

XI 5
50 5

VZÁJEMNÝCH SOUVISLOSTECH MEZI MINERÁLNÍ VÝŽIVOU ROSTLIN A JEJICH VODNÍM HOSPODÁŘSTVÍM

MIROSLAV TOMAN

Výzkumný ústav agrochemické technologie v Bratislavě

I. Úvod

Při studiu minerální výživy rostlin, neoddělitelně související s přesuny vody v pletivech rostlin, a při studiu vlivu různých faktorů na celkovou „bilanci“ vody a minerálních živin narážejí jak agrochemik, tak rostlinný fyziolog, spolupracující na problémech zvýšení hektarových výnosů, občas na obtíže, dané nedostatkem uspokojivého výkladu některých základních jevů z fyziologie rostlin. Tyto obtíže nemusí být vždy zřetelné či nápadné; projev se však vždy, jestliže řešený problém vyžaduje hlubšího poznání vzájemných souvislostí výnosových faktorů. Co nejuplněji propracovaná teorie příjmu iontů a vodního režimu i jejich souvislostí je pak při řešení problému cenným vodítkem.

Problém mechanismu transportu vody v rostlinách je problém ovšem zcela základní povahy pro rostlinnou fyziologii; o problému je velmi obsáhlá literatura. Proto se zmiňujeme jen o dvou pracích z poslední doby, ze kterých je zřejmý současný stav našich znalostí o mechanismu transportu vody v rostlinách. Výsledky práce západních badatelů jsou sneseny v obsáhlé monografii Kraftse, Curriera a Stockinga [15], přístupné nyní v ruském překladu s kritickou předmlouvou Maximovovou. Sovětská literatura, v první práci neúplně citovaná, je uváděna ve velmi podnětném souborném referátu Alexejevově [1], na kterém je snad nejcennější to, že v závěru je v pěti bodech narysována cesta, kterou se musí brát výzkum vodního hospodářství rostliny, aby se dospělo k hlubšímu poznání zákonitostí komplexního problému transportu vody v rostlině. Současný stav poznání problému lze stručně charakterisovat asi takto: Vedle normálního, osmotického transportu vody v rostlinných pletivech i jednotlivých buňkách účinkuje ještě druhý mechanismus, označovaný někdy jako *anosmotický*; tento druhý mechanismus se uplatňuje zřetelně u buněk a pletiv silně metabolisujících.

Současný stav teorie aktivního příjmu iontů rostlinami (podle přehledů z poslední doby [4, 5, 11, 13, 16, 21, 24]) je asi tento:

1. Aktivní akumulace iontů rostlinnou buňkou představuje vykonávání osmotické práce. Práci může vykonávat jen systém, který je v nerovnovázném stavu — podmínka v systému organismus/prostředí samozřejmě splněná.

2. V mechanismu transportu iontů živných (i balastních) solí jsou s nejvyšší pravděpodobností zahrnuty elektrické síly jako jediné schopné způsobovat přesuny iontů v roztocích proti jejich koncentračnímu spádu. (Tyto před-

pokládané elektrické síly není bohužel možno dokázat ve „fyzikálně čisté formě“, poněvadž současné přístroje a metody pro měření elektrických potenciálních spádů jsou příliš hrubé a naměřené hodnoty elektrických potenciálních rozdílů v živých systémech nejsou než velmi skresleným a sploštělým obrazem velmi komplikované skutečné struktury elektrostatických polí v tak vysoce organisovaném koloidním systému, jako je živá hmota.)

3. S výkladem transportu iontů jako důsledku existence spádů elektrického potenciálu kvalitativně souhlasí zjištěné korelace mezi intenzitou akumulace iontů a jejich pohyblivostmi (platí však jen, pokud jsou srovnávány ionty stejného znaménka a velikosti náboje, na příklad řada kationtů alkalických kovů).

4. Výklad současné akumulace iontů obojího znaménka v důsledku existence spádů elektrického potenciálu vyžaduje však další předpoklad, totiž předpoklad, že plasma má t. zv. mosaikovou strukturu, pravidelně se střídající úseky o kladném a záporném náboji prostorového mřížoví plasmatického gelu. Úsek s kladným nábojem prostorového mřížoví je pak permeabilní pro anionty a dovoluje „výměnu“ aniontu t. zv. *aktivního elektrolytu*, produkovaného buňkou, tedy na př. HCO_3' , za anion *pasivního elektrolytu* z prostředí, tedy na př. Cl' . Na druhé straně úsekem se záporným nábojem mřížoví, tedy permeabilním pro kationty, může pronikat kation aktivního elektrolytu (H') a „vyměnit se“ za některý z kationtů z prostředí (K' , Na' , event. i Ca'').

5. Plasma je komplikovaný koloidní útvar, obsahující i lipidy; obsah lipidů se však uplatňuje spíše jako faktor ovlivňující permeabilitu nedisociovaných organických elektrolytů nebo anelektrolytů.

Výklad mechanismu aktivního příjmu iontů, jak jej podávají dosavadní teorie, nezahrnuje dosti široký úsek problému aktivního příjmu iontů, a proto jeho aplikovatelnost na příbuzné problémy je dosti omezená. Účelem teoretické práce má být její aplikace na praktické problémy, nejprve třeba jen ve formě výkladu ex post některých závislostí experimentálně zjištěných, v dalších fázích vývoje teorie ve formě návrhu pokusů na základě teoretických úvah. Je tedy v zájmu praxe, aby dosavadní teorie byly doplněny tak, aby podávaly i přiměřený výklad některých vztahů, pro které dosavadní teorie nepodávají uspokojivý a přehledný výklad:

1. Dosavadní teorie nerespektují dostatečně nutně existující souvislosti mezi vodním hospodářstvím buňky, intenzitou metabolismu buňky a intenzitou aktivního příjmu iontů, což s důrazem konstatuje na př. Alexejev [1].

2. Velmi značné rozdíly mezi intenzitou akumulace různě pohyblivých iontů (zvláště kationtů) nelze vyložit jednoduchou „výměnou“ na acidoidním úseku „mosaiky“, i když je vzat zřetel na rozdíly v pohyblivostech. Extrémním případem toho druhu je vznik negativního koncentračního spádu Na' mezi mořskou vodou a buňkami řasy *Valonia*.

3. Teorie nepodávají dostatečně jasný obraz o mechanismu *třídění* dvojmocných a jednomocných kationtů při jejich příjmu rostlinnou buňkou.

4. Stejně není dosti propracována teorie komplexu otázek souvisících s vzájemným vlivem různých iontů; vedle *antagonismu iontů* je možný (a velmi důležitý) též *synergismus iontů*, o kterém bude zmínka níže.

V předložené práci se autor pokusil ukázat, jaký přínos může dát k řešení problému biofysika. Biofysiku definuje Prát [18] jako vědu studující fyzikální jevy ve vztahu k organismům a uvádí několik příkladů biofyzikálních problémů rostlinné fyziologie. Potřebu doplnit své pracovní kolektivy pracovníky, zaměřenými k biofysice pocítují i vedoucí pracovníci průmyslového výzkumu, jak se o tom zmiňuje na příklad Smrž [19].

Pro řešení tak komplikovaného problému, jako je otázka vzájemných souvislostí mezi vodním režimem rostliny a mezi její minerální výživou, je podle našeho mínění nutno použít nejen indukce, obvyklé a osvědčené v biologii, nýbrž využít co nejvíce možností, které dává metoda dedukční (obvyklá v teoretické fyzice): Z předpokladů nepopíratelné a co nejobecnější platnosti lze dedukovat pro vhodně zvolený modelový systém závěry co do jeho chování srovnávatelné se známými zákonitostmi o chování živých systémů (k jejichž poznání se dospělo indukci). Využívání možnosti vzájemné kontroly mezi závislostmi dedukovanými ze základního předpokladu pro modelový systém a postupně rozšiřovaným okruhem známých experimentálních dat o živých systémech vede k relativně snadnému ozřejmění jejich vzájemných souvislostí, což je vlastním účelem práce.

Je snad vhodné předem odpovědět na námitku, že práce je mechanistická, ke kteréžto výtce může dát podnět časté používání slova „mechanismus“. Příkladem skutečně mechanistického názoru na vodní hospodářství a minerální výživu je t. zv. transpirační teorie minerální výživy rostlin (uvádí na př. Frey-Wyssling [11]: Rostlina transpiruje, vypařivši se vodu nassává z půdy nebo živného roztoku i s rozpuštěnými solemi. Tato, nyní již jen historicky významná teorie byla ovšem nesprávná — chyba tkvěla v tom, že rostlina byla srovnávána s nevhodným modelem, odpovídajícím asi známé sádrové houbě z fyziologického praktika.

Níže uváděná teorie aktivního příjmu iontů a vodního hospodářství rostliny není uváděna v chronologickém pořádku, jak vznikala, nýbrž pro přehlednost v pořádku logickém, uspořádána do řady „vět“, s připojeným jejich odůvodněním či bližším výkladem, založeným na dedukcích odvozených pro modelový systém, který v rámci daném řešenou otázkou vyhovuje jako použitelný, dostatečně komplikovaný model.

II. Vlastní teorie

1. *Systém buňka/prostředí je v neustálé nerovnováze, svým chováním se blíží (v časových intervalech krátkých proti intervalu mezi dvěma po sobě následujícími děleními buňky) stavu pohybové rovnováhy, za které množství kterékoli látky v systému přítomné, jež přejde za jednotku času přes rozhraní buňka/prostředí, je konstantní, na čase nezávislé. Je důležité, že tato nezávislost na čase musí platit i pro produkty metabolismu buňky. Pro jednoduchost je uvažována (pokud není jinak uvedeno) buňka heterotrofní s velkou vakuolou.*

Předpokládejme heterotrofní buňku v prostředí, které obsahuje organickou látku U o vysokém obsahu energie v koncentraci X a dostatek kyslíku. V buňce je látka U oxydována na slabou organickou kyselinu ZH. Předpokládáme-li pro jednoduchost, že a) intenzita difuze látky U z prostředí do buňky bude úměrná rozdílu koncentrací látky U v prostředí (X) a v buňce (x), tedy úměrná $(X - x)$, b) intenzita oxydace látky U je prakticky dána jen její koncentrací v buňce (x), které je úměrná, c) že prostředí má konstantní složení, platí pro změnu koncentrace látky U v buňce (dx) za dobu dt :

$$dx = [k_1(X - x) - k_2x] dt, \quad (1)$$

z čehož po integraci a dosazení $t = \infty$ obdržíme:

$$= \frac{k_1}{k_1 + k_2} \cdot X, \quad (2)$$

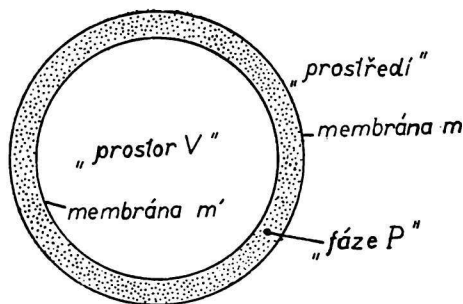
tedy hodnotu nezávislou na čase ani na koncentraci látky U v buňce v čase $t = \infty$. Stejně musí platit pro koncentraci kyseliny ZH v buňce, že za stejných podmínek bude konstantní, a tedy konstantní bude i intenzita její difuze do prostředí. Je-li kyselina ZH aktivním elektrolytem ve smyslu věty 4, pak i průběh dějů, závislých na intenzitě difuze ZH, bude na čase nezávislý (Pasynskij [25]).

2. *Koncentrační spád aktivního elektrolytu, který je produktem metabolismu buňky, je největší při rozhraní buňka/prostředí, kdežto při rozhraní plasma/vakuola je prakticky zanedbatelný.*

Ve větě 1 bylo ukázáno, že v systému jsou podmínky pro vznik pohybové rovnováhy. Ovšem jednoduchý způsob odvození ve větě 1 může být jen prvním přiblížením se problému, poněvadž prostorové uspořádání uvažovaného systému nebylo přesněji definováno. Potřebné přesnější údaje o koncentračních polích elektrolytu ZH obdržíme, budeme-li uvažovat modelovou buňku, schematicky znázorněnou na obr. 1, pro kterou budou platit předpoklady uvedené ve větě první.

