الباب التاسع
العلاقات المائية للنبات

Plant Water Relations

يعتبر الماء أهم عامل فى الحياة لجميع الكائنات الحية. يعتبر الماء عامل محدد لنمو النبات فى جميع البيئات. نقص الماء بدرجة بسيطة يسبب نقص سرعة العمليات الفسيولوجية فى النبات مثل البناء الضوئى والتنفس. كما أن الماء هام لتميؤ hydration الخلايا وهذا التميؤ لازم للتمدد الحقيقى للخلايا أثناء نمو النبات.

وحيث أن الرابطة الأيدروجينية للماء ترتبط بجزيئات أخرى بسهولة وأن تحتوى هذه الجزيئات أوكسجين أو جزيئات أخرى والتى تكون سالبة الشحنة. وجد أن التركيب الثالثى لكثير من الجزيئات البلمرية polymeric molecules مثل البروتين والأحماض النووية يدخل فى تركيبه الماء وحيث يكون الماء غلاف حول الجزيئ. ومن الجدير بالذكر أن نشاط الجزيئات الصغيرة تتأثر بالتميؤ.

ومن الجدير بالذكر أن البروتوبلازم يحتوى ٨٠ ـ ٩٠٪ ماء وأن جفاف البروتوبلازم يغير من خواصه بدرجة كبيرة وهكذا عندما يزداد الجفاف بدرجة كبيرة جدا حتى حد معين يحدث عنده تجمع غير رجعى irreversible coagulation للبروتوبلازم.

ماء التميؤ هام للخلية حيث أن الضغط المائى الأستاتيكى hydrostatic pressure يسبب حدوث أنتفاخ الخلية كما يسبب أيضا أستمرارية حدوث الأنتفاخ وبالتالى يأخذ النسيج وضعه وشكله العادى وبالتالى يأخذ العضو النباتى شكله وحجمه العادى. يعتبر الضغط المائى الأستاتيكى هام جدا حيث أنه المسئول عن أستطالة وكبر حجم الخلية cell enlargment أثناء تكوينها. والخلايا ذات المحتوى المائى القليل تصبح صغيرة ومندمجة بالمقارنة بالخلية ذات المحتوى المائى العادى حيث أنها تكون كبيرة وعصارية.

يدخل الماء فى كثير من التفاعلات الكيموحيوية ومثال ذلك خروج الأوكسجين فى عملية البناء الضوئى وهو نتيجة لأنشقاق جزيئ الماء بالضوء photochemical splitting لينتج أوكسجين وأيدروجين ومنه إلكترونات تختزل ثانى أوكسيد الكربون الجوى لتكون مواد كربوإيدراتية (أنظر باب البناء الضوئى). يمكن للماء أن يعطى مجموعة إيدروكسيد OH فى حالة تفاعلات أدخال مجموعة hydroxylation OH . ومن أهم تفاعلات الماء عمليات التحلل المائى hydrolysis. تعتبر عمليات التحلل هامة فى تحليل الدهون وعمليات التحول الغذائى

للبروتين وتحلل المواد الكربوايدراتية.

يعمل الماء أيضا كمذيب ،حيث أن الحياة وسط مائى all life is aqueous والغالبية العظمى من التفاعلات الكيماوية فى الحياة تحدث فى محاليل مائية. يعتبر البروتوبلازم وسط مائى aqueous system.

الطاقة الحرة فى الماء Free Energy of Water :

ينتقل الماء من التربة إلى الجذور ثم إلى الساق ثم الأوراق ثم إلى جميع أجزاء النبات وفى النهاية يخرج من النبات على هيئة بخار ماء إلى الجو الخارجى وتحدث الحالة الأخيرة فى عملية النتح.

تنتقل جزيئات الماء دائما من المنطقة ذات الطاقة الحرة العالية إلى المنطقة ذات الطاقة الحرة المنخفضة. تعرف الطاقة الحرة بأنها الطاقة التى يمكن أستعمالها فى العمل energy available for work. يمكن أن تعرف الطاقة الحرة بأنها partial molal Gibbs free energy أى جزئيا طاقة جيبس الحرة الجزيئية.

يحتاج التعريف جزئيا الطاقة الحرة الجزيئية partial molal free energy. كل جزيئ له طاقة داخلية تساوى فى مجموعها أى مجموع الطاقة الداخلية total internal energy تساوى طاقته الحركية kinetic energy وطاقة الجهد potential energy أى أن

مجموع الطاقة الداخلية = الطاقة الحركية + طاقة الجهد

total internal energy = kinetic energy + potential energy

تعتبر الطاقة الحرة هى الطاقة المفيدة حيث أنها فى وجود الظروف المناسبة تكون قابلة للأستعمال available for work، الطاقة الحرة الجزيئية molal free energy تساوى متوسط الطاقة الحرة للجزيئ مضروبة فى عدد الجزيئات لكل واحد جزيئى mole . أما أستعمال الكلمة جزئيا partial حيث أن كميات الديناميكا الحرارية thermodynamic quantities تتكون من عديد من المتغيرات variables. ولذلك تعتبر الأشارة إلى الطاقة الحرة لكل جزيئ تكون هذه الطاقة ثابتة عند توحيد جميع العوامل الأخرى مثل درجة الحرارة وغيرها وأن تكون هذه العوامل ثابتة ولكن ذلك لايحدث فى الطبيعة ولذلك نستعمل اللفظ جزئيا partial.

ولشرح الديناميكا الحرارية للماء فأنه يجب الأخذ فى الأعتبار قاعدة معينة ثابتة وهى أن الماء تنساب إلى أسفل water runs downhill.

يتضح أنه يمكن حساب الطاقة الحرة الجزيئية جزئيا partial molal free energy على

أنها الفرق بين الماء المتأثرة بعوامل عديدة مثل العوامل الكيماوية والكهربائية والجاذبية الأرضية والضغط وغيرها وبين الماء النقى الحر free pure water.

$$\mu_w - \mu_w^o = RT \ln e - RT \ln e^o$$

أى

$$\Delta \mu_w = RT \ln \frac{e}{e^o}$$

حيث أن

μ_w = الجهد الكيماوى للماء chemical potential (جول جزيئى $J\ mol^{-1}$)

μ_w^o = الجهد الكيماوى للماء النقى الحر.

R = ثابت الغازات

T = درجة الحرارة المطلقة.

e = الضغط البخارى للماء vapour pressure.

e^o = الضغط البخارى للماء النقى الحر.

يلاحظ أيضا أن الرطوبة النسبية هى عبارة عن $100 \times e / e^o$

يتضح من المعادلة السابقة مايأتى: -

١ـ أنه أذا كان e تساوى e^o أى أن e ماء نقى حر ولذلك فأن $\ln e/ e^o$ تساوى صفر وأيضا $\Delta \mu$ تساوى صفر ولذلك فأن الماء الحر النقى إلى الماء الحر النقى يساوى صفر .

٢ـ عندما تكون e أقل من e^o ولذلك تكون $\ln e/ e^o$ قيمة سالبة ولذلك فإن $\Delta \mu_w$ تكون أقل من صفر أى بالسالب.

ملحوظة : Δ تنطق دلتا Delta و μ تنطق ميو Mu .

جهد الماء أو الجهد المائى Water potential :

يقوم علماء فسيولوجيا النبات بتعريف الطاقة الحرة للماء وذلك بتحويل وحدات الطاقة بالجول لكل جزيئ (joules per mol) إلى وحدات ضغط بالبارات bars والوحدة بار bar. يتم ذلك بقسمة طاقة الماء والوحدة فيها joules per mol على الحجم الجزيئى الجزئى للماء partial

obeikandl.com

molal volume of water ويرمز لها بالرمز $\overline{V}$.

يمكن التعبير عن ذلك للتعبير عن الجهد المائى كما فى المعادلة الآتية :

$$\psi = \frac{\mu - \mu^{\circ}}{\overline{V}} = \frac{RT \ln \frac{e}{e^{o}}}{\overline{V}}$$

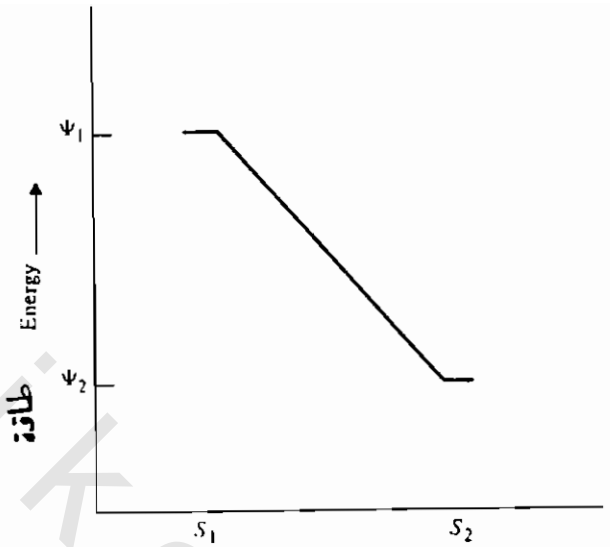
تصبح الوحدات فى المعادلة السابقة جول لكل سم٣ بدلا من جول لكل جزيئىjoules per mole . ولذلك فأن جولات لكل سم٣ joules per cm^3 تساوى داين لكل سم٢ . ولذلك فأن 10^6 داين لكل سم٢ يساوى بار واحد فقط. يستعمل البار كوحدة أساسية للجهد المائى والأخير يعبر عنه بالعلامة ψ وتنطق بصاى Psi . ومن المعروف أيضا أن الضغط الجوى يساوى ٠,٩٨٧ بار أى أن 0.987 bars per at mosphere.

- تستخدم أيضا وحدة أخرى فى المعادلات المائية للخلايا وهى باسكال pascal ويرمز لها بالرمز Pa وهى عبارة عن وحدة ضغط تساوى قوة نيوتن واحد one newton موزعة بالتساوى على المتر المكعب. وأيضا بار واحد يساوى 10^5 باسكال.

يوجد مبدأ رئيسى هو أن الماء ينتقل من المنطقة ذات الجهد المائى العالىhigh water potential إلى المنطقة ذات الجهد المائى المنخفض low water potential. عند معرفة قيمة الجهد المائى لمنطقتين مختلفتين فأنه يمكن التنبؤ بأتجاه حركة الماء.

أحد أساسيات الديناميكا الحرارية أن أى عملية أو تفاعل يمكن أن يتم تلقائيا دون أحتياج لأى طاقة خارجية أى من مصدر خارجى energy input ويحدث فى أثناء أو حتى نهاية العملية أو التفاعل فقد فى الطاقة loss in free energy upon completion of the process. ولذلك فأن قيمة ψ تعتبر مقدار أو دليل على أتجاه وقدره أنتقال الماء حيث أن ψ هى الفرق بين المنطقة التى هى مصدر الماء والمنطقة المستقبلة للماء أى المصب Hence the diference in between source (the region supplying the water) and sink (the receiving region).

وبمعنى آخر فأن الطاقة الحرة للماء فى المصب sink لابد وأن تكون أقل من الطاقة الحرة للماء عند المنبع وذلك. فى حالة الأنتقال الذاتى للماء spontaneous water transfer (شكل ٣٤).



(شكل٣٤) : يوضح الشكل الأنخفاض فى الطاقة الحرة نتيجة لأنخفاض جهد الماء من ψ1 إلى ψ2 يعتبرs1 هو المصدر وله ψ1 ويعتبرS2 المصب وله ψ2. تعتبر Δψ القوة الدافعة driving force لتحويل الماء من S_1 إلى S_2.

لو أن الفرق بين S_1 و S_2 عبارة عن المسافة والتى تساوى $(S_1 - S_2)$ / $(\psi_1 - \psi_2)$ أو Δψ / Δ S وهى عبارة التدرج أو المنحدر gradient. كلما إزداد أنحدار الخط كلما زاد التدرج أو المنحدر.

ولحساب مقدار التغير فى الجهد المائى أى Δψ يتم كما فى المعادلة الآتية

$$\Delta\psi = \psi \text{ sink} - \psi \text{ source}$$

حيث أن ψ sink هى الجهد المائى عند النهاية أو المصب و ψ source هى الجهد المائى عند البداية أو المنبع .

تكون $\Delta\psi$ سالبة عندما يكون أنتقال الماء ذاتى دون طاقة خارجية.

يتضح من المعادلة السابقة أنه لايوجد أعتبار أو قيمة أو مدلول لسرعة أنتقال الماء وأيضا وجود حواجز من عدمه أثناء أنتقال الماء تعوق من أنتقال الماء أولا. أى أن المعادلة تشرح التوازن فى البداية والنهاية فقط.

يمكن شرح تطبيق عملى هام على ماسبق وهو أثناء أنحدار المياه فى الشلالات فأن فى أعلى الشلال لها قيمة أعلى منها أسفل الشلال وحيث أن الجاذبية الأرضية لها دور فى ذلك وأنها أحد العوامل فى ذلك وأثناء ذلك تنطلق طاقة حرة تستعمل فى أدارة عجلات paddle wheels وهذه بدورها يمكن أن تدير التوربينات لتوليد الطاقة الكهربائية أى الكهرباء hydroelectric power. عندما يكون أنحدار الماء أقل نسبيا يمكن منع حدوث أنسياب الماء وذلك بعمل خزان dam. وبذلك لايوجد إختلاف فى جهد الماء فى منطقة الخزان أى أمام الخزان. وفى حالة دفع مياه النهر على عكس أنسياب الماء أى عكس أنحدار النهر فأنه يلزم طاقة خارجية لضخ الماء فى عكس الأنحدار وفى هذه الحالة فأن $\Delta\psi$ تكون بالموجب.

يكون ψ من مكونات عديدة أى من قوى عديدة several forces. أى من جهود عديدة potentials. ، ولذلك يجب تقدير قيم هذه الجهود العديدة لتقدير قيمة ψ ومن هذه القوى أو الجهود الضغط الأسموزى والضغط الهيدروستاتيكى وقوى الجاذبية الأرضية. والقوى الكهربائية وغيرها ولذلك فأن تقدير يكون كما فى المعادلة الآتية.

حيث أن

$$\psi = \psi_{\pi} + \psi_{p} + \psi_{m} + \psi_{..}$$

ψ_{π} = الجهد الأسموزى osmotic potential.

ψ_{p} = جهد الضغط pressure potential.

ψ_{m} = جهد الأدمصاص adsorptive or matric potential.

ψ..... = أى قوة أخرى لها تأثير على .

وفيما يلى شرح لأنواع الجهود المذكورة سابقا.

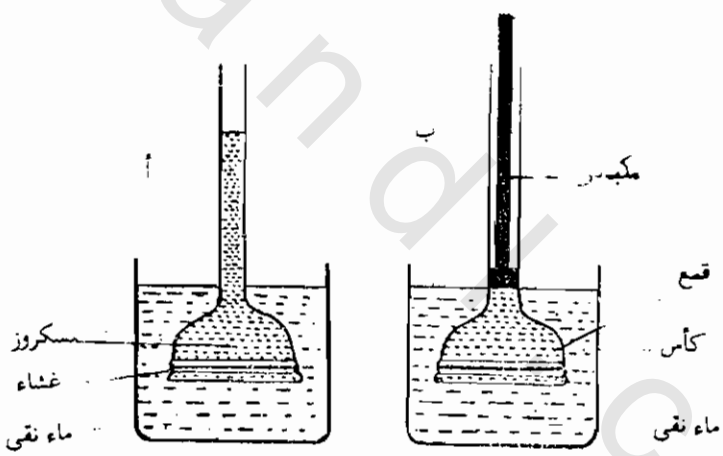
الجهد الأسموزى Osmotic potential :

ظاهرة أنتقال المذيب أى الماء من المحلول الأقل تركيز إلى المحلول الأكثر تركيز عبر الغشاء الأختيارى النفاذية أو شبه منفذ والذى يفصل بين هذين المحلولين تعرف بالأسموز أو

الأسموزية osmosis. أما الضغط الأسموزى osmotic pressure عبارة عن مقدار الضغط على المحلول الأكثر تركيز اللازم لمنع أنتقال الماء إليه من المحلول الأقل تركيز (شكل ٣٥) وكلما زاد الضغط كلما زاد الضغط الأسموزى.

يعتبر الغشاء شبه المنفذ semi permeable هو الغشاء الذى ينفذ الماء ولا ينفذ الذائبات أما الغشاء الأختيارى النفاذية فهو كما فى الغشاء شبه المنفذ ولكنه ينفذ بعض الذائبات دون البعض الآخر ومثال ذلك أنه يمكن للغشاء الأختيارى النفاذية differentially permeable أن ينفذ الأيونات أى الألكتروليتات electrolytes ولا ينفذ الغير الكتروليتات non electrolytes مثل الجزئيات الغير متأينة. يلاحظ أن نوع ودرجة النفاذية صفة خاصة مميزة للغشاء وليست صفة خاصة مميزة للمحلول أو المذيب أو المذاب. وفى حالة خلايا النبات بالطبع فأن غشاء الأكتوبلاست وغشاء التونوبلاست هى أغشية أختيارية النفاذية.

كان إلى عهد قريب يعتقد أن الأسموزية هى نتيجة لأنتشار عادى للماء تبعا لقوانين الأنتشار ولكن أتضح أن الأسموزية تحدث بسرعة كيرة نسبيا أكبر من سرعة الأنتشار العادية للماء وغير معروف تفاصيل كيفية حدوث هذه العملية بالضبط ولكن يعتقد أنها نتيجة لضغط الأنسياب للماء pressure flow .

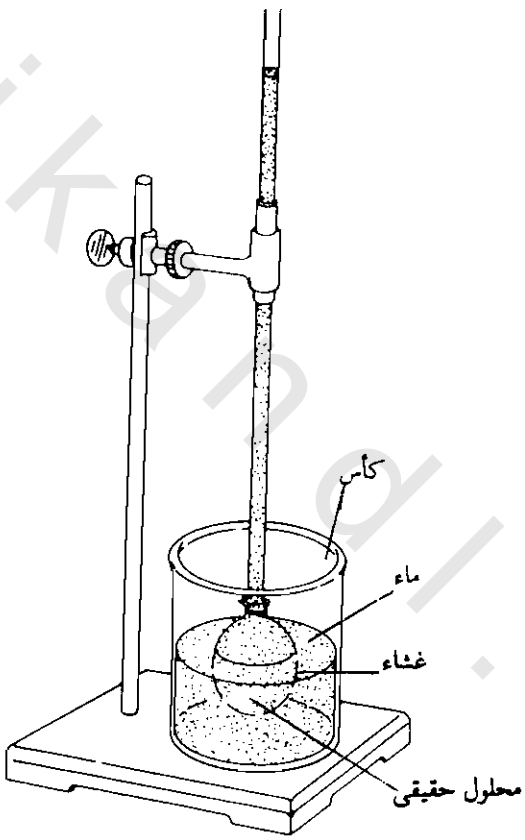


(شكل ٣٥) : الضغط الأسموزى

أ ـ يبين دخول الماء إلى محلول السكر فى القمع خلال غشاء شبه منفذ

ب ـ يبين منع الماء من النفاذية إلى محلول للسكر فى القمع وذلك بضغط سطح محلول السكر

يمكن شرح الضغط الأسموزى وذلك بتجربة بسيطة هى تجربة الأسمومترosmometer (شكل ٣٦) . يعتبر الأسمومتر عبارة عن حجرة أو كيس جدارة شبه منفذ ويتم لصق وتوصيل الغشاء بأنبوبة شعرية أو بمانومترmanometer . يتم ملأ الكيس بمحلول مثل محلول السكر. يعتبر الضغط الأسموزى من الصفاتcolligative أى التى تعتمد على عدد جزيئات الذائبات فى المحلول ولاتعتمد على نوع هذه الذائبات. يتم وضع الأسمومتر فى كأس به ماء مقطر حيث قيمتها صفر ونتيجة لذلك فأن الماء ينساب من الكأس إلى الأسمومتر. يمكن قياس الضغط الهيدروستاتيكىhydrostatic pressure الناتج عن الزيادة فى حجم الماء فى الأسمومتر بواسطة مقدار أرتفاع الماء فى المانومتر. وعند حدوث حالة الأتزان أى توقف أرتفاع الماء فى المانومتر فأن الأتزان أى درجة أرتفاع عمود الماء يتوقف على تركيز محلول السكر أى عدد جزئيات السكر.



(شكل ٣٦) : عند وضع محلول من السكروز فى الحجرة وماء نقى فى الكأس فأن الضغط الأسموزى يكون ٢٣,٤ بار عند درجة حرارة الغرفة ٢٠ درجة مئوية عند الاتزان

يعتبر الضغط الهيدروستاتيكى عند الأتزان هو الضغط الأسموزى. أما الضغط الهيدروستاتيكى الناتج عن وجود الماء فى الكيس أو الحجرة أو الخلية فيسمى ضغط الأنتفاخ turgor pressure. وتبعا لذلك فأن تعريف الضغط الأسموزى هو قيمة الضغط الهيدروستاتيكى الموجود فى الكيس أو الحجرة أو الخلية أو فى الأسمومتر عندما يكون المحلول الموجود فى هذه الأجزاء فى حالة أتزان مع الماء النقى. يعتبر التعريف مماثل تماما للتعريف السابق وهو عبارة عن الضغط اللازم لمنع أنسياب جزيئات الماء من الماء النقى إلى المحلول عبر غشاء شبه منفذ أو أختيارى النفاذية.

ولذلك فأنه من الأهمية بمكان التمييز بين ضغط الأنتفاخ وقد سبق تعريفه وبين الضغط الأسموزى حيث أن ضغط الأنتفاخ الموجود فى أى زمن فى الكيس أو الحجرة أو الخلية أو الأسمومتر هو عبارة عن الضغط الهيدروستاتيكى للماء فى أى زمن ولكن الضغط الأسموزى هو القيمة العددية numerical value للضغط الهيدروستاتيكى عند الأتزان أى لابد أن يكون عند الأتزان equilibrium .

أضافة ذائبات إلى الماء يسبب خفض الطاقة الحرة لجزيئات الماء ولذلك فأنه يحدث تبعا لذلك خفض قيمة Ψ . ويمكن شرح ذلك حيث أنه فى حالة الأسموزية تنتقل جزيئات الماء من الماء النقى إلى المحلول ولذلك فأن جزيئات الماء تنساب من Ψ عال إلى Ψ منخفض وتفقد طاقة فى هذه الأثناء ولذلك فأن الطاقة الحرة free energy للماء فى المحلول أقل من الطاقة الحرة للماء النقى.

من القيم الهامة الجهد الأسموزى osmotic potential ويرمز له بالرمز Ψ_π ويمكن تقدير الجهد الأسموزى من الضغط الأسموزى π وذلك بتغيير العلامة من موجب إلى سالب. حيث أنه يمكن تقدير الضغط الأسموزى تبعا للمعادلة الآتية:

$$\pi = C\ R\ T$$

حيث أن

C التركيز moles per liter

R ثابت الغازات

T درجة الحرارة المطلقة

ولذلك فأن الجهد الأسموزى يمكن حسابه من المعادلة الآتية:

$$\Psi_\pi = - C\ R\ T$$

من المعروف أن ١ جزيئى من المحلول له Ψ_π تساوى ـ ٢١,٨ بار.

$$\Psi\pi = - (1 \text{ mol } L^{-1}). (0.08). \frac{\text{L. bar}}{\text{mol. deg}} . (273^{o})$$

$$= - 21.8 \text{ bars}$$

وبذلك يمكن حساب $\Psi\pi$ لأى محلول له تركيز معروف بالمعادلة الآتية :

$$\Psi\pi = (- 21.8) . M . (\frac{T}{273})$$

وللتطبيق فى المعادلة السابقة سنفترض وجود محلول سكروز ٠,١ جزيئى فى دجة حرارة ١٥ مئوية فأن قيمة $\Psi\pi$ تكون كما فى المعادلة التالية

$$\Psi\pi = (- 21.8) . (0.1) (\frac{288}{273}) = - 2.3 \text{ bars}$$

ملحوظة : سبق تعريف **جهد الأسموز** $\Psi\pi$ بأنه القيمة بالسالب للضغط الأسموزى ولذلك فأن $\Psi\pi$ أى الجهد الأسموزى أحد مكونات جهد الماء water potential ويرمز لها بالرمز Ψ . وحيث أن الذائبات فى المحاليل تسبب خفض الطاقة الحرة للماء ولذلك فأن الجهد الأسموزى يكون بالسالب دائما.

جهد الضغط Pressure potential :

فى حالة الأسمومتر السابق شرحه فأن الماء ينساب flow من الكأس إلى الأسمومتر فى وجود منحدر تدريجى لجهد الماء water potential gradient ولذلك فأن Ψ للماء فى الكأس مقدارها صفر.

$$\Psi_{\text{beaker}} = 0$$

وكما سبق شرحه فأن جهد الماء فى الأسمومتر فى وجود محلول سكروز ٠,١ وجد أنه ٢,٣- بار ولذلك فأن فرق الطاقة الحرة بين البداية والنهاية أى الفرق فى جهد الماء أو الجهد المائى بين البداية والنهاية أى بين المنبع والمصب والذى يرمز له بالرمز Ψ يمكن حسابه كما يأتى .

This the free energy difference or water potential difference between source and sink is

$$\Delta\Psi = \Psi_{\text{sink}} - \Psi_{\text{source}} = (-2.3) - 0 = - 2.3 \text{ bars}$$

وحيث أن $\Delta\Psi$ بالسالب فأن الماء يستمر فى أنسيابه من البداية source أى الكأس إلى

النهاية sink أى الأسمومتر ويستمر الحال كذلك حتى تصبح $\Delta\psi$ تساوى صفر أو يحدث تساوى ψ بين فى الكأس والأسمومتر. وفى هذه الحالة تستمر قيمة فى الكأس ثابتة ولاتتغير وهى صفر. وفى داخل الأسمومتر يتكون الضغط الهيدروستاتيكى ويزداد ليتوازن مع الضغط الأسموزى أى يساويه.

قيمة الضغط الهيدروستاتيكى أى ضغط الأنتفاخ تسمى جهد الضغط pressure potential ويرمز له بالرمز ψp . عندما ينشأ ضغط هيدروستاتيكى موجب فأن ψp تصبح موجبة. ولكن فى بعض الحالات يمكن أن تكون قيمة ψp سالبة وذلك فى حالة وجود الماء تحت ضغط أوتوتر under tension .

وفى حالة الأسمومتر السابق فأن الماء ينساب من الكأس إلى الأسمومتر حتى يصبح فى الأسمومتر صفر حيث يحدث توازن ومساواه وتعادل مع الكأس. يحدث ذلك عندما يكون جهد الضغط p.p. قيمته + ٢,٣ بار ولذلك فأن

$$\psi = \psi\pi + \psi p$$

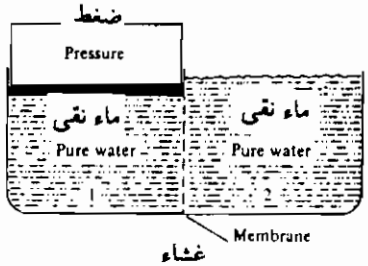
$$\psi = -2.3 + (+2.3) = 0$$

ولذلك تحدث حالة الموجب فى ψp عندما يميل الضغط الهيدروستاتيكى للتعادل مع $\psi\pi$.

يمكن شرح ماسبق بطريقة أخرى لشرح قيمة ψp (شكل ٣٧) .حيث يوجد وعائين بهما ماء نقى ويفصل بينهما غشاء. يوجد أعلى أحد الوعائين مضخة لضغط وكبس الماء. ولذلك فى البداية يكون ψ فى كلا الوعائين صفر ولذلك لايوجد أنسياب نهائى للماء no net water flow وفى حالة تشغيل المكبس لضغط وكبس الماء فى الوعاء الأيسر فأن ذلك يسبب زيادة الطاقة الحرة لجزيئات الماء فى الوعاء الأيسر أى زيادة ψ ولذلك ينساب الماء من اليسار إلى اليمين أى أن الماء ينساب ψ من عالى إلى ψ منخفض.

يمكن أن يقال أن ψp أحد مكونات ψ وهى نتيجة للضغط الهيدروستاتيكى الحقيقى وقيمه تكون عادة موجبة وهى عادة تتغير لتتوازن مع $\psi\pi$ ولكن أحيانا يمكن أن تكون سالبة.

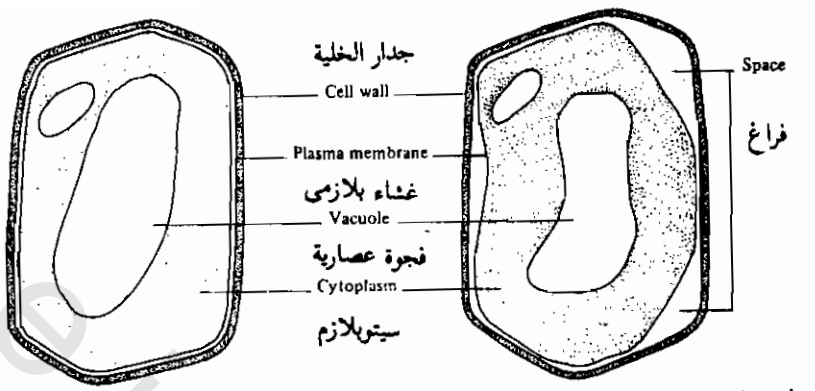
القيمة الموجبة لـ ψp تحافظ على أنتفاخ الخلايا. وجد أن المحاليل لها $\psi\pi$ وأن زيادة الماء تسبب حدوث الضغط الهيدروستاتيكى أو جهد الأنتفاخ turgor potential ويكون ذلك مقداره كبير فى الفجوات العصارية فى الخلايا. وكذلك فأن أنتفاخ الفجوات العصارية نتيجة للقيمة الموجبة لـ ψp يسبب الضغط على السيتوبلازم وأنتفاخه ضغطه على جدار الخلية مسببا تمدد جدار الخلية بدرجة محدودة ولذلك تأخذ الخلية النباتية شكلها وحجمها العادى. وعندما تصبح قيمة ψp عبارة عن صفر فهو نتيجة لفقد الخلية للماء ولذلك يحدث لهذه الخلية فى النهاية



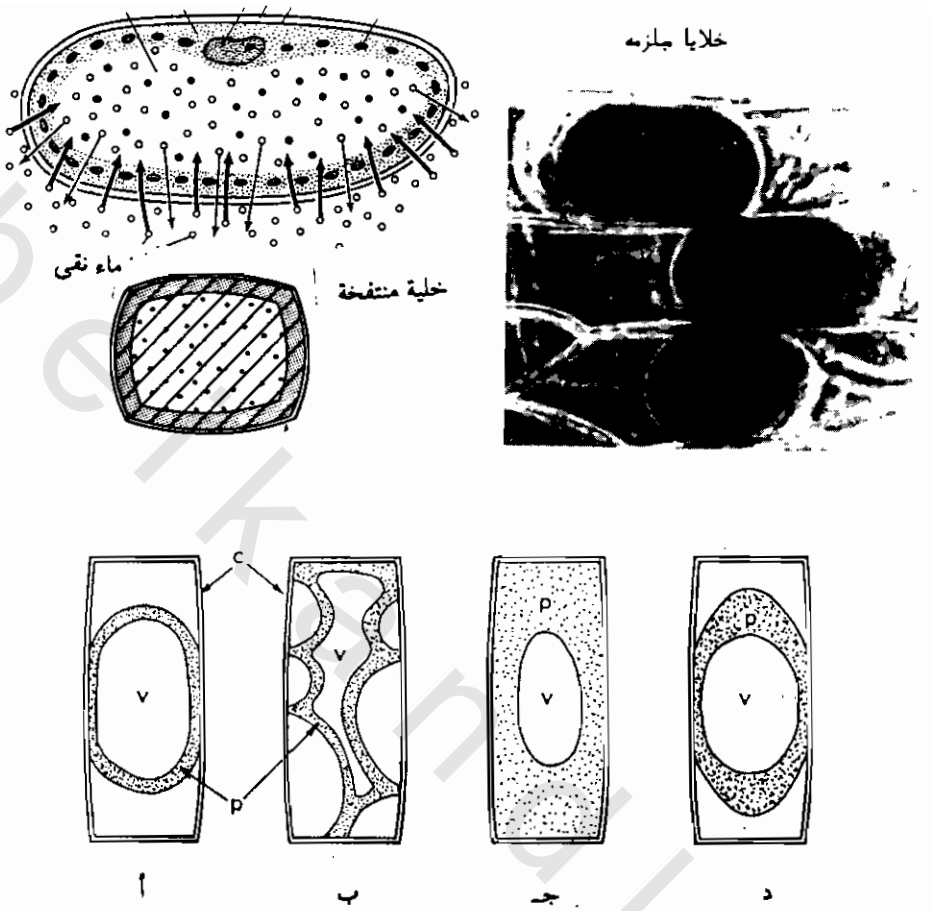
(شكل ٣٧) : الضغط وجهد الماء (الجهد المائى)
شكل يوضح أن الضغط يزيد من جهد الماء (الجهد المائى) ويسبب إنسياب الماء النقى من الإناء رقم ١ إلى الماء النقى فى الإناء رقم ٢ خلال الغشاء. قوة ضغط المكبس على الماء النقى تزيد من الطاقة الحرة للماء (ولهذا تزيد Ψ) ولذلك فإن Ψ_1 أكبر من Ψ_2 . ولذلك فإن الماء ينساب من الحجرة ١ إلى الحجرة ٢ فى منحدر متدرج لجهد الماء.

