednio, przez części (a) i (b) membrany korzeniowej,

L_{pa} , L_{pb} – ich współczynniki filtracji.

Z równania (2c) wynika, że globalny współczynnik odbicia (σ_r) membrany korzeniowej jest stosunkiem współczynnika filtracji części (a) tej membrany do jej wypadkowego współczynnika filtracji. Sposób porządkowania parametrów występujących w równaniach (2) konkretnym strukturalnym korzeniowym czy też szlakom wodnym, wynika z uwarunkowań strukturalnych i fizjologicznych. I tak, większości porów półprzepuszczalnych części (a) membrany modelowej należy poszukiwać w obrębie szlaku „z komórki do komórki” (przez który rozumiemy tutaj łącznie szlak symplastyczny, szlak przez błony komórkowe i przez tonoplasty). Porami półprzepuszczalnymi są kanały wodne (akwaporyny), ale też inne kanały (np. specyficzne kanały jonowe), przepuszczalne tylko dla niewielu substancji rozpuszczonych. Część (b) membrany modelowej, zawierającą pory o lokalnym współczynniku odbicia $\sigma_{loc} = 0$ (przez które może się swobodnie przemieszczać roztwór substancji s), można przypisać apoplastowi, w tym również (hipotetycznym) mikronieszczelnościom w pasemku Caspary’ego, uszczelniającym endodermę (Steudle i in., 1987; 1993). W skład części (b) membrany korzeniowej wchodzi też te kanały na szlaku „z komórki do komórki”, przez które dana substancja może przechodzić swobodnie.

3. Parcie korzeniowe i współczynnik odbicia korzenia σ_r

Główną przyczyną parcia korzeniowego jest strumień j_s^* substancji rozpuszczonej s, przemieszczający się z roztworu glebowego do naczyń ksylemu. Strumień ten przepływa głównie szlakiem „z komórki do komórki”, gdzie działają aktywne mechanizmy przenoszenia substancji wbrew gradientowi stężeń. Ze wzrostem stężenia substancji (c_{sx}) w soku ksylemowym rośnie też różnica ciśnień osmotycznych między glebą a ksylemem ($\Delta\Pi_{xg} = RT\Delta c_{sx}$) wywołująca osmotyczny przepływ wody do ksylemu. Napływająca woda buduje w ksylemie ciśnienie hydrostatyczne, które hamuje dalszy jej napływ. Tzw. ciśnienie korzeniowe P_{ro} mierzy się w momencie, gdy wypadkowy strumień objętościowy J_{vr} przez korzeń zostanie całkowicie zahamowany. Znając wartość P_{ro} , można wyznaczyć współczynnik odbicia σ_r korzenia, według następującej definicji (Katchalsky, Curran, 1965):

$$\sigma_r = \left(\frac{\Delta P_{xg}}{\Delta\Pi_{xg}} \right)_{J_{vr}=0} = \left(\frac{\Delta P_{xg}}{\Delta\Pi_{xg}} \right)_{J_{va}=-J_{vb}} = \frac{P_{ro}}{(\Delta\Pi_{xg})_{J_{va}=-J_{vb}}} \quad (3)$$

gdzie:

P_{ro} – ciśnienie korzeniowe,

J_{vr} – wypadkowy strumień objętościowy między medium i ksylemem.

Wzór (3) charakteryzuje stan stacjonarny membrany porowatej imitującej korzeń w odniesieniu do wody, w którym spełniona jest w tożsamość: $J_{va} = -J_{vb}$ (gdzie J_{va} i J_{vb} – cząstkowe strumienie wody, przemieszczające się między medium i ksylemem przez części (a) i (b) membrany korzeniowej).

W stanie stacjonarnym przez korzeń płyną też dwa strumienie substancji rozpuszczonej j_s^* i j_s , równe i przeciwnie skierowane ($j_s^* = -j_s$). Aktywny strumień substancji j_s^* przemieszcza się do ksylemu, zaś bierny strumień j_s z ksylemu wypływa. Strumienie te wpływają na różnicę ciśnień osmotycznych $\Delta\Pi_{xg}$ we wzorze (3), na ciśnienie korzeniowe P_{ro} , a zatem i na wartość współczynnika odbicia σ_r .

Korzystając z definicji (3) oraz z równań (1) i (2) wykażemy poniżej, że ewentualna zmiana przewodności hydraulicznej jednego ze szlaków wodnych w korzeniu (L_{pb} lub L_{pa}) wpływa na selektywność korzenia (tj. na jego współczynnik odbicia σ_r) i na wartość ciśnienia korzeniowego P_{ro} .