Model znázorněný na obr. 1 se stavbou blíží heterotrofní buňce s velkou vakuolou: Kulovitý prostor je omezen velmi tenkou membránou m povahy aci-

doidu s nízkou hustotou náboje; vzhledem k malé tloušťce membrány a nízké hustotě náboje můžeme membránu považovat za permeabilní. Při vnitřní straně membrány je (vzhledem k poloměru celého útvaru) tenká vrstva polotekutého solu lineárních koloidních částic povahy amfolytu, avšak v uvažovaném systému v acidoidní formě. Předpokládáme, že jednotlivé částice tohoto



Obr. 1. Schéma modelového otevřeného systému.

lineárního koloidu jsou schopny vzájemných vazeb různého typu a pevnosti (ve smyslu teorie Frey-Wysslingovy [10]), takže tvoří jakési prostorové mřížoví. Tato vrstva, kterou u naší modelové „buňky“ budeme nazývat *fází P*, je oddělena permeabilní jemnou blanou m' od roztoku uvnitř prostoru V ; roztok má osmotickou hodnotu větší než prostředí. Oprávněnost tohoto předpokladu vyplyne z věty 4. Vně membrány m je velmi zředěný roztok minerálních solí, kyslíku a již zmíněné (věta 1) látky U . Tento roztok budeme v dalším nazývat *prostředím*. Ve fázi P uvažujeme přítomnost katalysátoru, umožňujícího oxydaci U na ZH .

Podobně jako ve větě 1 lze pro tento systém ukázat, že má tendenci dospět do stavu pohybové rovnováhy. Zároveň je však možno ukázat, že ve fázi P vzniknou koncentrační spády látek U i ZH , a vyšetřit průběh těchto spádů.

Za pohybové rovnováhy bude platit, že v kterémkoli úseku bude koncentrace ZH i U konstantní, to znamená, že změna koncentrace, daná difusí, bude právě vyrovnávána změnou opačného znaménka, totiž danou oxydací látky U na ZH . Vzhledem k tomu, že tloušťka vrstvy P je malá vůči průměru systému, můžeme předchozí větu vyjádřit vztahy:

$$D_x \cdot \frac{d^2x}{dh^2} = Kx \qquad D_y \cdot \frac{d^2y}{dh^2} = -Kx, \qquad (3, 4)$$

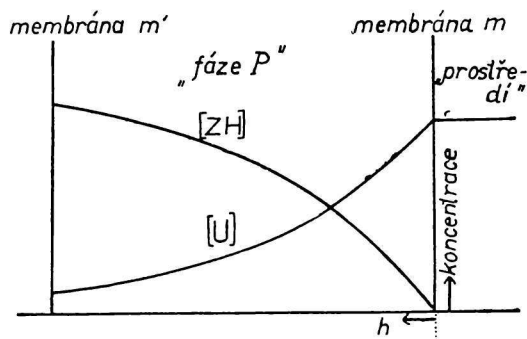
ve kterých D_x , resp. D_y značí difusní koeficienty látek U , resp. ZH , x , resp. y jejich koncentrace, h vzdálenost od membrány m , K je konstanta významově

odpovídající konstantě k_2 z věty 1. Z výrazů (3, 4) obdržíme po integraci a dosazení známých hodnot pro $h = \emptyset$, $x_0 = X$, $y_0 = \emptyset$ tyto vztahy:

$$x = X \cdot e^{-h \sqrt{\frac{k}{D_x}}} \quad y = \frac{X \cdot D_x}{D_y} \left(1 - e^{-h \sqrt{\frac{k}{D_x}}} \right). \quad (5, 6)$$

Grafické znázornění těchto vztahů je na obr. 2 (pro $D_x/D_y = 1,2$). Ze vztahů (5, 6) a jejich grafického znázornění je zřejmé, že maximální koncentrační spád elektrolytu ZH bude lokalisován ve fázi P v těsném sousedství membrány m. Koncentrační spád ZH při rozhraní fáze P/prostor V je naproti tomu nepatrný nebo je dán *membránovou rovnováhou* mezi fází P a roztokem v prostoru V a tedy nemůže být příčinou difuze ZH.

Ve větě první, druhé i dalších je předpokládáno, že prostředí je konstantní; kvalitativní platnost závěrů se i po opuštění tohoto předpokladu nemění,



Obr. 2. Průběh koncentrací látky U a kyseliny ZH ve fázi P za pohybové rovnováhy v závislosti od vzdálenosti h od rozhraní model-prostředí. Grafické znázornění vztahů [3,4].

stejně vzdálenost $h = \emptyset$, která se ve skutečnosti jen blíží nule, je zjednodušující předpoklad, nenarušující kvalitativní platnost závěrů.

3. *Permutoidní povahou plasmy je dán „membránový“ potenciální rozdíl při rozhraní plasma/prostředí (incl. buněčná blána) a při rozhraní plasma/vakuola. Koncentračním spádem kyseliny ZH je dán „difusní“ potenciální rozdíl, uplatňující se však jen při rozhraní plasma/prostředí.*

Do naší teorie aktivního příjmu iontů přejímáme koncept *mosaikové membrány*; na rozdíl od dosavadní nejistoty, čím jsou dány kladné náboje na prostorovém mřížoví plasmatického gelu, když — jak známo — plasma je sice amfoterní, ale v živých buňkách v acidoidní formě a počet disociovaných aminových skupin je jistě nepatrný, nově zavádíme výklad vzniku mosaikové membrány jako částečnou konversi acidoidních koloidních partikulí, tvořících její prostorové mřížoví. Domníváme se, že počet kladných nábojů daných

— NH_3 skupinami bílkovin je poměrně malý, a tedy jako část mosaiky méně významný. Bylo by abiologické neuvažovat buňku v roztoku obsahujícím jednomocné a dvojmocné ionty — tedy v roztoku „vybalancovaném“ Jestliže však uvažujeme přítomnost dvojmocných kationtů, musíme zároveň uvažovat, že část původně acidoidního prostorového mřížoví plasmy změnila náboj, podobně jako mění svůj náboj membrána z iontoměniče. Vícemocné ionty jsou tak pevně poutány v silových polích původních nábojů povrchu (eventuálně i vnitřního) permutoidní částice, že část tohoto povrchu, jimi pokrytá, se chová jako permutoid opačného znaménka. Téměř úplné konverse lze docílit kationty trojmocnými, dvojmocné kationty způsobují konversi jen částečnou; u jednomocných kationtů je analogický efekt nepatrný.

Podle teorie t. zv. Donnanových rovnováh [7], která je aplikovatelná i na poměry v systému permutoidní částice/roztok, je při rozhraní částice/roztok lokalisován skok elektrického potenciálu, t. zv. membránový potenciál. Znaménko tohoto potenciálního rozdílu je určováno znaménkem náboje povrchu (resp. prostorového mřížoví) permutoidní částice; roztok je kladný vůči částici povahy acidoidu a naopak záporný vůči částici basoidní. Má-li tedy fáze P mosaikovou strukturu, jsou při úsecích rozhraní s různým znaménkem prostorového mřížoví plasmatického gelu membránové potenciální rozdíly se znaménkem různým. Takto daná struktura elektrostatických polí při rozhraní fáze P/prostředí je ovšem ovlivňována difusí elektrolytu ZH přes toto rozhraní, kdežto při rozhraní fáze P/prostor V je tento efekt zanedbatelný nebo žádný; poměry při tomto rozhraní se skutečně blíží Donnanově rovnováze.

4. Difuze elektrolytu ZH z plasmy do velmi zředěného roztoku probíhá jako výměna H^+ -iontů, resp. Z' -iontů za ionty pasivních elektrolytů z prostředí selektivně permeabilními úseky rozhraní s mosaikovou strukturou. Důsledkem difuze ZH musí být elektroosmotické tlaky; tekutina v dutinách prostorového mřížoví plasmy má tendenci proudit směrem z prostředí do buňky.

Je-li hustota náboje na prostorovém mřížoví fáze P vysoká, může difuze ZH probíhat jen tak, že se H^+ -ionty (Z' -ionty) „vyměňují“ za kationty (anionty) pasivních elektrolytů z prostředí. Tuto výměnu je možno vykládat jako vznik difusního potenciálu a důsledek jeho vzniku: difundující ion vytvoří svým posunutím takové elektrické pole, že některý z iontů stejného znaménka je vtažen na jeho místo. S tohoto hlediska lze zmíněnou výměnu považovat za jakýsi elementární elektrický proud. Sled energetických přeměn v průběhu výměny je pak: energie koncentrační \rightarrow elektrická \rightarrow koncentrační. Takováto výměna iontů je možná i v roztocích bez membrán [8].

Uvažujme nejprve výměnu H^+ -iontu za kation M^+ . Je známo, že pohyblivost iontů je nepřímo závislá na jejich průměru v hydrátovaném stavu. Výjimkou

z tohoto pravidla je mezi kationty jediný H^+ -ion, existující sice ve vodných roztocích jako ion H_3O^+ , velikostí tedy odpovídající asi Na^+ -iontu, ale mnohem pohyblivější. Tato vysoká pohyblivost je vykládána možností pohybu samotného protonu od jedné molekuly vody k druhé (srov. na př. [12]), takže H^+ -ion s sebou nepřenáší podobný hydratační obal jako ostatní kationty.

Výmění-li se H^+ -ion za kation M^+ je s touto výměnou nutně spojen transport několika molekul vody vázané v hydratačním obalu kationu M^+ . Tato představa vede dále k závěru, že výměna H^+ -iontu za ion méně hydrátovaný, na příklad K^+ , je pravděpodobnější, než výměna za ion silně hydrátovaný, na příklad Na^+ nebo dokonce Li^+ .

Podobný závěr lze učinit pro výměnu Z'^- -iontu za některý z pasivních aniontů z prostředí, ovšem s tím rozdílem, že výsledné změny ve vodní bilanci systému budou jednak menší než při výměně kationtů, jednak budou mít eventuálně i opačné znaménko, proběhne-li výměna Z'^- -iontu za ion méně hydrátovaný. Lze-li uvažovat i výměnu OH^- -iontu za pasivní anion, pak ovšem by byly poměry obdobné jako u výměny H^+ -iontů.

Výměna H^+ a Z'^- -iontů za ionty dvojmocné bude uvažována níže.

Probíhá-li v membráně, oddělující dva různé roztoky, vedle normálního osmotického transportu vody ještě transport pod vlivem elektrických sil, tedy elektroosmosa, mluvíme o anomální osmose, na jejíž teorii pracovali hlavně Bartell [2] a Söllner [20]. Poněvadž některé níže uváděné závěry jsou v rozporu se závěry Söllnerovými, byla diskusi sporných bodů věnována zvláštní práce (Toman [22]). Výše zmíněný transport vody přes rozhraní fáze P/prostředí je nutno považovat za jeden případ anomální osmosy.

5. Různou strukturou různých úseků rozhraní plasma/prostředí je dána různost elektroosmotických tlaků tam působících; tlaky nejsou v rovnováze, a proto je nutno předpokládat obousměrné proudění vody přes rozhraní plasma/prostředí. Hydrostatický tlak je vyšší, než odpovídá koncentraci osmoticky působících partikulí ve vakuole.

Pro hodnotu elektroosmotického tlaku platí Perrinův vzorec

$$P = \frac{2D \cdot E \cdot \zeta}{\pi \cdot r^2}, \quad (7)$$

kde r je poloměr kapiláry (za kterou v hrubém přiblížení považujeme dutiny v prostorovém mřížoví fáze P), D je dielektrická konstanta, E potenciální rozdíl mezi konci kapiláry (který odpovídá elektrickému potenciálnímu rozdílu při rozhraní fáze P/prostředí), ζ je t. zv. elektrokinetický (neboli dzéta-) potenciál. (Pozn. Blíží o elektroosmotickém tlaku na př. Velíšek [23]). V našem případě můžeme očekávat jen přibližnou platnost tohoto vzorce, jež však pro naši kvalitativní úvahu je zcela postačitelá.