البلزمة (شكل ٣٨). توجد عامة أشكال عديدة من البلزمة فى خلايا النبات (شكل ٣٩). أحيانا فى وجود الهواء لايحدث بلزمة للخلايا حيث أن غشاء الأكتوبلاست يكون ملتصق بجدر الخلية نتيجة التميؤ hydration. تحدث البلزمة عندما تكون Ψ_p عبارة عن صفر حيث أن السيتوبلازم يبتعد عن الجدار نتيجة لفقد الماء من الفجوات العصارية للخلايا ولذلك تصبح الفجوات العصارية فى هذه الحمالة مرتخية أو مترملة flaccid . فى حالة خلايا الحيوان يمكن شرح أنتقال الماء من وإلى الخلايا على أساسا منحدر الأسموزية osmotic gradients ولكن فى خلايا النبات فأن لها جدار صلب ولذلك فى حالة خلايا النبات يجب شرح وأنتقال الماء من وإلى الخلايا على أساس منحدرات الجهد المائى water - potential gradients وفيها مكونات عديدة وهى وأيضا Ψ_π

Ψ_p يوضح الشكل (شكل ٤٠) كيف تتغير قيم Ψ و Ψ_π و Ψ_p عندما يكبر حجم الخلية أى تنتفخ عند دخول الماء إليها. تزداد قيمة Ψ عند دخول الماء وزيادة الماء تسبب زيادة Ψ_p تزداد قيمة Ψ_π حيث أن الماء الداخل إلى الخلية يسبب تخفيف تركيز العصير الخلوى أى قلة التركيز. عند أتزان الخلية مع الماء النقى فأن تساوى صفر حيث أنه عند الأتزان تكون قيمة Ψ للخلية تساوى صفر.



(شكل ٣٨): رسم توضيحى يوضح خلايا مبلزمة وخلايا غير مبلزمة
فى الخلايا المبلزمة يحدث نقص فى إنتفاخ الفجوة العصارية فإن الفجوة تنقبض والأغشية البلازمية تبتعد عن جدار الخلية تاركة مساحة فارغة وفى حالة الصورة السفلية بالمجهر الإلكتروني وحيث توجد خلايا ميزوفيل لنبات pinto beans معرضة لغاز الأوزون (التكبير ٥٠,٠٠٠×). يسبب الأوزون رشح للخلية وبلزمة للخلايا (لاحظ أن الغشاء البلازمى تم إبتعاده عن جدار الخلية تاركا فراغ). التراكيب المشار إليها CF عبارة أجسام شبه متبلورة crystalloid bodies والتى تظهر نتيجة للمعاملة بالأوزون.



(شكل ٣٩) : أنواع البلزمة

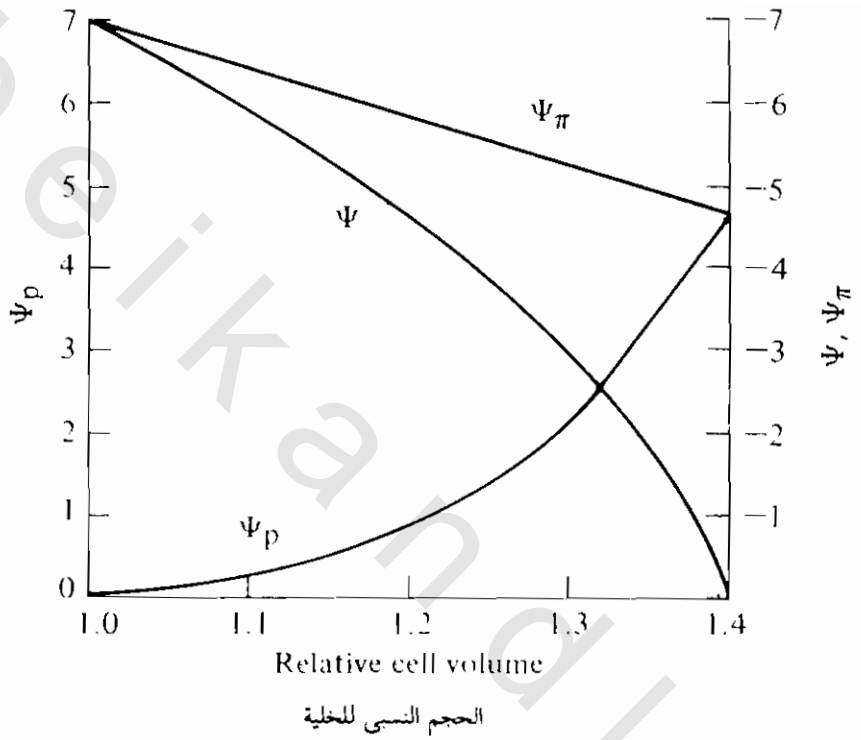
أ ـ بلزمة محدبة convex plasmolysis

ب ـ بلزمة مقعرة concave plasmolysis

جـ ـ بلزمة الغشاء الفجوى tonoplast plasmolysis

د ـ بلزمة قبعية cap plasmolysis

تحدث بلزمة الغشاء الفجوى بمعاملة الخلايا بمحاليل تحتوى ثيوسيانات البوتاسيوم وحيث ينخفض حجم الفجوة بينما يزداد السيتوبلازم فى الحجم. يعتقد أن هذا النوع من البلزمة يسب تدمير وفساد خواص إختيارية النفاذية لغشاء الأكتوبلاست (البلازماليما) . تعتبر حالة البلزمة عند طرفى الخلية . جميع حالات البلزمة السابقة عكسية أى رجعية أى يمكن إرجاعها لحالة الخلية العادية عدا حالة بلزمة الغشاء الفجوى فهى غير عكسية أى غير رجعية v. irreversible فجوة عصارية و p سيتوبلازم و c جدار.



(شكل ٤٠) : تغير جهد الماء والجهد الأسموزى وجهد الضغط
التغير فى الضغوط السابقة فى خلية ينساب إليها الماء من إناء يحتوى على ماء
حر ويزداد حجم الخلية نتيجة لذلك.

يعبر الرقم ١ على المحور السينى (حجم الخلية النسبى) للخلية المرتخية flaccid . بأستمرار إنسياب الماء إلى الخلية فإن حجم الخلية يزداد ويصبح الجهد المائى فى الخلية مقارب للجهد المائى خارج الخلية فى الوعاء الموضوع فيه الخلية. يزداد جهد الضغط نتيجة لنفاذية الماء إلى داخل الخلية وتخفيف بسيط لمحتويات الخلية مسببا أن يصبح جهد الضغط أقل سالبية. عند وصول الجهد المائى للخلية إلى صفر ومماثلا فى ذلك الماء النقى فى الوعاء فإن الماء لاينفذ إلى الخلية أى تتوقف نفاذية الماء من خارج الخلية إلى داخلها.

obeikandl.com

جهد الأدمصاص Matric potential :

هو عبارة عن أحد مكونات جهد الماء water potential وهو عبارة عن الماء المدمص على أجزاء ومكونات الخلية. أدمصاص الماء adsorption على السطوح يسبب خفض الطاقة الحرة للماء ولذلك فأن قيمة جهد الأدمصاص تكون سالبة ويرمز لجهد الأدمصاص للماء بالرمز ψ_m .

يحدث التشرب imbibition فى النبات وهو عبارة عن عملية أدمصاص للماء على السطوح الجافة أو الشبه جافة مثل الخشب والبذور الجافة وينتج عن هذه العملية تحرر كمية من الطاقة على هيئة حرارة. ولذلك عند أنبات البذور ينطلق أثناء ذلك حرارة. ولذلك فأن فقد الحرارة من الماء أثناء الأدمصاص وأيضا التشرب يعتبر مقياس مباشر للأنخفاض فى الطاقة الحرة للماء. وينتج عن التشرب أنتفاخ وهذا الأنتفاخ يكون كاف أى طاقة كافية لكسر الأحجار أو شرخها. وكان قدماء المصريون يكسرون أو يشرخون الجرانيت بواسطة ألواح خشب جافة ثم تبليلها أى بأستعمال ألواح خشب مبللة.

لايعتبر جهد الأدمصاص بنفس أهمية ψ_π و ψ_p إلا فى حالات قليلة مثل حالة البذور الجافة وربما فى حالات النباتات العصارية ذات التركيز المرتفع من المواد الهلامية. أغلب قيم ψ_m عبارة عن ٠,١ بار فى حالة كثير من النباتات.

وفى حالة التربة يعتبر ψ_m أهم عامل. يعتبر ψ_π فى حالة التربة ليس له أهمية أو قليل الأهمية عدا حالة التربة الملحية حيث أن ψ_π يكون له أهمية ملحوظة.

تأثير الجاذبية الأرضية والتيار الكهربائى

Gravitational and electrical components

عادة لاتحسب فى ψ تأثير الجاذبية الأرضية ψ_g وتأثير الكهرباء ψ_e . وربما تصبح ψ_g عامل من العوامل له تأثير فى حالة الأشجار العالية حيث أنه بزيادة أرتفاع الشجرة يمكن أن يحدث تصحيح للسرعة نتيجة للجاذبية الأرضية. وبأفتراض أن سرعة متوسطة نتيجة للجاذبية الأرضية (g) هى ٩٨٠ سم لكل ثانية٢ ولكن يكون التصحيح هو ـ ٠,٠٠٠٣١ . سم ثانية٢ لكل متر ولذلك لايتعدى مقدار التصحيح فى شجرة طولها مائة متر مقدار ٠,٠٠٣٢١ ٪ ولكن عادة يتم أهمال قوى الجاذبية الأرضية فى العلاقات المائية للنبات.

تعتبر الأسموزية الكهربائية عبارة عن طريقة يتم فيها حركة الماء عبر منحدر كهربائى electrical gradients . وحيث أن الماء ذات قطبين فأنها يمكن أن تتحرك فى حقل

كهربائى. فرق الجهد عبر الأغشية الحية هو عبارة عن ١٠٠ ملليفولت فقط. يعتبر الفولت عامل هام فى أنتقال الماء فى النبات وتبعا لذلك فأنه يأخذ فى الأعتبار عادة

عامة توجد عوامل أخرى كثيرة تؤثر على الطاقة الحرة للماء عند حساب ψ ولكن أهم العوامل فى المعادلة هى ψ_p و ψ_π ولذلك تكون المعادلة كالآتى :

سرعة أنتقال الماء

The Rate of Water Transport

القوة المحركة The driving force :

جهد الماء أو الجهد المائى ψ والذى تم تفسيره تبعا لقوانين الديناميكا الحرارية له دور فعال فى فهم أتجاه الجهد أثناء أنتقال الماء potential direction of water transport. حيث يوجد أنخفاض فى جهد الماء من المنبع إلى المصب from source to sink وحيث أن الماء تنساب من المصدر إلى المصب تلقائيا ولذلك فأن قيمة $\Delta\psi$ تم تقديرها من ψ للمنبع والمصب. ولذلك فأن $\Delta\psi$ تعتبر القوة المحركة فى حالة أنتقال الماء.

وسرعة أنتقال الماء يتم تقديرها وحسابها من عدم الأتزان فى الديناميكا الحرارية nonequilibrium thermodynamics. وسرعة أنتقال الماء يمكن التعبير عنها بما يأتى

$$dw / dt$$

يمكن أن تكون الوحدات جرام من الماء لكل ثانية أو أى وحدات مناسبة. أنسياب الماء أى dw / dt يتم التعبير عنه Jw . حيث أن Jw هو عبارة هن حجم الماء المنساب عبر مساحة معينة من السطح لكل زمن معين ومثال ذلك جم ماء لكل سم مربع من سطح النسيج النباتى فى الثانية.

أنسياب الماء من خلية إلى أخرى تعبر عن مدى نفاذية الغشاء المعين للماء ويعبر عنها L_p أن القوة الدافعة للماء للأنتقال driving force for water transport ويرمز لها $\Delta\psi$. ولذلك فأن أنسياب الماء يمكن التعبير عنه بالمعادلة الآتة :

$$J_w = L_p \, \Delta\psi$$

وحيث أن

$$\psi = \psi_p + \psi_\pi$$

$$\Delta\psi = \Delta\psi_p + \Delta\psi_\pi$$ فأن

حيث أن Δ تعبر عن الفرق فى كل جهد بين المصدر والمنبع والمصب source and sink. ولذلك فأن أنسياب الماء أى J w

$$J_w = L_p\ (\Delta\psi_p + \Delta\psi_\pi)$$

توضح المعادلة السابقة كيفية أنتقال الماء بين الخلايا أو الأنسجة أو من الخارج إلى داخل النبات وذلك مع الأخذ فى الأعتبار أن الأغشية الخلوية أختيارية النفاذية تماماtruly differentially permeable. ولكن ليس ذلك هو حقيقة الوضع فى النبات حيث أن بعض الأغشية ترشح بعض الذائبات leaky with respect to solutes. قليل جدا من الذائبات تطرد كلية من خلايا النبات أو تحفظ تماما داخل خلايا النبات. يتم نقل الجلوكوز والسكروز بسهولة داخل النبات وأيضا بعض الأيونات مثل الكلور والكبريتات والصوديوم والبوتاسيوم بينما بعض المركبات تنتقل فى داخل النبات بدرجة محدودة مثل السكريات الكحولية sugar - alcohols مثل المانيتول والسربتول. ينخفض الضغط الأسموزى تبعا لدرجة فقد الغشاء لخاصية النفاذية الاختيارية للذائبات ولذلك فأن أى رشح للغشاء leakiness يسبب تغيير فى القيمة النظرية للضغط الأسموزى.

معامل الأنعكاس The reflection coefficient :

درجة نفاذية الغشاء لمركب معين يمكن التعبير عنها بالمعادلة الآتية

أى عن النسبة بين الجهد الأسموزى الفعلى ψ_π^a والجهد الأسموزى النظرى ψ_π^t

$$\sigma = \frac{\psi_\pi^a}{\psi_\pi^t}$$

فى حالة عندما تكون قيمة σ هى واحد فأن الغشاء لن يسمح للذائبات تنفذ أطلاقا ولذلك فأن الجهد الأسموزى الفعلى يساوى تماما الجهد الأسموزى النظرى. وعند معرفة قيمة σ للذائب فأن ψ_π^a الحقيقية أى الفعلية يمكن حسابها من المعادلة الآتية وطبعا قيمة القيمة النظرية تكون ψ_π^t معلومة

$$\psi_\pi^a = \sigma . \psi_\pi^t$$

تعتبر σ هى قيمة معامل الأنعكاس وهى معروفة لكثير من المركبات. ويوضح جدول رقم ٣ بعض قيم σ لغلاف البلاستيدة الخضراء فى البسلة

(جدول ٣) : بعض معاملات الأنعكاس لمركبات غلاف البلاستيدة الخضراء

الذائبـــات	قيمة
السكروز	١
erythritol	٠,٩
جليسرول	٠,٦٣
أيزوليوسين	٠,٣٣
ألانين	٠,٠١

ولذلك يمكن أستعمال معادلة أخرى مناسبة للتعبير عن أنسياب الماء من مكان إلى آخر.

$$J_w = L_p (\Delta\psi_p + \sigma\Delta\psi_\pi)$$

يعتبر L_p هو مقدار أو قيمة نفاذية الماء عبر الغشاء.

وكلما زادت النفاذية كلما زاد أنسياب الماء وتأخذ هذه المعادلة فى الأعتبار قوة الحركة driving force أى $\Delta\psi$ حيث يعبر عنها بأنها $\Delta\psi_p + \Delta\psi_\pi$

المـاء الجوى Atmospheric water :

يتكون الجو حول الأرض من خليط من أحدى عشر غاز وبخار ماء وذلك كما فى الجدول رقم ٤ . حيث يعتبر النيتروجين أكثر الغازات أنتشارا وهو ٧٨٪ من الجو ويلى ذلك الأوكسجين ٢١٪. تركيز الأرجون حوالى ١٪ وتركيز ثانى أكسيد الكربون ٠,٠٣ أما الغازات الأخرى فأنها توجد بكميات أثرية. يحتوى الغاز الملوث على كميات مختلفة من الأيدروجين والفلوريد وثانى أكسيد الكربون وأكاسيد النيتروجين والأوزون ومركبات عضوية معقدة. كثافة الهواء عند درجة حرارة وضغط قياسية S T P هى ١,٢٨ ملليجرام سم٣.

تختلف كمية الماء فى الهواء ولكنها تكون فى المتوسط بين ٠,٠٢ ٪ إلى ٠,٤ ٪ بالوزن. وفى حالة أعتبار المتوسط ٢,٢٪ فأن متوسط الضغط البخارى عند S T P هو ٢ ملليبار mbar تبعا لقانون

(جدول ٤) : النسبة المئوية للغازات فى الهواء الجاف عند مستو سطح البحر

نـوع الغـاز	٪
نيتروجين	٧٨,٠٩
أوكسجين	٢٠,٩٥
أرجـــون	٠,٩٣
ثانى أكسيد الكربون	٠,٠٣
نيـــون	$١,٨ \times ١٠^{-٣}$
هيليوم	$٥,٢٤ \times ١٠^{-٤}$
كريبتون	١×١٠^{-٤}
أيدروجين	٥×١٠^{-٥}
زينون	٨×١٠^{-٦}
أوزون	١×١٠^{-٦}
رادون	٦×١٠^{-١٨}

Raoult's lawأى تم حسابه بهذا القانون. ويعتبر الضغط البخارى الحقيقى أى الفعلىactual vapor pressure هام للعلاقات المائية للنبات حيث أن البخر من سطح النبات هو نتيجة للفرق بين الضغط البخارى للماء فى النبات والضغط البخارى للماء فى الجو.

كمية الماء فى الهواء يعبر عنها بالرطوبة النسبية relative humidity . وهى عبارة عن النسبة بين كمية الماء فى الهواء وبين كمية الماء التى يمكن أن يتشبع بها الهواء. وحيث أن كمية الماء فى الهواء تزداد بارتفاع درجة الحرارة فلابد من تقدير الحرارة لتقدير الرطوبة النسبية ويمكن التعبير عن الرطوبة النسبية بالمعادلة الآتية.

$$\% \text{ RH} = \frac{e}{e^o} \cdot 100$$ أى النسبة المئوية للرطوبة النسبية.

حيث أن e عبارة عن الضغط البخارى للماء فى الهواء عند درجة حرارة معينة وأن e^o عبارة عن الضغط البخارى للماء النقى عند درجة الحرارة المعينة .

من المعروف أن الضغط البخارى للماء النقى عند S T P هو ٦,١ ملليبار mbar وحيث أن متوسط الضغط البخارى للماء فى الجو عند S T P هو ٢ ملليبار mbar ولذلك فأن المتوسط للرطوبة النسبية على مستوى العالم هى ٣٢,٨٪.

$$\frac{2.0 \text{ mbar}}{6.1 \text{ mabar}} \quad (100) = 32.8\ \%$$

يزداد الضغط البخارى زيادة exponentially بزيادة درجة الحرارة (شكل ٢٥). لايزداد الضغط البخارى للماء فى الهواء exponentially مع زيادة درجة الحرارة لأن الهواء يتمدد أيضا تبعا لقانون الغازات gas law يعوض تخفيف الماء زيادة الضغط ولذلك فأنه فى المعتاد أن تكون درجة الرطوبة النسبية ثابتة أثناء النهار والليل فى الهواء العادى فى منطقة معينة فى زمن معين.

يصبح الهواء جاف تماما فى المناطق المرتفعة عن سطح البحر بدرجة كبيرة. ومثال ذلك أن درجة الضغط البخارى على قمة أعلى جبل فى الولايات المتحدة (أرتفاعه ٤٤٢٠ متر) تقل من ٢ ملليبار إلى ١,٢ ملليبار وأيضا درجة الضغط البخارى على قمة أعلى جبل على الأرض وهو جبل إفرست Everest (أرتفاعه ٨٨٥٠ متر) فأن الضغط البخارى يصبح ٠٦٢, ملليبار. يعتبر هذا النقص هام عند زراعة النباتات على المرتفعات .

قيـــاس Ψ و Ψ_p و Ψ_π

أولاً : جهد الماء Water Potential

تعتبر الطرق المستعملة لتقدير جهد الماء هى طرق أتزان equilibrium methods. ولتقدير أو قياس ذلك فى الأنسجة يكون بأستعمال محلول جهد مائى water potential معروف.

التغير فى الوزن أو الحجم Weight or volume change :

يتلخص العمل فى القياسات والتجارب هو أستخدام سلسلة من محلول معروف فيها جهد الماء w.p. يتم ذلك بأستعمال محاليل السكروز أو المانيتول أو كلوريد صوديوم أو كلوريد كالسيوم

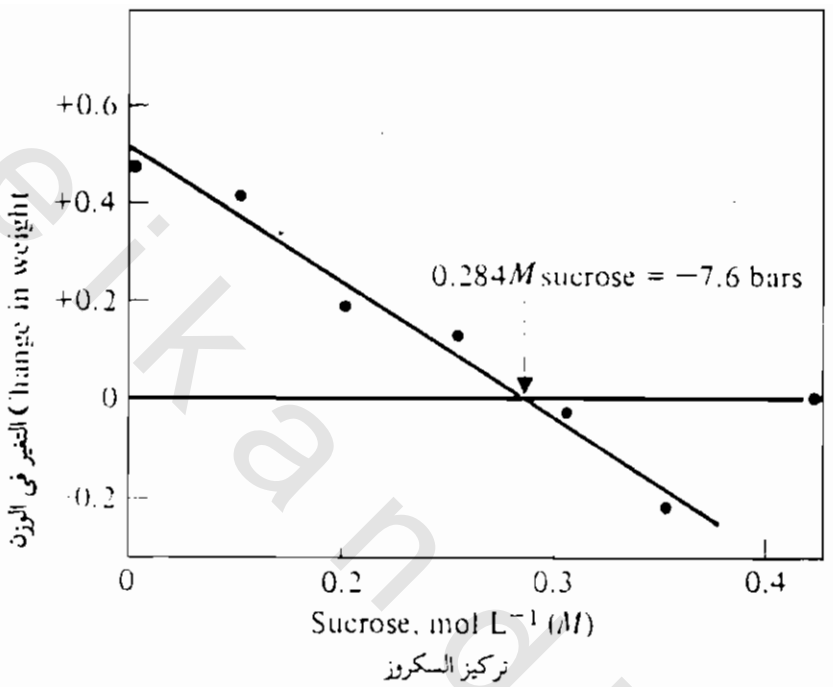
لها جهد مائى معروف وفى حالة المحاليل الموجودة فى حيز مفتوح غير مقيد حر فأن جهد الماء بعد فترة يساوى الجهد الأسموزى للمحلول فى الحيز المفتوح.

يوجد فى جدول رقم ٥ الجهد الأسموزى لمحلول السكروز.

(جدول ٥) : الجهد المائى (بار) لمحاليل سكروز عند ٢ درجة مئوية

M جزيئى	Ψ	M جزيئى	Ψ
0.0	0.0	1.0	- 34.6
0.1	- 2.64	1.1	- 39.8
0.2	- 5.29	1.2	- 45.4
0.3	- 8.13	1.3	- 51.6
0.4	- 11.11	1.4	- 58.4
0.5	- 14.31	1.5	- 65.8
0.6	- 17.77	1.6	- 73.9
0.7	- 21.49	1.7	- 83.0
0.8	- 25.54	1.8	- 93.2
0.9	- 29.70	1.9	- 104.5

عندما يوضع النسيج أو الجزء النباتى فى المحلول المجهول الجهد الأسموزى فأنه من المفروض أن يحدث أنتقال للماء من داخل النسيج النباتى للخارج أو العكس تبعا لتركيز المحلول الخارجى لكى تحدث حالة أتزان أى النتيجة هى دخول أو خروج الماء من النسيج أو الجزء النباتى ويكون ذلك فى الأتجاة لحدوث أتزان بين المحلول الخارجى والنسيج أو الجزء النباتى. وفى حالة النسيج الذى يكون له جهد مائى أعلى من المحلول الخارجى فأن الماء ينتقل من داخل النسيج إلى المحلول و تبعا لذلك يقل وزن النبات. والعكس صحيح فى حالة الأنسجة التى لها جهد مائى منخفض فأن الماء ينتقل من المحلول إلى الأنسجة أو الأجزاء النباتية ولذلك يزيد وزن النبات. يمكن عمل شكل يبين التغيير فى الوزن مع مايقابله من جهد الماء فى المحلول وذلك فى صورة منحنى بيانى يسمى منحنى قياسى standard curve (شكل ٤١). وبذلك يمكن بعد تقدير وزن الجزء النباتى بعد



(شكل ٤١) : التغير فى الوزن مع التغير فى تركيزات محلول السكروز

دياجرام يوضح التغير فى وزن نسيج درنات البطاطس عند وضعها فى تركيزات أسموزية مختلفة من محلول السكروز. التركيز الأسموزى للسكروز يعبر عنه بالبار عند نقطة عدم التغير فى الوزن (خط الصفر) مساو للجهد المائى لأنسجة البطاطس. فى هذه التجربة لايحدث تغير فى وزن نسيج البطاطس عند وضعها فى محلول سكروز ٠,٢٤ جزيئى. عند وضع النسيج فى محلول مخفف يزداد الوزن لدخول الماء والعكس صحيح عند وضعها فى محلول مركز. التركيز ٠,٢٤٨ جزيئى يساو جهد أسموزى – ٧,٦ بارات وبالتالى فإن الجهد المائى لدرنات البطاطس هو – ٧,٦ بارات.

التجربة وتقدير الزيادة فى الوزن أو نقصها يمكن معرفة الجهد المائى لمحلول خلايا الجزء النباتى من المنحنى القياسى. وفى حالة النسيج النباتى الذى لا يمتص ماء أو يفقد ماء يعتبر الجهد المائى له مساو تماما الجهد المائى للمحلول أى

$$\Delta\psi = \psi \text{ tissue} - \psi \text{ solution} = 0$$

أى أن

$$\psi \text{ المحلول} = \psi \text{ النسيج}$$

وفى هذه التجارب ليس من الضرورى الأنتظار حتى حالة الأتزان حيث يجب الأنتظار حتى فترة مناسبة تتراوح عادة من عشرون دقيقة إلى ساعة عادة ولكنها قد تزيد عن ذلك حيث يتوقف ذلك على نوع النسيج المستعمل ودرجة نفاذيته ومثال ذلك أن الأوراق الجلدية ذات الكيوتيكل السميك فأنها تحتاج ماء أكثر من الأوراق العادية ذات الكيوتيكل الرقيق.

يستعمل فى هذا الصدد طرق كثيرة أهمها ما يأتى :

١ـ طريقة الصبغة The dye method :

تم عمل هذه الطريقة بواسطة العالم الروسى شارداكوف Chardakov ويمكن أن تسمى طريقة الصبغة البروسية. حيث يوضع النسيج فى عدد من أنابيب الأختبار تحتوى على سلسلة من التركيزات لها جهد أسموزى معلوم ثم تترك فترة لحدوث الأتزان. أساس هذه الطريقة أن المحاليل الخارجية التى ستكتسب ماء من النسيج النباتى سيحدث لها إنخفاض فى كثافتها والعكس صحيح فى حالة المحاليل الخارجية التى ستفقد ماء حيث تصبح أكبر فى درجة كثافتها. وبعد عمل التجربة فأن درجة تغيير كثافة المحلول فى كل أنبوبة يمكن تقديرها بأخذ قطرة من المحلول قبل بداية التجربة أى المحلول الأصلى وصبغها بصبغة مناسبة مثل أزرق المثيلين ثم وضع هذه القطرة المصبوغة فى مركز المحلول بعد التجربة بواسطة ماصة. عند سقوط القطرة يعنى ذلك أن كثافة المحلول أنخفضت أى أن الجزء النباتى فى هذا المحلول له جهد مائى عال وفقد ماء. والعكس صحيح فى حالة أرتفاع القطرة إلى سطح المحلول يعنى ذلك أن المحلول الخارجى فقد ماء وأصبح أعلى كثافة. وفى حالة المحلول الذى لا يحدث فيه تغير فى الكثافة يكون له جهد مائى مساو للجهد المائى للجزء أو النسيج النباتى.

يمكن عمل هذه الطريقة فى الحقل بعمل مجموعتين أى سلسلتين من التركيزات أحداهما مصبوغة بأزرق المثيلين والأخرى تستعمل فى التجربة لأختبار الأنسجة أو الأجزاء النباتية. يمكن أستخدام هذه الطريقة فى المعمل وتكون لها درجة من التقدير الكمى وذلك بأستعمال

. refractometer

٢ ـ طريقة أتزان الضغط Pressure equilibrium :

تتلخص هذه الطريقة فى أستخدام أدوات أو أجهزة يمكنها تقدير جهد الماء فى الأنسجة وذلك بعمل ضغط بدرجة معينة يكون مساو لجهد الماء فى النسيج النباتى .