4. Zależność ciśnienia korzeniowego (P_{ro}) oraz współczynnika odbicia korzenia (σ_r) od przenikalności hydraulicznej (L_{pa} i L_{pb}) korzeniowych szlaków wodnych

4.1. Układ modelowy

W niniejszej pracy traktujemy korzeń izolowany jako osmometr wyposażony w membranę porowatą M o wypadkowych współczynnikach filtracji L_{pr1} , odbicia σ_{r1} i przenikalności ω_{r1} , przedstawiony na ryc. 1.1. Membrana ta zawiera n por o zróżnicowanych rozmiarach, które są rozmieszczone losowo (ich uporządkowanie według stopnia selektywności na ryc. 1.1 i 1.2 jest czysto ilustracyjne): n_{a1} spośród nich to pory

półprzepuszczalne, zaś n_{b1} – to liczba por przepuszczalnych dla substancji rozpuszczonej, przy czym $n = n_{a1} + n_{b1}$. Pory (kanały) tej membrany są zdolne zmieniać swoje rozmiary (np. domykać się lub rozwierać).

Zakładamy, że część (a) membrany modelowej, o współczynniku filtracji L_{pa} , reprezentuje szlak „z komórki do komórki”, część (b) tej membrany (o współczynniku L_{pb}) zaś imituje radialny szlak apoplastyczny między medium a ksylemem korzenia.

Przyjmijmy teraz, że średnice m (z n_{a1}) kanałów wzrastają, w wyniku czego z półprzepuszczalnych stają się przepuszczalne dla danej substancji s , przy czym spełniona jest tożsamość $n = (n_{a1} - m) + (n_{b1} + m)$, która oznacza, że całkowita liczba n por w membranie pozostaje stała. Zmiana ta utrzymuje się przez czas do

Ryc. 1. Modelowy układ medium – korzeń (1) przed i (2) po modyfikacji polegającej na zwiększeniu się współczynnika filtracji L_{pb} szlaku apoplastycznego korzenia, gdzie:

I – roztwór glebowy (g), II – sok ksylemowy (x)

linia kropkowana oznacza n_a porów półprzepuszczalnych ($\sigma_a = 1$)

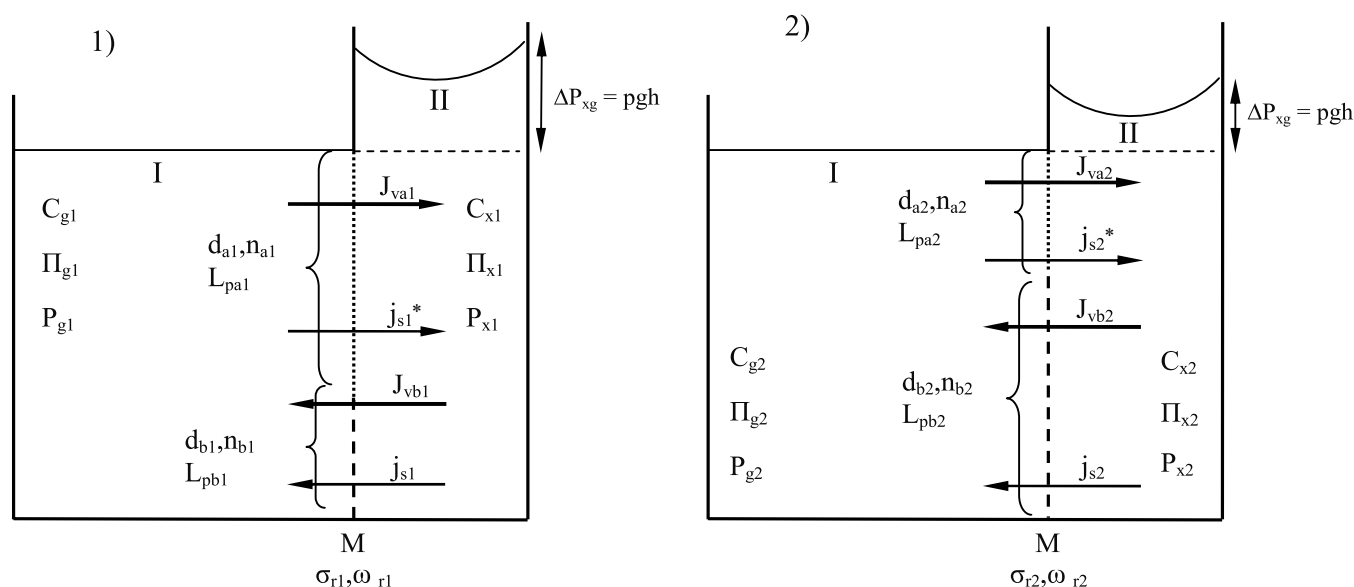
linia kreskowana oznacza n_b porów przepuszczalnych ($\sigma_b = 0$). Szczegółowy opis w tekście.