Na různých úsecích rozhraní budou jednak různé hodnoty E , jednak různé hodnoty r . Znaménko E bude při tom závislé na znaménku příslušného úseku prostorového mřížoví fáze P. Různost světlosti dutin v prostorovém mřížoví není dána jen samotnou variabilitou, nýbrž je odůvodněna i fyzikálně. Dva úseky permutoidního gelu o stejné hustotě svého prostorového mřížoví, avšak různé hustotě náboje na tomto prostorovém mřížoví nejsou totiž v rovnováze. Póry v prostorovém mřížoví o vyšší hustotě náboje na jejich „stěnách“ se musí roztahovat na úkor dutin o nižší hustotě náboje na jejich „stěnách“, čehož příčinou je t. zv. elektrostatický tlak úměrný čtverci náboje ([14] a jiné učebnice teoretické fyziky). Tento vztah je aplikovatelný i na poměry v roztocích, srov. na př. Helmholtz-Perrinovu teorii elektrokapilarity ([9, 17] i jinde). Za rovnovážného stavu mezi oběma úseky plasmatického gelu bude průměrná hustota při „stěnách“ dutin v jeho prostorovém mřížoví stejná. To však znamená různost efektivních poloměrů těchto prostůrků a vzhledem ke vzorci (7) ceteris paribus různost elektroosmotických tlaků.

O smyslu proudění v kapilární póru fáze P však nerozhoduje jen smysl elektroosmotického tlaku, nýbrž znaménko rozdílu mezi hydrostatickým tlakem uvnitř systému a elektroosmotickým tlakem plus osmotickým tlakem v určitém póru nebo určitých pórech stejných vlastností. Označme písmenem P součet pravidelného osmotického tlaku (O), pro který platí známá formule $O = RTc$, kde c je koncentrace osmoticky účinných částic, a elektroosmotického tlaku π , který je podle nahoře uvedeného závislý na hodnotě potenciálního rozdílu E , dzéta-potenciálu ζ a na poloměru kapilárního prostůrku r . Indexy 1, 2, 3... n pak označme hodnoty P a π , příslušející úsekům rozhraní, které mají stejné charakteristiky, tedy při kterých působí stejné elektroosmotické tlaky (hodnota O je ovšem konstantní). Bez indexů značíme hydrostatický tlak $P = O + \pi$. π je v tomto vzorci odchylka od ideálního chování osmotického systému buňka/prostředí. O znaménku π se přesvědčíme tímto postupem:

Za stavu pohybové rovnováhy musí být celková bilance vody v buňce vyrovnána. Uvážíme-li, že objemy tekutiny $v_1, v_2, v_3 \dots v_n$, které za stejnou dobu přejdou přes rozhraní fáze P/prostředí, musí být úměrné příslušným rozdílům tlaků ($P_1 - P$), ($P_2 - P$)... ($P_n - P$), můžeme psát:

$$\sum_{i=1}^{i=n} V_i = \sum_{i=1}^{i=n} k_i (P_i - P) = 0 \quad (8)$$

a z toho po dosazení a upravení

$$\pi = \frac{\sum_{i=1}^{i=n} k_i \pi_i}{\sum_{i=1}^{i=n} k_i} \quad (9)$$

Poněvadž za pohybové rovnováhy musí v uvažovaném systému za stejnou dobu přejít přes rozhraní fáze P/prostředí ekvivalentní množství H^+ i Z^- -iontů, při čemž hodnoty v v acidoidních úsecích jsou nutně vyšší vzhledem k výměně H^+ -iontu za hydrátované kationty (srov. věta 4); poněvadž dále konstanty $k_1, k_2 \dots k_n$ podle výše uvedeného musí být nutně kladné, musí být i π kladné. Poněvadž interpretujeme kladnou odchylku od ideálního osmotického chování buňky (míněno: plasmometricky stanovitelná osmotická hodnota dána jen koncentrací osmoticky účinných částic ve vakuole) jako důsledek tvorby *aktivního elektrolytu* v buňce, usoudíme, že ideálnímu chování se může blížit jen buňka, jejíž metabolismus je málo aktivní, kdežto nejvyšší odchylky od ideálního chování budou mít právě buňky intenzivně metabolisující.

Tento závěr je v plném souhlasu se zkušeností (srov. na př. [21], experimentální data uvedená v práci Alexejevově [1] nebo v monografii Kraftse, Curriera, Stockinga [15]).

6. Obousměrné proudění přes rozhraní plasma/prostředí nezůstává bez vlivu na strukturu elektrostatických polí při tomto rozhraní.

Vykonává-li elektroosmotický mechanismus při některém úseku rozhraní fáze P/prostředí práci přemáháním hydrostatického tlaku v systému (rozdíl $P_n - P$ kladný), je tím snižován mezifázový potenciální rozdíl. Na druhé straně při oněch úsecích, kde elektroosmotický tlak je přemáhán hydrostatickým tlakem, musí být nutným důsledkem vytlačování roztoku elektrolytu póry permutoidní fáze P vznik *proudového potenciálu* (srov. na př. Velíšek [23]), sčítajícího se s původním mezifázovým potenciálním rozdílem v onom úseku. Tyto změny v elektrických polích při rozhraní fáze P/prostředí mohou jen poněkud zbrzdit probíhající obousměrné proudění přes rozhraní. Nejen zvrát směru, ale již úplné zbrzdění proudění by znamenalo porušení principu zachování energie! (Pozn. Obšírnou práci o anomální osmose v systémech s nehomogenními membránami vydal Söllner [20].) V naší práci [22] bylo ukázáno, že sice v systémech s membránou o nestejných pórech nastane obousměrné proudění roztoku membránou, avšak právě opačným směrem, než se domnívá Söllner. Söllnerovy závěry i s chybou v nich obsaženou jsou uváděny i v pracích z poslední doby (Höber [13], Krafts, Currier, Stocking [15]). V této práci se přidržujeme ovšem opraveného názoru ve smyslu práce [22]).

7. Při oněch úsecích rozhraní, kterými je vytlačována tekutina z plasmy, působí „třídící mechanismus“ zadržující v buňce ionty rychle pohyblivé, kdežto ionty málo pohyblivé jsou z buňky odstraňovány, jsouce strhovány proudem tekutiny.

Tento závěr, uváděný již v práci [22] opakujeme na tomto místě pro úplnost přehledu. Jak již bylo výše uvedeno, důsledkem difuze elektrolytu ZH přes rozhraní fáze P/prostředí je vysunutí mezifázového potenciálního rozdílu

mimo hodnoty, odpovídající membránové rovnováze. Zvláště velké odchylky od těchto hodnot jsou v pórech prostornějších, poněvadž jimi (srov. věta 5) je vytlačován roztok z fáze P, takže v nich musíme předpokládat relativně vysoký spád elektrického potenciálu.

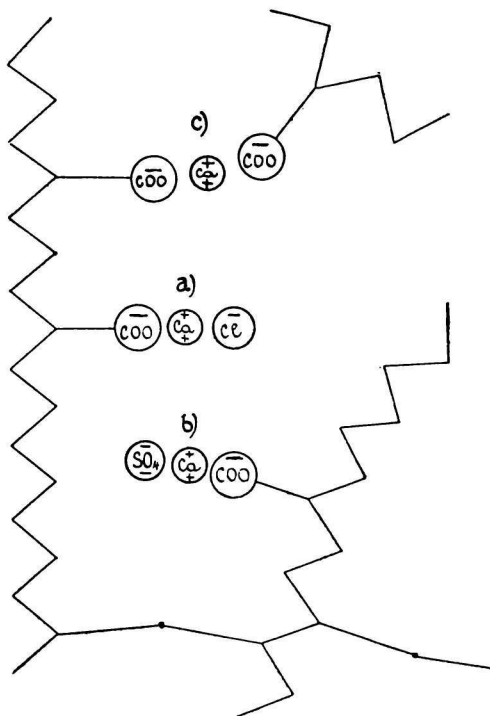
Uvažujeme kation M_1 s pohyblivostí u_1 a kation M_2 s pohyblivostí u_2 (při čemž $u_1 > u_2$). Oba kationty nechť jsou přítomny v prostorném póru, kterým je tekutina vytlačována směrem do prostředí. Pod vlivem elektrického pole o intenzitě E se budou kationty pohybovat směrem do „buňky“ rychlostmi $v_1 = E \cdot u_1 / F$, resp. $v_2 = E \cdot u_2 / F$. Je-li pak rychlost pohybu tekutiny v , může nastat případ, že $v_1 > v > v_2$, čili rychle pohyblivý kation M_1 se bude pohybovat směrem do prostoru V rychlostí $(v_1 - v)$, kdežto málo pohyblivý kation M_2 se bude pohybovat směrem opačným rychlostí $(v - v_2)$. Jde tedy o jakýsi třídící mechanismus; s nejvyšší pravděpodobností je třídící mechanismus v acidoidních úsecích (tedy třídící kationty) výkonnější než v úsecích basoidních, poněvadž vzhledem ke vzniku basoidních úseků konverzí je nutno předpokládat relativně menší poloměry jejich pórů a tedy menší četnost výskytu tak širokých pórů, aby v nich mohlo nastat proudění tekutiny směrem do prostředí. O vícemocných kationtech je zmínka níže. Schéma třídícího mechanismu je uvedeno v [22].

8. Dvojmocné kationty jsou buňkou přijímány přes jejich vysokou pohyblivost mnohem méně intenzivně než kationty jednomocné, což je možno odůvodnit jak menší pravděpodobností výměny za jednomocný H^+ -ion, tak jejich silnou adsorbovatelností vedoucí ke konverzi prostorového mřížoví plasmu. Podobně jako u jednomocných kationtů je intenzita jejich příjmu nepřímo závislá na poloměru hydrátovaného iontu.

Kdybychom uvažovali podobně jako ve větě 4 výměnu H^+ za dvojmocný kation M^{2+} , dospěli bychom nutně k závěru, že taková výměna vyžaduje výměnu dvou H^+ -iontů za jeden M^{2+} -ion, což ovšem je mnohem méně pravděpodobné než výměna dvou jednomocných iontů, uvažovaná ve větě 4. Tato výměna není však vyloučena, může probíhat a proběhne-li, pak častěji tehdy, jestliže ion M^{2+} je relativně málo hydrátovaný (tedy na př. Ca^{2+}), než jde-li o ion silně hydrátovaný (tedy na př. Mg^{2+}). Dalším faktorem, který ovlivňuje negativně intenzitu příjmu dvojmocných kationtů, je prostě již jejich silná adsorbovatelnost, takže relativně (vzhledem k jednomocným kationtům) málo M^{2+} -iontů je přítomno v dutinách prostorového mřížoví fáze P volných — jinými slovy: aktivita M^{2+} je v prostorovém mřížoví fáze P značně snížena. (Pozn. Totéž v ještě vystupňované formě musí platit pro kationty trojmocné, vyskytující se však jen v nepatrných koncentracích.)

8a. Stejně je menší pravděpodobnost výměny 2 Z' za dvojmocný anion, než pravděpodobnost výměny Z' za jednomocný anion.

Pravděpodobnost výměny 2 Z' za dvojmocný anion je dále snižována tím, že přítomnost dvojmocného aniontu ve zkonvertovaném úseku prostorového mřížoví plasmy ovlivňuje značně síly, poutající dvojmocné kationty při záporných nábojích prostorového mřížoví; tím si dvojmocné anionty vlastně samy sobě narušují transportní cestu z prostředí do buňky.



Obr. 3. Schéma poměrů ve zkonvertovaném úseku fáze P.