وأبسط صور عمل ذلك هو تعريض الجزء النباتى لضغط حتى يتم خروج الماء ويكون الجزء النباتى ورقة أو جزء من ساق آلخ. ولذلك فأن الضغط اللازم لخروج الماء من النسيج يكون مساو لجهد الماء فى العضو النباتى . ومن أفضل الأدوات المستخدمة فى ذلك هو جهازScholander bomb (شكل ٤٢). حيث يوضع ورقة أو ساق فى حجرة الضغط وفيها عنق الورقة أو قمة الساق المقطوعة معرضة إلى أعلى خارج حجرة الضغط. يتم أحتفاظ الجزء النباتى للماء بقوة معينة مقدرة بالبار مساوية لجهد الماء. يتم زيادة الضغط فى الحجرة حتى بداية خروج الماء من قمة الساق أو العنق وفى هذه الحالة وعند هذه الدرجة يكون هذا الضغط مساو لجهد الماء فى الجزء أو النسيج النباتى.

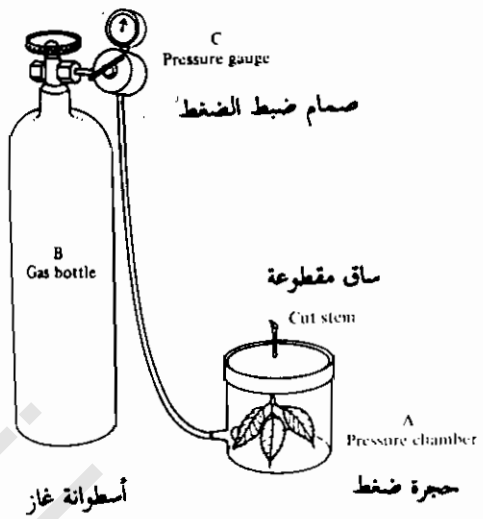
ومن عيوب هذه الطريقة موت أو ضغط وإهتراء الأنسجة نتيجة الضغط وأيضا المضاعفات والمشاكل نتيجة لدفع الماء خلال الخلايا والأنسجة. ومن محاسن هذه الطريقة أنها مناسبة وملائمة ويمكن الأعتماد عليها بدرجة كبيرة. كما يمكن أستعمال الجهاز فى الحقل والدراسات الحقلية.

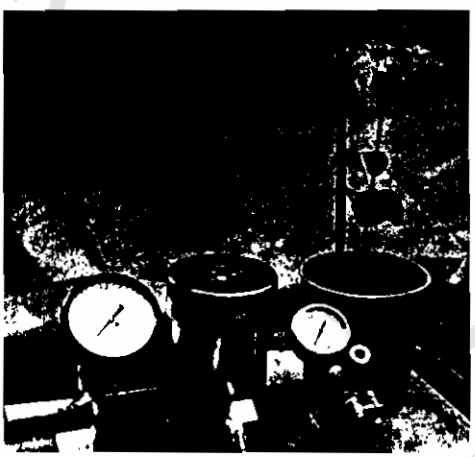
٣ ـ طريقة أتزان البخار Vapor equilibrium :

تعتبر الطريقة المميزة لقياس الجهد المائى. حيث تعتمد هذه الطريقة على تبادل بخار الماء بين النبات والجو. أدق الطرق المستعملة فى ذلك هى أستعمال thermocouple psychrometer لتقدير الضغط البخارى. يحتوى هذا psychrometer حجرة ذات درجة حرارة معينة تحفظ بداخلها العينة النباتية وأيضا يوجد بداخل الحجرة ترمومترين كل منهما ذو أنتفاخ زجاجى أحدهما مبلل والآخر جاف thermocouple وذلك لتقدير الرطوبة النسبية فى داخل الحجرة حول النسيج يتم أخذ القياسات عندما تكون رطوبة الحجرة فى أتزان مع رطوبة النسيج. وفى هذه الحالة يكون جهد الماء للحجرة مساو لجهد الماء فى النسيج أو العضو النباتى.

حيث توضع قطرة من الماء على الأنتفاخ المبلل للترمومتر ثم تقاس الرطوبة النسبية فى الحجرة والتى تحتوى النسيج النباتى وذلك بدرجة تبريد الأنتفاخ الزجاجى فى الأنتفاخ المبلل. تعتبر هذه هى طريقة psychrometer لتقدير الرطوبة النسبية. ويتم تقدير الجهد المائى بالمعادلة الآتية

$$\Psi = RT \ \ln \frac{e}{e^o}$$





(شكل ٤٢): جهاز شولاندر لقياس الجهد المائى

يتم وضع ساق مقطوع أو ورقة مقطوعة فى غرفة ضغط A مع تعريض الطرف المقطوع للخارج يتم عمل ضغط بالحجرة بواسطة نيتروجين من الأنبوبة B حتى يظهر السائل على السطح المقطوع. كمية الضغط (يمكن قراءتها على الصمام C) اللازمة لخروج السائل من الأنسجة يفترض أنها تساوى الجهد المائى للنسيج.

حيث أن e / e^o الرطوبة النسبية.

ومن عيوب الطريقة أن الأملاح أو التراب أو القذارة الموجودة على النسيج تسبب قراءات خاطئة. وأيضا يجب ضبط درجة حرارة الغرفة بدقة حتى ٠,٠٠١ درجة مئوية. وعيب ثالث أن الأتزان بين الرطوبة فى الحجرة والعينة يأخذ وقت طويل جدا. ومما هو جدير بالذكر أنه توجد أدوات أو أجهزة أخرى مشابهة تحتاج إلى دقة أقل لضبط درجة الحرارة وأيضا يمكن معايرتها بقياس سرعة تبريد الأنتفاخ الزجاجى على هيئة تبخير فى الحجرة. يمكن أستعمال الأجهزة الأخيرة فى الحقل لأن ضبط الحرارة بدقة كبيرة غير مطلوب وأيضا لاتحتاج إلى وقت طويل للأتزان.

ثانيا : الجهد الأسموزى
Osmotic Potential

توجد طرق عديدة لتقدير الجهد الأسموزى وهى ما يأتى :

١ـ طريقة البلزمة The plasmolytic method :

تعتمد هذه الطريقة على إيجاد محلول قياس له جهد أسموزى يسبب بلزمة مبتدئةincipient plasmolysis للخلية. وفى حالة الخلايا لابد من وجود ٥٠٪ من الخلايا تكون ذات بلزمة مبتدئة ولذلك لابد من فحص الخلايا مباشرة ولذلك لابد من أستعمال أنسجة تظهر فيها البلزمة بوضوح مثل أوراق الأيلوديا أو أوراق نبات الريو *Rheo* أو خيوط طحلب الأسبيروجيرا. يمكن تقدير نسبة ٥٠٪ من رسم المنحنى وأستنتاج نسبة ٥٠٪ من الخلايا كما فى طريقة البلزمة التى سيلى شرحها. عند البلزمة تكون قيمة الجهد الأسموزى هى صفر أى أن $\psi = \psi_\pi$ وفى هذه الحالة فأن المحلول القياسى يساوى الجهد الأسموزى للنسيج.

٢ـ الطريقة الكريوسكوبية The cryoscopic method :

يعتبر الجهد الأسموزى خاصية colligative أى أنها تتوقف على عدد الجزئيات ولذلك فأنه يمكن قياس أى صفة colligative بواسطة ضغط البخار حتى نقطة التجمد. أسهل الطرق فى هذا الصدد هى قياس نقطة التجمد وذلك كما تم شرحه فيما سبق حيث أن محلول واحد جزيئى 1 molal يسبب خفض نقطة التجمد ١,٨٦ درجة.

وللقيام بعمل هذه الطريقة يجب أستخلاص العصير الخلوى من النسيج ومن أفضل الطرق فى ذلك هى دفع المحلول خارج الخلايا تحت ضغط أو يمكن سحق الخلايا وأستخلاص المحلول ولكن الأخيرة غير مفضلة. ثم تجرى عملية التبريد لعصارة النبات ويمكن حساب الجهد

الأسموزى للمحلول من المعادلة الآتية.

$$\psi_\pi = \Delta P_f \cdot \left(\frac{-22.7}{1.86}\right)$$

وفى المعتاد يتم معايرة وتقدير المحاليل بالنسبة لنقطة التجمد أى معايرة محاليل قياسية معروفة ومقدر لها نقطة التجمد.

٣ـ طريقة الضغط البخارى The vapor - pressure method:

حيث أن الضغط البخارى صفة colligative فأنه يستخدم فى تقدير الجهد الأسموزى يمكن أستخدام طريقة أتزان البخار vapor - equilibrium والتى تسمى الطريقة السيكرومترية psychrometric method والتى سبق شرحها فى طرق تقدير جهد الماء. يمكن كسر وتمزيق أغشية الخلايا النباتية فى النسيج وذلك بواسطة التجميد السريع quick - frozen حيث أن التجميد يسبب تمزيق أغشية الخلية. يسبب التجميد ترهل وتمزيق الخلايا وبذلك يستبعد جهد الضغط pressure potential. ولذلك فأن $\psi_\pi = \psi$ ولذلك فأنه يمكن تقدير الجهد الأسموزى مباشرة.

ثالثا : جهد الأدمصاص
Matric Potential

يعتبر تقدير جهد الأدمصاص من الصعوبة بمكان. يحتوى مخلوط السيتوبلازم والعصير الخلوى على عديد من الغرويات والأسطح الغروية والتى تدمص الماء ولذلك فأن تقدير الجهد الأسموزى يشمل جهد الأدمصاص حيث أن أدمصاص الماء على مكونات الخلية سيقلل من ضغط البخار v.p. . ولذلك فأن تقدير الجهد الأسموزى وجهد الأدمصاص لايمكن التمييز بينها بالطرق العادية. وفى حالة وجود جهد الأمصاص فقط دون الجهود الأخرى مثل جهد الماء والجهد الأسموزى فأن الطرق المستخدمة فى تقدير الجهود الأخرى تستعمل فى تقدير جهد الأدمصاص .

وفى حالة جهد الأدمصاص على حبيبات التربة فأنه يمكن قياسه بواسطة الضغط أى توجيه ضغط إلى حبيبات التربة لأنتزاع الماء المدمص من حول حبيبات التربة الغروية أو من حول التربة الغروية. وفى هذه الحالة فأن الضغط اللازم لتحرير الماء المدمص من حول حبيبات التربة يساوى تماما جهد الأدمصاص. يمكن أتباع طرق مشابهة لتقدير جهد الأدمصاص لغرويات النبات مثل الصموغ والمواد الهلامية mucilages داخل الخلايا.

رابعا : جهد الضغط
Pressure Potential

تقدير جهد الضغط من أصعب بل أصعب الجهود تقديرا. وفى الطـــريقة العادية يتـــم تقدير ψ و ψ_π ثم يتم حساب جهد الضغط تبعا للمعادلة الآتية.

$$\psi_p = \psi - \psi_\pi$$

وهذه هى الطريقة الوحيدة الدقيقة لتقدير جهد الضغط ولذلك يلزم تقدير دقيق لقيمة كل من ψ_π و ψ .

توجد طرق أخرى ولكن من الصعب تطبيقها. توجد طرق فيها يتم المحاولة لقياس جهد الضغط وذلك بأستعمال خلايا نباتية كبيرة الحجم وربط هذه الخلايا بواسطة مانومترات صغيرة micromanometers ومولدات ضغط pressure transducers . تعتبر هذه الأجهزة كبيرة الحجم.

obeikandl.com

obeikandl.com

الباب العاشر
فسيولوجى الثغور وتبادل الغازات

Gas Exchange and Stomatal Physiology

من أهم الصفات الفسيولوجية للنبات هي تبادل الغازات بين الأوراق والجو المحيط. ومن أهم الغازات في هذا الصدد هي الأوكسجين وثاني أوكسيد الكربون. ومن هذه الصفات أيضا فقد بخار الماء عن طريق الثغور ليحدث الأتزان في الماء للنبات ويحدث ذلك عن طريق النتح. يحدث هذا التبادل خلال ثقوب صغيرة موجودة في النبات وتسمي هذه الثقوب بالثغور stomata والمفرد ثغر stoma والترجمة الأنجليزية لهذا الكلمة هى mouth أى فم. تعتبر الثغور أبواب أو مداخل رئيسية لدخول ثاني أوكسيد الكربون أثناء البناء الضوئى وأيضا لخروج بخار الماء عن طريق النتح. وحيث أن تبادل الغازات يلعب دور رئيسى فى فسيولوجيا النبات فأن الدراسة المستفيضة لفسيولوجى الثغور وأساسيات تبادل الغازات تعتبر من الأهمية بمكان لفهم فسيولوجيا النبات.

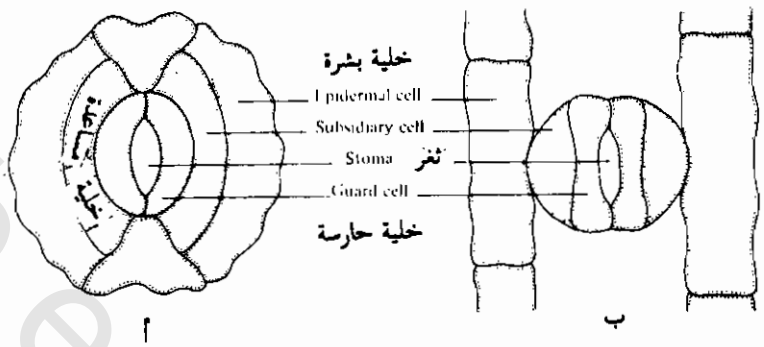
نبذة عن الثغور :

توجد الثغور علي سطح النبات علي الأجزاء المعرضة للهواء ولذا فهي لاتوجد على الجذور ولذلك فأنها توجد على الأوراق أساسا وبكثرة ولكنها توجد أيضا على السيقان والأجزاء الزهرية والثمار. توجد الثغور على جميع النباتات عدا الطحالب والفطريات ولذلك فهو توجد على النباتات الزهرية وعاريات البذور والتيريديات والحزازيات.

ويختلف عدد الثغور بأختلاف النبات ونوعه وبيئته. وفى المعتاد أن يكون معدل وجود وأنتشار وتوزيع الثغور هو عشرة آلاف ثغر لكل سنتيمتر مربع من سطح الورقة. ولكن في كثير من النباتات الصحراوية يقل المعدل عن ذلك ومثال ذلك التين الشوكى والصبارات و*Sedum* ونبات الثلج فأن معدل التوزيع يكون ألف لكل سنتيمتر مربع ولكن فى بعض النباتات متساقطة الأوراق قد يزيد معدل التوزيع حيث يصل إلى مائة ألف ثغر لكل سنتيمتر. عادة يكون عدد الثغور على السطح العلوى أعلى من عدد الثغور على السطح السفلى. عادة أيضا تفتح الثغور نهارا وتغلق ليلا. يعتبر للثغور دور بارز فى فسيولوجى النبات حيث أنها تنظم عملية تبادل الغازات.

الشكل الظاهرى للثغور :

يتكون الشكل الظاهرى للجهاز الثغرى stomatal apparatus من خليتين حارستين تحيطان بالثغر وخليتين مساعدتين subsidiary cells ويوجد أسفل الثغر تجويف تحت الثغر (شكل ٤٣).



(شكل ٤٣): أشكال الثغور
أ ـ خلايا حارسة كلوية الشكل لنباتات ذات الفلقتين
ب ـ خلايا حارسة دمبلية الشكل لنباتات ذات الفلقة

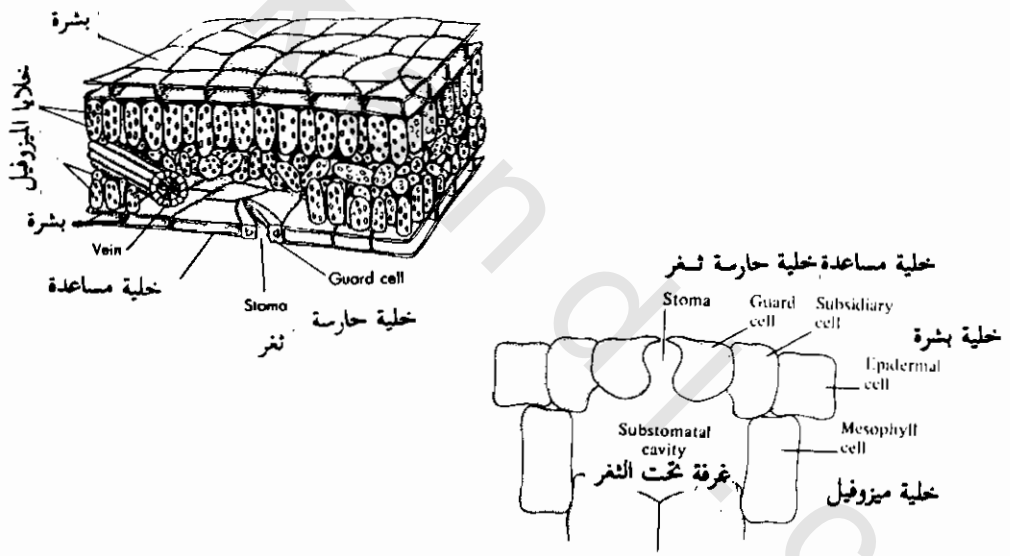
توجد أشكال مختلفة من الخلايا الحارسة ويوجد نوعان رئيسيان وهما خلايا كلوية الشكل kidney shaped وخلايا دمبلية الشكل dumbell - shaped كما فى النجيليات. تحتوى الخلايا الحارسة على نواة مميزة كبيرة وبلاستيدات صغيرة بينما لاتحتوى خلايا البشرة الأخرى على بلاستيدات خضراء. تحتوى الخلايا الحارسة على محتويات أخرى وهى بذلك تماثل الخلايا العادية. توجد خيوط بلازموديزماتا قليلة العدد وأحيانا لاتوجد لربط الخلايا الحارسة بالخلايا المساعدة. وبالرغم من ذلك تكون الجدر الجانبية بين الخلايا الحارسة وبين الخلايا المساعدة رقيقة فأن عملية نقل المواد لا تحتاج بذلك إلى وجود روابط بين الخلايا cellular connections.

الخلاية الحارسة لها جدار سميك ناحية فتحة الثغر والعكس صحيح حيث أن الجدار فى الجهة المقابلة رقيق وكما سبق ذكره والجدر الخارجية والداخلية متوسطة السمك ونتيجة الأختلاف فى سمك الجدار وعند أنتفاخ الخلية الحارسة فأن الثغر ينفتح أى أن درجة سمك الجدار لها دور فى فتح الثغور (شكل ٤٥) يغطى الجهاز الثغرى بالكيوتين والذى يمنع فقد الماء من الخلايا الحارسة .

وفى حالة الخلية الحارسة فى النجيليات فأنها تتكون من جزء وسطى ضيق سميك الجدار

ونهايتى الخلية منتفختين رقيقتى الجدر. لاتوجد بلازموديزماتا تربط بين الخلايا الحارسة والخلايا المساعدة. نتيجة لأنسياب الماء إلى الخلايا الحارسة فأن الطرفين المنتفخين فى الخلية الحارسة ينتفخان ويكبران فى الحجم ويسببان أنتفاخ طرفى الخلية الحارسة وينتج عن ذلك إنفتاح الثغر. يلتصق بالخلايا الحارسة خلايا مساعدة والتى تساعد فى فتح الثغر.

جميع الخلايا الحارسة لها خلايا مساعدة والتى يعتقد أن لها دور فى مساعدة فتح الثغور ويمكن أن تختلف الخلايا المساعدة فى شكلها أو حجمها عن الخلايا الحارسة كثيرا أو قليلا تبعا لنوع النبات وأحيانا تكون الخلايا المساعدة مشابهة بدرجة كبيرة جدا لخلايا البشرة ومثال ذلك الخلايا المساعدة لأوراق الفول وحيث أن الأختلاف بينها وبين خلايا البشرة طفيف. جدر الخلايا المساعدة رقيقة أى غير سميكة ولاتحتوى بلاستدات خضراء. يمكن أن توجد بلازموديزماتا تصل الخلايا المساعدة بخلايا البشرة المجاورة. توجد الخلايا الحارسة أعلى تجويف تحت الثغر محمولة بواسطة الخلايا المساعدة (شكل ٤٤). يغطى الكيوتين جميع سطوح الخلايا المحيطة بتجويف تحت الثغر ليحفظ هذه الخلايا من الضرر ومن الجفاف الزائد.



(شكل ٤٤): الجهاز الثغرى stomatal apparatus

يلاحظ إتصال الخلايا الحارسة بالخلايا المساعدة. لاحظ أن الخلايا المساعدة معلقة فوق الغرفة تحت الثغرية

حجم الثغور Size of stomata :

تعتبر الخلايا الحارسة أصغر فى الحجم عن الخلايا المساعدة المجاورة لها وأيضا عن بقية خلايا البشرة. أبعاد الخلية الحارسة هى ٤٠ × ١٥ ميكرومتر وهى تختلف بأختلاف النبات (جدول ٦). عند فتح الثغور لايتغير الطول أو يتغير قليلا ويتغير العرض قليلا أى يصبح أصغر قليلا لأن الأرتفاع يزيد. يختلف قطر فتحة الثغر بإختلاف النبات ومتوسط القطر ١٠ ميكرومتر. وجد عند إنفتاح الثغر أن أقصى عرض لفتحة الثغر هى ١٠ ميكرومتر للبصل و ١٢ للفول و ٩ للشقيق *Ranunculus bulborus* ولايتغير طول الفتحة.

(جدول ٦) : أبعاد بعض الخلايا الحارسة بالميكرومتر

نوع النبات	مفتوح	مغلق
البصل	١٤ × ٣٨	١٧ × ٣٨
الفول	٩ × ٤٠	١١ × ٤٠
نوع من الشقين *Ranunculus bulborus*	١٣ × ٤٥	١٤ × ٤٥

توزيع الثغور The distribution of stomata :

عادة تكون الثغور على سطحى الورقة وكثيرا مايكون عددها على السطح السفلى أعلى من السطح العلوى وفى النباتات الخشبية يمكن أن توجد على السطح السفلى فقط دون السطح العلوى. عندما توجد الثغور على سطحى الورقة تسمى amphistomatous وعندما توجد على السطح السفلى فقط تسمى hypostomatous . فقد توجد الثغور على السطح العلوى فقط كما فى النباتات المائية العائمة على سطح الماء epistomatous. لاتحتوى الأوراق المغمورة على ثغور. عندما يكون متوسط عدد الثغور عشرة آلاف لكل سنتيمتر مربع وله متوسط فتحة قطرها ١٠ميكرومتر ولذلك تكون المسافة بين الثغور١٠٠ ميكرومتر ولذلك عندما تفتح الثغور فأنها تشمل ١ ٪ من مساحة الورقة. يوضح الجدولين (جدول ٧ و ٨) أبعاد الثغور المفتوحة فى بعض النباتات.

(جدول٧) : أبعاد الثغور فى بعض النباتات الهامة

نوع النبات	عدد الثغور لكل سنتيمتر مربع	فتحة الثغر (ميكرومتر)	المسافة بين الثغور
الفاصوليا	٢٨,١٠٠	٥,٤	١٢,٦
Begonia	٤,٠٠٠	١٥,٦	١١,٥
الخروع	١٧,٦٠٠	٧,٦	١١,٢
Coleus	١٤,١٠٠	٧,٩	١٢
حبل المساكين	١٥,٨٠٠	٨,٣	١٠,٩
البلارجونيم	٥,٩٠٠	١٥,٩	٩,٢
الذرة	٦,٨٠٠	١٣,٩	٩,٩
الزمير	٢,٣٠٠	٢٧,٥	٨,٦
عباد الشمس	١٥,٦٠٠	١٦,٥	٥,٥
الطماطم	١٣,٠٠٠	١٠,٤	٩,٥
القمح	١,٤٠٠	٢٧,٤	١١,٠
المتوسط	١١,٢٣٧	١٤,٢	١٠,٢

• فتحة الثغر قدرت بحساب الطول × العرض.

• المسافة بين الثغور قدرت بقسمة المسافة بين الثغور من المركز إلى المركز على مساحة فتحة الثغر أى أنه عندما تكون المسافة بين الثغور ١٠٠ ميكرومتر ومساحة الفتحة ١٠ ميكرومتر فأن المسافة تكون $\frac{١٠٠}{١٠} = ١٠$ ويطلق على المسافة بين الثغور فى هذه الحالة spacing.

عامة تكون الأوراق العلوية فى النبات عليها ثغور أكثر عددا وأقل حجما وقد وجد أن معدل أنتشار الثغور فى أعلى ورقة نبات القمح تحت القمة وتسمى هذه الورقة العلم flag leaf يكون ٥٠٠٠ لكل سنتيمتر مربع على السطح العلوى بينما عدد الثغور على الورقة الثالثة أسفل ورقة العلم هو ٣٩٠٠ ثغر لكل سنتيمتر مربع أى أن العدد أقل بدرجة ٢٢ ٪ . يمكن أيضا أن يختلف معدل أنتشار الثغور على الورقة الواحدة تبعا لموقعها ومثال ذلك ورقة الذرة وحيث يوجد ٧٧٠٠ ثغر لكل سنتيمتر مربع على الورقة فى الجزء القريب من الساق و ٩٨٠٠ ثغر لكل سنتيمتر مربع فى الجزء الوسطى من الورقة و ١٠٨٠٠ فى الجزء القمى من الورقة وذلك على السطح العلوى للورقة

. وأما على السطح السفلى فى الورقة السابقة فأن عدد الثغور يكون ٨٢٠٠ و ١٠٨٠٠ و ١١٨٠٠ لكل سنتيمتر مربع للمواقع السابقة على التوالى.

(جدول٨) : معدل أنتشار الثغور فى اسم مربع وأيضا مجموع مساحة الثغور المفتوحة كنسبة مئوية

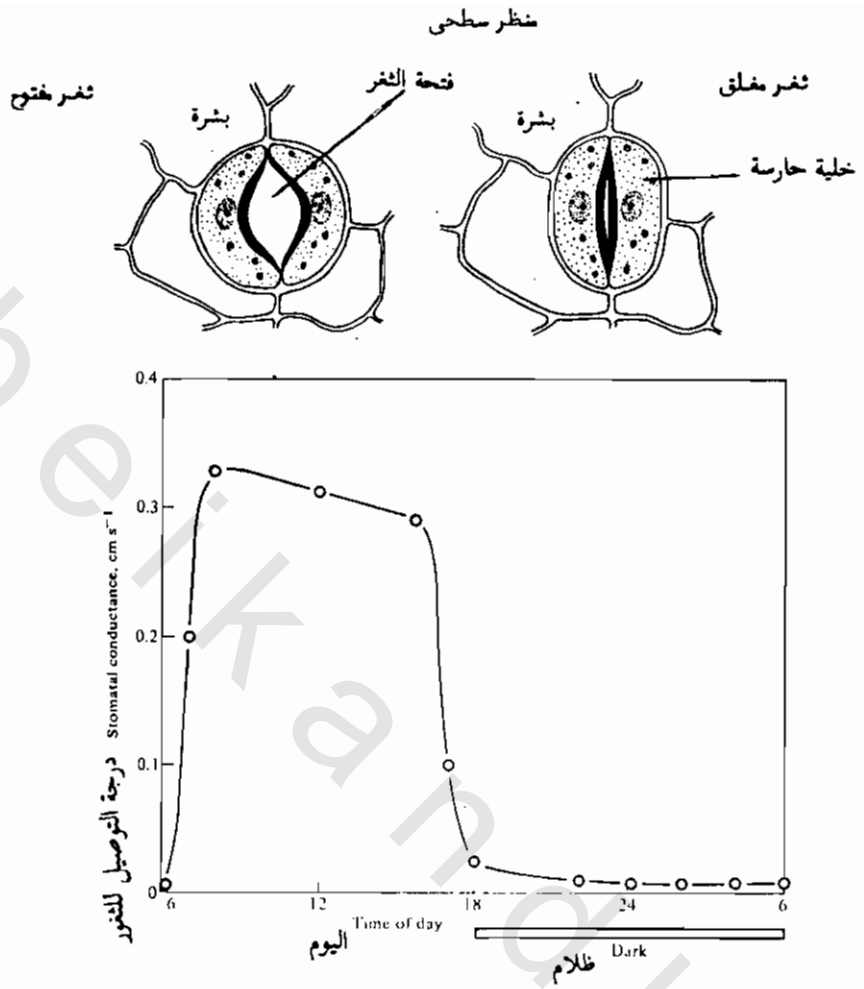
نوع النبات	معدل انتشار الثغور للورقة		مساحة الثغور المفتوحة ٪
	سطح علوى	سطح سفلى	
الصنوبر	١٢٠٠٠	١٢٠٠٠	١,٢
Larix	١٤٠٠	١٦٠٠	٠,١٥
البصل	١٧٥٠٠	١٧٥٠٠	٢
الذرة	٩٨٠٠	١٠٨٠٠	٠,٧
الزيزفون	—	٣٧٠٠٠	٠,٩
عباد الشمس	١٢٠٠٠	١٧٥٠٠	١,١
الفول	٦٥٠٠	٧٥٠٠	١,٠
Sedum spectabilis	٢٨٠٠	٣٥٠٠	٠,٣٢

دورة فتح وغلق الثغور Diurnal opening and closing cycle :

تعتبر أحد الصفات الفسيولوجية الهامة للثغور أنها تفتح فى الضوء وتغلق فى الظلام (شكل ٤٥) فى جميع النباتات عدا بعض النباتات العصارية وحيث يكون العكس صحيح.

وسيتم شرح هذه النباتات العصارية بالتفصيل فى باب تال فى هذا الكتاب وعنوانه التحول الغذائى الكراسيولى الحامضى (تسمى هذه النباتات CAM إختصار crassulacian acid metabolism).

فى الحالات العادية المثالية يفتح الثغر بعد نصف ساعة من شروق الشمس وعادة تكون فتحتها لها أقصى أتساع. يظل الحال كذلك أثناء النهار وأحيانا يقفل الثغر قليلا عند نهاية النهار وأحيانا يكون غلق الثغور تام بعد الظهر. وفى حالة النباتات التى تعانى من نقص الماء فأن الثغور تغلق كليا أو جزئيا أثناء منتصف النهار. غلق الثغور نتيجة لذلك يكون نتيجة لترهل الخلايا الحارسة. وغلق الثغور أثناء الليل يكون بسرعة أبطأ قليلا من سرعة فتح الثغور فى النهار عادة.