Fig. 1. Model of medium – root system (1) before and (2) after modification consisting in the increase of the filtration L_{pb} coefficient apoplasmic pathway of the root, where:

I – soil solute (g), II – xylem (x)

the dotted line means of semipermeable leaks n_a ($\sigma_a = 1$)

the shaded line means of permeable leaks n_b ($\sigma_b = 0$). Detailed description in the text.



Na rysunkach zaznaczono poziom wody w naczyniach ksylemu (czyli ciśnienie ΔP_{xg}) – kiedy jest więcej kanałów półprzepuszczalnych, poziom wody w ksylemie jest wyższy (rys. 1.1) niż wówczas, gdy jest więcej por przepuszczalnych (rys. 1.2).

The water level (i.e. pressure P_{xg}) in xylem vessels is shown in figures above – a higher one when the membrane M contains more semipermeable pores (fig. 1.1) and a lower one when it contains large number permeable pores (fig. 1.2).

statecznie długi, by w korzeniu izolowanym ustalił się nowy stan stacjonarny pozwalający na pomiar współczynników L_{pr2} , σ_{r2} i ω_{r2} . Sytuację tę ilustruje ryc. 1.2.

Równoczesny wzrost liczby kanałów przepuszczalnych i zmniejszenie się liczby kanałów półprzepuszczalnych powoduje, że współczynnik L_{pb} części (b) membrany korzeniowej rośnie ($L_{pb2} > L_{pb1}$), a współczynnik L_{pa} części (a) tej membrany maleje ($L_{pa2} < L_{pa1}$). Należy przypuszczać, że w tej sytuacji ciśnienie korzeniowe P_{ro2} ustali się na innym (niższym) poziomie niż wyjściowy.

W wyniku otwarcia się części kanałów zmieni się również współczynnik filtracji L_{pr} całego korzenia. Będzie to zmiana nieznaczna, bo różnice ΔL_{pa} i ΔL_{pb} współczynników filtracji odpowiednich szlaków korzenia (przed (1) i po (2) modyfikacji opisanej wyżej) w pewnym stopniu wzajemnie się niwelują (porównując równanie (2b)). Dlatego też będziemy zakładać poniżej, dla uproszczenia rachunków, że $L_{pr1} \approx L_{pr2} = L_{pr}$. W ślad za tym założeniem należy się spodziewać, że współczynnik odbicia (σ_r) korzenia (por. (2c)) również ulegnie zmianie (zmniejszy się).

4.2. Matematyczny opis układu modelowego

Równania (1a) i (1b), opisujące radialny transport korzeniowy wody i substancji rozpuszczonej (s), po uwzględnieniu warunków (2), można zapisać następująco:

$$J_{vr} = L_{pa} (\Delta P_{xg} - \Delta \Pi_{xg}) + L_{pb} \Delta P_{xg} = J_{va} + J_{vb} \quad (4a)$$

$$j_{sr} = L_{pb} \bar{c}_s \Delta P_{xg} + \omega_{dr} \Delta \Pi_{xg} \quad (4b)$$

gdzie:

$J_{va} = L_{pa} (\Delta P - \Delta \Pi)$ i $J_{vb} = L_{pb} \Delta P$ – cząstkowe strumienie objętościowe przez, odpowiednio, części (a) i (b) membrany korzeniowej,

– strumień substancji wyciekającej z ksylemu do medium wraz ze strumieniem objętościowym J_{vb} ,

$\omega_{dr} \Delta \Pi_{xg}$ – strumień dyfuzyjny substancji poprzez tkankę korzenia.

Powyższy zapis pozwala na bardziej szczegółową interpretację transportu korzeniowego niż równania KK w klasycznej postaci, które traktują korzeń jako pojedynczą membranę o jednorodnych właściwościach transportowych. Mianowicie, z równania (4a) wynika, że wielkość strumienia J_{va} (przez część (a) membrany porowatej) zależy zarówno od różnicy ciśnień mechanicznych (ΔP_{xg}), jak i od różnicy ciśnień osmotycznych ($\Delta \Pi_{xg}$) po obu stronach membrany korzeniowej. Natomiast strumień J_{vb} , przemieszczający się przez część

(b) membrany korzeniowej, w ogóle od różnicy ciśnień osmotycznych ($\Delta \Pi_{xg}$) nie zależy. Wielkość tego strumienia reguluje tylko różnica ciśnień hydrostatycznych (ΔP_{xg}) między ksylemem a medium oraz przewodność hydrauliczna L_{pb} części (b) membrany korzeniowej. Z równania (4b) wynika z kolei, że strumień substancji rozpuszczonej (j_{sr}) płynie wyłącznie przez część (b) tej membrany, czyli (głównie) szlakiem apoplastycznym.