Konverse prostorového mřížoví fáze P a snížení jejího stupně přítomnosti dvojmocného aniontu je hrubě schematicky znázorněno na obr. 3a, b. Případ b je z elektrostatických důvodů méně pravděpodobný (Coulombův zákon), vyskytne-li se však takováto konfigurace, nebude stálá, původně zkonvertovaný úsek vnitřního povrchu gelovité fáze P se změní aspoň dočasně na široký pór třídící kationty, kterým bude dvojmocný anion sčítajícím se vlivem elektrostatického pole a proudění tekutiny „vyplaven“ do prostředí. Obdobné jevy známe z koloidní chemie; na příklad negativní koloidní částice vykazují v roztocích solí o stejném kationtu, ale různých aniontech poněkud odlišné chování, snadno kvalitativně vykladatelné „soutěží“ koloidní částice a anion-

tů o kation. Anionty dvoj- a vícemocné, relativně málo hydrátované nejvíce snižují specifický účinek kationtu [17].

Souhrn vět 1—8

Ve větách 1—8 byla podána teorie aktivního příjmu iontů, tak jak ji lze vybudovat na základě dosavadních znalostí, doplněných nově v této práci dvěma vztahy na sobě nezávislymi: vliv dvoj- a vícemocných kationtů na náboj plasmatického prostorového mřížoví, což je nový (a celkem přirozený) výklad *mosaikové struktury plasmy*; dále pak závislost elektroosmotického proudění na velikosti pórů v plasmě — nestejnost elektroosmotických tlaků vede k dvojsměrnému proudění tekutiny v plasmě. Třetí vztah, uplatňující se v aktivním příjmu iontů, je třídící efekt, který je nutným důsledkem obousměrného proudění. Třídící efekt vykládá zcela uspokojivě značné rozdíly mezi intenzitou akumulace málo pohyblivých (na př. Na⁺) a rychle pohyblivých kationtů (na př. K⁺). Poměr akumulace těchto iontů, jak je vykládána třídícím efektem, teoreticky není omezen, takže je tím dána i možnost vzniku negativních koncentračních spádů mezi buňkou a prostředím.

Poněvadž v dalších větách tohoto oddílu práce vypracujeme přehled energetických přeměn zapojených do mechanismu aktivního příjmu iontů, tak jak je popsán ve větách 1—8, a zmíníme se o aplikaci zmíněných závěrů na systémy komplikovanější, složené z více buněk, je nyní na místě stručně shrnout body 1—8.

Heterotrofní buňka v prostředí obsahujícím zdroj energie (na př. uhlohydrát), kyslík a směs minerálních solí (fysiologicky vybalancovanou, tedy obsahující na př. jednomocné i dvojmocné kationty atd.) má tendenci dospět do stavu pohybové rovnováhy, za které intenzita příjmu zdroje chemické energie i intenzita difuze produktů metabolismu (mezi kterými nás zvláště zajímají H₂CO₃ a slabé organické kyseliny) z buňky do prostředí je konstantní, na čase nezávislá. — Plasma má charakter acidoidního gelu. Kdyby nebylo difuze produktů metabolismu, ustavila by se v systému prostředí/plasma/vakuola membránová rovnováha, pro kterou by platily zákonitosti výměny iontů, resp. iontových rovnováh na měničích. V plasmatickém gelu by byly nahromaděny více kationty dvojmocné, než jednomocné; přítomnost dvojmocných kationtů by měla za následek změnu náboje — konversi příslušných úseků prostorového mřížoví plasmatického gelu; tím by byla dána též přítomnost určitého additivního množství aniontů k onomu množství, které podle zákonitostí Donnanovy rovnováhy by bylo přítomno v acidoidních úsecích plasmy. Koncentrace iontů v celé hmotě plasmy by byly jakýmsi obrazem složení roztoku, ovšem obrazem skresleným (celkem dobře známými [3]) zákonitostmi iontových rov-

nováh. Maximální koncentrační spád produktů metabolismu je lokalizován při rozhraní plasma/prostředí (inkl. buněčná blána). Pokud produkty metabolismu difundují přes toto rozhraní jako ionty, pak mohou difundovat odděleně selektivně permeabilní úseky plasmatického *mosaikového* povrchu, a to jen tak, že se vyměňují za ionty *pasivních* elektrolytů z prostředí. Poněvadž ionty *aktivního elektrolytu* (některé slabé kyseliny) neustále v buňce vznikají, musí jejich difuze z buňky, podmíněná výměnou za pasivní elektrolyty, mít za následek neustálé hromadění iontů pasivních elektrolytů v plasmě. Poněvadž však mezi plasmou a vakuolou jsou podmínky pro ustavení se právě Donnanovy rovnováhy (není zde narušování rovnováhy difusí aktivního elektrolytu), budou i ve vakuole nahromaděny ionty. Složení roztoku ve vakuole bude opět obrazem složení roztoku, avšak obrazem ještě dále skresleným kvalitativně novými vztahy, objevivšími se následkem již zmíněného koncentračního mechanismu při rozhraní plasma/prostředí: Nahromadění kationtů rychle pohyblivých bude mnohem větší následkem třídícího efektu; totéž méně zřetelně vyjádřené bude i u aniontů. Nahromadění dvojmocných kationtů bude relativně menší než nahromadění kationtů jednomocných. Stejně budou relativně intenzivněji hromaděny jednomocné anionty. Transport a třídění hromaděných iontů jsou podle výše uváděných vět 1—8 neoddělitelně spjaty s transportem vody. Obousměrné proudění vody v pórech plasmy, kterým lze vykládat jinak nevysvětlitelné rozdíly v hromadění příbuzných iontů (na př. $\text{Na}^+ - \text{K}^+$) je nutným důsledkem toho, že tekutina ve vakuole je pod tlakem vyšším, než odpovídá normálnímu osmotickému tlaku. Přirozený výklad pro tento *extratlak* je elektroosmosa, za jejíž zvláštní případ lze považovat příjem hydrátovaných iontů za vydávaný H^+ -ion, schopný pohybu bez svého hydratačního obalu.

Tento částečný souhrn ukazuje, že výše podaná teorie přijatelně zodpovídá otázky 1—3, zmíněné v úvodu této práce (str. 295). Co se týká tamtéž uvedené otázky 4, totiž komplexu problémů, známých pod termínem antagonismus iontů, ukážeme v další větě na několika příkladech, jak lze aplikovat výše uvedené závěry na parciální otázky tohoto problému.

9a. Intensita příjmu kteréhokoliv kationtu je přímo závislá na jeho koncentraci v prostředí a nepřímo závislá na koncentraci kteréhokoliv jiného kationtu v prostředí.

Tento obecný závěr, ať se zdá na prvý pohled jakkoliv odvážný, plyne zcela přirozeně z věty 4 a je vlastně již nevysloveně zahrnut v souhrnu vět 1—8. Uvažujeme-li kterýkoliv úsek mosaiky, při němž probíhá výměna iontů aktivního elektrolytu za ionty elektrolytů pasivních, musíme zcela přirozeně usoudit, že pravděpodobnost výměny iontu aktivního elektrolytu za kterýkoliv ion bude stoupat s koncentrací tohoto iontu v prostředí; poněvadž toto musí platit

pro všechny ionty, je samozřejmé, že zvyšováním koncentrace iontu jiného nebo iontů jiných za konstantní koncentrace určitého iontu bude příjem tohoto iontu negativně ovlivňován. Na příklad: Živný roztok obsahující toxickou koncentraci Cu^{++} bude tím jedovatější, čím bude nižší koncentrace kationtů ostatních, kdežto jestliže totéž množství Cu^{++} bude v živném roztoku, obsahujícím dosti Ca^{++} pak Ca^{++} -ionty, jaksi „soupeřící“ s Cu^{++} -ionty o záporné náboje na prostorovém mřížoví plasmy, způsobí relativně menší intenzitu příjmu toxických Cu^{++} -iontů. Vzhledem k tomu však, že Cu^{++} -ion je mnohem silněji vázán v silových polích acidoidního gelu, než Ca^{++} , teprve značný přebytek Ca^{++} může zřetelně odjedovatět toxickou koncentrací Cu^{++} . Poněvadž v případě živných roztoků jde téměř vždy o velmi zředěné roztoky, ze kterých jsou dvojmocné ionty permutoidními substancemi přijímány, možno říci, selektivně, nelze očekávat značnějšího antagonistického působení jednomocného kationtu třeba v mnohonásobném přebytku. Ojedinelé, dosud nevysvětlené odchylky od těchto pravidel jsou známy.

9b) Zvláště vyhraněný typ vzájemného ovlivňování se kationtů je v případě kationtů jednomocných a dvojmocných. Vedle jednoduchého typu antagonismu zmíněného v předchozí větě uplatňuje se ještě nepřímý antagonismus vyplývající ze schopnosti dvojmocného kationtu konvertovat prostorové mřížoví plasmy. Buňka přitom vykazuje chování, které odpovídá Le Chatelier-Braunovu principu: má tendenci vyrovnávat změny v prostředí tak, aby příslušné změny ve složení a funkci plasmatických struktur byly minimální.

Kdybychom uvažovali modelový systém v prostředí obsahujícím jen soli jednomocných kationtů, dospěli bychom vzhledem k větě 3 (konverse) a vzhledem k větě 5 (elektroosmotický tlak) k závěru, že dutiny prostorového mřížoví fáze P by musily mít značnější rozměry než za přítomnosti jen solí s dvojmocnými kationty v prostředí. Dvojmocné kationty mohou kompenzovat svými dvěma kladnými náboji záporné náboje dvou blízkých lineárních koloidních částic, tvořících prostorové mřížoví fáze P. Tento případ, který nutně nastává vedle vazby dvojmocného kationtu na jeden záporný náboj prostorového mřížoví (obr. 3c) vede k zúžení dutin fáze P, tedy k odbotnání. Oba extrémy jsou neslučitelné s normální strukturou a funkcí plasmy: v jednom případě nabotnání plasmy, v druhém odbotnání až vysrážení plasmy. Tyto úvahy vedou dále na jeden příklad chování se buňky podle Le Chatelier-Braunova principu: Zvýšíme-li v prostředí koncentraci M^{++} na úkor M'^{+} , má tato změna podle věty 9a nutně za následek zvýšení intenzity příjmu M^{++} , zatím co intenzita příjmu M'^{+} je snížena; poněvadž však při výměně Z' -iontu za některý anion z prostředí při výměně vznikající elektrické pole působí i na dvojmocný kation, vázaný elektrostaticky na záporný náboj na prostorovém mřížoví fáze P, může nastat vedle výměny i případ, že tento dvojmocný kation bude stržen zároveň s di-

fundujícím iontem Z' Je tedy dána určitá pravděpodobnost přesunu tohoto dvojmocného kationtu směrem ze systému; je-li tento přesun pravděpodobný, pak skutečně také nastává a je tím četnější, čím je více M' ve fázi P; výsledek je tentýž, jako by se buňka „bránila“ změnám vnucovaným jí změnami prostředí.

9c) Vedle antagonismu kationtů musí zcela obdobně existovat antagonismus aniontů, daný „soutěží“ aniontů při basoidních (zkonvertovaných) úsecích rozhraní buňka/prostředí.

Na anionty lze bez dalšího přenést úvahu z věty 9a.

9d) Podobně jako je mezi ionty stejného znaménka konkurence o příslušná místa mosaikového rozhraní buňka/prostředí, tedy vztah, který nazýváme běžně antagonismem iontů, je mezi ionty se znaménky opačnými vztah, který se dá charakterisovat jako synergismus iontů; příjem iontu jednoho znaménka je podporován přítomností iontu opačného znaménka.