رسم تخطيطى لثغر كما يبدو فى قطاع مستعرض ،
وتدل الخطوط المتقطعة على موضع الخلايا الحارسة
عند ما يقفل الثغر أما الخطوط التامة فتدل على
موضع الخلايا الحارسة عند ما يفتح الثغر

(شكل ٤٥) : المنحنى اليومى لفتح الثغور

تم شرح فتح الثغور على المنحنى الصادى بدرجة التوصيل ($cm\ s^{-1}$) كدليل على قدرة الأنتشار خلال الثغور وكمقياس غير مباشر لفتحة الثغر. تفتح الثغور بسرعة فى الضوء وتقفل فى نهاية النهار. تظل الثغور مغلقة أثناء الظلام. هذه البيانات خاصة بنبات *Pepromia* .

obeikandl.com

أحيانا يلاحظ فتح للثغور أثناء الليل وخاصة فى آخر الليل.

وجد أن الثغور تفتح ليلا وتغلق نهارا فى بعض النباتات العصارية ومثال ذلك نباتات الكاكتس cacti وأيضا *Kalanchoe*. (شكل ٤٦). عامة يوجد فى النباتات العصارية جميع حالات فتح الثغور ليلا أو نهارا ولكل نبات من هذه المجموعة مواعيده الخاصة بفتح الثغور وغلقها.

حركيات أنتقال الغازات خلال الثغور Kinetics of gas - transfer :

تبادل الغازات بين النبات والجو الخارجى المحيط بالنبات من أساسيات فسيولوجى النبات. تبادل غازات الأوكسجين وثانى أكسيد الكربون أثناء عملية التنفس وأثناء عملية البناء الضوئى وأيضا فقد بخار الماء أثناء النتح يحدث عن طريق الثغور.

عندما يحتوى وعاء على الماء أو يشبع أى سطح بالماء فأنه يفقد ماء تبعا لقانون البخر law of evaporation. يحدث البخر نتيجة للفرق فى الطاقة الحرة بين السطح وبين الجو. وعندما يحدث العكس فى الطاقة الحرة أو منحدر جهد الماء فأنه يحدث تكثيف للماء.

يتوقف بخر الماء النقى على درجة حرارة الماء ودرجة حرارة الجو ودرجة الرطوبة النسبية.

وفى حالة still air أى طبقة من الهواء ملاصقة للتربة فأنه لابد من معرفة ضغط البخار للسطح المبتل وأيضا ضغط البخار لبخار الماء الموجود فى الجو لمعرفة الجهد اللازم للبخر the potential for evaporation. ولذلك عند بخر سطح مائى نقى تماما ويكون تبعا لذلك جهد الماء هو صفر أى $\Psi = 0$

ولذلك تكون المعادلة الآتية هى للتعبير عن الجهد اللازم للبخر

$$\Delta e = e^o - e$$

حيث أن

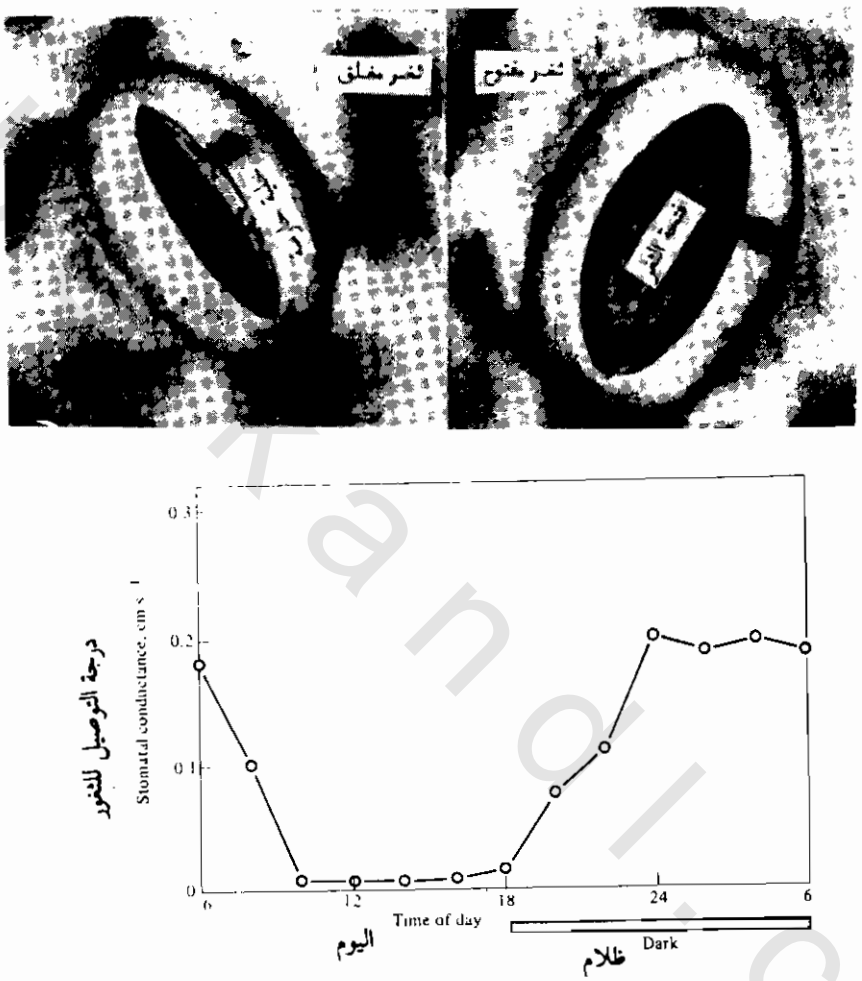
e^o = الضغط البخارى للسطح المائى.

e = الضغط البخارى للماء فى الهواء.

Δe هى الفرق بين الضغط البخارى للسطح والضغطالبخارى للهواء أى أن الفرق هو عبارة عن القوة اللازمة للبخر driving force for evaporation. وكلما زادت القوة اللازمة للبخر Δe أى زاد الفرق بين الضغط البخارى كلما زاد الجهد اللازم للبخر.

يمكن أستخدام الوحدة ملليبار m bar فى حالة e ولكن فى حالة النتح فأنه يفضل أستخدام الوحدة الخاصة بكثافة البخار الحقيقية actual vapor densities ولذلك يفضل الوحدة جرام

منظر سطحى للثغر

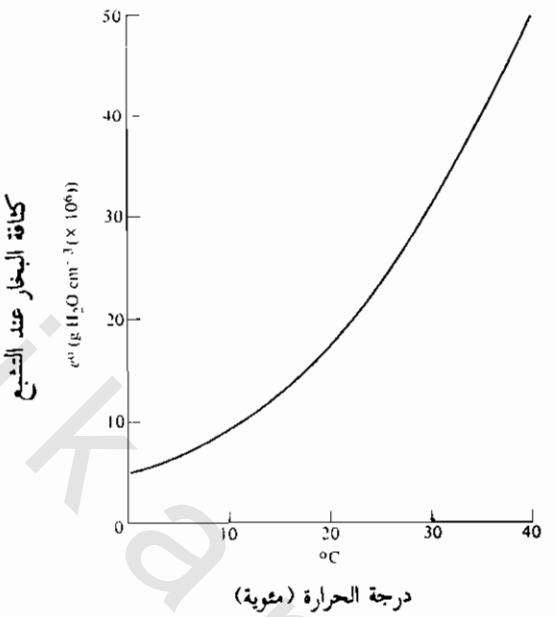


(شكل ٤٦) : المنحنى اليومى لفتح الثغور فى نباتات CAM

المنحنى اليومى لفتح الثغور لنباتات Crassulacean acid metabolism (CAM) .

تم شرح فتح الثغور على المنحنى الصادى بدرجة التوصيل ($cm\ S^{-1}$) كدليل على قدرة الأنتشار خلال الثغور وكمقياس غير مباشر لفتحة الثغر.

ماء × ١٠ ٦ لكل سم مكعب هواء. ترتبط درجة تشبع الهواء ببخار الماء e^o بدرجة الحرارة (شكل ٤٧).



(شكل ٤٧): العلاقة بين كثافة البخار عند التشبع ودرجة الحرارة
وحدات e^o تكون [g x 10^{-6} Cm^{-3}].

ومن الشكل السابق فى حالة درجة الحرارة ٢٥ درجة مئوية فأن كثافة البخار عند التشبع saturation vapor density (e^o) تكون ٢٣ × ١٠ ٦ جرام لكل سم مكعب ولتقدير ضغط البخار الحقيقى actual vapor density للهواء (e) فأنه لابد من معرفة وتقدير الرطوبة النسبية ودرجة حرارة الهواء. تعرف الرطوبة النسبية بأنها كمية الماء الموجودة فى الهواء ويعبر عنها كنسبة مئوية من قيمة التشبع أى درجة التشبع. وفى حالة عندما تكون درجة الرطوبة النسبية ٧٠٪ ودرجة حرارة الجو ٢٥ درجة مئوية وأن e هى ١٦ × ١٠ ٦ جرام لكل سم مكعب. يمكن تفسير ذلك بطريقة أخرى أى ٧٠٪ رطوبة نسبية منسوبة إلى ٢٣ × ١٠ ٦ جرام لكل سم مكعب. ويمكن حساب أى قيمة لـ e وهذه يمكن حسابها من e^o والرطوبة النسبية.

$$e = e^{o} \times \frac{\%\ RH}{100}$$

حيث أن RH ٪ النسبة المئوية للرطوبة النسبية.

ولتقدير Δe لابد من تقدير e^{o} بدقة لدرجة حرارة الماء للسطح المراد قياسه ويعتبر ذلك هو تقدير للبخر. يجب تقدير e من الرطوبة النسبية وتقدير e^{o} عند درجة حرارة الهواء. عندما تكون درجة حرارة الهواء ودرجة حرارة السطح متساوية فأن e^{o} تكون لها نفس القيمة.

أحيانا يسمى Δe عجز الضغط البخارى vapor pressure deficit لأنها تمثل كمية الماء التى يمكن أن يكتسبها الهواء. يعتبر الأخير فعال فقط عندما يجرى تقدير e^{o} لدرجة حرارة الجو. يمكن بل ويفضل أعتبار Δe هو القوى اللازمة للبخر driving force or evaporation.

معادلة أنتقال الغازات :

لمعرفة كيفية أنتقال الغازات أثناء عملية البناء الضوئى وذلك بالنسبة لثانى أوكسيد الكربون وأيضا فقد بخار الماء أثناء النتح وذلك بإستعمال قانون أوم للتيار الكهربائى Ohm's law of electric current.

$$I = \frac{E}{R}$$

I= أنسياب التيار current flow

E= الفولت voltage

R= المقاومة للتيار الكهربائى resistance

حيث أن E هو الفرق فى الجهد الكهربائى electrical potential difference بين المصدر والنهاية source and sink أى أنه عبارة عن درجة أنتقال التيار الكهربائى من نقطة إلى أخرى. وكلما زاد فرق الجهد أى كلما زاد مقدار الفولت بين النقطتين كلما زاد أنسياب التيار الكهربائى. ولذلك فأن فرق الفولت هو القوة المحركة للتيار الكهربائى. خواص R أى المقاومة هى التى تتحكم فى سرعة أنسياب التيار الكهربائى. يمكن أن تكون R هى خواص السلك الذى يسرى فيه الكهرباء. حيث أن السلك الرفيع الطويل له مقاومة أكبر أى R أكبر من السلك السميك القصير. مدى قدرة السلك على التوصيل تتحكم أيضا فى درجة المقاومة.

يعتبر القانون الذى يتحكم فى تبادل وأنتقال الغازات بين النبات والجو الخارجى يماثل أو يشابه قانون أوم.

$$f = \Delta / R$$

حيث أن

f= درجة أخذ (أكتساب) أو فقد الغاز ويكون التعبير عنه بوحدات مناسبة مثل جرام غاز لكل سم مربع من سطح النبات لكل ثانية ($g / cm^2 / s$).

Δ = الفرق فى جهد الغاز بين سطح النبات والجو أى يشابه فرق الفولت voltage. عادة يتبع الرمز Δ بحرف ليدل على نوع الغاز ومثال ذلك Δe هى للماء و Δc لثانى أوكسيد الكربون.

R= المقاومة لأنتقال الغاز.

وفى حالة النتح فأن f تكون وحداتها جرام فقد للماء سم٢ من مساحة سطح الورقة لكل ثانية وعادة يتم الرمز للنتح بالعلامة T ولذلك تكون المعادلة.

$$T = \Delta e / R$$

ولذلك فأن القوة اللازمة للنتح transpiration driving force هى Δe تماثل فرق الجهد فى قانون أوم وهى الفرق فى الضغط البخارى بين الورقة والجو. ولذلك فأن Δe تماثل Δe التى تم ذكرها فيما سبق فى البخر. ويتم تقدير Δe بنفس الطريقة المستخدمة فى تقدير Δe فى البخر ولذلك فأن Δe النتح يتم حسابها وتقديرها من المعادلة.

$$\Delta e = e^o - e$$

ومن المعروف أن الرطوبة النسبية فى تجويف أى غرفة تحت الثغر يكون عادة أو حتى أفتراضا ١٠٠ ٪ . يعنى ذلك الأفتراض أن الماء داخل الورقة هو ماء نقى. وهذا الأفتراض غير صحيح تماما حيث أن الماء فى هذه الأجزاء لايكون نقى تماما بل يكون محلول ولكن يسبب هذا المحلول خفض بسيط جدا فى الضغط البخارى بالمقارنة الماء النقى ولذلك يمكن تجاهل ذلك فى غالبية الأحوال وأعتبارها كما لو كانت ماء نقى. ولذلك لتقدير للماء e^o فى الورقة فأن درجة حرارة الورقة لابد من تقديرها. ولذلك فأن e^o هى عبارة عن كثافة بخار الماء اللازم للتشبع saturation vapor density فى درجة حرارة الورقة.

كثافة بخار الماء فى الهواء أى الضغط البخارى يمكن حسابها تماما كما فى البخر. فأن الرطوبة النسبية للهواء ودرجة حرارة الهواء يجب قياسهما وبذلك يمكن حساب e من e^o عند درجة حرارة هواء معينة والتى يمكن تقديرها من شكل رقم ٤٧ والرطوبة النسبية.

وفى حالة المقاومة R فى حالة معادلة الغازات هى عبارة عن الثغور وطبقة الهواء الموجودة أعلى الورقة والتى تتداخل مع أنتشار الغازات. ولذلك فأن المقاومة يمكن تصنيفها إلى نوعين. يعتبر

أهم عامل فى المقاومة هو عامل الثغور ويطلق عليه R_s ويسمى مقاومة الثغور. يعتبر R_s هو نتيجة لحجم وعدد الثغور والمسافات بينها والأهم من ذلك فى هذه الحالة هى هل الثغور مفتوحة أو مغلقة. وعندما تكون الثغور مفتوحة فأن R_s تكون منخفضة وعندما تكون الثغور مغلقة فإن R_s تكون عالية. تعتبر R_s مقاومة متغيرة بدرجة كبيرة نتيجة لفتح أو غلق الثغور. تعتبر هذه المقاومة هى نتيجة لعوامل فسيولوجية أى فتح وغلق الثغور وأيضا عوامل أخرى مثل أبعاد الثغور. وحده المقاومة R هى ثوان لكل سنتيمتر.

فى حالة سلسلة المقاومة R_s يوجد مقاومة طبقة الهواء المحيطة بالثغور boundary layer resistance وتسمى R_a وهى عبارة عن طبقة من الهواء بين الورقة والهواء العادى غير مهتزة unstirred. وهى عبارة عن خاصية من خواص سطح الورقة وحركة الهواء. وفى حالة وجود حركة للهواء على السطح فأن R_a تنخفض.

يوجد نوع أضافى من المقاومة ففى حالة بعض الأوراق التى لاتوجد على أسطحها ثغور فأن الماء يمكن أن ينتشر ويخرج من بشرة النبات ولكن وجود طبقة الكيوتيكل تمنع ذلك. تبعا لذلك يوجد نوع من المقاومة يسمى مقاومة الكيوتيكل cuticular resistance ويرمز له R_c.

ومن الشكل رقم ٤٨ فأن R_c مقاومة موازية للمقاومة R_s ولكنها فى سلسلة وفى مجموعة المقاومة R_a. المقاومة الموازية parallel resistance لاتضاف مباشرة مع بعضها ولكنها تضاف على هيئة متبادلة reciprocals وينتج عن ذلك المجموع الكلى المتبادل reciprocal of the total resistance كما فى المعادلة الآتية

$$1 / R = 1 / R_c + 1 / R_s$$

عند حساب المقاومة بهذه الطريقة فأنها تضاف إلى المقاومة R_a لتعطى المقاومة الكلية للورقة total leaf resistance.

يمكن تجاهل R_c وعدم حسابها لأن قيمتها كبيرة جدا وليست لها أهمية فى المقاومة الكلية المحسوبة لهذه الحالة. يمكن أخذ مثال على ذلك أن عكس هذه القيمة reciprocal يعتبر قيمة منخفضة جدا ويتضح ذلك من المثال التالى وهى ما يأتى :

عندما تكون R_a هى ٠,٢ ثانية لكل سم وتكون R_s هى ١ ثانية لكل سم وتكون R_c هى ٥٠٠ ثانية لكل سم.

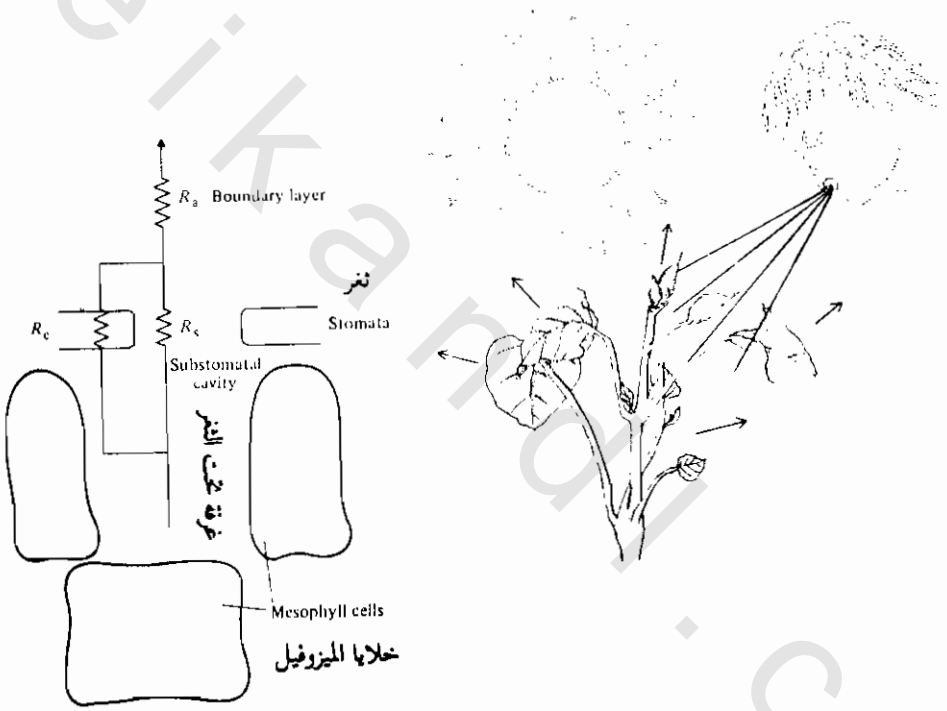
ولذلك لحل هذه المسألة يجب تقدير مجموع R_c وR_s وذلك بأستخدام reciprocal أى ، $1 / R_c$, $1 / R_s$ ثم يضاف المجموع إلى R_a .

يتضح مما سبق أن قيمة R_c هى قيمة يمكن التغاضى عنها.

عامة المدى المعتاد للقيمة R_s فى المحاصيل والنباتات الزراعية الاقتصادية فى حالة الثغور المفتوحة هى١-٢ ثانية لكل سم وفى حالة R_a فهى حوالى ٠,٢ ثانية لكل سم و تكون كبيرة جدا لها مدى يتراوح بين ٥٠٠ - ١٠٠٠ ثانية لكل سم.

فى حالة المقاومة R_s والمقاومة R_a توجد فى السلسلة are in series (شكل ٤٨) فى أستقامة واحدة ولذلك يمكن أن تجمع مباشرة للحصول على R أى المقاومة الكليةtotal resistance وحيث يتم تجاهل R_c كما فى المعادلة.

المقاومة الكلية للورقة $R = R_a + R_s$



(شكل ٤٨): العلاقة بين إنتشار بخار الماء من الورقة إلى الجو كهربائيا أثناء النتح.

مقاومة boundary layer (Ra) ومقاومة الثغور (Rs) ومقاومة الأدمة أى الكيوتيكل(Rc). (Rs)، Rcمقاومة متوازية. Rs ، Ra مقاومتين فى سلسلة كما فى حالة Rc ، Ra مقاومتين فى سلسلة

ولذلك فأن معادلة الأنتقال النهائى للغاز overall transfer هى كما يأتى.

$$T = \frac{\Delta e}{R_a + R_s}$$

ولذلك يتضح من المعادلة السابقة أن فقد الماء من سطح النبات يبدأ بالبخر من سطح جدر خلايا الميزوفيل إلى الغرفة أو الفجوة تحت الثغرية. وقد أفترضنا أن e^o . أى saturation vapor density قد تم تقديرها عند درجة حرارة الورقة بأستعمال المنحني الموجود فى شكل ٤٧ . إنتشار بخار الماء من الورقة يقابل أولا بمقاومة متغيرة نتيجة للثغور.

حيث أن مقاومة الثغور هى R_s فأنها تكون منخفضة فى حالة فتح الثغور ومرتفعة فى حالة غلق الثغور وبعد ذلك يصادف ضغط بخار الماء طبقة الهواء المحيطة بالثغورboundary - layer resistance أى والذى يقاوم فقد الماء من الورقة. وفى حالة الهواء المتحرك فأن R_a تكون أقل بالمقارنة فى حالة الهواء الغير متحرك still air.

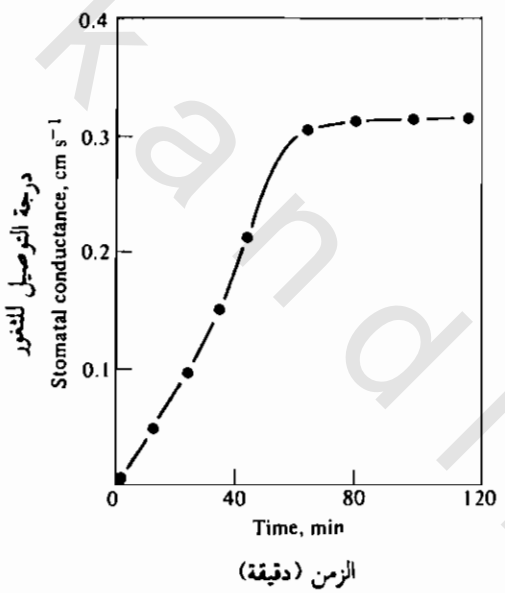
العوامل البيئية التى تؤثر على فتح الثغور

Environmental Factors Affecting Stomatal Opening

توجد عوامل كثيرة تؤثر على فتح الثغور وأهمها ما يأتى :

١ـ الضوء Light :

كقاعدة عامة فأن الثغور تفتح فى الضوء وتغلق فى الظلام وحدوث ذلك يدل على أن الأتزان المائي فى الثغور والأنسجة فى حالة جيدة وصحيحة. ويجب فى هذا الصدد التمييز بين سرعة فتح الثغر ومساحة فتحة الثغر النهائية أى أقصى مساحة لفتحة الثغر المفتوح. تزداد سرعة فتحة الثغر ومساحة فتحة الثغر بزيادة شدة الضوء. تكون سرعة فتحة الثغر وأيضا تمام إنفتاح الثغر سريعة وتحدث فى زمن بين ١٥ إلى ستون دقيقة (شكل ٤٩) بعد بداية التعريض للضوء . تعتبر بداية



(شكل ٤٩): منحنى فتح الثغور فى الصباح الباكر فى أشجار اللوز

عند الصفر تسقط الشمس على الأوراق. بعد ساعة تكون الثغور فى الدرجة العظمى للإنفتاح. عند هذا الوقت تكون قوة الأشعاع ٢٠٪ من القوة العظمي للإشعاع أثناء النهار (القوة العظمى ١٦٠٠ ميكرو إينشتين م٢ ثانية $^{-1}$ s $^{-2}$ m microeinsteins 1600 = maximun) .

التعريض للضوء threshold light levels هى شدة أضاءة مقدارها ١ـ٢ ٪ من شدة الأضاءة التامة أى أثناء الظهيرة فى جو صاف تماما full sunlight. تتوقف سرعة فتح الثغر ومساحة فتحة الثغر على نوع النباتات. حيث أن بعض النباتات تحتاج إلى شدة أضاءة قوية والعكس صحيح فأن البعض يحتاج إلى أضاءة خافتة أو حتى ظلام دامس.

وجد أن ألوان الطيف الضوئى تختلف فى تأثيرها على فتح الثغور وقد وجد أن أكثر الألوان تأثيرا هى اللون الأحمر واللون الأزرق وهى نفس الألوان الفعالة فى عملية البناء الضوئى. يعتبر تأثير الضوء على فتح الثغور ليست مجرد تأثير لعملية البناء الضوئى بل أكثر من ذلك بكثير. حيث أنه من المعروف أن الخلايا الحارسة تحتوى على بلاستيدات خضراء ولذلك تحدث عملية البناء الضوئى فيها.

ينتج فى المركبات الناتجة من البناء الضوئى أنها تحتوى طاقة وهذه الطاقة يتم أستخدامها فى الطاقة اللازمة لمضخة الكايتون cation pumping أو لتخليق المركبات العضوية ولأختزال الضغط الجزئى لثانى أوكسيد الكربون. ومن المعروف أن خفض تركيز ثانى أوكسيد الكربون يصاحبه فتح الثغور .

غلق الثغور أثناء الظلام قد يكون سريع أو بطيء. أحيانا فى الظلام يكون غلق الثغور سريع وأسرع من فتح الثغور ولكن فى المعتاد فأن غلق الثغور يحتاج ساعات.

٢ـ ثانى أوكسيد الكربون:

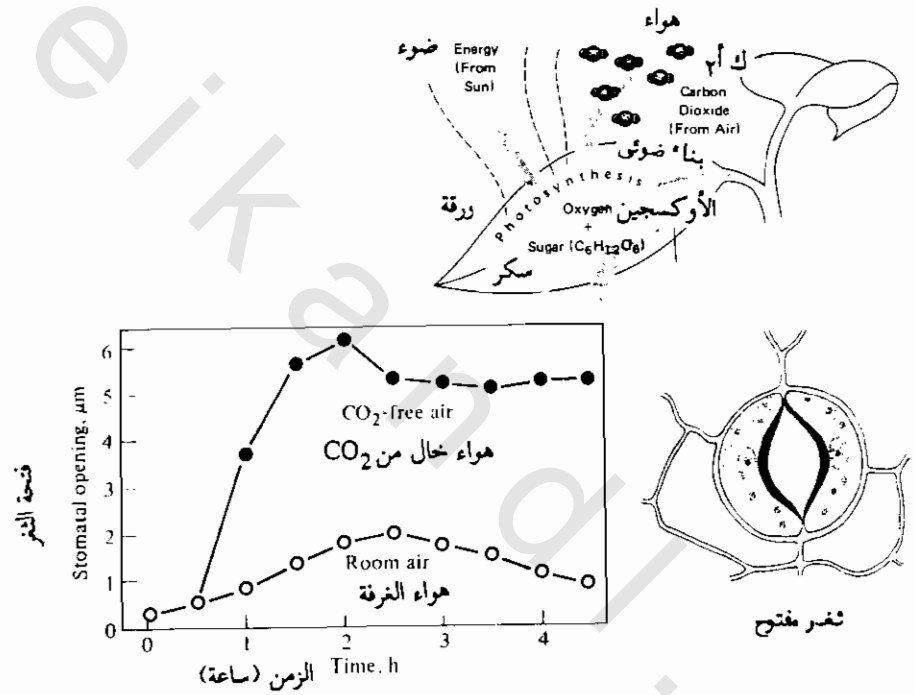
وجد Linsbauer عام ١٩١٦ أن خفض تركيز ثانى أوكسيد الكربون حول الورقة سبب فتح الثغور ليلا أو نهارا أى أن الضوء لم يؤثر فى هذه الحالة. فى غالبية النباتات فأن أقصى فتحة للثغر تحدث عند ضغط ٠,١ ملليبار ثانى أوكسيد الكربون أو تقترب من ٣٣ ٪ of ambient بالنسبة للمحيط المختبر. هذا التركيز من ثانى أوكسيد الكربون يساوى تركيز ثانى أوكسيد الكربون عند نقطة التعويض compenstion point.

تعرف نقطة التعويض بأنها النقطة التى يحدث فيها أتزان بين كمية ثانى أوكسيد الكربون حيث أن كمية ثانى أوكسيد الكربون المأخوذة up take أثناء البناء الضوئى تساوى كمية ثانى أوكسيد الكربون الناتجة من التنفس. أى يمكن أن يقال أنها النقطة التى لا يتبادل فيها ثانى أوكسيد الكربون مع الجو الخارجى أثناء الضوء. حيث لايعطى النبات ثانى أوكسيد الكربون ولايأخذ ثانى أوكسيد الكربون من الجو الخارجى.

حيث أن الكمية الناتجة من التنفس تساوى الكمية الداخلة فى عملية البناء الضوئى. توجد

أنواع قليلة من النباتات مثل الذرة لها نقطة تعويض بالقرب من الصفر. حيث أنه فى حالة الذرة فأن أقصى فتحة للثغر المفتوح تكون عندما يكون تركيز ثانى أوكسيد الكربون فى الجو يساوى صفر. يتضح مما سبق أن الثغور تفتح أقصى درجة نتيجة تركيز ثانى أوكسيد الكربون وعندما يكون تركيز ثانى أوكسيد الكربون بالقرب من نقطة التعويض لثانى أوكسيد الكربون الخاصة بنوع النبات.

تسبب التركيزات المنخفضة من ثانى أوكسيد الكربون فتح الثغور بينما تسبب التركيزات العالية غلق الثغور. أثبتت الدراسات على ثانى أوكسيد الكربون أن تأثير عملية البناء الضوئى على فتح الثغور هى خفض تركيز ثانى أوكسيد الكربون فى الجو المحيط بالخلايا الحارسة (شكل ٥٠).



(شكل ٥٠): تأثير ثانى أوكسيد الكربون على فتح الثغور

يوضح الشكل فتح الثغور لنبات *Xanthium* عند تعريضه لهواء خال من ك أ ٢ فى الظلام. فى التجربة تم رفع درجة الحرارة من ٢٧ مئوية إلى ٣٦ مئوية بعد مدة ١٤ ساعة فى الظلام عند ٢٧ مئوية. سبب إرتفاع درجة الحرارة فتح الثغور، ولكن الاستجابة الأبتدائية كانت للهواء الخال من ك أ ٢.