Ilościowe rozważania rozpoczniemy od analizy radialnego transportu wody między ksylemem a medium przed i po otwarciu się dodatkowych n kanałów (porów) przepuszczalnych na szlaku apoplastycznym (por. ryc. 1.1 i 1.2). Ponieważ w obu tych sytuacjach mamy do czynienia ze stanem stacjonarnym układu korzeń – medium, możemy napisać następujące równości (por. def. (3)):

$$J_{va1} = J_{vb1} \quad \text{ i } \quad J_{va2} = J_{vb2} \quad (5a)$$

Z równań tych wynikają następujące definicje współczynników odbicia (σ_{r1} i σ_{r2}) korzenia (por. def. (2c)):

$$\sigma_{r1} = \frac{L_{pa1}}{L_{pr1}} \quad \text{ i } \quad \sigma_{r2} = \frac{L_{pa2}}{L_{pr2}} \quad (5b)$$

które wskazują, że o wypadkowych współczynnikach odbicia (σ_{r1} i σ_{r2}) korzenia (przed i po modyfikacji) decydują głównie przewodności hydrauliczne, odpowiednio, L_{pa1} i L_{pa2} , szlaku wodnego „z komórki do komórki”. Niemniej jednak z równań (2) i (4b) wynika, że na wartość współczynników odbicia σ_{r1} i σ_{r2} wpływ mają także przewodności hydrauliczne L_{pb1} i L_{pb2} szlaku apoplastycznego, ponieważ mamy:

$$L_{pb1} = L_{pr1} (1 - \sigma_{r1})$$

$$\text{ i } L_{pb2} = L_{pr2} (1 - \sigma_{r2}). \quad (5c)$$

Przyjmując, że $L_{pr1} \approx L_{pr2} = L_{pr}$, zmiana ($\Delta \sigma$) współczynnika σ_r w wyniku modyfikacji jego szlaku apoplastycznego wynosi:

$$\Delta \sigma = \sigma_1 - \sigma_2 = \frac{\Delta L_{pa}}{L_{pr}} = - \frac{\Delta L_{pb}}{L_{pr}},$$

gdzie $\Delta L_{pa} = L_{pa1} - L_{pa2}$ i $\Delta L_{pb} = L_{pb1} - L_{pb2}$.

Rozpatrzmy teraz równanie (4b) opisujące radialny transport substancji rozpuszczonej (s) z medium do ksylemu, w stanach stacjonarnych układu modelowego

przedstawionych na ryc. 1.1 i 1.2. W obu sytuacjach przez korzeń przemieszczają się strumienie substancji rozpuszczonej j_{sr1} i j_{sr2} , które są równe, odpowiednio, strumieniom j_{sr1}^* i j_{sr2}^* , przemieszczanym z medium do ksylemu na skutek działania mechanizmów aktywnych czyli:

$$j_{sr1} = j_{sr1}^* \quad i \quad j_{sr2} = j_{sr2}^* \quad (6a)$$

Ponieważ wydolność mechanizmu aktywnego nie zależy od parametrów membrany, opisujących transport bierny, obowiązującej równość:

$$j_{sr1}^* = j_{sr2}^* = j_{sr}^* \quad (6b)$$

Z równań (6a) i (6b) wynika równość biernych strumieni substancji s:

$$j_{sr1} = j_{sr2} = j_{sr} \quad (6c)$$

Na podstawie wzoru (4b) (i pamiętając, że w stanie stacjonarym: $\Delta P_{xg} = P_{ro}$) można zapisać następującą równość:

$$j_{sr1} = j_{sr2} \quad (6d)$$

uwidoczniającą relację między ciśnieniami korzeniowymi P_{ro1} i P_{ro2} i odpowiadającymi im stężeniami średnimi $\bar{c}_{s1}$ i $\bar{c}_{s2}$, które ustalają się w układzie korzeń – medium, odpowiednio, przed i po jego modyfikacji polegającej na kreowaniu dodatkowych por w tkance korzenia.