Odůvodnění pro tuto větu je již nezdůrazněně zahrnuto ve větách předchozích. Proto pro úsporu místa byly již zmiňované vztahy mezi ionty (a další předpokládané) sestaveny do přehledné tabulky. V tabulce je v příslušných

Mg^{++}	← a								
K^{\cdot}	← a	← a							
Na^{\cdot}	← a	← a	← a						
H^{\cdot}	a ↓	a ↓	a ↓	a ↓					
SO_4''	s	s	(s)	(s)	← a				
NO_3'	← s	← s	(s)	(s)	← a	← a			
H_2PO_4'	← s	← s	(s)	(s)	← a	← a	(a)		
HPO_4''	← s	← s	(s)	(s)	← a	← a	(a)	(a) ↓ ?	
Cl'	← s	← s	(s)	(s)	← a	← a	(a)	(a) ← a	
	Ca^{++}	Mg^{++}	K^{\cdot}	Na^{\cdot}	H^{\cdot}	SO_4''	NO_3'	H_2PO_4'	HPO_4''

rubrikách písmenkem *a* označen antagonismus, písmenkem *s* synergismus; šipkou je označeno, který z iontů příslušného páru je co do svého antagonistického působení účinnější; šipka směřuje pak k druhému iontu. Velmi zřetelné vzájemné působení (dané rozdílností valence) je označeno dvěma šipkami. V případech, kde není vztah jasný nebo se nedá očekávat, že by se mohl zřetelně projevit, je příslušné *a* či *s* v závorce. K tabulce na obr. 4 je nutno ještě poznamenat k jednotlivým párům iontů:

Ca^{2+} — Mg^{2+} : prvý slaběji hydrátován, odůvodnění ve větě 4, 9a.

Mg^{2+} — K^+ Na^+ Ca^{2+} — K^+ , Na^+ vliv valence, zřetelný zvláště ve velmi zředěných roztocích, srov. větu 4, 9a.

H^+ — Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ Na^+ , ačkoliv je H^+ -ion jednomocný má zvláštní postavení v řadě kationtů, sestavených co do *adsorbovatelnosti*, resp. *volné energie výměny*. Jestliže jde o permutoidní substanci typu slabého acidoidu, pak se H^+ -ion váže ze všech iontů nejpevněji tak, že ruší disociaci acidoidních funkčních skupin měničů. V našem případě nadto působí snížením koncentračního spádu aktivního elektrolytu.

SO_4^{2-} — Ca^{2+} , Mg^{2+} : naadsorbované dvojmocné kationty na jedné straně jsou podle věty 4, 8 transportní cestou pro dvojmocné anionty, na druhé straně však vlivem dvojmocného aniontu může být dvojmocný kationt uvolněn ze své elektrostatické vazby k zápornému náboji prostorového mřížoví a tím dán jaksi „k dispozici“ transportnímu mechanismu.

Ca^{2+} , Mg^{2+} — NO_3^- , H_2PO_4^- , Cl^- : plyne z věty čtvrté.

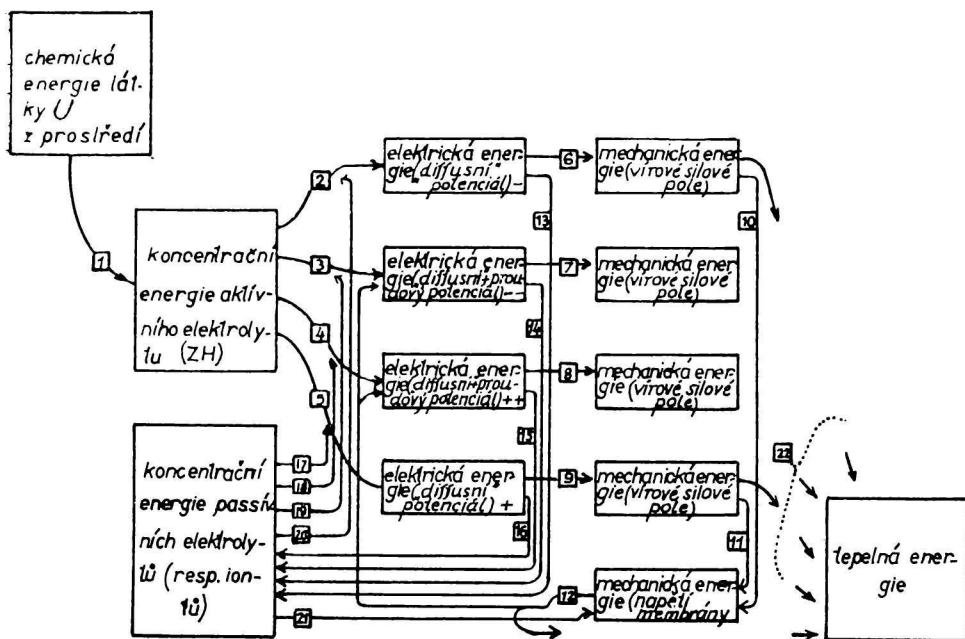
Vzájemné působení dvojmocných aniontů by nutně musilo být antagonismem (HPO_4^{2-} — SO_4^{2-}); tento případ je však pravděpodobně vzácný, vzhledem k pH kolem heterotrofní buňky a vzhledem k acidoidní povaze buněčné blány je nutno uvažovat, že kyselina fosforečná se k rozhraní dostává prakticky jen jako H_2PO_4^- -ion. Působení dvojmocných aniontů a jednomocných aniontů je vzhledem k větě 4 antagonismem s převažujícím účinkem dvojmocného aniontu. Vzájemné působení jednomocných aniontů lze snad považovat za méně důležitý případ antagonismu. Působení H^+ -ionu na intenzitu příjmu všech aniontů je dáno jako u vlivu na příjem kationtů potlačením disociace funkčních skupin permutoidního plasmatického gelu. Teoreticky se dá předpokládat synergismus mezi jednomocnými anionty a kationty, jeho důležitost je však jen sekundární — anion je v systému acidoid kationty („Gegenionen“) jen vedlejším faktorem („Nebenion!“). Tím, že dvojmocné anionty narušují konversi, lze odůvodnit synergismus mezi nimi a jednomocnými kationty.

Problém antagonismu iontů je příliš rozsáhlý, než aby se dal zevrubně probrat v krátkém úseku článku. Přesto však co dosud bylo řešeno, ukazuje, že přec jen lze najít v teorii iontové výměny určité vodítko při studiu tohoto komplikovaného problému. Nově definovaný *synergismus* iontů tím spíše nemůže být v tomto článku zpracován důkladněji. Přesto však již ve zde uvedené předběžné formulaci může poskytnout přijatelné vysvětlení některých zákonitostí výživy rostlin, jako na př. t. zv. „career effect“ Ca^{2+} a Mg^{2+} ; vnesení vápenatého nebo hořečnatého hnojiva do půdy má za následek zvýšený příjem kyseliny fosforečné, aniž by se však její koncentrace v půdních výluzích zvýšila (spíše se sníží); zcela přirozený výklad by pro to byl synergismus mezi M^{2+} a H_2PO_4^- .

10. Poněvadž aktivní příjem iontů je neoddělitelně spjat s transportem vody, je intenzita transportu vody podobně jako intenzita transportu iontů přímo závislá na intenzitě difuze aktivního elektrolytu, a tedy na intenzitě metabolismu buňky. Vedle toho však je závislá i na kvalitě a kvantitě iontů v systému přítomných a pro aktivní příjem jsoucí k dispozici.

Prvá část věty 11 celkem samozřejmě vyplývá z věty 4 (výměna málo hydrátovaného H^+ -iontu za pasivní kation z prostředí, její intenzita je ovšem úměrná intenzitě difuze aktivního elektrolytu a intenzitě metabolismu).

Pro zatím sledovaný případ jednotlivé buňky nemá otázka transportu vody tak zásadní význam, jako u složitějších systémů, o kterých bude zmínka níže. Přesto však i pro jednotlivou buňku můžeme usoudit se značnou mírou oprávněnosti, že celkový pohyb vody při dvojsměrném proudění v plasmě bude podobně jako i s ním související aktivní transport iontů menší, jestliže roztok bude koncentrovanější; příčinu můžeme spatřovat v částečném vybití acidoidních koloidních partikulí, tvořících prostorové mřížoví plasmy, podobně jako se částečně nebo úplně vybijí kterýkoliv koloid v koncentrovaném roztoku uni-uni valentního elektrolytu; tento faktor se ještě násobí faktorem druhým, totiž snížením hodnoty difusního potenciálu, který je hnací silou elektroosmo-



Obr. 4. Celkové schéma řetězce energetických přeměn zahrnutých v mechanismu aktivního transportu iontů a vody.

tického proudění v plasmě. V souvislosti s tím buňka v koncentrovanějším roz-
toku nahromadí relativně méně iontů (menší poměr koncentrací mezi pro-
středím a roztokem ve vakuole; i selektivita hromadění bude menší pro
sníženou působnost třídícího efektu).

Snad ještě dosti bezpečně můžeme uzavírat, že v systému, kde budou rela-
tivně více zastoupeny dvojmocné kationty, bude vzhledem k odbočování plas-
my a s tím souvisejícímu zmenšení pórů v plasmě omezen transport vody proti
systému, obsahujícímu více uni-univalentních elektrolytů. Bude-li se značněji
uplatňovat efekt uvažovaný ve větě 8 (dvojmocný anion bude sám sobě
narušovat transportní cestu — zkonvertovaný úsek mosaiky), lze předpoklá-
dat, že přítomnost většího množství dvojmocných aniontů bude narušovat
účinek dvojmocných kationtů (odbočování).

*11. Popisované děje je možno charakterisovat po energetické stránce jako kompli-
kovaný řetěz energetických přeměn, jehož některé úseky jsou „slepými uličkami“,
jiné uzavřenými okruhy. Mezi energetickými přeměnami v něm zahrnutými jsou
zvláště důležité páry reciprokových fyzikálních jevů. Tento řetěz je schematicky
znázorněn na obr. 4.*

V grafickém přehledu na obr. 4 jsou očíslovanými šipkami označeny jednotli-
vé energetické přeměny v předchozích větách zmíněné. Schéma je sice na prvý
pohled komplikované a málo přehledné, přesto však nutně přehlednější než
slovní výklad; spolu se slovním výkladem dá pak jasný obraz o vzájemných
souvislostech mezi jednotlivými pochody zapojenými do mechanismu aktivní-
ho příjmu iontů, což je vlastním prvním účelem práce.

V dalších vysvětlivkách ke schématu jsou u čísel jednotlivých šipek uvedena
pořadová čísla vět, ve kterých se jedná o dotyčném pochodu:

1: Do systému difunduje organická látka U (na př. uhlohydrát) s vysokým
obsahem energie; část této energie se v systému znovu objevuje jako koncen-
trační energie organické kyseliny ZH, produktu oxydace U (věta 1, 2, souhrn
1—8).

2, 3, 4, 5: difuze ZH, resp. Z' a H⁻-iontů musí mít za následek vznik t. zv.
difusního potenciálu, jehož znaménko je závislé na znaménku náboje příslušné-
ho úseku mosaiky (4).

2, 6: značí děje v acidoidním úseku mosaiky s málo prostornými dutinami;
v dutinách jsou podmínky pro pozitivní anomální osmosu; na tekutinu v duti-
nách působí síla přemáhající hydrostatický tlak v buňce (5).

3, 7: značí děje v acidoidním úseku s prostornými dutinami.

5, 8: značí děje možné v basoidním úseku s velmi prostornými dutinami.

4, 9: konečně značí děje probíhající v basoidním úseku s málo prostornými
dutinami.

6, 7, 8, 9: překládáním se difusního potenciálního rozdílu přes elektrická

silová pole prostorového mřížové plasy vznikají silová pole, podmínky pro elektroosmosu (4). Ovšem jen v dutinách málo prostorných se bude pohybovat tekutina pod vlivem elektroosmotického tlaku směrem do vakuoly, a tak zvyšovat ve vakuole hydrostatický tlak a ovšem napětí buněčné blány (šipky 10, 11) (věta 5). V kapilárních prostůrcích větších rozměrů bude naopak (4) hydrostatický tlak přemáhat tlak elektroosmotický — který se tedy neuplatní — bude vytlačovat vodu ze systému a dávat tak vzniknout proudovému potenciálnímu rozdílu (6), sčítajícímu se s původním elektrickým potenciálním rozdílem v příslušných úsecích (šipka 12).

13, 14, 15, 16: ionty přítomné v pórech vnější vrstvy plasy budou transportovány vlivem potenciálních rozdílů daných přesuny H^+ a Z^- iontů (4) směrem z prostředí.

17, 18, 19, 20: přítomností nahromaděných elektrolytů v systému je snižován potenciální rozdíl vznikající při difuzi aktivního elektrolytu. Na jevy 13—16 lze se dívat jako na zvláštní případ koncentrační polarisace.