٣ـ الماء والرطوبة Water and humidity :

حيث أن فتح الثغور عملية طبيعية متوقفة على ضغط الأنتفاخ فى الخلايا الحارسة ولذلك فأن أى عملية تؤثر على الحصول على الماء تؤثر على فتح الثغور. أحيانا يحدث غلق للثغور فى منتصف النهار حيث أن خلايا الورقة تصبح مترهلة غير منتفخة flaccid عندما يفوق فقد الماء أمتصاص الماء.

ومن المعروف أن ذبول النبات أو قلة الماء water stress يسبب غلق الثغور. وحيث أن فتح الثغور يتوقف على درجة الأنتفاخ للخلايا الحارسة بالنسبة لدرجة الأنتفاخ لخلايا البشرة للورقة ولذلك فأن تغيرات بسيطة فى المحتوى المائى للخلايا قد يسبب فتح الثغور ولذلك فأنه فى الخطوات الأولى من الذبول فأنه يلاحظ تغير طفيف فى فتح الثغور.

فى حالة الرطوبة النسبية المنخفضة يوجد ميل لغلق الثغور وفى حالة الرطوبة النسبية العالية تفتح الثغور حيث أن تأثير الرطوبة يكون على الخلايا الحارسة.

٤ـ درجة الحرارة :

فى درجات الحرارة العالية يفتح الثغور. وعادة تكون أقصى أتساع لفتحة الثغر فى درجات الحرارة المرتفعة وتكون إتساع فتحة الثغر أقل فى درجات الحرارة المنخفضة.

٥ـ الظروف البيئية مجتمعة Environmental interaction :

من الصعوبة بمكان فصل تأثير العوامل السابقة كل على حده. حيث أن جميع هذه العوامل تكون متداخلة مع بعضها ولايمكن فصلها من حيث تأثيرها على فتح الثغور. حيث أن الضوء القوى يكون مصحوب بدرجة حرارة عالية والتى تؤثر على الماء. يحدث البناء الضوئى فى الضوء ولذلك فأن تركيز ثانى أوكسيد الكربون بالقرب من الخلايا الحارسة يكون منخفض أثناء النهار أو فى وجود الضوء. يؤثر كل من الماء ودرجة الحرارة على عملية البناء الضوئى.

ينتج فتح الثغور نتيجة لتفاعل عديد من العوامل البيئية مع بعضها البعض. يسبب الضوء فتح الثغور لأنه يسبب خفض جزئى فى تركيز ثانى أوكسيد الكربون نتيجة لعملية البناء الضوئى ويسبب فتح الثغور فقد الماء فى عملية النتح وبعض الذبول. نتيجة لذلك تغلق الثغور ويقل تركيز ثانى أوكسيد الكربون داخل النبات وتقل نتيجة لذلك عملية البناء الضوئى ولذلك يصبح فى النبات ماء بكمية كبيرة نسبيا وينتج عن ذلك فتح الثغور مرة أخرى. نتيجة لذلك يحدث تغير نسبى فى فتحة الثغر أثناء النهار.

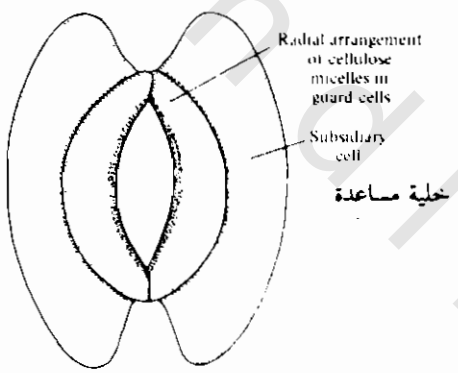
ميكانيكية فتح الثغور

Mechanism of Stomatal Opening

بالرغم من أن ميكانيكية فتح الثغور كانت تحت الدراسة منذ أكثر من قرن فأنه حتى الآن لانعرف بالضبط تماما كيف تفتح الثغور وكيف يتم غلق الثغور. ولكن من الواضح أن فتح الثغور هو نتيجة لزيادة أنتفاخ الخلايا الحارسة وذلك بالمقارنة بالخلايا المساعدة المجاورة وبقية خلايا البشرة والعكس صحيح حيث أن غلق الثغور مصحوب بإنخفاض فى الأنتفاخ وفى هذا الجزء سيتم شرح النظريات العلمية الثابتة فى هذا الصدد.

تفسر ميكانيكية فتح الثغور على أساس تغيرات الأنتفاخ فى الخلايا الحارسة وخلايا البشرة المجاورة وأيضا على أساس التشريح الدقيق للخلايا الحارسة . حيث أن ترتيب ميسلات micelles جزيئات السيليلوز هى عبارة عن أنها تنبع من جهة الخلية الحارسة المواجهة للثغر أى للثقب وتتشعع من جهة الثغر حيث الجدار سميك جدا أى من الجهة البطنية للخلية الحارسة إلى الجدار الرقيق الظهرى للخلية الحارسة والملاصق للخلية المساعدة (شكل٥١). يحدث تمدد الخلية الحارسة

ترتيب قطرى لميسيلات السيليلوز فى الخلايا الحارسة



(شكل ٥١) : ترتيب ميسيلات micelles السيليلوز فى الخلايا الحارسة.

يلاحظ ترتيب قطرى لميسيلات السيليلوز فى الخلايا الحارسة. لأن الترتيب يمتد من الجدار الظهرى الرقيق إلى الجدار البطنى السميك مسببا زيادة ضغط الخلايا الحارسة مسببا إنحناء الجدر البطنية للداخل وفتح الثغر.

بدرجة كبيرة نتيجة للأنتفاخ ويكون التمدد مواز لطول الخلية الحارسة وأيضا محصور ومحدود فى أتجاه العرض. عندما يزداد الأنتفاخ فأن الجدار الظهرى الرقيق للخلية الحارسة سوف يتمدد مسببا ظهور الجدار المواجه للثغر أى الجدار البطنى للخلية الحارسة فى شكل مقعر. النتيجة النهائية لزيادة الضغط هى تحرك الجدار البطنى للخلية الحارسة فى عكس فتحة الثغر أى الثقب وينتج عن ذلك فتح الثغر. والتركيب الدقيق لجدار وميسيلات الجدار فى الخلية الحارسة يوضح سبب أتساع فتحة الثغر عرضيا فقط وثباتها طوليا. ويبقى فى هذا الصدد سؤال هام ما هو السبب فى حدوث أنتفاخ للخلايا الحارسة لكى يحدث فتح الثغر. يتضح أن الزيادة فى الأنتفاخ للخلايا الحارسة نتيجة لانخفاض جهد الماء w.p. . وهذا أيضا نتيجة لأنخفاض الجهد الأسموزى o.p. فى داخل الخلايا الحارسة نفسها. أنخفاض الجهد الاسموزى هو نتيجة لتجمع ذائبات نشطة أسموزيا osmotically active solutes وهو نتيجة لتخليق هذه الذائبات فى الخلايا الحارسة أو نتيجة لأنتقال هذه الذائبات إلى الخلايا الحارسة من الخلايا المجاورة. وفيما يلى شرح الدلائل على ذلك أى تجمع الذائبات فى الخلايا الحارسة. يوجد أيضا أحتمال حدوث نقل نشط للماء إلى داخل الخلايا الحارسة.

العوامل الطبيعية التى تؤثر على فتح الثغور

: Physical factors affecting stomatal opening

تؤثر العوامل البيئية على فتح الثغور مثل الضوء وثانى أوكسيد الكربون والرطوبة ودرجة الحرارة وقد سبق شرح ذلك. عامة فأن الثغور تفتح فى الضوء وتغلق فى الليل وهى تفتح نتيجة لأنخفاض تركيز ثانى أوكسيد الكربون حولها وربما تكون بالقرب من نقطة التعويض كما أنها تتأثر أيضا بالرطوبة ودرجة الحرارة. لابد من أخذ جميع هذه العوامل فى الأعتبار عند أنتفاخ الخلايا الحارسة.

غلق الثغور نتيجة لأنخفاض الرطوبة النسبية هو عبارة عن حالة تقوم بها الخلايا الحارسة للتأقلم والتوافق مع أنخفاض الأنتفاخ وفقد الماء. تأثير درجة الحرارة العالية على الثغور هو نتيجة لفقد الماء أو أنها تنظم تفاعلات كيموحيوية معينة وتتحكم هذه التفاعلات فى الخلايا الحارسة.

تأثير الأوكسجين على فتح الثغور :

يمنع التنفس اللاهوائى للنبات فتح الثغور. يتضح أن الأوكسجين هام لهذه العملية وربما لعملية التنفس. ويثبت ذلك أن مثبطات التنفس أو كثير منها تمنع فتح وغلق الثغور فى وجود الضوء أى أن التنفس له دور فى عملية فتح الثغور. ومثال ذلك بعض المركبات الفينوليه والأزيد azide والزرنيخ ar senate – الزرنيخات – ربما يكون فتح الثغور مختلف عن غلق الثغور

حيث أن الأزيد يمنع غلق الثغور فى الظلام. وجد ايضا أن مثبطات البناء الضوئى تمنع فتح الثغور. ولذلك يبدو وأن كلا من التنفس والبناء الضوئى لازمان لفتح الثغور.

تأثير الحموضة على فتح الثغور:

وجد أن معاملة سلخ البشرة epidrmal strips بمحلول قلوى يسبب فتح الثغور. يوجد دليل على أن pH الخلية الحارسة يزداد عند فتح الثغور. زيادة pH الخلايا الحارسة فى الضوء هو نتيجة لنقص تركيز ثانى أوكسيد الكربون فى الخلايا الحارسة أثناء عملية البناء الضوئى أو نتيجة لفقد البروتونات protons بواسطة عملية أفراز أى طرد البروتونات proton secretion . سيتم شرح سبب أرتفاع pH الخلية عند شرح نشاط أنزيم الفوسفوريليز فى العنوان بعد التالى.

دور البوتاسيوم فى فتح الثغور :

من المعروف أن الثغور المفتوحة تسبب تجمع أيون البوتاسيوم وربما يكون ذلك من خلايا البشرة المجاورة. عند معاملة سلخ البشرة بمحلول بوتاسى فأن الثغور تفتح. توجد علاقة طردية بين كمية البوتاسيوم المتجمعة فى الخلايا الحارسة وبين فتح الثغور. يمكن أن تكون الأيونات لبعض المركبات العضوية مثل السترات والماليك وهى سالبة الشحنة والتى تتكون داخل الخلية الحارسة دور فى معادلة الشحنة الموجبة لأيون البوتاسيوم عندما يزيد تركيزه داخل الخلايا الحارسة وبذلك يحدث أتزان فى الشحنات داخل الخلايا الحارسة. كما وجد فى بعض الحالات وبعض أنواع النباتات أن الخلايا الحارسة تأخذ ايضا بعض الكلور مع البوتاسيوم وبذلك يوجد أتزان ذاتى للخلايا الحارسة من حيث تعادل الشحنات الموجبة مع الشحنات السالبة حيث أن الكلور أنيون والبوتاسيوم كايتون. وفى حالة غياب أيون الكلور يمكن أن يحدث تبادل exchange فى بروتونات الأحماض العضوية مع البوتاسيوم وينتج عن ذلك زيادة فى pH الخلايا الحارسة. ومن المعروف أن فتح الثغور مرتبط بالزيادة فى pH الخلايا الحارسة.

يمكن أفتراض أن للأنخفاض فى الجهد الأسموزى .o.p للخلايا الحارسة هو نتيجة لحدوث أخذ نشط active uptake أى أنتقال نشط لأيونات البوتاسيوم والكلور إلى الخلايا الحارسة ويحتاج ذلك إلى طاقة ATP وأيضا لتخليق الأحماض العضوية فى داخل الخلايا الحارسة. اما دور الضوء هنا فهو لازم لعملية البناء الضوئى لتخليق مركبات ذات طاقة ومن هذه المركبات يتم أنتاج ATP اللازم للنقل النشط وكما سبق ذكره. دور التركيز المنخفض من ثانى أوكسيد الكربون فى فتح الثغور غير واضح ولكن ربما يكون له تأثير على pH .

نظرية فتح الثغور :-

النظرية القديمة لفتح الثغور وملخصها أن أرتفاع الـ pH وأنخفاض تركيز ثانى أوكسيد الكربون يسبب فتح الثغور وأيضا وجود الضوء يساعد فى ذلك حيث يتم أختزال ثانى أكسيد الكربون فى عملية البناء الضوئى وأيضا قلة فى تركيز النشا فى الخلايا الحارسة ويساعد فى ذلك أيضا وحيث يزداد تركيز الذائبات فى الخلايا الحارسة أثناء فتحها.

تشرح النظرية السابقة أن الضوء عبارة عن طاقة لازمة لعملية البناء الضوئى وفى هذه العملية يتم أختزال ثانى أوكسيد الكربون فى داخل سيتوبلازم الخلايا الحارسة. أختزال ثانى أوكسيد الكربون فى عملية البناء الضوئى يلازم زيادة فى pH الخلية الحارسة والذى يسبب نشاط أنزيم الفوسفوريليز phosphorylase. يزداد نشاط هذا الأنزيم فى pH مرتفع عنه فى pH منخفض. يحلل هذا الأنزيم النشا أو مركبات أخرى عديدة التسكر إلى جلوكوز ـ١ـ فوسفات وهذا الأخير يتحلل بدوره إلى جلوكوز وفوسفات غير عضوى ونتيجة لذلك يحدث إنخفاض فى الجهد الأسموزى o.p. أنخفاض الجهد الأسموزى بسبب خفض جهد الماء w.p. فى الخلايا الحارسة وينتج عن ذلك أمتصاص الماء بواسطة الخلايا الحارسة وبالتالى يزداد أنتفاخ الخلايا الحارسة. نتيجة لأنتفاخ الخلايا الحارسة تنفتح الثغور.

توجد أعتراضات على النظرية السابقة وهى مايأتى:

١ـ زيادة قليلة فى تركز ثانى أوكسيد الكربون لاتؤثر جوهريا على pH.

٢ـ لاتحتوى جميع الخلايا الحارسة فى النباتات المختلفة على نشا وربما أيضا لا تحتوى على أنزيم الفوسفوريليز.

٣ـ لاتدخل هذه النظرية أيون البوتاسيوم فى الأعتبار أى تغاضى هذه النظرية عن أهمية أيون البوتاسيوم فى هذه العملية.

٤ـ لاتشرح هذه النظرية حالة النباتات العصارية التى تفتح ثغورها ليلا وتغلق نهارا. ومن المعروف أن فتح الثغور فى هذه النباتات ليلا هو نتيجة لنقص تركيز ثانى أوكسيد الكربون نتيجة لأختزاله وتثبيته ليلا.

وجد أيضا أن هذه النباتات تجمع البوتاسيوم فى الخلايا الحارسة ليلا.

ومما سبق يتضح أن ميكانيكية فتح الثغور غير معروفة بدقة حتى الآن ولكن توجد بعض الحقائق الثابتة الخاصة بذلك وهى :

١ـ أغلب الثغور فى النباتات الخضراء تفتح فى الضوء وفى غياب ثانى أوكسيد الكربون أو انخفاض تركيزه.

٢ـ زيادة أنتفاخ الخلايا الحارسة بالمقارنة بخلايا البشرة المجاورة.

٣ـ يكون أنتفاخ الخلايا الحارسة نتيجة لتجمع الذائبات فيها والتى تسبب خفض الجهد الأسموزى o.p. وأن هذه الذائبات تشمل السكريات والبوتاسيوم والأحماض العضوية.

٤ـ تجمع البوتاسيوم فى الخلايا الحارسة يكون بالنقل النشط ضد منحدرات التركيز ولذلك يحتاج إلى طاقة ATP.

٥ـ أنتقال الماء إلى الخلايا الحارسة يكون نتيجة للأختلاف فى جهد منحدر التركيزwater potential gradients نتيجة للتجمع النشط للذائبات energy - dependent salt accumulation.

٦ـ وجد أن حامض الأبسيسيك abscisic acid يزداد فى حالة النباتات التى تعانى من نقص الماء. وجد أيضا أن هذا المركب يسبب غلق الثغور عندما تعامل الأوراق أو سلخ منها به. ولذلك فأنه يوجد أعتقاد أن حامض الأبسيسيك له دور فى ذلك وعلى الأقل فى حالة النباتات التى تعانى من نقص الماء.

٧ـ وجد أن نقص الماء دون العوامل الأخرى جميعها يسبب ترهل الخلايا الحارسة وغلق الثغور.

الطرق المستخدمة فى قياس فتحات الثغور:

توجد طريقتين رئيسيتين لتقدير فتح الثغور وهى الملاحظة المباشرة direct observation وقياس سعة الثقوب porometry. فى حالة الملاحظة المباشرة يكون ذلك باستخدام المجهر العادى وفى هذه الحالة يعطى هذا القياس فكرة عن الفتحة ولكن لايقيس العلاقة بين أنتشار الغازات وفتحة الثغر. حيث أنه أحيانا أنخفاض ٥٠٪ فى مساحة فتحة الثغر يسبب ٢٠٪ فقط خفض في أنتشار الغازات. وفى حالة قياس سعة الثقوب يكون بواسطة أجهزة تدفع الغاز أو السائل خلال الثغور المفتوحة. تتناسب مقاومة الثغر لأنتشار الغاز عكسيا مع مساحة فتحة الثغر. يمكن الأستدلال على مساحة فتحة الثغر من درجة الضغط اللازمة لأنسياب الغاز أو السائل خلال الثغور.

١ـ القياس (الملاحظة) المباشر :

فى جميع هذه التجارب يتم عمل سلخ من بشرة النبات العليا والسفلى ويتم عمل شريحة ويتم الفحص بالعدسة الكبرى وفى حالة وجود ميكرومتر يمكن وضعه فى العدسة العينية وبذلك يمكن قياس فتحة الثغر. بعد عمل السلخ يتم وضع السلخ مباشرة فى كحول مطلق يفضل كحول إيثيل وفى هذه الحالة فأن الماء سيمتص من البشرة ويحل محله الكحول وبذلك يحدث تثبيت

للبشرة والثغور كما هو عليه قبل عمل السلخ ثم يتم عمل الشريحة.

يمكن قياس فتحات الثغور بطريقة أخرى وهى عمل تكرار مباشر للسطحdirect surface replication للثغور. ومن أبسط هذه الطرق هى طلاء أو دهان السطح بمركب خلات الصوديوم ثم ترك السطح ليجف لمدة دقيقة إلى دقيقتين ولذلك عند عمل أزالة للغشاء الذى كونه هذا المركب على الثغور فأن يعتبر صورة مرآه للبشرة والثغور وعددها وسعة فتحاتها. وعند وضع هذا الغشاء فى قطرة ماء مقطر على شريحة وفحصها بالميكروسكوب. فأنها تعطى صورة ممتازة للسطح. تسبب هذه الطريقة ضرر للبشرة ولايمكن تكرارها مرة أخرى لنفس البشرة.

وفى طريقة أخرى تم تعديل الطريقة السابقة يتم تحضير سيليكون مطاط silicone - rubber ويتم معاملة الورقة أو السطح بهذا المركب ثم يسمح له لكى يتجمع على سطح الورقة ويكون غشاء ولذلك يتكون شكل مطابق تماما للسطح ويعتبر صورة مرآة للسطح mirror image . ثم يتم أزالة الغشاء السيليكونى من سطح الورقة وبذلك سيكون ذو شكل مماثل تماما لسطح الورقة أى صورة مرآة أيضا. ثم يتم بعد ذلك معاملة هذه الغشاء السيليكونى المطاط بمركب خلات السيليلوز وهذا الأخير يأخذ شكل السطح تماما وعند فحصه يعطى صورة طبيعية تماما للبشرة والثغور وسعة فتحاتها. ومن مزايا هذه الطريقة أنه لايوجد ضرر للأوراق أو الأسطح المعاملة بهذه الطريقة أو حتى ضرر بسيط جدا وليست ذلك بالنسبة للأوراق فقط بل أيضا بالنسبة للسيليكون المطاطى. ولذلك يمكن أجراء التجربة مرات عديدة على نفس المساحة من الورقة دون أى ضرر.

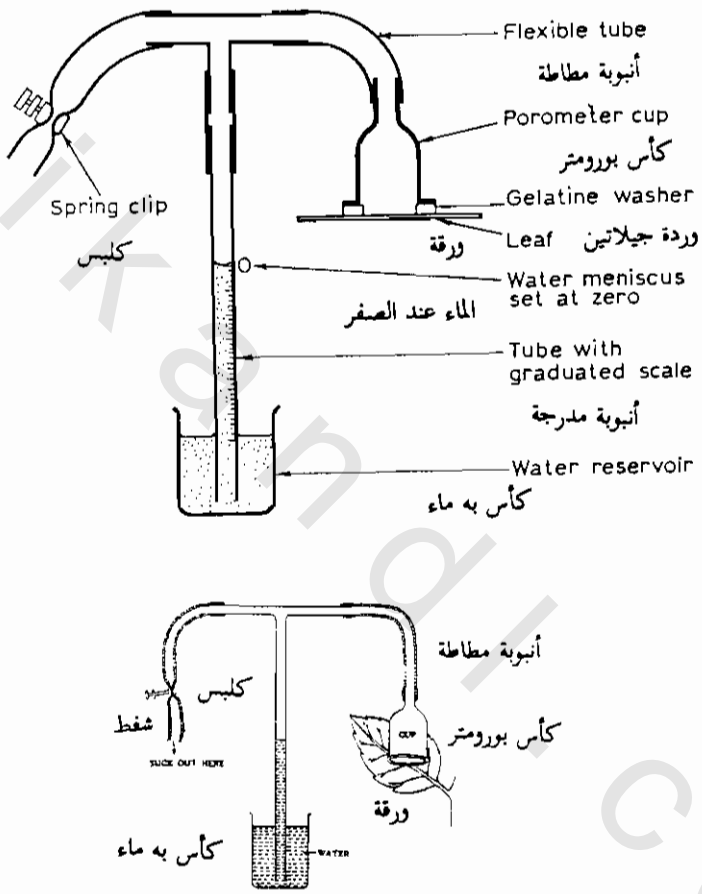
٢ ـ إستخدام البورومتر Porometry :

ومنها طرق عديدة وهي ما يأتى :

أ ـ Infiltration أستخدام سلسلة من المحاليل ذات تركيزات مختلفة وذات لزوجة مختلفة ومن هذه المحاليل مخلوط من nujol المخفف الزيلول. وجد أن النسبة المئوية لمحلول النيجول الذي يخترق الورقة خلال الثغور هو عبارة عن قياس وفهرس لفتحة الثغورindex of stomatal opening. ومن مميزات هذه الطريقة أنه يمكن بسهولة وبالعين المجردة ملاحظة دخول السائل إلي داخل الورقة حيث يتغير لونها وذلك دليل علي أن الثغور مفتوحة. ومن عيوبها أنه لايمكن تكرار القياس علي نفس السطح لفساده وضرره بعد القياس.

ب ـ Viscous - flow porometry : توجد أنواع عديدة من هذه الأجهزة وأول جهاز من هذا النوع هو الخاص بدارون وبرتز Darwin and Pertz عام ١٩١١ وفي هذه الحالة يثبت على سطح الورقة حجرة صغيرة بواسطة وصلة محكمة air - tight joint . يتم سحب الهواء تحت تفريغ إلى داخل الورقة خلال الثغور الموجودة فى المنطقة خارج الحجرة الصغيرة ويمر الهواء عبر المسافات

المسافات البينية ثم إلى خارج الورقة فى منطقة الحجرة ويكون خروج الهواء فى هذه الحالة فى وجود تدرج فى الضغط pressure gradient الناتج عن عمود من الماء له أرتفاع معين فى الأنبوبة. سرعة أنخفاض عمود الماء فى الأنبوبة تستخدم كمقياس لمتوسط فتحات الثغور فى المنطقة المحيطة بالحجرة الصغيرة. يجب معايرة هذه القراءات بقراءات وفحص مباشر لأتساع فتحات الثغور بواسطة المجهر ويمكن عمل منحنى قياسى لذلك لأيجاد العلاقة بين أتساع فتحات الثغور ودرجة أنخفاض الماء فى الأنبوبة (شكل ٥٢) يجب معايرة القراءات بواسطة قياسات مجهرية مباشرة لفتحات الثغور لنفس الورقة.



(شكل ٥٢): بورومتر بسيط.

توجد أنواع أخرى من الأجهزة تعتمد على قنطرة ويتستون أو تحوير لهذه القنطرة Wheatstone bridge modification (شكل ٥٣). وفى هذا الجهاز فأن الهواء ينساب بعد أنفصال تيار الهواء إلى جزئين متساويين متوازنين بين الورقة وصمام أبرة needle valve ويتم ضبط ذلك بواسطة مانومتر. حيث يتم ضبط صمام الأبرة بفتحها أو غلقها بدرجة معينة لتتحكم فى ضغط وتوجيه الهواء المنساب خلال الورقة. كلما زادت قراءة صمام الأبرة كلما قلت مقاومة الورقة لأنسياب الماء إلى داخلها. وحيث أن درجة أنسياب الهواء فى هذه الحالة يتوقف على حجم الثقوب أى يتبع قانون بواسيل Poiseuille's law وحيث أن سرعة الأنسياب تكون متناسبة أو مرتبطة بالأس ٤ لنصف قطر الثقب كما فى المعادلة الآتية :

$$F = k p r^4$$

حيث أن

F= سرعة الأنسياب تحت ضغط

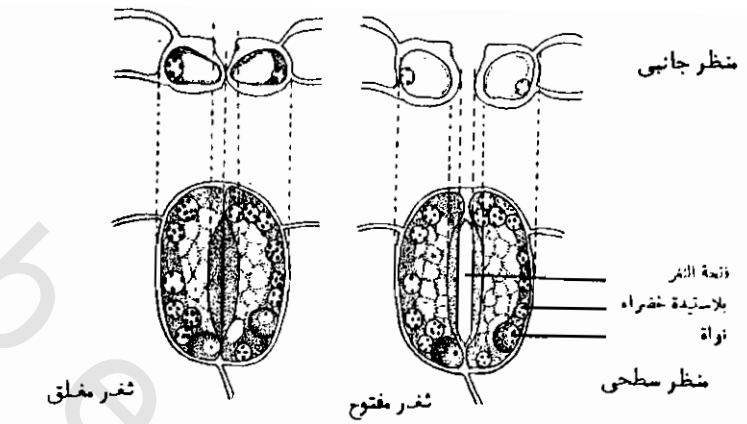
k= ثابت يتناسب عكسيا مع طول مسافة أنسياب الهواء واللزوجة.

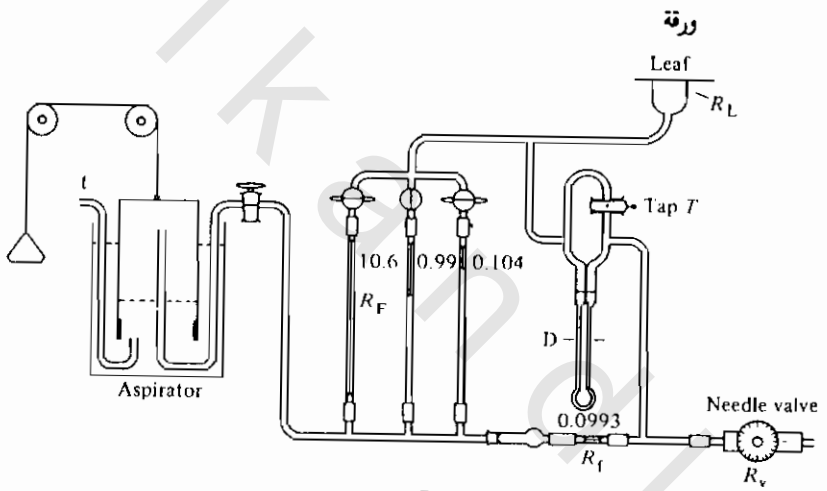
p= الضغط اللازم لأنسياب الهواء.

r= نصف قطر الثقب.

جـ ـ Diffusion Porometry : توجد أنواع عديدة من هذه الأجهزة القياسة لفتحات الثغور وهى تعتمد على مدى أنتشار الغاز إلى داخل أو إلى خارج الأوراق وذلك لتقدير مقاومة الثغور لهذا الأنتشار ولذلك تسمى هذه الأجهزة gas - diffusion porometers . يستخدم فى هذه الأجهزة انتشار الأيدروجين وأوكسيد النيتروز nitrous oxide ولكن لصعوبة العمل بها وتداولها ولذلك تستعمل أجهزة تستخدم بخار الماء الآن water - vapor - diffusion porometers. وفكرة هذه الأجهزة إستخدام microammeter وجزء حساس للرطوبة النسبية sensor يتكون من كلوريد ليثيوم lithium chloride relative humidity sensor. يتم حفظ الجزء الحساس أى السنسور فى حجرة صغيرة وتسمى أيضا بالكأس leaf cup. حيث يتم تثبيتها على الورقة بأحكام بواسطة ماسك. عند أنتشار بخار الماء من الورقة تزداد الرطوبة ويمكن قياسها بواسطة الأميتر ammeter حيث أن درجة توصيل الليثيوم conductivity تزداد بزيادة الرطوبة. وقل بداية التجربة يتم تمرير هواء جاف خلال الكأس.

وبذلك يتم التعرف وتحديد درجة الرطوبة النسبية للسنسور قبل التجربة. يتم حساب الزمن اللازم لحدوث النتح وأرتفاع الرطوبة النسبية فى الكأس إلى درجة معينة يمكن قياسها. يعتبر هذا الزمن مقياس لسرعة النتح وأيضا هو عبارة عن مقدار درجة مقاومة الأوراق لأنتشار بخار الماء.





$$\frac{R_L = R_v R_F}{R_f}$$

$$\text{or } \log R_L = \log R_v + \log(\frac{R_F}{R_f})$$

(شكل ٥٣) : بورومتر عبارة عن تحوير لقنطرة ويتستون Wheatstone

شكل توضيحى لبورومتر قنطرة ويتستون محورة بواسطة Heath and Russell . حيث أن الهواء يتم سحبه بواسطة aspirator خلال الورقة وفى آن واحد أيضا يتم سحبه خلال صمام الأبرة needle valve . يتم ضبط انبوبة المانومتر حرف U بواسطة صمام الابرة. مقاومات الأنبوبة الشعرية (R_F هى ١٠,٦ ، ٠,٩٩ ، ٠,١٠٤) تغطى مدى واسع للجهاز. يتم حساب مقاومة الورقة R_L من مقاومة صمام الأبرة R_V ونسبة R_f إلى المقاومة القياسية standard resistance (R_f = 0.0 993) .

معايرة وضبط الجهاز فى صورة وحدات مقاومة للورقة leaf - resistance units يمكن عمله بأستخدام المعادلة الآتية

$$R_S = \frac{S\ \Delta t - L_O}{D}$$

حيث أن

R_S= مقاومة الورقة ثانية لكل سم.

S= درجة حرارة الكأس.

t= الزمن اللازم للنتح لتحويل الرطوبة النسبية للكأس من مستو إلى مستوى آخر أى من درجة إلى درجة أعلى.