Parametry transportowe P_{ro1} , P_{ro2} , $\Delta\Pi_1$, $\Delta\Pi_2$, L_{pr1} , L_{pr2} , σ_1 , σ_2 , ω_1 , ω_2 , opisujące korzeń izolowany jako całość, można wyznaczyć eksperymentalnie. Metodyka tych pomiarów (oparta na klasycznych równaniach KK) jest znana i przedstawiona w wielu pracach (Steudle, 1990, 1992; Steudle i in., 1983, 1987, 1989, 1993). Podstawiając zatem znane wartości wymienionych parametrów do równań (5c) i (6d), można obliczyć zmianę przewodności hydraulicznej ($\Delta L_{pb} = L_{pb2} - L_{pb1}$) szlaku apoplastycznego w korzeniu, która spowodowała określoną zmianę ($\Delta\sigma_r$ i $\Delta\omega_r$) jego parametrów transportowych. Odpowiednie wyniki obliczeń zamieszczono w następnym paragrafie.

Poszczególne czynniki iloczynów $L_{pb1}\bar{c}_{s1}$ i $L_{pb2}\bar{c}_{s2}$ we wzorze (6d) są od siebie zależne w ten sposób, że większej wartości każdego współczynnika filtracji L_{pb} szlaku apoplastycznego odpowiada mniejsze stężenie średnie $\bar{c}_s = \frac{c_x + c_g}{2}$, a tym samym mniejsze stężenie soku ksylemowego c_x . Z powodu obu tych czynników wzrost przewodności hydraulicznej szlaku

apoplastycznego L_{pb} powoduje obniżenie ciśnienia korzeniowego P_{ro} .

Na koniec należy nadmienić, że parametry transportowe korzenia P_{ro} , $\Delta\Pi$, L_{pr} , σ_r , ω_r opisują korzeń jako całość, ponieważ zostały zdefiniowane na bazie klasycznych równań KK. Zastosowane przez nas podejście mechanistyczne (kompatybilne z formalizmem KK (Suchanek, 2005)) umożliwia bardziej szczegółową interpretację transportu korzeniowego niż równania KK w klasycznej postaci. Włącza ono bowiem w opis transportu korzeniowego wody i innych substancji parametry transportowe poszczególnych radialnych szlaków transportowych. Pozwala zatem opisać na nowo (w bardziej szczegółowy sposób) wyniki pomiarów wykonanych wcześniej na bazie równań KK.

4.3. Weryfikacja modelu

Model korzenia, opisany powyżej, wykorzystamy teraz do interpretacji wyników eksperymentów przedstawionych w pracy (Steudle i in., 1993). Autorzy tej pracy starali się oszacować rozmiary radialnego transportu korzeniowego wody szlakiem apoplastycznym. W tym celu poddawali oni modyfikacji izolowane korzenie kukurydzy, nakłuwając je promieniście szklaną mikrokapilarą, by wykreować dodatkowe sztuczne pory w tkance korzenia. Następnie badali wpływ powstałego zranienia na wypadkowy transport korzeniowy, czyli na wartości parametrów, takich jak: ciśnienie korzeniowe P_{ro} , współczynniki filtracji L_{pr} , odbicia σ_r i przenikalności ω_r .

Parametry te mierzono za pomocą korzeniowej sondy ciśnieniowej (Steudle, 1990, 1992; Steudle i in., 1983, 1987, 1989, 1993) przed i po opisanej modyfikacji. Przewodność hydrauliczną L_{pr} korzeni wyznaczano na dwa sposoby, tj. w warunkach, gdy przepływy wody między medium a ksylemem wywoływano mechanicznie (tzw. eksperymenty hydrostatyczne) oraz w trakcie osmotycznych przepływów wody (eksperymenty osmotyczne). Eksperymenty wykazały, że współczynniki filtracji L_{pr} korzeni kukurydzy nie ulegały zmianie w trakcie opisanej modyfikacji, bez względu na sposób ich wyznaczania. Modyfikacja znacząco zmniejszała natomiast ciśnienie korzeniowe P_{ro} i była przyczyną zmniejszenia się współczynnika odbicia σ_r korzenia oraz wzrostu jego współczynnika przenikalności ω_r dla substancji rozpuszczonej (NaCl). Poniżej przedstawiono średnie wartości wybranych parametrów, interesujące nas w kontekście mechanistycznego modelu korzenia, przedstawione w tabeli 1 – kolumna 2 i 3.

Według podejścia mechanistycznego kreowanie dodatkowych sztucznych por w tkance korzenia jest

Tab. 1. Parametry transportowe (ciśnienie korzeniowe P_{ro} , przewodnictwa hydrauliczne L_{pr} , współczynniki przenikalności ω_r i odbicia σ_{sr}) młodych korzeni kukurydzy, przed i po ich modyfikacji, zmierzone przy pomocy korzeniowej sondy ciśnieniowej. Modyfikacja korzeni polegała na nakłuciu ich szklaną mikrokapilarą o średnicy od 18 do 60 μm , na głębokość od 70 do 90 mm od czubka korzenia. Roztwór osmotyczny stanowił roztwór mieszaniny kultur (odpowiedni dla danego korzenia) z domieszką NaCl. Wykorzystano pojedyncze korzenie o średnicy między 0.78 a 1.28 mm i długości od 89 do 174 mm (Steudle i in., 1993).