21: zvětšení napětí membrány je nutným důsledkem zvýšení koncentrace pasivních elektrolytů nahromaděných v systému.

22: při ireversibilních změnách v systému je ovšem produkována degradovaná tepelná energie.

Ke schématu na obr. 4 je nutno ještě podotknout, že nebyly zakresleny všechny známé energetické přeměny, nýbrž jen ty, o kterých byla zmínka, nebo které bezprostředně a samozřejmě plynou z výše uvedených vět.

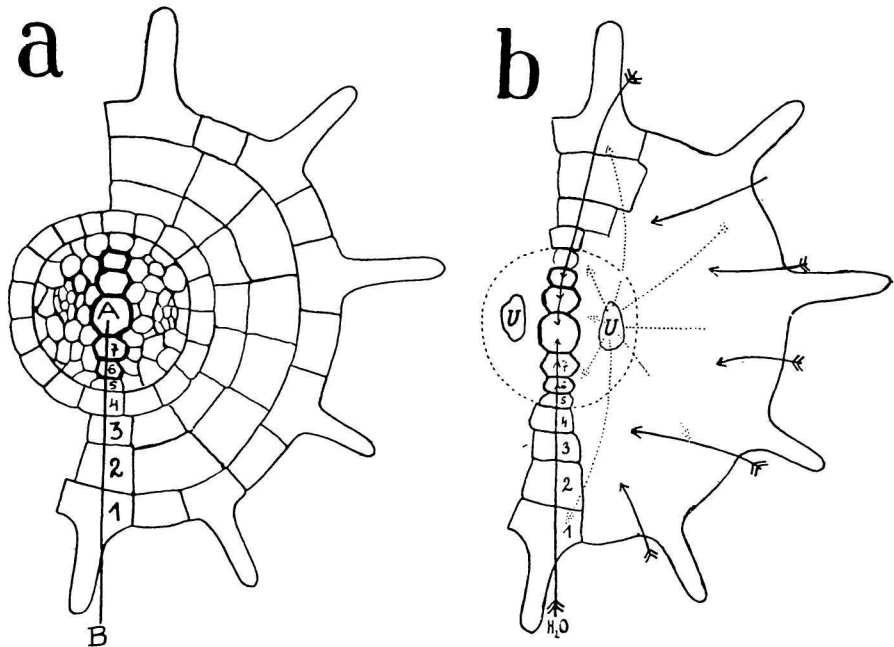
Ve větách 1—11 byla uvažována jediná buňka nebo *modelová buňka*. Na takovémto jednoduchém systému bylo možné vypracovat teorii aktivního příjmu iontů, jak se jeví ve spojitosti s transportem vody. V dalších větách bude učiněna stručná zmínka o několika komplikovanějších systémech.

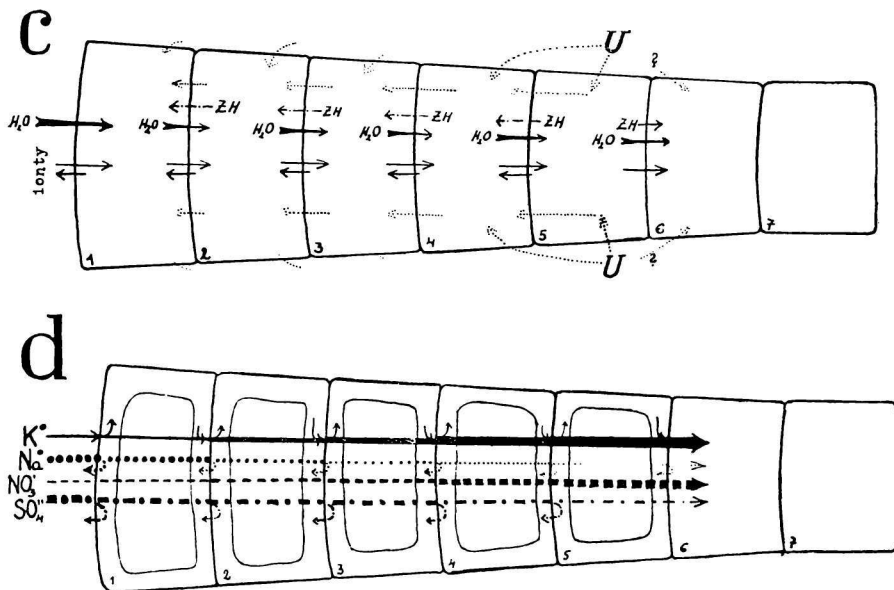
12. Buňka v heterogenním prostředí jeví kvantitativně odlišné chování co do aktivního příjmu iontů a vody při úsecích rozhraní hraničících s prostředím různého složení; i když celková bilance iontů a vody je vyrovnaná, může buňka jedním úsekem vodu a ionty přijímat a jiným úsekem vodu a ionty aktivně vytlačovat.

Jak již bylo výše (věta 10) uvedeno, závisí intenzita příjmu iontů i intenzita příjmu vody na intenzitě metabolismu buňky a na kvalitativním i kvantitativním složení prostředí. Jestliže prostředí buňky není homogenní, je intenzita příjmu iontů i intenzita příjmu vody různá na různých místech rozhraní. Jednoduchý případ toho druhu byl již publikován [6], totiž teoretická úvaha o transportu vody přes buňku hraničící polovinou povrchu s jedním prostředím a druhou polovinou s prostředím složení odlišného. V takovém případě buňka obecně působí jako „pumpa“ transportující vodu (s rozpuštěnými látkami) z jednoho prostředí do druhého. Pro směr transportu vody je rozhodující

intensita metabolismu buňky a s ní související elektroosmotický tlak při příslušném rozhraní. Voda je aktivně vytlačována do onoho prostředí, které hraničí s úsekem povrchu buňky nižší hodnoty elektroosmotických tlaků, což může být dáno nižší intenzitou difuze aktivního elektrolytu nebo i na př. vyšší koncentrací solí v tomto prostředí.

13. Buňky obklopující určitou buňku v rostlinném pletivu lze považovat za její „prostředí“ Jestliže rostlinné pletivo je v nehomogenním prostředí (na příklad jednostranný přísun uhlohydrátu do heterotrofního pletiva), pak vzhledem k nutné závislosti metabolismu, bilance vody a minerálních látek na složení prostředí, jsou v nehomogenním prostředí nejen buňky okrajové, ale i vnitřní buňky pletiva, poněvadž hraničí s buňkami různě umístěnými v koncentračním spádu uhlohydrátu — zdroje energie — i koncentračním spádu produktů metabolismu. Uvažujeme-li systém buněk, odpovídající uspořádáním asi stavbě jednoduše uspořádaného kořenu jevnosnubné rostliny, dospějeme k závěru, že takový systém buněk bude jako celek transportovat vodu (i s rozpuštěnými solemi) směrem do středu systému (srov. obr. 5), při čemž roztok bude v souvislosti s metabolismem buněk koncentrován, a to selektivně (různé ionty budou koncentrovány různou měrou), takže složení tekutiny vytlačované do středu systému bude ještě dále skresleným obrazem složení prostředí, než tomu bylo v jednoduchém případě sledovaném ve větvích 1—11. Vedle zmiňovaného transportu anosmotického je voda transportována ovšem osmoticky.





Obr. 5. Schéma průřezu kořenem rostliny (a) se zakresleným směrem spádu uhlohydrátů, difundujícího z floemu, a zakresleným směrem transportu vody (b). Tytéž koncentrační spády v radiální řadě buněk (c) a jejich důsledek, totiž částečně selektivní transport a akumulace iontů v této řadě buněk jsou zakresleny ve schématech (c, d). Tloušťka šipek ve schématu (d) značí přibližně kvantitu transportovaného iontu.

Na obr. 5a je naznačeno schéma průřezu kořenem rostliny; vrstva 1 je rhizodermis, jejíž některé buňky jsou vyvinuty v kořenové vlášení, vrstvy buněk 2,3 jsou korové vrstvy, vrstva 4 je endodermis, obklopující cévní svazek složený z pěti cév a dvou skupin lýkových buněk; dřevo a lýko je odděleno a obklopeno parenchymatickými buňkami. Je nutno předpokládat, že v kořenu se vyvine koncentrační spád uhlohydrátů (U), poněvadž je do kořene dodáván dvěma skupinami lýkových buněk (sítkovic). Minimální koncentrace bude ve vrstvě 1. Podobně bude v kořenu koncentrační spád produktů metabolismu, z nichž nás zvláště zajímají slabé organické kyseliny. Minimální koncentrace nutně bude při rozhraní buněk rhizodermis a prostředí (živným nebo půdním roztokem). Na obr. 5b je zhruba naznačen směr difuze (nebo snad aktivního transportu?) látky U . Na obr. 5c je schematicky naznačena řada buněk, která na obr. 5a byla označena číslicemi 1—7. Koncentrační spád látky U i aktivního elektrolytu má stejný směr.

Při rozhraní prostředí/buňka 1 (srov. obr. 5c) jsou podmínky celkem tytéž, jaké byly v systému sledovaném v prvých větvích. Proto můžeme závěry z těchto vět přímo aplikovat na toto rozhraní. Při rozhraní buňky kořenového

vlášení nebo i jediné buňky rhizodermis a prostředí účinkuje elektroosmotický mechanismus, který transportuje do buňky vodu proti hydrostatickému tlaku a ionty proti jejich koncentračnímu spádu; transport iontů je selektivní, relativně lépe jsou transportovány ionty málo hydrátované a jednomocné.

Kdyby na místě buňky 2 bylo takové prostředí a tak omezené, že by se nemohl vytvořit trvalý koncentrační spád aktivního elektrolytu, nemohl by zde účinkovat elektroosmotický mechanismus. Buňka 1 by do takového prostoru vyloučila roztok stejného složení, jako je roztok ve vakuole. V našem komplikovanějším systému je situace obdobná; můžeme si děje na rozhraní buněk 1 a 2 pomocně představit tak, že buňka 1 skutečně nemůže vylučovat aktivní elektrolyt do (velmi tenké) vrstvy roztoku mezi oběma buňkami v jejich buněčných blanách. S tímto roztokem musí být buňka 1 v rovnováze; buňka 2 pak svým elektroosmotickým mechanismem čerpá ionty a vodu z tohoto roztoku — tedy jako by byla v prostředí složení totožného se složením roztoku ve vakuole buňky 1. Do tohoto roztoku buňka ovšem vylučuje svým třídícím mechanismem ionty málo pohyblivé a pravděpodobně i přebytné dvojmocné. Buňka 2 vzhledem k tomu, že sousedí s koncentrovanějším roztokem (exkret buňky 1), vytvoří další skok koncentrace minerálních solí ve vakuolách řady buněk 1—5. Co platilo pro buněčná rozhraní 1/2, musí ovšem platit pro rozhraní 2/3, 3/4. Poněvadž buňka 6 je céva, tedy mrtvá trubice, je nutno pro rozhraní 5/6 uvažovat, že do cévy 6 bude vytlačována z buňky 5 tekutina složení aspoň přibližně odpovídajícího složení buněčné šťávy buňky 5. — Důsledek opětovaného aktivního příjmu a opětovaného třídění je graficky znázorněn na obr. 5d. V řadě buněk 1—5 celková koncentrace solí stoupá, při čemž však se poměrné zastoupení iontů mění v prospěch iontů jednomocných a málo hydrátovaných. V grafu je pro přehlednost zakresleno jen několik příkladů běžných iontů minerálních živin.

Tlak v cévě 6 může mít ovšem jak pozitivní hodnoty (pokud totiž rostlina svými nadzemními částmi neodssává dostatečně intenzivně kořeny dodávaný roztok solí), tak hodnoty negativní (když vysokou transpirací je způsobován vodní deficit v listech). Při těchto negativních tlacích v cévách se ovšem počítá toto ssání a *kořenový tlak*, daný podle výše uvedeného *anomálně-osmotickými jevy*, jež jsou důsledkem metabolismu kořinek.