L_O= عامل خاص بالكأس وهو متعلق بشكل الكأس وحجمه leaf - cup geometry.

D= معامل الأنتشار للماء.

يتم معايرة الجهاز بواسطة قياس t وذلك نتيجة لأنتشار الماء خلال أسطوانات لها أطوال مختلفة ($R_S = L / D$) أو خلال أطباق مثقوبة لها R_S معروفة . منحنيات R_S بالنسبة للزمن يجب تقديرها عند درجات حرارة مختلفة لأيجاد العلاقة بين S ودرجة الحرارة.

تعتبر الأجهزة ممتازة لقياس مقاومة الورقة R_S والنتح ويمكن تقديرها فى مدى ثوان معدودة مع عدم حدوث أى تغيير أو أضرار للورقة.

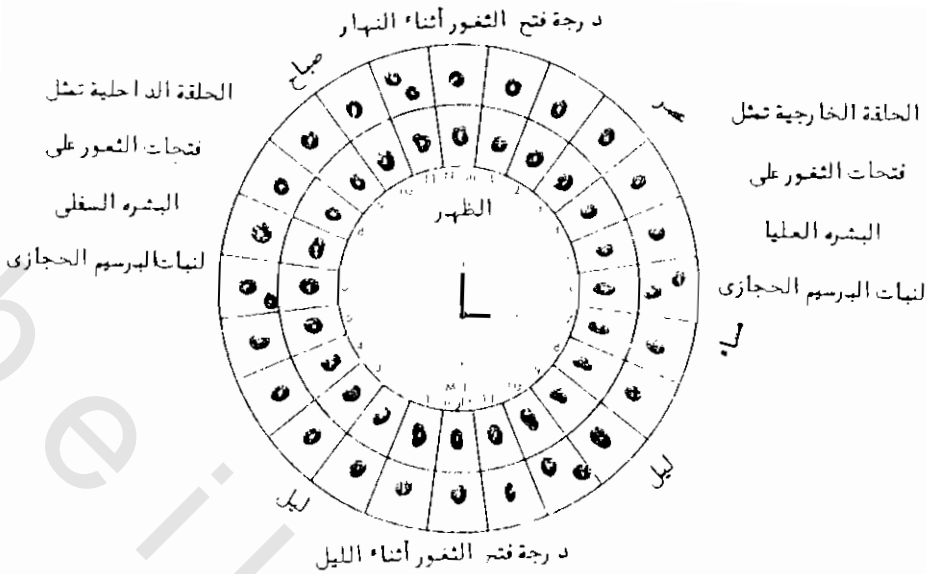
يمكن أستخدام بورومتر يستخدم عناصر مشعة isotope poromrters تستخدم الماء المشع tritiated water أو ثانى أوكسيد كربون مشع وذلك لقياس النتح أو البناء الضوئى وذلك بقياس مقاومة الورقة R_S. ومن أمثلة هذه البورومترات جهاز يتكون من زجاجة تتحمل ضغط عال من الغاز تحتوى على ثانى أوكسيد كربون مشع وأبرة تنظم أنسياب الغاز وكأس للورقة يسمح تعريض الورقة لثانى أوكسيد الكربون المشع. يتم ضغط وضخ الغاز على الورقة بسرعة منتظمة وأن كمية الكربون المشعة الموجودة فى الورقة بعد زمن معين من الضخ يكون مقياس لسرعة عملية البناء الضوئى. تقدير المقاومة الكلية total resistance أى R بالنسبة إلى أمتصاص ثانى أوكسيد الكربون uptake أى P يتوقف على المعادلة الخاصة بنقل الغازات وهى:

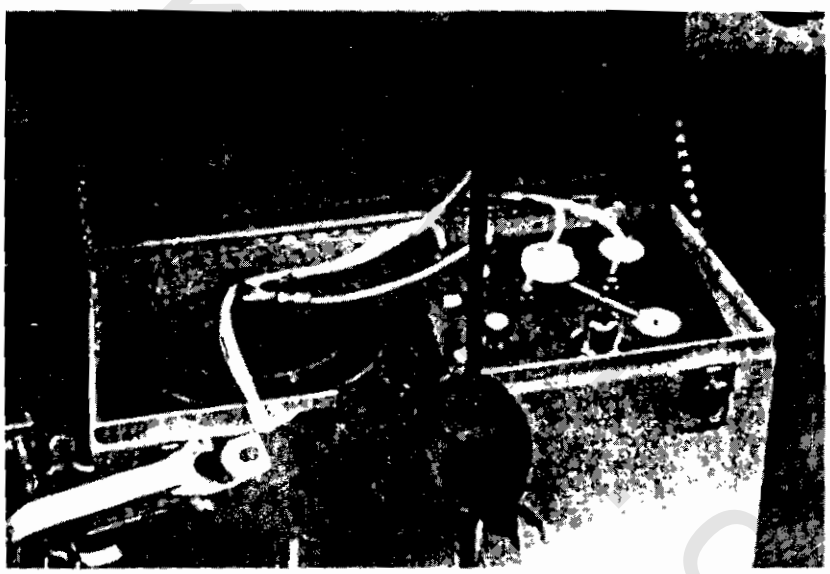
$$P = \frac{\Delta}{R}$$

حيث أن

P= تثبيت ثانى أوكسيد الكربون المشع بوحدات تحلل العناصر المشعة لكل دقيقة (d pm) لكل سنتيمتر مربع لكل ثانية.

Δ = كمية ثانى أوكسيد الكربون المشعة التى تغذى بها الورقة والوحدة وهى d pm .





(شكل ٥٤) : بورمتر ثنائى المركبات المشعة

يستعمل الجهاز لقياس البناء الضوئى والنتح في آن واحد فى العينة الواحدة أى نفس العينة. يتم ضخ ثانى أوكسيدكربون مشع ك ١٤ من إناء مضغوط بالغاز بدرجة كبيرة خلال مستودع ماء يحتوى ماء مشعtritiated water ويتم مد الورقة بذلك بواسطة leaf gun . يمكن من هذه البيانات حساب سرعة البناء الضوئى وسرعة التنفس وتوصيل ثانى أوكسيد الكربون conductances for Co_2 ونقل الماء water transfer.

أى disintegrations per minute لكل سنتيمتر مكعب.
R= المقاومة لأمتصاص ثانى أوكسيد الكربون المشع ثانية لكل سم.

ولذلك فأن

$$R = \frac{\Delta}{P} = \frac{dpm \quad cm^3}{dpm \quad cm^2 \ s} = s\ cm$$

يمكن قياس النتح والبناء الضوئى فى آن واحد وذلك بضخ ثانى أوكسيد الكربون المشع أولا خلال ماء مشع tritiated water (THO) فى خزان فى درجة حرارة معلومة وذلك لأنتاج بخار ماء مشع فى تيار ثانى أوكسيد الكربون المشع حتى مستو معين أى حتى تركيز معين معروف. كلا من ثانى أوكسيد الكربون المشع و THO يتم أمرارها على الورقة ولذلك فأن كمية الكربون المشعة والترتيم الممتصة يمكن تقديرهما.

حيث أن فقد الماء من الورقة تعتبر عملية طبيعية ويحددها مقاومة الورقة لأنتقال بخار الماء ولذلك فأن أخذ THO سيواجه بنفس المقاومة ولذلك فأن مقاومة أخذ هذه المركبات تماثل وتساوى مقاومة النتح وذلك بشرط أن تكون هذه القياسات يتم عملها قبل توازن THO مع ماء الورقة.

Thus the uptake resistance of THO will equal the transpiration resistance provided that the measurement is completed prior to THO equilibriun with the water of the leaf.

يمكن أستخدام بورومتر ثنائى المركبات المشعة double isotope pormeter لهذه التجارب والقياسات (شكل ٥٤).

obeikandl.com

الباب الحادى عشر
انتقـــــال المـــــاء

The Translocation of Water

تحصل الغالبية العظمى من النباتات على الماء اللازم لها من التربة. وتفقد فى عملية النتح نسبة كبيرة هائلة من الماء الذى تمتصه جذور النباتات الأرضية. وتستخدم كميات أصغر فى النمو وفى البناء الضوئى، وتفقد بعض الأنواع النباتية كميات محدودة من الماء عن طريق الإدماع. لهذا لابد للماء أن يتحرك خلال الأنسجة والأعضاء من المناطق الماصة بالجذر إلى الأنسجة التى يستخدم فيها أو التى ينتشر منها خارج النبات. ويطلق على العملية التى يتحرك بها الماء خلال النبات توصيل أو نقل أو انتقال الماء translocation و transport و conduction .

وفى الأنواع العشبية وكثير من النباتات الشجيرية لاتزيد المسافة التى يتحرك الماء خلالها فى مروره من القمم الجذرية إلى الأوراق عن ثلاثة إلى أربعة أمتار عادة. وتخدعنا المظاهر حتى فى مثل هذه النباتات فى بعض الأحيان، إذ قد يكون لبعض الأنواع العشبية والشجيرية كالبرسيم الحجازى مجموعات جذرية عميقة فكثيراً ما يصعد بعض الماء الممتص لمسافات تبلغ حوالى ستة أمتار قبل أن يصل إلى مستوى سطح التربة.

ومن الأمثلة الرائعة لحركة الماء العلوية هى التى تحدث فى الأشجار . وأطول شجرة لدينا سجل صحيح عنها هى نموذج من أشجار السيكويا العملاقة *Sequoia sempervirens* وصل ارتفاعها إلى حوالى ١١١ متراً. ويزيد ارتفاع كثير من الأفراد الأخرى لهذا الجنس ولعدة أنواع أخرى على ٩١,٤ متراً ومن بينها الأشجار الكبيرة مثل السيكويا *Sequoia gigantea* وبعض أنواع جنس الكافور *Eucalyptus*. وتوجد كثير من الأشجار فى غابات أمريكا يتراوح ارتفاعها من ٣٠,٥ إلى ٦١ مترا. ولما كانت المجموعات الجذرية للأشجار تتغلغل فى الأرض بضع أمتار، فإن المسافة الرأسية الحقيقية التى يرتفع خلالها جزء على الأقل من الماء الممتص تزيد دائماً على ارتفاع الشجرة فلابد للماء إذن من أن يصعد فى الأشجار لارتفاعات يبلغ مداها نحو ١٢٢ مترا فوق مستوى امتصاص الماء.

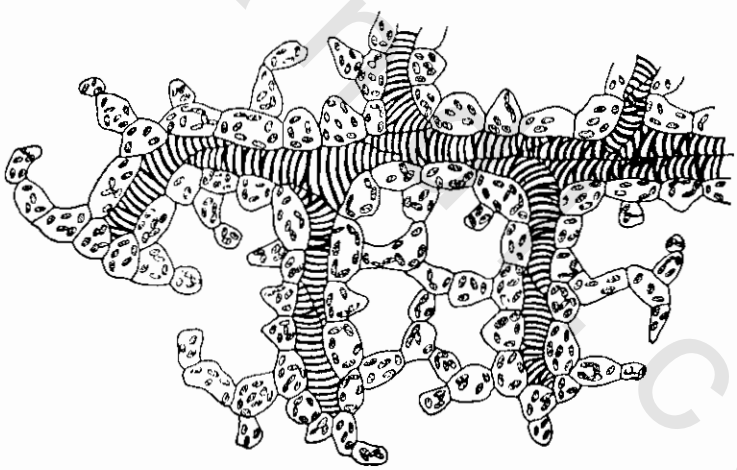
أما الآلية التى يتحقق بها هذا الأمر الفذ فى الأشجار الطويلة فقد كانت موضع الكثير من التجارب، بل والكثير من التفكير. وذلك لأن الكثير مما أجرى على هذا الموضوع من تجارب كان

قد تم على أنواع خشبية. وأى تفسير لهذه الظاهرة يمكن أن تتضح صلاحيته بالنسبة للأشجار الطويلة لابد أن يكون صالحاً كذلك بالنسبة للنباتات الأقل طولاً.

والماء الذى يتحرك خلال النباتات ليس نقياً، ولكنه يحتوى دائماً على كميات نادرة ذائبة من ذائبات غير عضوية عادة. وكثيراً مايسمى هذا المحلول المخفف بعصارة الخشب xylem sap .

مسلك الماء خلال النبات

يدخل الماء النبات بصفة أساسية من خلال خلايا البشرة والشعيرات الجذرية عند أطراف الجذور أو قريباً منها ويعبر القشرة والاندوديرمس وجزءاً من البريسيكل ثم يدخل فى النهاية تجويف أوعية الخشب أو القصيبات فى الجذر. وتتجه حركته بصفة عامة إلى أعلى بمجرد وصوله للقنوات الخشبية الأوعية والقصيبات. والنسيج الخشبى نسيج متصل يمتد ابتداء مما يلى القمم الجذرية مباشرة، ثم خلال الجذور، فخلال السوق، فأعناق الأوراق، وينتهى أخيراً – بعد أن يتفرع كثيراً عادة – فى ميزوفيل الورقة (شكل ٥٥). فقد تنتهى آلاف من الحزم الوعائية فى ١ سم٢ من



(شكل ٥٥) : نهاية الأوعية فى ميزوفيل ورقة تفاح

سطح الورقة. وعلى ذلك فالنسيج الخشبى الذى يتحرك الماء خلاله إنما هو جهاز موحد متصل داخل جسم النبات. ويتحرك الماء كتلة واحدة فى معظم مجراه عبر أوعية الخشب أو قصيباته. ويمر الماء من القنوات الخشبية بالأوراق إلى خلايا الميزوفيل ويتحرك الماء فى الميزوفيل من خلية إلى خلية، حيث تفتقد الخلايا معظمه فى النهاية عن طريق تبخيره فى المسافات التى بين الخلايا. ويجب اعتبار حركة الماء من خلايا الجذر وميزوفيل الورقة جزءاً لا يتجزأ من عملية انتقال الماء.

ومع أن قدراً كبيراً مما يمر من خلال النبات من ماء إنما يسلك الطريق الذى سبق وصفه، ويفقد فى عملية النتح، فإن كميات صغيرة منه تنحرف عن هذا المسار. فعلى طول مسار حركته تدخل كميات صغيرة منه فى الخلايا الحية المجاورة، وتستعمل فى زيادة حجم الخلية، وعلى الأخص فى طبقة الكمبيوم. كذلك تستعمل القمم الساقية والجذرية والثمار التى تنمو بنشاط كميات هائلة من الماء بصفة أساسية أثناء الزيادة فى الحجم، بينما تستعمل الخلايا الكلورنشيمية الماء فى عملية البناء الضوئى. ومع ذلك فلا يزيد مايستعمله النبات مما يدخله من ماء فى النمو وعمليات التحول الغذائى بمعظم الأنواع على ١ أو ٢ فى المائة، أما الباقى فيفقده النبات فى النتح.

أما كون الخشب هو النسيج النباتى الموصل بصفة أساسية للماء فقد تحقق عند إجراء مالبيجى Malpighi لتجارب التحليق girdling, ringing فى عام ١٦٧١، وسوف تذكر هذه التجربة فيما بعد.

ينتقل الماء والعناصر الذائبة من خلية إلى أخرى ويسمى هذا بالأنتقال لمسافة قصيرة short-distance transport وفى هذه الحالة ينتقل الماء والعناصر الذائبة فيه من خلية إلى خلية عبر خيوط تصل الخلايا ببعضها وهذه الخيوط عبارة عن أنابيب دقيقة وتسمى بلازموديزماتا plasmodesmata. وحيث أن هذه الخيوط تتخلل الجدار الخلوى وتصل بروتوبلازم الخلايا بعضها لذلك يعتبر النبات الواحد وحدة واحدة متصلة ببعضها وهذه الوحدة تسمى سمبلازم symplasm ومعناها الدقيق وحدة حية واحدة للنبات الواحد حيث أن البروتوبلازم مادة حية ومتصل ببعضه فى النبات الواحد عبر خيوط البلازموديزماتا ويعبر عنها بالأنجليزيةentire living portion. والعكس صحيح فى حالة الوحدة الواحدة الغير حية للنبات nonliving portion أى الوحدة غير السمبلازمية non - symplastic portion فأنها تسمى أبو بلازم apoplasm وهى عبارة عن الأتصال المستمر للخلايا عبر النبات نتيجة لتلاصق الخلايا بعضها البعض عن طريق الجدار الخلوى. أنتقال الماء والأملاح الذائبة من خلية إلى أخرى خلال

خيوط البلازموديزماتا يسمى أنتقال سمبلاستى symplastic transport وأما عن أنتقال الماء والأملاح الذائبة خلال جدار الخلايا والمسافات البينية بين الخلايا يسمى أنتقال أبو بلاستى apoplastic transport أى انتقال خلال الجزء الغير حى من النبات.

ينتقل الماء والعناصر الذائبة أنتقال آخر لمسافات كبيرة عبر الجهاز الوعائى للنبات وهو نسيج الخشب دون اللحاء فى هذه الحالة ويسمى هذا بالأنتقال لمسافات طويلة long distansce transport.

أولاً : الأنتقال لمسافة قصيرة

Short Distance Transport

يعتبر الأنتقال السمبلاستى هو الأكثر حدوثا أو الأكثر أهمية للخلية بالمقارنة بالأنتقال الأبوبلاستي. سيتم أستعمال الأنتقال السيتوبلازمى وذلك للسهولة وكترجمة عربية للأنتقال السمبلاستى وأيضا سيتم أستعمال الأنتقال الجدارى وذلك للسهولة وكترجمة عربية للأنتقال الأبوبلاستى. أى أنه بعبارة أخرى يمكن القول بأن أنتقال الماء والذائبات يكون بدرجة أكبر كإنتقال سيتوبلازمى وبدرجة أقل كأنتقال جدارى عادة. يحدث الأنتقال السيتوبلازمى عبر خيوط البلازموديزماتا. أول من أطلق أسم بلازموديزماتا على الخيوط التى تصل الخلايا ببعضها هو عالم النبات الألمانى الشهير ستراسبرجر Strasburger عام ١٩٠١. وطريقة أنتقال الماء والذائبات عبر خيوط البلازمويزماتا غير معروفة بالتفصيل ولكن يعتبر الأنتشار diffusion عامل فعال فى ذلك. أما عن أنتقال الماء والذائبات فى داخل الخلية الواحدة يكون بواسطة الأنتشار والحركة الأنسيابية للسيتوبلازم cytoplasmic streaming (cyclosis) . يساعد على حدوث الحركة الأنسيابية فى داخل الخلايا خيوط دقيقة بروتينية protein microfilaments موجودة فى داخل الخلية. وتبعا لذلك يمكن القول أن أنتقال الماء والذائبات من خلية إلى أخرى فى حالة الأنتقال السيتوبلازمى يكون بواسطة الأنتشار وأيضا بواسطة الحركة الأنسيابية للسيتوبلازم.

فى بعض الحالات يكون أنتقال الماء والذائبات من خلية إلى أخرى عبارة عن عملية أنتقال نشط أى عملية أنتقال تحتاج إلى طاقة أى تحتاج ATP . توجد هذه الحالة على وجه الخصوص فى خلايا عروق الورقة عندما يحدث تحميل loading وتفريغ unloading أثناء أنتقال السكريات فى اللحاء. وغير معروف حتى الآن نوع هذا الأنتقال النشط هل هو أنتقال سيتوبلازمى أو أنتقال

جدارى.

فى بعض الأنسجة التى تحدث فيها عملية الأنتقال النشط يوجد بها نوع من الخلايا المتخصصة تسمى الخلايا الناقلة transfer cells. وهذه الخلايا تتميز بأن لها مساحة سطح كبيرة جدا فعالة فى أنتقال الماء والذائبات عن طريق الأنتقال الجدارى.

١- الأنتقال السيتوبلازمى Symplastic transport :

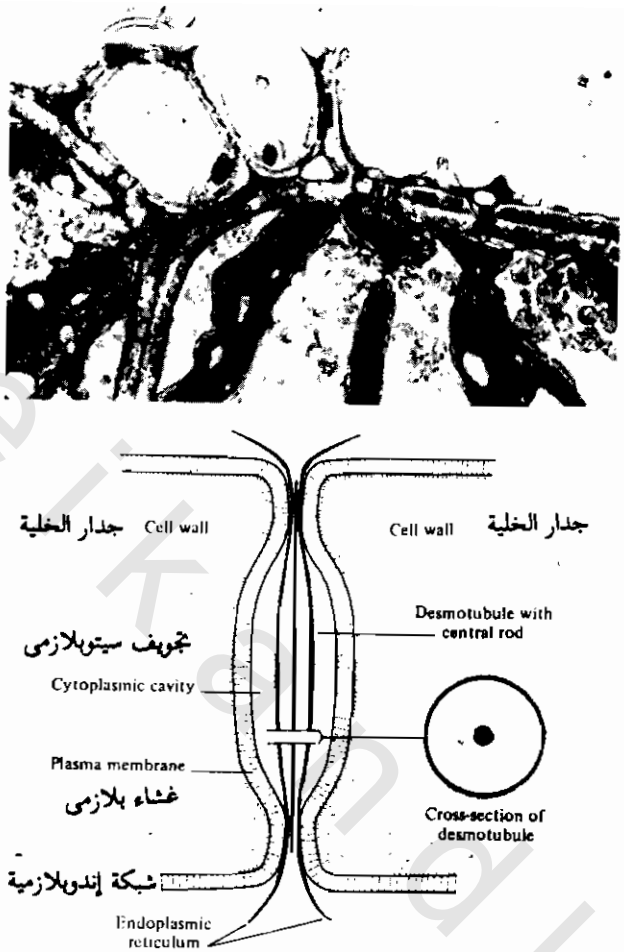
تعتبر البلازموديزماتا عبارة عن أنابيب دقيقة سيتوبلازمية cytoplasmic tubules تربط الخلايا ببعضها (شكل ٥٦). توجد هذه البلازموديزماتا فى جميع خلايا النباتات الراقية عادة ولكنها لا توجد بين الخلايا الحارسة البالغة وبين الخلايا المساعدة المجاورة لها.

كما أنها لاتوجد فى الأوعية والقصيبات. يمكن أن توجد بأعداد هائلة تصل إلى واحد مليون بلازموديزماتا لكل ملليمتر مربع. تصل هذه البلازموديزماتا جميع خلايا النبات الواحد ببعضها. ولذلك فأنه يوجد أنتقال سيتوبلازمى للماء والذائبات خلال النبات عبر خيوط البلازموديزماتا.

تظهر البلازموديزماتا بالمجهر الألكترونى محاطة تماما أى مغلفة بالأغشية البلازمية للخلايا المحيطة. يوجد فى داخل قناة البلازموديزما plasmodesma channel أنيبوبة (أنبوبة صغيرة) tubule تسمى ديزموتيوبيول desmotubule تتكون هذه ديزموتيوبيول من الشبكة الأندوبلازمية للخلايا المجاورة. يوجد فى مركز الديزموتيوبيول قضيب مركزى. يتضح من ذلك أن الشبكة الأندوبلازمية للخلايا متصلة ببعضها وأيضا الأغشية البلازمية.

يتضح من ذلك أن البلازموديزماتا تظهر مقاومة بسيطة لأنتقال الذائبات أى الجزيئات غير الأيونية ومن ذلك يتضح أيضا أنها لا تظهر إختيارية فى أنتقال هذه الجزيئات أو تظهر أختيارية بسيطة. ولكن بالرغم من ذلك فأن أنتقال الجزيئات الكبيرة حتى الذائبة منها لا يحدث خلال البلازموديزماتا ومن هذه المركبات البروتين والأحماض النووية. أما أنتقال الأيونات أو الجزيئات المشحونة سيكون محدد بواسطة التدرج فى الجهد الكهربائى electrical gradients. توجد أدلة على أن جزيئات الفيروس تنتقل خلال خيوط البلازموديزماتا حيث وجدت الفيروسات فى داخل هذه الخيوط.

يعتبر الدليل الحقيقى على أنتقال الذائبات من خلية إلى أخرى غير كاف. أما عن أسباب وضع هذه النظرية لأنتقال الذائبات هى عاملين أساسيين. أولهما أن البلازموديزماتا عددها كبير



(شكل ٥٦) : صورة بالمجهر الإلكترونى للبلازمودزمات

بلازموديزما تصل خلية ورقة محتوية على بلاستيدات خضراء وخلية بارنشيمة اللحاء المجاورة لها. مع وجود إفتراض بوجود إنتقال سيتوبلازمى من النسيج القائم بعملية البناء الضوئى إلى النسيج الوعائى.

أسفل الصورة رسم توضيحى للبلازموديزما التى تربط خليتين ببعضهما. لاحظ أن الغشاء البلازمى متصل ومستمر بين الخليتين وأن الشبكة الإندوبلازمية تتخلل مركز البلازموديزما المكونة للأنبوبة الدقيقة the tubule. يوجد قطاع عرضى يوضح شكل desmotubule المركزية ذات القضيب rod بالنسبة للرسم المقابل.

جدا بين الخلايا التى يحدث فيها إنتقال للذائبات بدرجة كبيرة. ثانيا: أنه عند أمداد الخلايا بأيون الكلور فأنه يمكن ترسيبه فى قناة البلازموديزماتا وذلك بواسطة معاملة الخلايا بنترات الفضة ويكون الراسب على هيئة كلوريد فضة.

نترات فضة + أيون كلور ←——— أيون نترات + كلوريد فضة

وحتى الآن الطريق الذى يسلكه الذائبات خلال أنتقالها فى البلازموديزماتا غير معروف the exact pathway is not clear . ولكن الغالبية العظمى من الأدلة توضح أن الأنتقال يكون عن طريق desmotubule بمساعدة الشبكة الأندوبلازمية. ولا يكون ذلك بدرجة كبيرة عن طريق قناة البلازموديزماتا حيث أن عنق أى مدخل القناة من الجهتين يكون ضيق جداً ويسبب غلق القناة عن الخلايا المجاورة.

٢- الأنتقال الجدارى Apoplastic transport :

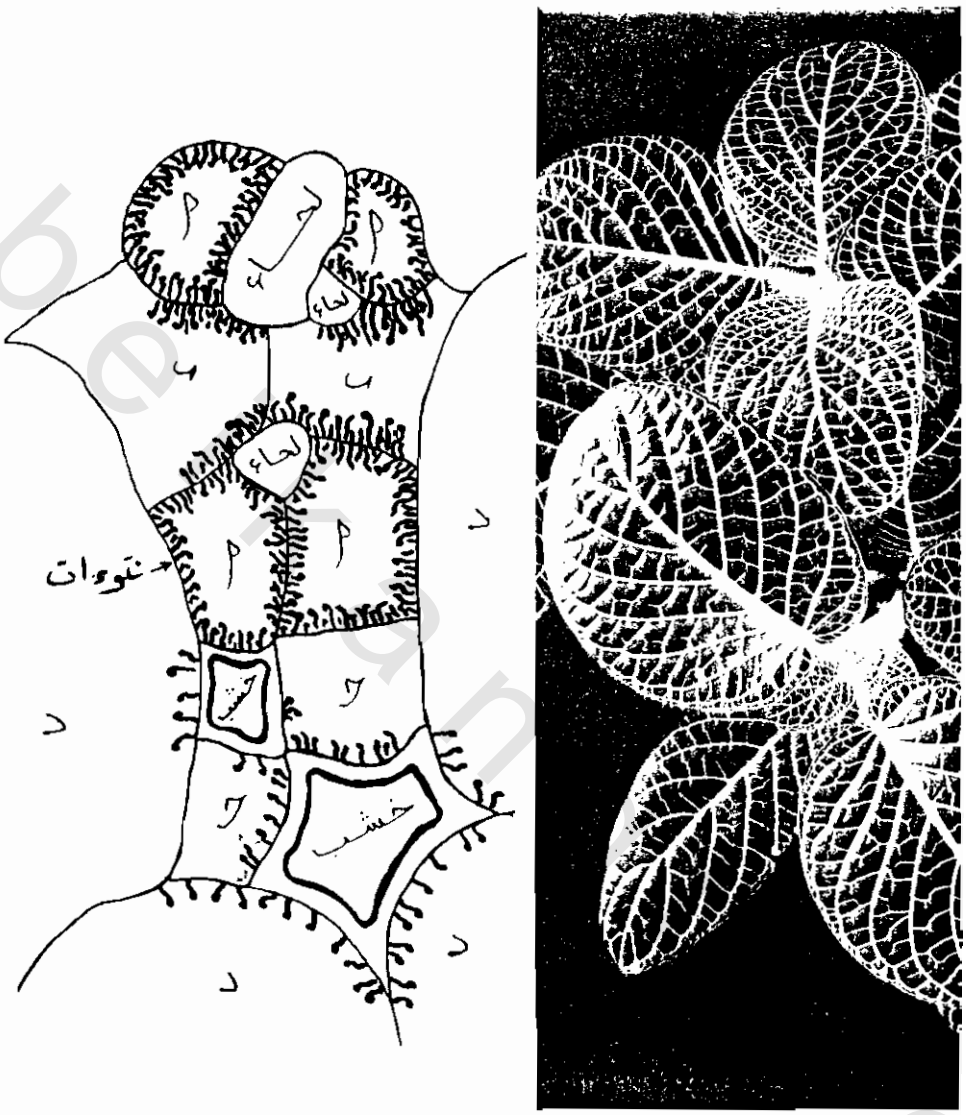
أحد أنواع الأنتقال الجدارى يكون عن طريق الخلايا الناقلة transfer cells.

وهى خلايا تتميز بأن جدارها الخلوى يخرج منه نتوءات كثيرة تمتد إلى داخل الخليه. ويحيط بهذه النتوءات الغشاء البلازمى الخارجى (شكل ٥٧). نتيجة لذلك تزيد نسبة المساحة إلى الحجم حيث نجد أن مساحة الجدار والغشاء البلازمى تكوناًكبر فى هذه الخلايا عنه فى حالة خلايا أخرى لها نفس الحجم وليس بها هذه النتوءات ولذلك فأن الوظيفة الرئيسية لهذه الخلايا أنها ذات كفاءة عالية فى امتصاص وإفراز العناصر والمواد العضوية نتيجة لكبر السطح بالنسبة للحجم وقد أمكن إثبات ذلك باستخدام العناصر المشعة.

هذه الخلايا عادية التركيب ولكنها تتميز عن الحالة العادية بغزارة سيتوبلازمها وكثافة الشبكة الاندوبلازمية وبوجود عدد كبير من الميتوكوندريا ذات الرشراشات الكثيرة وخاصة بجانب هذه النتوءات.

هذه الخلايا تقسم على أساس كيفية توزيع النتوءات داخل الخلية إلى خلايا غير قطبية non polar - حيث توجد النتوءات موزعة بانتظام على محيط السطح الداخلى للخلية كله وخلايا قطبية polar حيث توجد النتوءات فى جهة واحدة أو جهتين من الخلية أو أكثر أى تكون غير موزعة بانتظام ومركزة فى مناطق دون أخرى.

هذه النتوءات توجد فى أنواع كثيرة من الخلايا فهى توجد فى الخلايا البارنشيمية والكلورنشيمية وبارنشيمة اللحاء وبارنشيمة الخشب والبشرة والبريسيكل والخلايا الغدية.