Table 1. Transport properties (root pressure P_{ro} , hydraulic conductivity L_{pr} , permeability ω_r and reflection coefficient σ_{sr}) of young maize roots, before and after their modification, measured using the root pressure probe. Modification consisted in puncturing them glass microcapillary with a diameter of 18 to 60 μm , at depth of 70 to 90 mm from the tips of the roots. Osmotic solution was a part solution of mixed cultures (appropriate for this root) with a specific amount of NaCl. To make use an unbranched segment of the root with diameter of 0.78 to 1.28 mm and a length of 0.78 and 1.28 mm.

Parametry transportowe korzeni kukurydzy (eksperyment) <i>Properties transport of maize roots (experiment)</i>	Korzeń przed modyfikacją ¹ <i>The root before modification¹</i>	Korzeń zmodyfikowany ² <i>Modified root²</i>
Ciśnienie korzeniowe (Root pressure) P_{ro} [MPa]	0.08 – 0.19	0.02 – 0.07
Przewodnictwo hydrauliczne (Hydraulic conductivity) L_{pr} - hydrostatyczne (hydrostatic) $L_{pr} \cdot 10^7$ [$\text{ms}^{-1} \text{MPa}^{-1}$] - osmotyczne (osmotic) $L_{pr} \cdot 10^8$ [$\text{ms}^{-1} \text{MPa}^{-1}$]	0.08 – 6.3 0.3 – 6.4	0.7 – 6.7 0.7 – 7.5
Współczynnik przenikalności (Permeability coefficient) $\omega_r \cdot 10^9$ [ms^{-1}]	1.2 – 5.8	1.9 – 24.1
Współczynnik odbicia (Reflection coefficient) σ_{sr}	0.37 – 0.92	0.22 – 0.67

Tab 2. Szacunkowe wartości współczynników filtracji L_{pa} i L_{pb} szlaków transportowych, odpowiednio, „z komórki do komórki” i apoplastycznego, obliczone na podstawie modelu korzenia, jako membrany porowatej

Table 2. Approximate values of the filtration coefficients L_{pa} and L_{pb} , of “a cell to cell” and apoplasmic transport pathways respectively, calculated on basis of the root model, as a porous membrane.

Współczynniki filtracji L_{pa} i L_{pb} (obliczone z modelu) <i>Filter coefficients L_{pa} and L_{pb} (calculated from the model)</i>	Korzeń przed modyfikacją ¹ <i>The root before modification¹</i>	Korzeń zmodyfikowany ² <i>Root modified²</i>
Współczynnik filtracji (Filter coefficient) $L_{pa} \cdot 10^7$ [$\text{ms}^{-1} \text{MPa}^{-1}$] szlaku „z komórki do komórki” („cell to cell” path)	0.030 – 5.80	0.15 – 4.49
Współczynnik filtracji (Filter coefficient) $L_{pb} \cdot 10^7$ [$\text{ms}^{-1} \text{MPa}^{-1}$] szlaku apoplastycznego (apoplastic path)	0.05	0.55 – 2.21

równoważne zwiększeniu współczynnika L_{pb} części (b) membrany modelowej, utożsamianej z wodnym szlakiem apoplastycznym. Równocześnie zmniejszeniu ulega współczynnik L_{pa} szlaku „z komórki do komórki” (z powodu uszkodzenia części komórek na tym szlaku).

Model korzenia, przedstawiony w niniejszej pracy, objaśnił spadek wartości ciśnienia korzeniowego P_{ro} oraz zmniejszenie się współczynnika σ_r , na skutek modyfikacji korzenia. Wyjaśnił również stałą, niezależną od jego uszkodzenia, wartość współczynnika filtracji L_{pr} . Opierając się na równaniach (5c) i (6c), ilościowo oszacowano zmianę współczynnika filtracji ($\Delta L_{pb} = L_{pb2} - L_{pb1} \approx 1,33$) szlaku apoplastycznego, wywołaną zranieniem tkanki korzenia. W obliczeniach przyjęliśmy, że stężenie roztworu glebowego przed i po tej modyfikacji korzenia nie ulega znaczącej zmianie. Wyniki zawiera tabela 2.

5. Podsumowanie

W niniejszej pracy zaproponowano model korzenia jako osmometru wyposażonego w membranę porowatą. Radialny transport korzeniowy wody i substancji rozpuszczonej (z roztworu glebowego do ksylemu walcza osiowego) opisano mechanistycznymi równaniami Kargola i Kargola (Kargol, 2001, 2007; Kargol, Kargol, 2003a), 2003b); Suchanek, 2005).