III. Závěr

Předložená teorie aktivního příjmu iontů v jeho souvislosti s vodním hospodářstvím rostlinné buňky, resp. pletiva podává úplnější výklad známých zákonitostí aktivního příjmu iontů rostlinnou buňkou. Poněvadž teorie zahrnuje souvislosti mezi intenzitou metabolismu buňky (představovaného

v předchozích úvahách produkci kyseliny ZH, oxidačního produktu látky energií bohaté — U), intenzitou a selektivitou aktivního příjmu iontů, vzájemné vztahy mezi ionty, známé jednak jako *antagonismus iontů*, jednak nově definované jako *synergismus iontů*, i souvislosti s vodním hospodářstvím buňky, lze ji považovat za jeden z prvních kroků na cestě k hlubšímu pochopení vztahů mezi minerální výživou rostliny a jejím vodním režimem, jak byla udána Alexejevem [1]. Přestože doplněná a širěji založená teorie již lépe odpovídá známým experimentálním datům o minerální výživě a vodnímu režimu buňky a je aplikovatelná, jak bylo ukázáno, i na systémy buněk, bude nutno ještě dále ji doplňovat, aby odpovídala i vztahům specifickým pro buňky autotrofní a i poměrům v celých rostlinných orgánech, tedy systémech tak složitých, že v mechanismu transportu živin v nich lze očekávat s nejvyšší pravděpodobností další, kvalitativně nové vztahy. Práce je autorem míněna a používána jako teoretický podklad pro další práce již praktičtějšího rázu, o kterých bude po jejich skončení podána zpráva.

Autor považuje za svou povinnost na tomto místě poděkovat všem, kteří mu byli nápomocni při práci na problému radou, diskusí či kritikou, zvláště svému učiteli, prof. dr. S. P r á t o v i, členu korespondentu ČSAV, přednostovi Ústavu pro fyziologii rostlin Karlovy university v Praze.

Souhrn

1. Byla vybudována doplněná teorie aktivního příjmu iontů rostlinnou buňkou v jeho souvislosti s vodním hospodářstvím buňky. Použitý pracovní postup byl sled dedukcí ze základního předpokladu nepochybné platnosti (existence nerovnovážného stavu mezi buňkou a prostředím) a jejich srovnávání se známými experimentálními daty; tyto dedukce učiněné pro modelový systém co nejjednodušší, ale přitom dostatečně komplikovaný, aby mohl vykazovat chování srovnatelné s postupně rozšiřovaným okruhem známých experimentálních dat o aktivním příjmu iontů a vodním režimu rostlin, vedly k relativně snadnějšímu ozřejnění vzájemných souvislostí mezi ději, zahrnutými v mechanismu transportu vody a iontů.

2. Nová teorie přebírá od dosavadních teorií koncept mosaikové membrány, jejímiž úseky o různém náboji se „vyměňují“ ionty *aktivního elektrolytu* — produktu metabolismu buňky — za ionty *pasivních elektrolytů* z prostředí. Vznik mosaikové struktury plasmy je však nově vykládán jako částečná konverse acidoidního plasmatického gelu dvojmocnými kationty.

3. Bylo ukázáno, že největší spád produktů metabolismu difundujících z buňky musí být při rozhraní plasma/prostředí (inkl. buněčná blána), kdežto při rozhraní plasma/vakuola se poměry blíží skutečné membránové rovnováze.

Mechanismus transportující ionty je lokalizován převážně jen na prvním z těchto rozhraní.

4. Difuze aktivního elektrolytu a výměna za ionty přítomné v prostředí je neoddělitelně spjata s transportem vody, který lze považovat za elektroosmotický nebo za *anomálně* osmotický, poněvadž elektroosmotické proudění je působeno difusním potenciálem a nikoliv cizí elektromotorickou silou.

5. Různost elektroosmotických tlaků při různých úsecích rozhraní plasma/prostředí je dána růzností elektrických potenciálních spádů při těchto úsecích a zároveň různými rozměry dutin v prostorovém mřížoví plasmatického gelu. Různost rozměrů dutin je odůvodnitelná vedle prosté variability elektrostaticky jako důsledek rozdílnosti v hustotě nábojů prostorového mřížoví plasmu.

6. Elektroosmotické tlaky se sčítají s osmotickým tlakem; pro smysl proudění v určitém póru je směrodatný rozdíl mezi tímto součtem a mezi hydrostatickým tlakem v buňce (zvláště u buněk silně metabolisujících větším, než je pravidelný osmotický tlak). Proto musíme uvažovat v pórech plasmu proudění tekutiny obojím směrem.

7. Obousměrné proudění tekutiny v pórech plasmu vede k nenucenému výkladu velmi značných rozdílů mezi intenzitou příjmu různě pohyblivých iontů; v pórech, kterými je tekutina vytlačována z buňky, musí účinkovat *třídící mechanismus*: Rychle pohyblivý ion může být elektrickým silovým polem transportován do buňky proti proudu tekutiny, kdežto pomalu pohyblivý ion za těchto podmínek bude strhován proudem tekutiny do prostředí.

8. Koncept vzniku mosaikové membrány konverzí acidoidního plasmatického gelu dvojmocnými kationty vede k přijatelnému odůvodnění relativně nízké intenzity hromadění dvojmocných kationtů; příjem dvojmocných aniontů je snižován tímtož faktorem. Dvojmocné anionty, „soutěžící“ se zápornými náboji prostorového mřížoví plasmu o dvojmocné kationty úspěšněji než anionty jednomocné, silněji si narušují vlastní transportní cestu — zkonvertovaný *adsorptivně-basoidní* úsek mosaiky.

9. V teorii je zahrnut výklad některých vzájemných vztahů mezi ionty, známých pod jménem *antagonismus iontů*.

Nově byl definován *synergismus iontů*, teoreticky možný mezi kterýmkoliv párem iontů opačného znaménka, prakticky se uplatňující pravděpodobně jen v případě: dvojmocný kation-jednomocný anion. Známý „career-effect“ Mg^{++} a Ca^{++} -iontů vůči $H_2PO_4^-$ lze vykládat jako příklad synergismu iontů.

10. Celkový obraz aktivního příjmu iontů, jak jej podává doplněná teorie, je možno charakterisovat jako komplikovaný případ koncentrační polarisace spjaté s anomální osmosou. S energetického hlediska je aktivní příjem iontů a vody komplikovaný, rozvětvený řetěz energetických přeměn se slepými

ulíčkami a uzavřenými okruhy; mezi energetickými přeměnami v něm zahrnutými jsou zvláště důležité páry reciprokových fyzikálních jevů. Na začátku tohoto řetězu je chemická energie organické látky s vysokým obsahem energie, konečným článkem je degradovaná energie tepelná; část původní chemické energie zůstává v systému jako koncentrační energie pasivních elektrolytů nahromaděných v buňce. Celkové chování systému i jeho jednotlivé parciální jevy lze vykládat jako příklady pro uplatnění se *Le Chatelier-Braunova* principu, zobecněného pro nerovnovážné systémy.

11. Buňkou nebo i celým pletivem v prostředí nehomogenním co do některého faktoru, ovlivňujícího některou část řetězu energetických přeměn zúčastněných v transportu iontů a vody, je pak transportována voda převážně jedním směrem, stejně i ionty; pro částečnou selektivitu transportního mechanismu iontů je pak složení tekutiny vytlačované jednosměrně buňkou či pletivem obrazem složení prostředí, ovšem obrazem skresleným několikanásobným přechodem rozpuštěných látek přes buněčná rozhraní s tam lokalizovanými transportními a třídícími mechanismy. Jako příklad uveden výklad transportu živin a vody kořenem rostliny.

О ВЗАИМОСВЯСИ МЕЖДУ МИНЕРАЛЬНЫМ ПРОПИТАНИЕМ РАСТЕНИЙ И ИХ ВОДНЫМ РЕЖИМОМ

МИРОСЛАВ ТОМАН

Научно-исследовательский институт агрохимической технологии, Братислава

Выводы

1. Построена пополненная теория активного принятия ионов растительной клеткой с точки зрения водного режима клетки. Из основного положения (существования неравновесного состояния между клеткой и окружающей её средой), выведен постепенный ряд дедукций. Эти выводы сравнивались с известными опытными фактами. Дедукции сделаны для возможно простой модельной системы, которая однако была достаточно сложной для этого, чтобы её поведение возможно было сравнивать с все более расширяющейся областью опытных данных об активном принятии ионов и о водном режиме растений. Результатом этих выводов является объяснение взаимных связей между процессами, составляющими механизм переноса воды и ионов.

2. Новая теория перебирает от существующих теорий концепцию мозаичной мембраны, через отдельные участки которой, обладающие разным зарядом, «обмениваются» ионы «активного электролита» — продукта метаболизма клетки, с ионами «пассивных электролитов» из окружающей среды. Возникновение мозаичной структуры плазмы объясняется в последнее время частичной конверсией ацидоидного плазматического геля происходящей вследствие присутствия двувалентных катионов.

3. Показано, что самый больший градиент концентрации продуктов метаболизма, диффундирующих из клетки, имеется на поверхности раздела плазма/среда (включая оболочку клетки); на разделе плазма/вакуоль соотношения близки к настоящему мем-

бранному равновесию. Механизм переноса ионов локализован преимущественно на первом из приведенных разделов.

4. Диффузия активного электролита и обмен ионами присутствующими в окружающей среде, неотделимо связаны с переносом воды, который возможно считать электроосмотическим или аномально-осмотическим, так как электроосмотическое течение вызвано диффузионным потенциалом и вовсе не внешней электродвижущей силой.

5. Разность электроосмотических давлений на разных участках границы плазма/среда дана разностью скачков электрического потенциала имеющихся на этих участках; одновременно эта разность дана разными размерами впадин в пространственной решетке плазматических гелей. Наличие разности электроосмотических давлений возможно далее обосновать электростатически, как результат различия плотностей заряда пространственной решетки плазмы.

6. Электроосмотические давления и осмотическое давление в своем действии складываются. Направление течения в определенной поре плазматического геля определяется разностью между суммой электроосмотического и осмотического давлений и гидростатическим давлением в клетке. Поэтому необходимо течение жидкости в порах празмы учитывать в обоих направлениях.

7. Течение жидкости в порах плазмы в обоих направлениях объясняет значительные различия между интенсивностью протекания ионов, отличающихся разной подвижностью. В порах, через которые вытесняется жидкость из клетки, должен действовать «сортировочный механизм», заключающийся в следующем: Быстро движущийся ион может быть электрическим полем транспортирован против течения жидкости, между тем как медленно движущийся ион при тех же самых условиях уносится струей жидкости в окружающую среду.

8. Концепция образования мозаичной мембраны, происходящего вследствие конверсии оксидоидного плазматического геля, вызванной действием двувалентных катионов, приводит к объяснению относительно малой интенсивности концентрирования двувалентных катионов; тот же самый фактор понижает протекание двувалентных анионов. Двувалентные анионы «конкурируя» в приобретении двувалентных катионов с отрицательными зарядами пространственной решетки, успешнее, чем одновалентные анионы, нарушают сильнее свой собственный путь переноса — конвертированный, адсорбционно-базонидный участок мозаики.

9. Теория объясняет некоторые взаимные соотношения между ионами, известные под названием «антагонизма ионов». Определяется «синергизм» ионов, теоретически осуществляемый между любой парой ионов отрицательного знака, а на практике возникающий вероятно только в случае двувалентный катион — одновалентный анион. Известный «карьер эффект» Mg^{++} , Ca^{++} -ионов по отношению к $H_2PO_4^-$ возможно рассматривать как пример синергизма ионов.

10. Общую картину активного приёма ионов возможно охарактеризовать как сложный случай концентрационной поляризации связанной с аномальным осмосом. С энергетической точки зрения активный приём ионов и воды является сложной разветвляющейся цепью энергетических перемен, включающей в себе глухие переделки и замкнутые цепи. Здесь особенно важные пары обратных физических явлений. Начало этой цепи определено химической энергией органического вещества, содержание энергии которого высоко; окончательным звеном энергетической цепи является неполноценная тепловая энергия. Одна часть первоначальной химической энергии остается в систе-

ме в виде концентрационной энергии пассивных электролитов, накопленных в клетке. Общее поведение системы и его отдельные частичные явления возможно рассматривать как примеры принципа подвижного равновесия, обобщенного для неравновесных систем.