(شكل ٥٧) : الخلايا الناقلة

قطاع عرض فى عرق ورقة صغير يبين أنواع الخلايا الناقلة المختلفة (أ، ب ، جـ ، ء)

عادة توجد هذه الخلايا في العروق الصغيرة للأوراق وملاصقة لأنسجتها الوعائية وحيث يكون تبادل العنصر والمركبات العضوية بين النسيج الوسطى للورقة والعروق على أشده. وهذه الخلايا هى المسئولة عن سرعة إنجاز عملية التبادل لكبر سطحها. وقد أمكن إثبات ذلك باستعمال العناصر المشعة لأوراق كثير من النباتات ومنها نوع من البسلة *Pisum arvense*. وفى حالات العروق الصغيرة للأوراق ويوجد من هذه الخلايا ٤ أنواع وهى: أ (A)، ب (B) ، جـ (C) ، د(D).

النوع أ : يكون ملاصق للأنابيب الغربالية لنسيج اللحاء وتتميز بغزارة سيتوبلازمها وأنها غير قطبية (تعتبر خلية مرافقة متحورة).

النوع ب : يكون ملاصق للأنابيب الغربالية لنسيج اللحاء أو الخلايا المرافقة أو خلايا النوع أ. وسيتوبلازمها أقل كثافة من النوع السابق وهى قطبية حيث توجد النتوءات فى الجزء من الخلية الملاصق للأنابيب الغربالية أو الخلايا المرافقة أو خلايا النوع أ. ولا توجد النتوءات فى الأجزاء المقابلة للمسافات البينية أو الأنواع الأخرى من الخلايا (تعتبر خلية بارنشيم لحاء متحورة).

النوع جـ : يكون ملاصق للأوعية الخشبية والقصيبات. وهى قطبية حيث توجد النتوءات فى الجزء من الخلية الملاصق للأوعية الخشبية والقصيبات فقط. أقل فى كثافة سيتوبلازمها من النوع السابق وعدد النتوءات أقل من الأنواع السابقة (تعتبر بارنشيم خشب متحورة).

النوع د : يكون ملاصق لغلاف حزمة الورقة. وهى قطبية حيث توجد النتوءات فى الجزء من الخلايا المقابل لأقرب أوعية خشبية أو قصيبات.

وعدد النتوءات قليل. السيتوبلازم عادى الكثافة ومماثل للخلايا العادية الأخرى (تعتبر خلية غلاف حزمة متحورة).

النوع أ، ب هى أكثر الأنواع شيوعا فى عروق الأوراق.

توجد الخلايا الناقلة فى اللحاء والخشب وفى الأنسجة الأفرازية الغدية. يعتقد أن وظيفتها هى جمع ثم أفراز المحاليل ومثال ذلك الغدد الملحية salt glands التى تستقبل ثم تفرز تركيزات عالية من كلوريد الصوديوم ويكون ذلك بواسطة النقل النشط active transport.

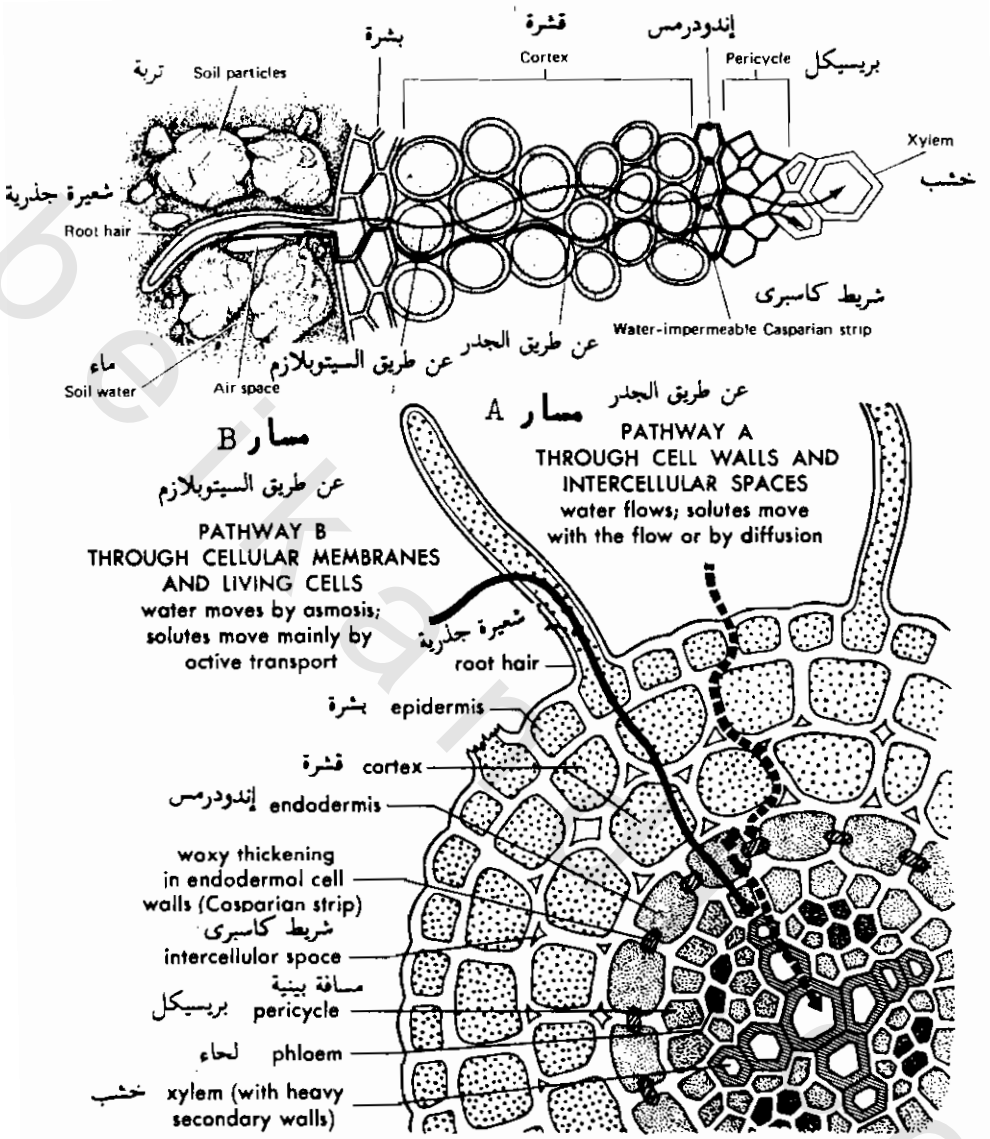
ويتضح من تشريح الخلايا الناقلة أن هذه النتوءات التى تمتد إلى داخل الخلايا تزيد من مساحة السطح بدرجة كبيرة والتى تساعد فى نقل العناصر. عادة يكون الأنتقال أى النقل فى هذا النوع عكس منحدرات التركيز ولذلك يحتاج إلى طاقة أى ATP . وحيث أن الأنتقال يحدث من السيتوبلازم عبر الغشاء البلازمى أى الأكتوبلاست أى البلازماليما إلى الجدار ولا يحدث عن

طريق البلازموديزماتا فيعتقد أن له خاصية الأختصاص أى الإختيارية بدرجة كبيرة selectivity. حيث يلاحظ أن قناة البلازموديزما يمكن أن تسمح بنفاذية جميع الجزيئات الصغيرة الذائبة والعكس صحيح حيث وجد أن الأنتقال من الخلايا الناقلة إلى الخلايا الأخرى يحتاج إلى ناقلات خاصة specific transporters تعمل على محاليل خاصة specific solutes . وحيث أن الخلايا الناقلة بأنواعها المختلفة والتى يمكن أن تسمى خلايا بشرة ناقلة epidermal transfer cells وخلايا خشب ناقلة xylem transfer cells وخلايا لحاء ناقلة phloem transfer cells وخلايا ناقلة أخرى تسمى تبعا لوظيفتها وموقعها. وهذه الخلايا تتميز أيضا بأن لها سطح نوعى كبير حيث أن الغشاء البلازمى يحيط بهذه النتوءات وبذلك تزيد مساحة السطح بدرجة كبيرة جدا كما أنها تحدث فى المناطق ذات النقل النشط الكثيف. ولذلك يتضح تماما أن وظيفة هذه الخلايا هى النقل.

ولذلك فأن النقل عن طريق الخلايا الناقلة يكون من نوع الأنتقال الجدارى حيث أن الذائبات تترك السيتوبلازم وتنتقل إلى الجدار. يعتبر هذا النوع من الأنتقال خلال الخلايا الناقلة أحد حالات النقل الجدارى. وتوجد حالات أخرى من النقل الجدارى كثيرة فى النبات وهى لاتشمل الخلايا الناقلة مثل أمتصاص الماء والذائبات من التربة وتنتقل عبر جدر الخلايا والمسافات البينية فى الجذر (شكل ٥٨). وأيضا الأنتقال عبر الأوعية الخشبية والقصيبات يعتبر نقل جدارى حيث أن هذه الخلايا ميتة حيث لايوجد بها مادة حية وهى عبارة عن جدران فقط. ويوجد أيضا أحتمال كبير أنه عند حدوث حالة الأنتقال الجدارى فأن أنتقال الذائبات إلى أو من الجدار يكون عن طريق الخلايا الناقلة.

ملخص الأنتقال لمسافة قصيرة :

نظرية الأنتقال السيتوبلازمى ملخصها أن النبات عبارة وحدة واحدة متصلة ببعضها تماما أى symplasm ويحدث ذلك نتيجة لأتصال الخلايا ببعضها عن طريق خيوط البلازموديزماتا وتعتبر هذه الخيوط عبارة عن قنوات تصل الخلايا ببعضها. كثير من المركبات التى تنتقل لمسافة قصيرة مثل الأيونات غير العضوية والسكريات والأحماض الأمينية والهرمونات النباتية تنتقل عن طريق البلازموديزماتا. ولكن يمكن فى حالات أخرى وحيث لاتوجد بلازموديزماتا بين الخلايا كما فى حالة الخلايا الحارسة والخلايا المساعدة وخلايا البشرة حيث يحدث أنتقال العناصر من خلال الغشاء البلازمى ثم خلال الجدار من الخلية الحارسة إلى الخلية المساعدة والعكس



(شكل ٥٨) : مسار الماء فى الجذر

المسار يكون بطريقتين symplast , apoplast

أى طريق الجدر الخلوية والمسافات البينية ، أو عن طريق السيتو بلازم أو كليهما

صحيح. وهذا الإنتقال عن طريق الجدار أى الأنتقال الجدارى يمكن أن يتميز بخاصية الأختصاص أى الأختيارية selectivity إلى حد كبير أى ينفذ أيونات أو مركبات دون أخرى وهذه الخاصية لا تحدث فى حالة الأنتقال السيتوبلازمى من حيث أن الأنتقال عن طريق البلازموديزماتا يكون غير أختيارى nonselective. وربما فى حالة فتح الثغور فأن خاصية الأختيارية أو الأختصاص فى نفاذية الذائبات عن طريق النقل الجدارى تتحكم فى دخول الأيونات والذائبات وبذلك فأنها تسمح لأيون البوتاسيوم فقط للأنتقال من الخلايا المساعدة إلى الخلايا الحارسة ولا تسمح للذائبات أو الأيونات الأخرى للدخول وذلك أثناء فتح الثغور ويعتبر ذلك مثال متميز عن مدى قدرة الأنتقال الجدارى فى النقل الأختيارى والنفاذية الأختيارية للخلية. علاوة على ذلك يحدث أنتقال جدارى للماء والذائبات عبر خلايا الجذور بعد عملية الأمتصاص وأيضا يحدث أنتقال جدارى للماء والذائبات خلال الأوعية الخشبية والقصيبات.

ثانيا : الأنتقال لمسافة طويلة

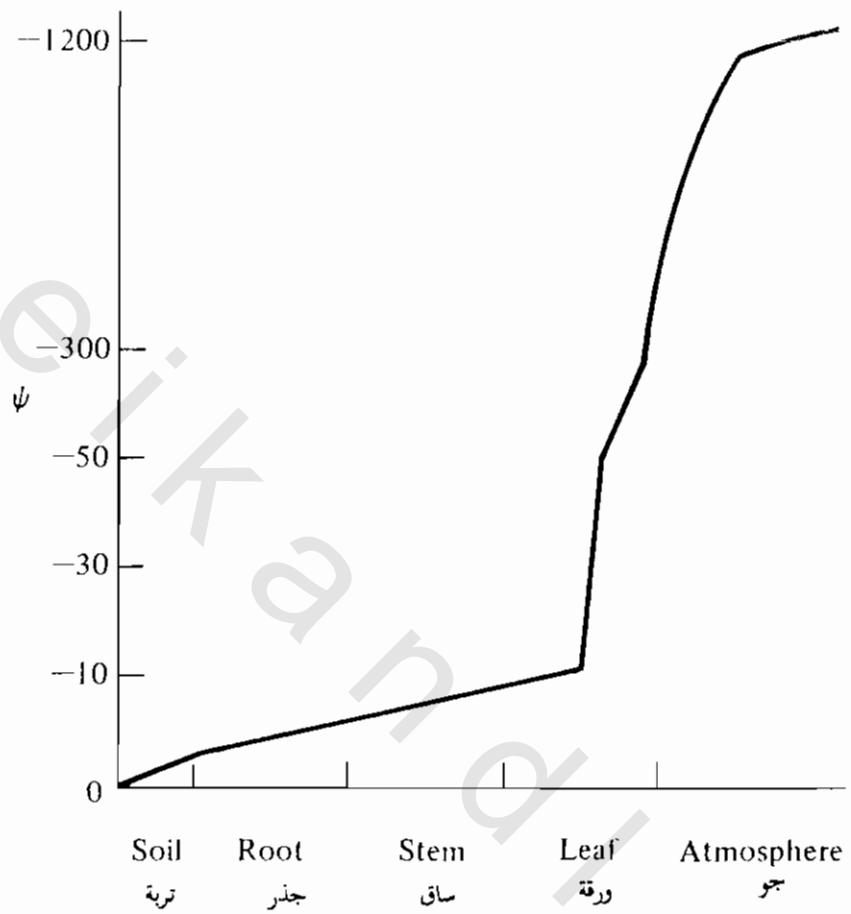
Long Distance Transport

وهو عبارة عن أنتقال الماء والذائبات من التربة إلى الجذور ثم الساق ثم الأوراق.

إنتقـــال الماء Water transport :

أنتقال الماء والذائبات من التربة عبر الجذور والساق والأوراق ثم خروجها إلى الجو مرة أخرى يكون عن طريق النتح. يسمى النظام وهو أنتقال الماء من التربة إلى الجو عبر النبات فى مجموعها وكوحدة واحدة بأسم SPAC وهى أختصار للتعبير soil - plant - air - continum أى تربة نبات هواء أستمرارية. وحيث أنه يوجد نقص فى جهد الماء من التربة إلى الهواء فأن الماء سوف يسرى وينتقل فى النبات تبعا لمنحدر الجهد المائى (أى التدرج فى الجهد المائى) water - potential gradient. سرعة أنتقال الماء وطريقة أنتقال الماء يتوقف على تشريح النبات وعلى العوامل الطبيعية التى تتحكم فى أنتقال الماء.

التدرج فى الجهد المائى من التربة حتى الجو خلال SPAC يمكن رسمه على هيئة منحنى (شكل ٥٩). تتراوح قيمة ψ فى التربة ذات الماء الميسور من -٠,٣ إلى -١٥ بار. ولذلك فأن الجهد المائى للتربة الجيدة الرى حوالى صفر أى قريبة من الصفر. يوجد أنحدار خفيف للمنحنى



(شكل ٥٩): إنخفاض الجهد المائى خلال أستمرارية التربة والنبات والهواء

ينخفض الجهد المائى خلال SPAC (أستمرارية وحدويه للتربة والنبات والهواء SPAC وهى إختصار- Soil - Plant - Air Continuum) حتى يتغير الوضع بين ميزوفيل الورقة والغرفة تحت الثغرية. يوضح أن الرطوبة النسبية أقل من ١٠٠ ٪، يمكن أن ينخفض الجهد المائى إلى أقل من − ١٠٠٠ بارز . لأن التغير حاد جدا فى الجهد المائى عند سطح التلامس بين الهواء والورقة leaf - air surface، لقد إفترض أن أكبر تحكم للنتح عند الثغور.

من التربة إلى أنسجة الجذر. يكون الجذر فى التربة قريب من السعة الحقلية capacity وحيث لا يقل الجهد المائى كثيرا عن −٥ بار. عند جفاف التربة وعندما يقترب الجهد المائى من نقطة الذبولwilting point أى حوالى −١٥ بار فأن الجهد المائى فى الجذر ينخفض أيضا تبعا لحالة التربة. تتميز الجذور بأن لها القدرة على ضبط جهدها المائى تبعا لحالة محلول التربة أى ماء وذائبات التربة. قام Bernstein عام ١٩٦١ بقياس الجهد الأسموزى osmotic potential للجذور والأوراق لنباتات نامية فى محاليل مختلفة الجهد الأسموزى. عند إنخفاض الجهد الأسموزى للمحلول فأن الجهد الأسموزى للنبات ينخفض تبعا لذلك ويعتقد أن ذلك نتيجة لأمتصاص النبات الأملاح. أنخفاض الجهد الأسموزى وفقد أنسجة الجذر للماء تسبب إنخفاض فى الجهد المائى (جدول ٩)

(جدول ٩): الجهد الأسموزى لأعضاء نبات القطن فى محاليل ص كل مختلفة التركيز

تركيز كلوريد الصوديوم	الجهد الأسمـــوزى (بار)	
	ψ_π جـــــذور	ψ_π أوراق
صفر	− ٥,٦	− ١٠,٢
− ٣	− ٨,٦	− ١٢,٥
− ٦	− ٨,٢	− ١٧,٩
− ١٢	− ١٢,٤	− ٢١,٣

يوجد أنخفاض فى الجهد الأسموزى من الجذور إلى الأوراق ويكون ذلك نتيجة لتجمع الذائبات فى الأوراق ولكن أيضا نتيجة لأنخفاض جهد الضغط pressure potential.

قام Scholander عام ١٩٦٥ بقياس الجهد المائى على أرتفاعات عالية فى الأشجار وقد وجد أن الجهد المائى W. P. ينخفض تدريجيا كلما تم الأرتفاع فى الشجرة. أى أن الجهد المائى يتناسب عكسيا مع الأرتفاع فى الأشجار. فى حالة شجرة Douglas fir يوجد دائما أنخفاض فى الجهد المائى من قاعدة تاج الشجرة (أرتفاع ٣٠ متر) إلى قمة التاج (أرتفاع ٧٩ متر). أثناء منتصف النهار يكون جهد الماء لقمة التاج هو −٢٢ بار.

يوجد إنخفاض كبير فى الجهد المائى بل الأنخفاض الأكبر عندما يتحول ماء أنسجة الورقة

إلى الحالة الغازية على هيئة بخار ماء فى الجو فى نظام SPAC. وفى الهواء الجاف فأن الأنخفاض فى الجهد المائى يكون كبير جدا فقد يصل ألف بار.

يعتبر من المتعارف عليه أن سطح خلايا ميزوفيل الورقة له جهد مائى متساو تقريبا وأن الرطوبة النسبية حوالى ١٠٠ ٪ وتكون تقريبا مساوية لدرجة تشبع الضغط البخارى فى درجة حرارة نسيج الورقة being nearly equal to the saturation vapor pressure of the temperature of the tissue.

ولكن وجد فى بعض الحالات أن أنخفاض الرطوبة النسبية فى جدر خلايا ميزوفيل الورقة نتج عنها أختلاف فى قيم الجهد المائى عن الجهد المائى المتوقع بمقدار -١٠ إلى -٢٠ بار. وجد أن الجهد المائى لجدر خلايا ميزوفيل الورقة يكون أقل من -١٠٠ بار فى بعض النباتات الصحراوية. يفقد حوالى ٩٩ ٪ من الماء الممتص بواسطة النبات فى عملية النتح فى موسم النمو ويتبقى حوالى ٩, ٪ من الماء الحر فى أنسجة النبات و١, ٠ ٪ يدخل فى تفاعلات التحول الغذائى للنبات. يعتبر الماء الأخير ماء مقيد فى مركبات النبات ولا يعتبر ماء عادى. ومن الأفضل دراسة أنتقال الماء من التربة إلى الجذور ومن الورقة إلى الهواء ومن الجذر إلى الورقة. حيث أن أمتصاص الماء بواسطة الجذور عبارة عن عملية أسموزية بحتة ومن السهل فهم ميكانيكية حدوثها. أما أنتقال الماء من الجذر إلى الورقة أى صعود الماء إلى أعلى فأنه يحدث أساسا نتيجة للنتح أى نتيجة لبخر الماء من أنسجة الورقة إلى الهواء. ولفهم كيفية أنتقال الماء فى النبات فلابد أولا من فهم كيفية أمتصاص الماء إلى داخل النبات، وثانيا كيف يتم فقد الماء من النبات وينتج عن ذلك قوى لسحب الماء إلى أعلى.

كيفية أمتصاص الماء من التربة Water uptake :

يتم أخذ الماء من التربة أى أمتصاص الماء بواسطة الجذور من التربة بواسطة الخاصية الأسموزية osmosis تبعا لمنحدر الجهد المائى أى تدرج الجهد المائىwater potential gradients . حيث أن الجهد المائى فى التربة أكبر من الجهد المائى فى الجذور ونتيجة لذلك ينتقل الماء إلى الجذور. يوجد قوى أمتصاص سالبة passive water uptake وقوى أمتصاص نشط active water uptake وسيتم مناقشة هاتين الحالتين من الأمتصاص فيما بعد.

طريق أمتصاص الماء من التربة إلى الجذور The path of water uptake :

يحدث أمتصاص الماء أساسا فى منطقة الشعيرات الجذرية وحيث من الواضح أنه توجد مقاومة لأمتصاص الماء فى منطقة القمة النامية ومنطقة الأستطالة وحيث يحدث أنقسام وأستطالة للخلايا. وأعلى منطقة الشعيرات الجذرية تصبح جدر الخلايا مسوبرة أى مغلظة بمادة السيوبرين وبذلك يصعب نفاذية الماء فى هذه المنطقة أو حتى يستحيل نفاذية الماء فى هذه المنطقة، إلا أنه أحيانا توجد شقوق فى هذه المنطقة وبذلك تسمح بنفاذية الماء خلالها بسهولة.

ومن مميزات منطقة الشعيرات الجذرية أن لها سطح كبير جدا وبذلك تصبح ذات كفاءة عالية فى أمتصاص الماء ومثال ذلك أن نبات الراى الواحد له ١٤ بليون شعيرة جذرية ولها سطح مساحته ٤٠٠ متر مربع ومساحة السطح الكلى للجذر هى ٦٠٠ متر مربع. ولذلك فأن وجود الشعيرات الجذرية يزيد مساحة سطح الجذور ٦٧ ٪ . تزيد الشعيرات الجذرية من تلامس الجذور وحبيبات التربة بمقدار عشرون مرة على الأقل وتسمح بأختراق الجذور لحجم كبير من التربة.

عند أمتصاص الشعيرات الجذرية للماء فأن جزء من الماء ينقل من الجدار للشعيرات الجذرية إلى جدران خلايا البشرة ثم جدران خلايا القشرة وأيضا خلال المسافات البينية. وجزء آخر من الماء يدخل إلى سيتوبلازم الخلية ومنه ينتقل إلى سيتوبلازم الخلايا الأخرى خلال خيوط البلاذموديزماتا.

ثم ينتقل الماء من خلية إلى أخرى فى الجذر أنتقال جدارى حيث ينتقل من جدار خلية إلى جدار خلية أخرى كما ينتقل الماء عبر المسافات البينية أيضا ولكن توجد أيضا كمية من الماء تنتقل أنتقال سيتوبلازمى عن طريق خيوط البلاذموديزماتا من سيتوبلازم الخلية إلى سيتوبلازم خلية أخرى. من الثابت أن الأنتقال الجدارى للماء فى هذه الحالة يحدث بكمية أكبر من الأنتقال السيتوبلازمى.

عندما يصل الماء إلى الأندودرمس فلا يمكن أن ينتقل عن طريق الجدار لوجود شريط كاسبرى أو تغليظ كاسبرى المتكون من مادة السيوبرين الغير منفذة للماءa waterproof barrier. ولذلك أنتقال الماء من خلايا القشرة إلى خلايا الأسطوانة الوعائية عن طريق سيتوبلازم خلايا الأندودرمس أى خلال symplasm. وأينما كان أنتقال الماء فى خلايا نسيج القشرة عن طريق جدران الخلايا أو عن طريق المسافات البينية فأنه ينتقل عبر خلايا الأندودرمس عن طريق السيتوبلازم وليست عن طريق الجدار لوجود شريط كاسبرى. وفى بعض الحالات يوجد فى الجذور فى خلايا الأندودرمس خلايا مرور وهى خلايا لا تحتوي على شريط كاسبرى ولذلك فأنه يمكن

أن ينتقل جزء من الماء فى هذه الحالة عن طريق جدران خلايا الأندودرمس دون أن يمر على السيتوبلازم.

يعتبر الجدار الخلوى منفذ للماء تماما وأيضا العناصر الذائبة. يتكون الجدار الخلوى أساسا من السيليلوز وكميات أخرى من المركبات البكتينية وأهمها البكتين والهيميسليلوز. يتكون السيليلوز من بوليمر للوحدة بيتا –د– جلوكوز B- D - glucose ويتكون البكتين من بوليمر للوحدة ألفا أستر ميثيل حامض الجلاكتيورونيك ester methyl alphagalacturonic acid ويتكون الهيمسليلوز من بوليمرات لسكريات عديدة منها المانوز والأرابينوز.

معنى كلمة بوليمر polymer أى عديد من الوحدات المذكورة مرتبطة ببعضها البعض.

يعتبر السليلوز والبكتين والهيميسليلوز من المركبات المحبة للماء hydrophilic . ولذلك فأنها تنفذه بسهولة. يوجد اللجنين فى جدر بعض الخلايا النباتية مثل الأوعية الخشبية والقصيبات وهو يتكون من مركبات معقدة عديدة الفلافونات complex polyflavone وهى محبة للماء أيضا وينفذه بسهولة. يوجد أيضا فى جدر الخلايا النباتية بروتينات محبة للماء وأيضا مواد كربوإيدراتية فى صورة بوليمرات ومنه الصموغ والمواد الهلامية mucilages وهى أيضا محبة للماء. أما المركبات الوحيدة الكارهة للماء الموجودة فى جدار الخلية هى الأحماض الدهنية المكونة للدهون والشموع والكيوتين والسيوبرين. وهى بذلك تعمل كحاجز يمنع مرور أو نفاذية الماء. ولذلك فأن الأغشية البلازمية للخلية تحد نوعا ما وبدرجة ما من نفاذية الماء ولكن يكون ذلك بدرجة بسيطة جدا ولذلك يمكن القول بأن خلايا النبات منفذة للماء تماما. وأن خاصية الأختصاص selectivity فى نفاذية الخلايا هى غير خاصة بالماء على الأطلاق ولكنها خاصة بالذائبات الموجودة فى الماء.

الأمتصاص النشط والأمتصاص السلبى Active versus passive water uptake :

يعنى الأمتصاص النشط للماء أنه يحدث نتيجة وجود قوة أو قوى driving forces موجودة بالجذر. وقد يكون ذلك نتيجة لمنحدر التركيز الأسموزى osmotic gradient أى تدرج التركيز الأسموزى بين محلول التربة ونسيج الجذر أو نتيجة الأمتصاص النشط الذى يحتاج إلى طاقة. أما الأمتصاص السالب يعنى أن أمتصاص الماء ليست نتيجة لقوى موجودة بالجذر بل نتيجة لقوى موجودة فى أنسجة الورقة أو فى الجو المحيط بالورقة. وهنا يكون الأنحدار فى الجهد بين التربة والجو

أو بين التربة وأنسجة الورقة. والحقيقة أن الماء الممتص بواسطة النبات يسحب ويشد من أعلى .

الأمتصاص النشط للماء Active water uptake :

يحدث الأمتصاص النشط للماء نتيجة أمتصاص للماء يحتاج إلى طاقة لدفع الماء فى نسيج الجذر أو يحدث نتيجة للأسموزية ويسمى فى هذه الحالة بالضغط الجذرى وفى هذه الحالة لا يحتاج إلى طاقة. ولكى لا يحدث ألتباس فى التسمية فأن الأمتصاص النشط للماء يكون نتيجة للأمتصاص الطاقى أى المحتاج إلى الطاقة أو نتيجة للضغط الجذرى. ومما هو جدير بالذكر أنه أحيانا لا تحدث حالة الأمتصاص الطاقى ويحدث الأمتصاص بالضغط الجذرى فقط وذلك فى بعض الأحوال أو فى ظروف بيئية معينة.

الأمتصاص الطاقى Metabolic uptake :

يعرف الأمتصاص الطاقى بأنه الأمتصاص الذى يحتاج إلى طاقة يستمدها من عمليات التحول الغذائى داخل الخلية. ولذلك فأن هذا النوع من الأمتصاص لا يتوقف على الأنتشار diffusion أو على الأنسياب الهيدروستاتيكى hydrostatic flow . ولذلك يعتقد فى وجود مضخة pump حيوية أى تفاعلات حيوية فى داخل الخلية تسبب ضخ الماء إلى داخل النبات. وتوجد دلائل كثيرة على وجود هذه المضخة الحيوية وهى ما يأتى:

١- وجد فى حالات كثيرة أن الجهد الأسموزى للمحلول o.p. خارج الجذر يكون أقل بكثير من الجهد الأسموزى لأنسجة الجذر ويسبب ذلك توقف أمتصاص الماء ولكن يستمر أمتصاص الماء فى هذه الحالة إلى داخل الجذر عكس منحدرات الجهد المائى أى عكس تدرج الجهد المائى water potential gradient .

٢- وجد أن مثبطات التنفس مثل الداى نيتروفينول والأزيد azide ومركبات الزرنيخ arsenic تمنع أمتصاص الماء.

٣- يسبب حدوث التنفس اللاهوائى فى النسيج بدلا من التنفس الهوائى توقف عملية أمتصاص الماء.

يتضح مما سبق أن للتنفس الهوائى دور هام فى عملية أمتصاص الماء. وأن هذه المضخة

الحيوية هى عبارة عن تفاعلات حيوية تسبب أمتصاص الماء.

وجد أن معاملة الجذور بالأوكسينات مثل أندول حامض الخليك ونفثالين حامض الخليك تسبب زيادة فى أمتصاص الماء. ويوجد لهذه الحالة تفسيرات عديدة ولكن عليها مآخذ عديدة وغير معروف بالضبط ميكانيكية حدوث ذلك. ولذلك ليس من المعروف هل لهذه الأوكسينات دور فى الأمتصاص الطاقى أولا.