Model rozróżnia dwa główne szlaki wodne korzenia (tj. szlak „z komórki do komórki” oraz szlak apoplastyczny) i umożliwia (ilościowe) oszacowanie strumieni wody (J_{va} i J_{vb}) i substancji rozpuszczonej (j_s) przemieszczających się każdym z tych szlaków.

Przewiduje również, jaki wpływ na globalny transport korzeniowy (a w szczególności na parametry transportowe: P_{ro} , $\Delta\Pi$, L_{pr} , σ_r zdefiniowane wyżej) mają zmiany przewodności hydraulicznej (L_{pa} , L_{pb}) poszczególnych szlaków wodnych korzenia.

Analiza modelu dowodzi, że na wartość współczynnika odbicia σ_r korzenia, czyli na selektywność membrany korzeniowej, wpływa przede wszystkim współczynnik L_{pa} szlaku „z komórki do komórki”, natomiast wraz ze współczynnikiem L_{pb} szlaku apoplastycznego zmienia się stężenie substancji rozpuszczonej w soku ksylemowym, a tym samym wartość ciśnienia korzeniowego P_{ro} .

Model pozwala oszacować współczynniki filtracji L_{pa} i L_{pb} poszczególnych korzeniowych szlaków transportowych, o ile znane są parametry transportowe: P_{ro} , $\Delta\Pi$, L_{pr} , σ_r , ω_r definiujące korzeń jako całość. Wartości tych parametrów są dostępne w literaturze (Katchalsky, Curran, 1965; Kedem, Katchalsky, 1958; Steudle, 1990,

1992; Steudle i in., 1983, 1987, 1989, 1993).

Przewidywania modelu zostały zweryfikowane na bazie danych eksperymentalnych przytoczonych w pracy E. Steudle’a i współpracowników (Steudle i in., 1993), którzy zwiększali przewodność hydrauliczną szlaku apoplastycznego korzeni kukurydzy, kreując w ich tkankach sztuczne pory za pomocą mikrokapilary. Zmiany parametrów P_{ro} , $\Delta\Pi$, σ_r , które nastąpiły w wyniku tej modyfikacji (zarejestrowane w trakcie eksperymentu), okazały się zgodne z przewidywaniami modelu. Również stała wartość współczynnika filtracji korzenia L_{pr} przed i po modyfikacji jest zgodna z modelem, o ile przyjmijemy, że dziurawienie korzenia mikrokapilarą zwiększa współczynnik L_{pb} szlaku apoplastycznego, a zmniejsza współczynnik L_{pa} szlaku „z komórki do komórki”, na skutek zniszczenia części komórek kory i endodermy. Na bazie prezentowanego modelu oszacowano również zmianę przewodności hydraulicznej szlaku apoplastycznego (ΔL_{pb}) wywołaną opisaną modyfikacją. Wyniki obliczeń przedstawiono w tabeli 2.

Według zastosowanego tu (mechanistycznego) modelu korzenia, współczynniki L_{pa} i L_{pb} poszczególnych korzeniowych szlaków wodnych (a zatem i współczynnik σ_r) są różne dla różnych substancji, a w szczególności zależą one od rozmiarów geometrycznych cząsteczek substancji rozpuszczonych biernie transportowanych z gleby do ksylemu i z powrotem. W tym kontekście wyniki tej pracy mogą być istotne w badaniach pobierania i transportowania przez systemy korzeniowe substancji zanieczyszczających glebę o znanych rozmiarach ich cząsteczek.

6. Literatura

- Fiscus E.L., Kramer P.J., 1975:** *General model for osmotic and pressure – induced flow in plant roots*. Nat. Acad. Sci. (USA) 72, 3114–3118.
- Kargol A., 2001:** *A mechanistic model of transport processes in porous membrane generated by osmotic and hydraulic pressure*. J. Memb. Sci. 191, 61–69.
- Kargol M., Kargol A., 2003 a):** *Mechanistic formalism for membrane transport generated by osmotic and hydrostatic pressures*. Gen. Physiol. Biophys. 22, 51–68.
- Kargol M., Kargol A., 2003 b):** *Mechanistic equations for membrane substance transport and their identity with Kedem-Katchalsky equations*, Biophys. Chem. 103, 117–127.
- Kargol M., 2007:** *Procesy transportu membranowego substancji i ich biofizyczne implikacje*, Wydawnictwo WSTKT, Kielce, 106–131.