11. Вода и ионы переносятся сквозь клетку и всю ткань преимущественно в одном направлении, если имеется среда неомогенная точки зрения некоторого фактора, оказывающего влияние на некоторую часть цепи энергетических перемен, происходящих при транспортировании воды и ионов. Из-за селективности механизма переноса ионов, состав жидкости вытесняемой через клетку или ткань в едином направлении, является картиной состава среды; эта картина, конечно, искажена из-за повторяющегося перехода растворенных веществ через межклеточные границы, в которых локализованы механизмы транспорта и сортировки. В качестве примера приводится объяснение переноса питательных веществ и воды через корень растения.

Получено в редакции 20-го марта 1954 г.

ÜBER DIE WECHSELSEITIGEN BEZIEHUNGEN ZWISCHEN DER MINERALERNÄHRUNG DER PFLANZEN UND DEREN WASSERHAUSHALT

MIROSLAV TOMAN

Forschungsinstitut für agrochemische Technologie, Bratislava-Predmestie

Zusammenfassung

1. Es wird eine neue Theorie aufgestellt, welche die bisherigen Theorien der aktiven Ionenaufnahme und des Wasserhaushaltes der Pflanzenzelle und deren Zusammenhänge wesentlich ergänzt. Es wurde die folgende Arbeitsmethode benutzt: aus einer unbestritten richtigen Grundvoraussetzung (Ungleichgewichtszustand zwischen dem Organismus und dessen Umgebung) wurden für ein gegebenes Modellsystem Reihen von Deduktionen gemacht und mit experimentellem Material verglichen. Das Modellsystem soll möglichst einfach gewählt werden, hingegen aber doch so kompliziert, dass es immerhin mit einem lebenden System vergleichbar reagieren könnte, allerdings so weitgehend vergleichbar, als es für die zu lösenden Fragen notwendig ist. Diese Methode führt zu einer relativ leichten Aufklärung der wechselseitigen Beziehungen zwischen der Mineralernährung und dem Wasserhaushalt der Pflanzenzellen (und Pflanzengewebe), also zu dem aufgestellten Ziel dieser Arbeit.

2. Die neue Theorie übernimmt von den bisherigen Theorien die Konzeption der Mosaikmembran, durch deren unterschiedlich geladene Abschnitte die Ionen des „aktiven Elektrolyts“, eines Metabolismusproduktes der Zelle, gegen die Ionen der „passiven Elektrolyte“ aus der Umgebung ausgetauscht werden. Das Zustandekommen der Mosaikmembran wird erstmalig in dieser Arbeit als Folge der partiellen Konversion des plasmatischen Gels durch anwesende zweiwertige Kationen gedeutet.

3. Es wurde gezeigt, dass das maximale Konzentrationsgefälle der Metabolismusprodukte an der Phasengrenze Plasma/Milieu (einschl. Zellwand) lokalisiert sein muss, während an der Phasengrenze Plasma/Vakuole sich die Verhältnisse dem echten Donnan-schen Membrangleichgewichte nähern. Der Ionentransportmechanismus ist vorwiegend an der erstgenannten Phasengrenze tätig.

4. Die Diffusion des aktiven Elektrolyts und der Austausch gegen die Ionen aus dem Milieu ist untrennbar mit dem Wassertransport verbunden; dieser kann als ein elektroosmotischer bzw. als ein anomalosmotischer Flüssigkeitstransport angesehen werden. Die elektroosmotische Strömung ist durch die Diffusionspotentiale, also nicht durch eine äussere elektromotorische Kraft gegeben.

5. Die verschiedenen Werte des elektroosmotischen Druckes an verschiedenen Abschnitten der Phasengrenze Plasma/Milieu sind durch die Verschiedenheiten der elektrischen Potentialdifferenzen über diese Phasengrenzabschnitte und gleichzeitig durch die verschiedenen Grössen der kapillaren Räume in dem Strukturgerüst des plasmatischen Gels gegeben. Diese Unterschiede in der Geräumigkeit sind nicht nur durch Variabilität verursacht, sondern ausserdem eine direkte Folge von Verschiedenheiten in der Ladungsdichte an dem Raumgerüst des plasmatischen Gels.

6. Elektroosmotischer Druck und osmotischer Druck addieren sich; für den Sinn der Flüssigkeitsströmung jedoch ist massgebend der Unterschied zwischen der obenerwähnten Summe und dem hydrostatischen Druck in der Zelle (denn besonders bei stark metabolisierenden Zellen ist der hydrostatische Druck höher, als der reguläre osmotische Druck). Deshalb muss in den plasmatischen Poren Strömung in beiderlei Richtungen angenommen werden.

7. Diese Flüssigkeitsströmung in beiden Richtungen führt zu einer ungezwungenen Erklärung der grossen Unterschiede der Akkumulationsintensität verschieden hydratisierter Ionen. In jenen Poren, durch welche die Flüssigkeit aus der Zelle ausgepresst wird, muss ein „Sortiereffekt“ wirksam sein: ein Ion von grosser Beweglichkeit kann durch das elektrische Feld gegen den Flüssigkeitsstrom gezogen werden, während ein Ion von kleiner Beweglichkeit durch den Flüssigkeitsstrom unter sonst gleichen Verhältnissen mitgerissen werden wird.

8. Die Erklärung der Mosaikstruktur des Plasmaraumgerüsts durch Konversion infolge der Anwesenheit von zweiwertigen Kationen führt zu einer plausiblen Erklärung deren relativ kleinen Akkumulationsintensität. Die zweiwertigen Anionen, die in dem „Wettbewerb“ mit den negativen einwertigen am Plasmaraumgerüst fixierten Gruppen um zweiwertige Kationen sozusagen „erfolgreicher“ sein müssen, beeinflussen hierdurch negativ ihren eigenen Transportweg — die konvertierten, „adsorptiv-basoiden“ Abschnitte der Mosaik.

9. In der Theorie ist eine Erklärung einiger Ionenbeziehungen einbegriffen, die als Ionenantagonismus bekannt sind. Ein Ionensynergismus ist definiert worden, welcher zwischen beliebigen Ionen entgegengesetzter Ladung möglich ist, praktisch aber wahrscheinlich nur in dem Falle Kation zweiwertig: Anion einwertig von Bedeutung ist. Der bekannte „career effect“ von Ca^{++} und Mg^{++} -Ionen gegenüber den H_2PO_4^- -Ionen kann demnach als ein Fall des Ionensynergismus gedeutet werden.

10. Das Gesamtbild des aktiven Ionentransportes, wie es durch die neu aufgestellte ergänzende Theorie geboten wird, kann als ein komplizierter Fall von Konzentrationspolarisation in einem offenen Systeme, die mit anomaler Osmose verbunden ist, gekennzeichnet werden. Vom Standpunkt der Energetik des Prozesses ist die aktive Ionen- und Wasseraufnahme eine komplizierte verzweigte Kette von Energieumwandlungen, deren einzelne Zweige teils offen, teils geschlossen sind. Unter den energetischen Umwandlungen, die in dieser Kette eingeschlossen sind, sind Paare von reziproken physikalischen Erscheinungen von besonderer Bedeutung. Am Anfang der Kette ist die chemische Energie eines organischen Stoffes von hohem Energiegehalt, das Endglied der Kette ist die degradierte Wärmeenergie. Ein Teil der ursprünglichen chemischen Energie

bleibt im System als Konzentrationsenergie der in der Zelle angehäuften passiven Elektrolyte. Das Gesamtgeschehen in dem System wie auch seine Partialerscheinungen können als Beispiele für die Anwendbarkeit des für offene Systeme verallgemeinerten Le Chatelier-Braunschenschen Prinzips angesehen werden.

11. Durch eine Zelle oder ein Gewebe im Konzentrationsgradienten eines Stoffes (oder einen physikalischen Faktor), der irgendwelche Partialerscheinung der obenerwähnten Kette zu beeinflussen fähig ist, können Wasser und Elektrolyte einseitig ausgepresst, bzw. transportiert werden. Zufolge der partiellen Selektivität des Ionen-transportmechanismus ist die Zusammensetzung der einseitig ausgepressten Flüssigkeit zwar ein Bild der stofflichen Zusammensetzung der eingesogenen Flüssigkeit, aber doch ein Bild, das durch den mehrmaligen Übergang über Zellphasengrenzen mit dort lokalisierten Transport- und Sortierungsmechanismen verzerrt ist. Als ein Beispiel ist die Interpretation des Nährstoff- und Wassertransportes in einer Pflanzenwurzel angeführt worden.

In die Redaktion eingelangt den 20. III. 1954

LITERATURA

1. Alexejev A. M., *Voprosy vodnogo režima rastěnij*, *Problemy botaniki I*, Moskva-Leningrad 1950, 298—320.
2. Bārtell F. E., *On negative osmosis*, *J. Amer. chem. Soc.* 36, 446 (1914).
3. Baumann W. G., Eichhorn J., *Fundamental properties of a synthetic cation exchange resin*, *J. Amer. chem. Soc.* 69, 2818 (1947).
- 3a) Šmíd J. a spol., *Iontoměnič. SNTL*, Praha (v tisku).
4. Brooks S. C., Brooks M. M., *The permeability of living cells*, Berlin 1941.
5. Burstroem H., *Mineral nutrition of plants*, *Annu. Rev. Biochem.* 17, 579—600 (1948).
6. Čapková J., Dykyj-Sajfertová D., Krechlová J., Kybal J., Toman M., *Nový názor na pěstování námelu Claviceps purpurea Tul. v kultuře in vitro*, *Československá farmacie I*, 145—170, oprava tisk. chyb p. 420 (1952).
7. Donnan F. G., *Theorie der Membrangleichgewichte und Membranpotentiale bei Vorhandensein von nichtdialysierenden Elektrolyten*. Ein Beitrag zur physikalisch-chemischen Physiologie, *Z. Elektrochem.* 17, 572—581 (1911).
8. Duclaux J., *Traité de chimie physique appliquée à la biologie*, Paris 1938.
9. Freundlich H., *Kapillarchemie*, Leipzig 1930.
10. Frey-Wyssling A., *Submikroskopische Morphologie des Protoplasmas und seiner Derivate*, Berlin 1938.
11. Frey-Wyssling A., *Ernährung und Stoffwechsel der Pflanze*, Zürich 1945.
12. Glasstone S., *Textbook of physical Chemistry*, New York 1948.
13. Höber R., *Physical chemistry of cells and tissues*, London 1947.
14. Jäger G., *Theoretische Physik III*, Leipzig 1910.
15. Krafts A. S., Currier H. B., Stocking C. R., *Voda i jeho značeníje v žizni rastěnij*, Moskva 1951.
16. Lundegard H., *Mineral nutrition of plants*, *Annu. Rev. Biochem.* 16, 503—528 (1947).
17. Pauli W., Valkó E., *Elektrochemie der Kolloide*, Wien 1929.
18. Prát S., *Fysikální a chemická fyziologie*; viz B. Němec, S. Prát, J. Kořínek: *Anatomie a fyziologie rostlin*, Praha 1949.
19. Smrž R., *Chem. zvesti* 4, 389 (1950).

20. Söllner K., I. *Abnorme Osmose an nicht quellbaren Membranen*. II. *Erklärung der abnormen Osmose an nicht quellbaren Membranen*, Z. Elektrochem. 36, 36, 234 (1930).
21. Thomas M., *Plant Physiology*, New York 1947.
22. Toman M., *K teorii anomální osmosy*, Chem. zvesti 7, 7—18 (1953).
23. Velišek J., *Elektroforesa, elektroosmosa a zjevy příbuzné*, Praha 1952.
24. Wadleigh C. H., *Mineral nutrition of plants.*, Annu. Rev. Biochem. 18, 655—678 (1949).
25. Pasynskij A. T., *Vtoroje načalo těrmodinamiki v biologii*, Biochimija 28, 5, 644—653 (1953).

Došlo do redakcie 20. III. 1954