- Katchalsky A., Curran P.F., 1965:** *Nonequilibrium Thermodynamics in Biophysics*. Harvard University Press, Cambridge, pp. 113–132.
- Kedem O., Katchalsky A., 1958:** *Thermodynamic analysis of the permeability of biological membrane to non-electrolytes*, Biochim. Biophys. Acta, 27, 229.
- Steudle E., 1990:** *Methods for studying water relations of plant cells and tissues*. In Measurement Techniques in Plant Sciences. Academic Press, San Diego, pp. 113–150.
- Steudle E., 1992:** *The biophysics of plant water. In Water and Life: Comparative analysis of water relationships at the organismic, cellular and molecular levels*. Springer-Verlag, Heidelberg, pp. 173–204.
- Steudle E., Brickmann E., 1989:** *The osmotic model of the root: Water and solute relations of roots of Phaseolus coccineus*. Botanic Acta, 102, 170–179.
- Steudle E., Frensch J., 1989:** *Osmotic responses of maize roots*. Planta, 177, 281–295.
- Steudle E., Jeschke W.D., 1983:** *Water transport in barley roots*. Planta, 158, 237–105.
- Steudle E., Murrmann M., Peterson C.A., 1993:** *Transport of water and solutes across maize roots modified by puncturing the endodermis*. Plant Physiol. 103, 335–349.
- Steudle E., Oren R., Schultze E.D., 1987:** *Water transport in maize roots*. Plant. Physiol. 84, 1220–1232.
- Suchanek G., 2005:** *On the derivation of the Kargols mechanistic transport equations from the Kedem-Katchalsky phenomenological equations*. Gen. Physiol and Biophys. 24, 247–258.
- Suchanek G., 2008:** *Biofizyczne aspekty translokacji wody w roślinach na długich dystansach*. Wydawnictwo UJK, Kielce.
- Suchanek G., 2010:** *Mechanistic interpretation of root transport of water*, General Physiol and Biophys. 29, 295–301.

THE DEPENDENCE OF ROOT PRESSURE ON HYDRAULIC CONDUCTIVITY OF RADIAL ROOT WATER PATHWAYS ACCORDING TO THE ROOT MODEL AS A POROUS MEMBRANE

Summary

In the present work a root model as an osmometer containing porous membrane are proposed.
Radial water and solute transport across root (from

medium to a xylem vessels) has been described by the mechanistic equations by Kargol and Kargol (Kargol, 2001, 2007; Kargol, Kargol, 2003a; 2003b; Suchanek, 2005).

The model can distinguish two main water pathways of the root (i.e. “from cell to cell” route and apoplastic route) and enables it to estimate (quantitatively) values of water volume flows (J_{va} i J_{vb}) and solute flow (j_s) across both of them. It also anticipate how was a change influence hydraulic conductivity of pathways on total root transport (especially, how it influences on the transport parameters, defined above).

Analysing the model one can proved that filtration coefficient L_{pa} of “cell to cell” pathway influences (first of all) on a value of total reflection coefficient (σ_r) (that is to say, on selectivity of root), since a change of coefficient L_{pb} of apoplastic pathway change concentration of solute in xylem sap too, so on value of root pressure P_{ro} . The model can estimate the filtration coefficients L_{pa} and L_{pb} of individual root transport pathways, if transport parameters P_{ro} , $\Delta\Pi$, L_{pr} , σ_r , ω_r (which are defined for total root) are known. The values of such parameters are easy of access in literature (Katchalsky, Curran, 1965; Kedem, Katchalsky, 1958; Steudle, 1990; 1992; Steudle i in., 1983; 1987; 1989; 1993) Expectations of the model was verified on a base of experimental data from work by E. Steudle and cooperatives, where hydraulic conductivity of apoplastic route was increased by creation of artificial pores using microcapillary.

Changes of parameters P_{ro} , $\Delta\Pi$, σ_r , resulting from this modification turned out to be consistent with model expectations. Also constant value of root filtration coefficient L_{pr} before and after modification is consistent with the model, if we assume that an puncturing of root increases of coefficient L_{pb} of apoplastic pathway and decreases of coefficient L_{pa} of “cell to cell” pathway because part of cortex and endodermis cells are destroyed. On a base of this model a change of hydraulic conductivity (ΔL_{pb}) of apoplastic pathway coming from described modification was estimated. Results of calculations are mentioned in table 2.

According to (mechanistic) root model presented here, coefficients L_{pa} i L_{pb} of appropriate root water routes (so total coefficient σ_r) are different for different species, and they depend on geometrical dimensions of solute particles transported passively from medium to xylem and in opposite direction.

In such a context, results of our work can be useful in studies of absorbing and transporting across the root systems of species (size particles of which are known) polluting the soil.