الضغط الجذرى Root pressure :

عند قطع الجزء العلوى من الساق فأن قطرات من الماء والذائبات تظهر على السطح المقطوع ويحدث ذلك فى بعض النباتات مثل الكوليس *Coleus* والعنب. تنشأ هذه القطرات نتيجة لدفعها من داخل الساق إلى السطح المقطوع ويكون ذلك بقوة معينة أى بضغط معين من أسفل إلى أعلى يقدر بوحدات الضغط وهى البار وعادة يكون هنا الضغط بين ١ – ٢ بار وفى بعض الأحوال قد يزيد حتى يصل إلى ٥ بار. ومن ذلك يتضح أن المجموع الجذرى للنبات يعمل كأسمومتر osmometer وأن الضغط الناشئ يسمى بالضغط الجذرى. يمكن حساب كمية السائل المنساب نتيجة للضغط الجذرى بالمعادلة الآتية :

$$F = L_p (\Psi\pi_s - \Psi\pi_r)$$

حيث أن

F = كمية السائل المنساب نتيجة للضغط الجذرى

L_p = كفاءة عملية التوصيل فى الجذور conductivity للماء مقدرة بالجرام ثانية بار

$\Psi\pi_s$ = الجهد الأسموزى للتربة بالبار

$\Psi\pi_r$ = الجهد الأسموزى للأوعية الخشبية فى الجذر بالبار

يعتبر الضغط الجذرى هو القوة الدافعة driving force لأمتصاص الماء وهو نتيجة للفروق بين الجهد الأسموزى بين الجذر ومحلول التربة.

النـتـــح Transpiration

يحدث النتح أساسا عن طريق الثغور المفتوحة. وفى الثغور المفتوحة يدخل ثانى أوكسيد الكربون أثناء عملية البناء الضوئى ويخرج بخار الماء فى عملية النتح وتكون كمية بخار الماء الخارجة من الثغور تساوى ألف ضعف كمية ثانى أوكسيد الكربون الداخلة خلال الثغور فى وحدة الزمن. وتعريف بسيط للنتح هو خروج بخار الماء من غرفة تحت الثغر إلى الجو الخارجى عبر الثغور.

كمية (سرعة) النتح The magnitude of transpiration :

تتراوح سرعة النتح فى الأيام العادية فى أثناء النهار بين ٠,١ إلى ٢,٥ جرام فقد للماء لكل ديسمتر مربع لكل ساعة. وفى أثناء الليل تكون السرعة منخفضة بدرجة كبيرة أقل من ٠,١ جم / ديسمتر مربع / ساعة. ترجع سرعة النتح الكبيرة أثناء النهار إلى فتح الثغور. يوجد نوع آخر من النتح وهو عن طريق الكيوتيكل ويسمى النتح الأدمى أى النتح الكيوتيكلى cuticular transpiration وهو يتراوح فى قيمته بين ١٪ إلى ١٠٪ من النتح الثغرى stomatal transpiration فى حالة الثغور المفتوحة. ولذلك فأن النتح الأدمى يتراوح فى سرعته أثناء النهار بين ٠,٠٠١ إلى ٢٥, جم لكل ديسمتر مربع لكل ساعة.

تبعا لذلك يمكن قياس سرعة النتح فى النباتات المختلفة ومثال ذلك وجد أن شجرة *Catalpa* عمرها ٢١ سنة وطولها عشرة أمتار وتحمل ستة وعشرون ألف ورقة. وعند تقدير مساحة الورقة الواحدة فأنه يمكن تقدير مساحة سطح الأوراق وهى ٣٩٠ متر مربع للشجرة وعند حساب متوسط النتح ١ جم/ ديسمتر مربع / ساعة فأن الشجرة تفقد ٣٩٠ كيلو جرام من الماء كل عشرة ساعات نهارا. وفى مثال آخر فى شجرة الأسفندان maple طولها ٤٧ قدم وتحمل ١٧٧ ألف ورقة ولها مساحة مسطح ٦٧٥ متر مربع فأنها تفقد ٢٢٠ كيلو جرام ماء كل ساعة فى الصيف. وجد فى الغابات أن الفقد يكون ٧٥ ألف كيلو جرام ماء لكل هكتار لكل سنة (هكتار يساوى ٢,٥ فدان تقريبا).

سرعة النتح على مدار اليوم :

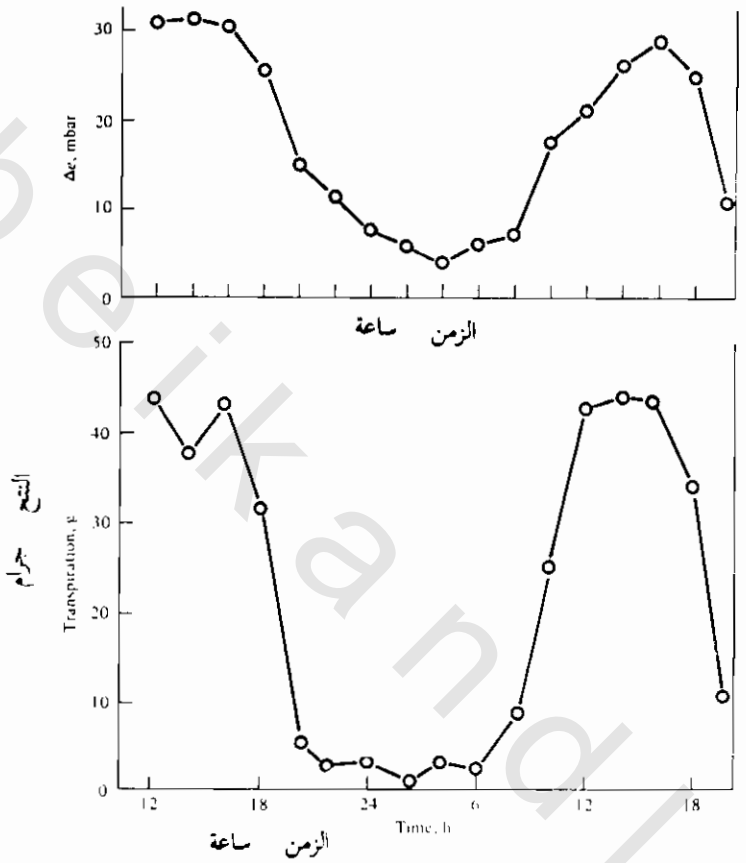
عند تقدير سرعة النتح على مدار اليوم أثناء ساعات النهار وأثناء ساعات الليل فأنها تتبع وتماثل إلى حد كبير عجز الضغط البخارى (e_a) للهواء الجوى ويكون ذلك على الأقل أثناء فتح الثغور. يقل فقد الماء من النبات أثناء الليل نتيجة لقفل الثغور. يمكن إثبات ذلك على نباتات كثيرة منها نبات عباد الشمس (شكل ٦٠) . كثيرا ما نجد أثناء منتصف النهار خفض فى سرعة النتح لأن سرعة فقد الماء أكبر من سرعة أمتصاص الماء. نتيجة لذلك تقفل الثغور لفترة وجيزة ثم تفتح مرة أخرى بعد أن تصبح الورقة منتفخة مرة أخرى.

يمكن ملاحظة التغير فى فقد الماء على مدار اليوم فى كثير من النباتات (شكل ٦١) هذا التغير فى فقد الماء مصحوب بتغير فى فتحات الثغور. ويكون ذلك راجع إلى عجز فى الماء water deficits بسيط جدا نتيجة لأن فقد الماء يكون أسرع من أمتصاص الماء (شكل ٦٢). تعتبر الجذور مقاومة نسبيا لأمتصاص الماء. وفى حالة النباتات النشيطة النتح، عادة يفوق فقد الماء أمتصاص الماء أثناء النهار وخاصة وقت الظهيرة ويكون نتيجة لذلك ذبول مبتدئ incipient wilting أثناء الظهيرة أو أثناء النهار. يحدث الذبول المستديم permanent wilting عندما يقل الماء الميسور فى التربة.

تأثير التركيب التشريحى للورقة على الأمتصاص :

يغطى سطح النبات بنسيج البشرة وتغطى البشرة بطبقة من الكيوتين يختلط معها الشمع لتكون طبقة الكيوتيكل، تعتبر طبقة الكيوتيكل حائل يمنع نفاذية الماء من داخل النبات إلى خارجه. تمتد طبقة الكيوتيكل لتغلف سطح الخلايا المحيطة بغرفة تحت الثغر ولكن تكون نسبة الشمع فى طبقة الكيوتيكل على سطح الخلايا المحيطة بالغرفة تحت الثغرية أقل بكثير من نسبة الشمع على سطح خلايا البشرة حيث أن كثير من بخر الماء يحدث عن طريق سطح هذه الخلايا.

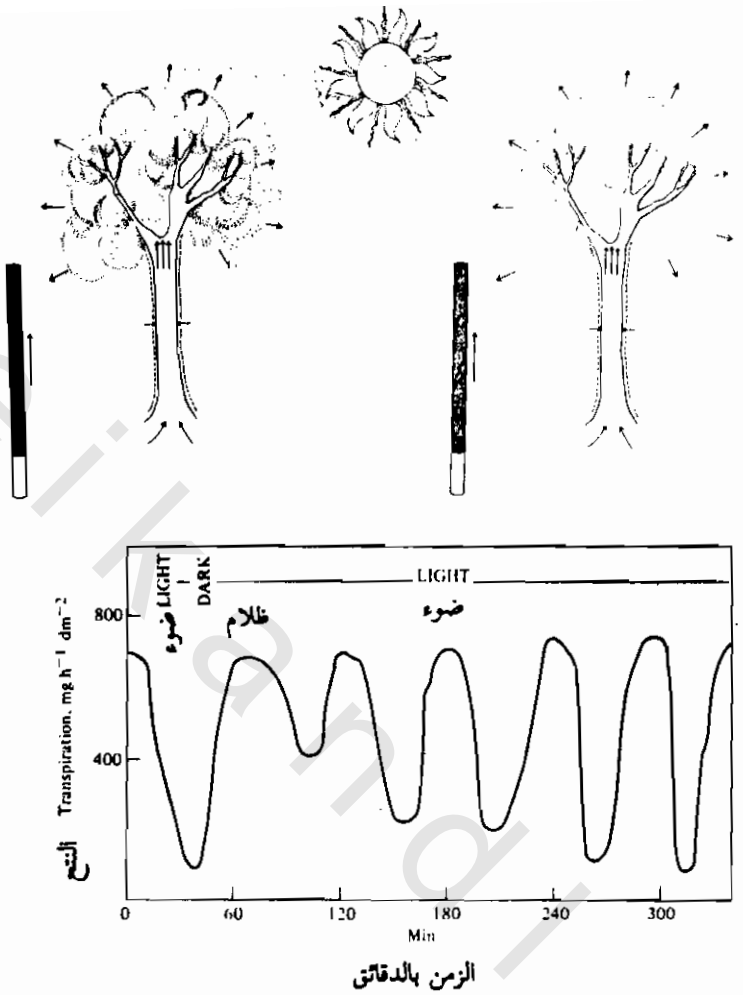
مساحة السطح للخلايا داخل الورقة وتأثيرها على النتح غير فعالة حيث أن الرطوبة النسبية حول خلايا الميزوفيل فى داخل الورقة وفى الغرفة تحت الثغرية هى ١٠٠ ٪ ولذلك فأن مساحة السطح الخارجى للأوراق هى الفعالة فى عملية النتح حيث أنه كلما زادت مساحة السطح كلما زادت كمية النتح والعكس صحيح. مما سبق يتضح أن مساحة السطح الخارجى للأوراق هى المؤثرة على النتح أما مساحة السطح الداخلى لخلايا الورقة فليس لها تأثير على عملية النتح. ولكن فى



(شكل ٦٠) :حدوث النتح بعد vapor pressure deficit Δe الجوى

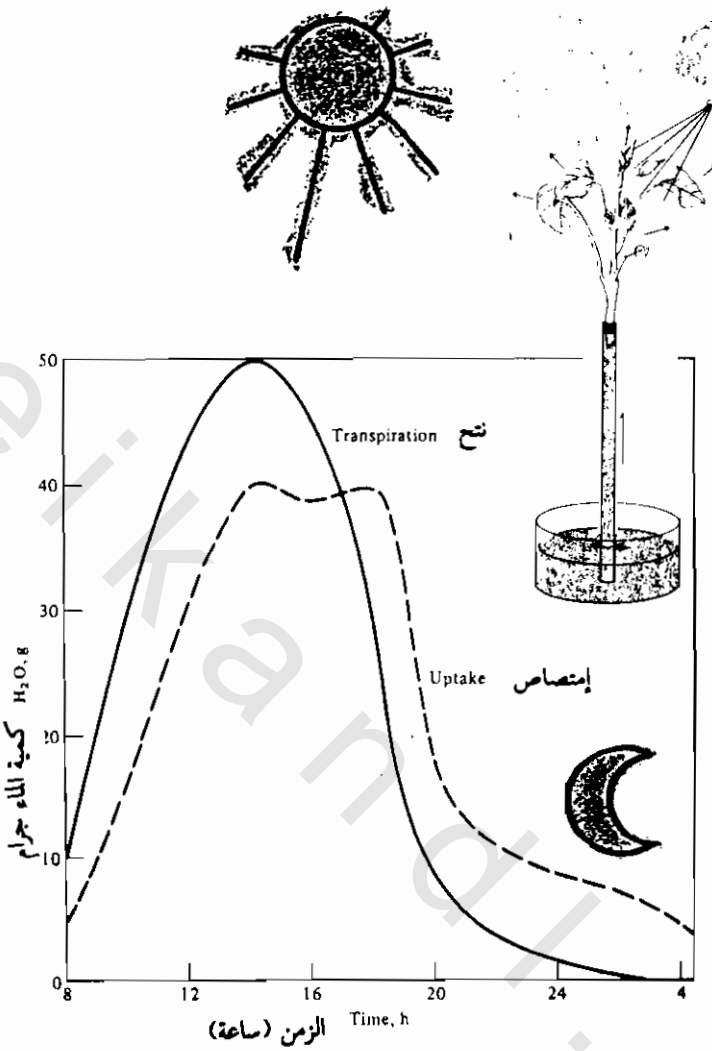
المنحنى العلوى : عجز الضغط البخارى vapor pressure deficit مرتفع أثناء النهار حيث الدفء ومنخفض أثناء الليل حيث البرودة.

المنحنى السفلى : النتح بواسطة نبات عباد الشمس معبرا عنه بواسطة كمية فقد الماء بالجرام. أثناء دوره اليوم الأول يوجد إنخفـــاض فى النتح أثناء منتصف النهار وهى ليست لها علاقــة بـ e Δ . ذلك نتيجة لغلق الثغور نتيجـة للذبول الإضطـــرارى. أخذ الماء بالجذور لا يتماشى مع فقد الماء بالأوراق. النتح المنخفض جدا أثناء الليل أساسا لأن الثغور مغلقة.



(شكل ٦١) :دورة النتح فى نباتات القطن

حدوث دورة النتح فى نباتات القطن بعد فترة ظلام ٢٠ دقيقة. الجزء السفلى من الشكل راجع إلى غلق الثغور. يحدث غلق الثغور لوجود ذبول خفيف للأوراق عندما يزيد فقد الماء عن إمتصاص الماء. بعد غلق الثغور تكتسب الأوراق إنتفاخ خلاياها ونضارتها مرة أخرى وتفتح الثغور مرة أخرى. بالإضافة، عندما تغلق الثغور فى الضوء، قلة تركيز ثانى أكسيد الكربون أثناء عملية البناء الضوئى ستسبب فتح الثغور.



(شكل٦٢) : العلاقة بين النتح وإمتصاص الماء فى نبات عباد الشمس

أثناء الصباح ومنتصف النهار، يزيد النتح عن إمتصاص الماء بواسطة الجذور. فى المساء وفى الليل يكون إمتصاص الماء أسرع من النتح ويحدث إمتلاء وإنتفاخ لخلايا النبات.

بعض أنواع النباتات يوجد جفاف مبتدئ فى خلايا الميزوفيل للورقة وينتج عن ذلك أنخفاض فى الضغط البخارى داخل الورقة. ونتيجة لهذه الظروف لعدم التشبع الكامل. تعتبر مساحة السطح الداخلى عامل هام فى النتح.

أما عن مسار الماء فى داخل الورقة فيكون عن طريق الخشب. ينتقل الماء من قمة الأوعية الخشبية المفتوحة إلى جدران خلايا ميزوفيل الورقة. يتبخر الماء من جدران الخلايا إلى المسافات البينية وهذا البخر هو المسئول عن وجود قوى لشد الماء لأعلىforces for upward water pull.

يؤثر الشكل الظاهرى للورقة على النتح. يسبب الكيوتيكل الرفيع نتح أدمى بدرجة أكبر منه فى حالة الكيوتيكل السميك. يتناسب النتح الأدمى عكسيا مع تركيز الشمع فى طبقة الكيوتيكل. وجود الثغور الغائرة يحد من النتح وأيضا وجود زوائد البشرة أو غيرها من الزوائد يحد من النتح ولذلك فأن مقاومة الثغور (R_s) للنتح تكون كبيرة. وجود الشعيرات والمثانات والغدد تزيد من مقاومة سطح النبات للنتح (R_a) . وكذلك الأوراق المغطاة بحراشيف أو أفرازات على هيئة حراشيفloose scales لونها أبيض مثل كثير من النباتات الصحراوية تصبح أكثر برودة وبالتالى يقل النتح.

العوامل المؤثرة على النتح :

توجد عوامل كثيرة تؤثر على فقد الماء من النبات ومن أهمها العوامل البيئية حيث أنها تؤثر مباشرة على الضغط البخارى للماء فى الورقة كما أنها توثر على الضغط البخارى للماء فى الجو. وهذه العوامل البيئية هى الضوء ودرجة الحرارة والرطوبة والرياح. وبالإضافة إلى العوامل البيئية تعتبر العوامل الفسيولوجية من الأهمية بمكان ومن هذه العوامل ميكانيكية فتح الثغور والمحاليل والهرمونات وترسيبات الشمع على الأوراق وأيضا صفات الشكل التشريحى والظاهرى لسطح النبات.

١ – رطـــوبة التربـــة :

حيث أن قوة الأمتصاص أى القوة الدافعة driving force لأخذ الماء water uptake من التربة بواسطة الجذور هى $\Delta\psi$ فأن الماء لن يكون ميسور للنبات بنفس الدرجة فى درجات الرطوبة المختلفة فى التربة أى من السعة الحقلية –٣, بار إلى النسبة المئوية للذبول الدائم – ١٥ بار . حيث أنه عند جفاف التربة فأن الجهد المائى للجذر يميل للأنخفاض وبذلك يعوض جزئيا الأنخفاض فى الجهد المائى للتربة. وعامة فأن رطوبة التربة ليس لها تأثير مباشر على النتح.

٢ – **العوامل الجوية** Atmospheric factors :

سبق دراسة تأثير الضوء ودرجة الحرارة والرطوبة والرياح على فتح الثغور وبالتالى على النتح. يعتبر للضوء تأثير مباشر على النتح لأنه يسبب فتح الثغور. تفتح معظم الثغور فى الضوء ويحدث النتح. وفى هذه الحالة تتوقف سرعة النتح على الظروف البيئية الخارجية مثل درجة الحرارة والرطوبة والرياح.

تعتبر درجة الحرارة عامل هام فى سرعة النتح حيث أن العامل الهام الوحيد تقريبا الذى يتحكم فى الضغط البخارى للماء هو درجة حرارة الماء. عندما ترتفع درجة الحرارة يرتفع الضغط البخارى أى كثافة البخار vapor density كما فى المنحنى (شكل ٢٥) .

تعتبر الرطوبة النسبية للهواء عامل هام فى النتح. فى درجة الحرارة الواحدة يزداد النتح مع أنخفاض الرطوبة النسبية حيث أن الفرق بين الضغط البخارى فى الورقة وفى الجو يزداد ويزداد تبعا لذلك النتح. وقد سبق شرح ذلك بالتفصيل فى الجزء الخاص بالثغور. عندما تزداد درجة حرارة الورقة أو تنخفض درجة الرطوبة فى الجو فأن القوة المحركة ويرمز لها Δ e ترتفع ويزداد تبعا لذلك النتح.

تعتبر درجة حرارة الورقة أكثر أهمية من درجة حرارة الهواء فى تأثيرها على الضغط البخارى. يزداد الضغط البخارى exponentially بأرتفاع درجة الحرارة فى حالة الورقة. وفى حالة الجو يحدث نفس الشئ ولكن يتمدد الهواء expands تبعا لذلك أيضا وبذلك يعوض الزيادة فى الضغط البخارى ولذلك فإن صافى الفرق فى الضغط البخارى يكون منخفض little net change.

تلعب الرياح دور مزدوج فى عملية النتح ويكون التأثير عكسى لكل منهما بمعنى أن الرياح تزيد النتح لأنها تقلل من الطبقة المحيطة بالثغور boundary layer (R_a) من الهواء. ولكن التأثير العكسى أن الرياح تغير من درجة حرارة الورقة وبذلك تصبح درجة حرارة الورقة مقاربة لدرجة حرارة الرياح. وفى حالة زيادة درجة حرارة الورقة عن درجة حرارة الرياح المحيطة بها فأن الورقة تنخفض درجة حرارتها ونتيجة لذلك يحدث خفض طفيف فى سرعة النتح. وفى هذه الحالة يكون الأنخفاض فى سرعة النتح أقل من الزيادة فى سرعة النتح لوجود الرياح وذلك نتيجة للأنخفاض فى درجة مقاومة الطبقة المحيطة بالثغور والورقة- because of the reduction in the boundary layer resistance ولذلك فعادة تكون الرياح مصحوبة بزيادة فى سرعة النتح. والعكس صحيح فى حالة أرتفاع درجة حرارة الرياح عن الورقة فأن ذلك يسبب أرتفاع درجة حرارة الورقة وبالتالى

يزداد الضغط البخارى للماء فى الورقة وتبعا لذلك يزداد النتح.

يتأثر النتح بدرجة رطوبة الرياح فإذا كانت الرياح أكثر رطوبة فأن النتح يقل والعكس صحيح فى حالة الرياح الجافة.

أنواع فقد الماء غير الثغرى Nonstomatal water loss :

يعتبر النتح الثغرى هو الأساس فى النتح حيث لا تتعدى جميع أنواع النتح الأخرى ١٠٪ من مجموع النتح. وتوجد أنواع عديدة من النتح وهى كما يلى : (لا يعتبر الإدماع نتح).

١ - النتح الأدمى Cuticular transpiration :

يمكن أن يسبب النتح الآدمى فقد فى الماء يصل ١٠٪ أو يزيد وذلك يتوقف على خواص الكيوتيكل الكيماوية والطبيعية. وتختلف كمية النتح الأدمى بأختلاف النبات (جدول ١٠).

(جدول ١٠) : سرعة النتح الأدمى فى بعض النباتات

نـــــوع النبـــــات	سرعة النتح (ملجرام ماء لكل ساعة لكل جرام وزن جاف)
Impatiens	١٣٠
Caltha	٤٧
البلوط	٢٤
الصنوبر	١,٥
Opuntia	٠,١

ومن الجدول يتضح أن سرعة فقد الماء من الأدمة مرتبط بالبيئة. حيث أن نبات *Impatiens* يعتبر نبات عادى ينمو فى البيئات العادية يكون النتح فيه أكبر من النتح فى الصنوبر أو البلوط. وفى حالة النباتات الصحراوية مثل *Opuntia* تكون كمية النتح الأدمى ضئيلة جدا . حيث أن الكيوتيكل أى الأدمة سميكة. وجد فى حالة نبات الكاكتس *Cactus* أن مقاومة الكيوتيكل أى الأدمة لفقد الماء مرتفعة جدا وهى ألف ثانية لكل سم . حيث يتميز الكاكتس بأن الكيوتيكل يحتوى على طبقة سميكة من الشمع. ويعتبر الشمع عائق كبير لنفاذية وفقد الماء.

٢ – النتح العديسى Lenticular transpiration :

يمكن حدوث نفاذية للماء خلال العديسات فى بعض النباتات وخاصة الخشبية. وغير معروف بالضبط كمية هذا النتح فى النباتات المختلفة.

٣- الإدمـــاع Guttation :

يحدث الإدماع عندما يكون أمتصاص الماءكبير وسرعة فقد الماء ضئيلة وعادة يحدث الأدماع عند الفجر. وعادة يحدث عند وجود رطوبة نسبية عالية فى الجو. يحدث نتيجة لأن سرعة أمتصاص الماء فى التربة أكبر من سرعة فقد الماء عن طريق النتح فينفذ الماء خلال الثغور المائية إلى خارج الورقة على حوافها عادة ويكون فى صورة قطرات مائية ولذلك يسمى بالإدماع. يحدث الأدماع فى نباتات كثيرة مثل الطماطم والقمح والشليك وأبو خنجر وذلك على سبيل المثال وليس الحصر. يحدث ذلك الأمتصاص للماء نتيجة لوجود ضغط جذرى عال يدفع الماء إلى أعلى فى الأوعية الخشبية وقد تنتهى هذه الأوعية فى فتحات على حواف الورقة تسمى بالثغور المائية hydathodes (شكل ٦٤).

٤- النتح عن طريق الغدد والشعيرات والزوائد

Water loss from glands, hairs and appendages

يمكن أن تكون زوائد البشرة مصدر لفقد الماء من النبات بالرغم من أنها مغطاة بالكيوتين. تفرز الغدد تبعا لنوعها محاليل أو أملاح أو راتنجات أو تربينات أو غيرها من المركبات العضوية ويخرج مع هذه المركبات الماء أيضا. ولكن عادة لا يكون الفقد فى الماء فى هذه الحالات كبير.

تأثير الهورمونات النباتية على النتح :

من المعروف أن الأوكسينات والجبريللينات لها تأثير على التوازن المائى فى داخل النبات وعلى النتح أيضا. كما وجد أن معاملة الأوراق بحامض الأبسيسك تسبب غلق الثغور وبذلك يقل النبات ويتحمل النبات ظروف الجفاف .

أهمية النتح فى النبات :

يعتقد البعض أن النتح شر لابد منه للنبات necessary evil حيث أن الثغور تفتح فى وجود الضوء ويدخل ثانى أوكسيد الكربون خلال الثغور ويفقد الماء عن طريق الثغور المفتوحة.

يوجد للنتح تأثيرين واضحين على النبات وهما أن النتح يسبب تبريد النبات كما يسبب أنتقال الماء والعناصر الذائبة فى النبات. وجد أن كل واحد جرام ماء متبخر من النبات فى عملية النتح يسبب فقد حوالى ٢,٣ كيلو جول . ولذلك فأن النتح يسبب تبريد للأوراق حيث أن تبخر الماء يحتاج إلى حرارة يستمدها من حرارة الورقة فتسبب لها برودة. يشابه ذلك حدوث تبريد للماء فى القلة أو الزير نتيجة لبخر الماء من مسام القلة أو الزير.

يسبب النتح أيضا أنتقال كميات كبيرة من الماء والذائبات من الجذور إلى الأوراق وبذلك يساعد على أنتقال الماء والعناصر الذائبة إلى الأوراق وحيث تحدث عملية البناء الضوئى بسرعة كبيرة.

يمكن تقدير تبريد النبات كميا وذلك بحساب سرعة النتح فى صورة وحدات جم ماء لكل سنتيمتر مربع لكل ثانية وتقدير كمية الطاقة المستخدمة فى بخر جرام من الماء وهى حوالى ٢,٤ كيلو جول. يمكن تقدير سرعة النتح من المعادلة.

$$T = \frac{\Delta e}{R}$$

حيث أن

T = هى سرعة النتح جم ماء لكل متر مربع لكل ثانية.

Δe = الفرق فى الضغط البخارى بين الورقة والهواء جرام / متر مكعب.

R = المقاومة للنتح ثانية لكل متر.

ولذلك فأن الطاقة المفقودة بالنتح ويرمز لها LE . يتم حساب هذه الطاقة وذلك بضرب سرعة النتح ويرمز لها T فى الفقد فى الطاقة the latent heat of evaporation ممثلة فى الحرارة المستهلكة لحدوث عملية بخر جرام من الماء وخروجه على هيئة نتح ويرمز لها L وهى عبارة عن ٢,٤ كيلو جول لكل جرام ماء.

أى أن حساب $LE = L \times T$

ووحداتها كيلو جول لكل متر مربع لكل ثانية.

وبالطبع تختلف قيمة LE فى النباتات المختلفة وفى النبات الواحد فى فصول السنة المختلفة بل قد تختلف من يوم إلى يوم أو من ساعة إلى أخرى. ولذلك عند قياس درجة حرارة الأوراق فى الأيام الصحوة الشمسية تكون درجة حرارتها أقل من درجة حرارة الجو.

مضادات النتح Antitranspirants :

نتيجة لندرة الماء فى كثير من المناطق وأحتياجها فى الزراعة لدى النباتات فأنه تجرى الآن تجارب لأستنباط سلالات من النباتات الأقتصادية ذات أحتياج أقتصادى للماء. يمكن تقليل أحتياج النبات للماء بطريقة أخرى وهى تقليل النتح وذلك بأستعمال مركبات تسبب غلق الثغور وبذلك يقل النتح وتسمى هذه المركبات بمضادات النتح.

ومن مميزات هذه المركبات أنها تؤثر على النتح بدرجة كبيرة ولها تأثير ضعيف على البناء الضوئى أى على سرعة دخول ثانى أوكسيد الكربون إلى النبات عبر الثغور وبذلك تؤثر على النتح وتكون ذات تأثير طفيف على سرعة نفاذية ثانى أكسيد الكربون إلى داخل النبات وبذلك لا تعوق عملية البناء الضوئى. ومن أمثلة هذه المركبات خلات فينيل الزئبق phenylmercuric acetate ولكن وجد أنه يؤثر على عملية البناء الضوئى وبذلك يقلل من المحصول. ولكن يمكن أستعماله فى النباتات التى لا يحتاج منها محصول مثل نباتات الزينة والمسطحات الخضراء وغيرها. توجد أيضا بعض المركبات sealants وهى مركبات تمنع فقد الماء ولا تؤثر على نفاذية ثانى أوكسيد الكربون إلى داخل النبات ولكن جميع هذه المركبات عليها مآخذ ونتائجها غير مرضية. ومن الأمثلة الأخرى فى ذلك الصدد هو تغليف الثمار وبعض الأصول root stocks بالشمع لمنع بخر الماء أثناء التخزين والشحن أو النقل وفى هذه الحالة لا يعتبر أخذ ثانى أوكسيد الكربون من الجو ذو أهمية حيث أن هذه الأجزاء تكون غير محتاجة لهذا الغاز وذلك على عكس تماماً فى حالة النباتات فى الحقول والزراعة المحمية.

صعود الماء فى النبات :

صعود الماء فى النبات يكون نتيجة لشد الماء من أعلى water is pulled under tension وليس نتيجة لدفعه من أسفل pushed under pressure. وحيث أن بعض الأشجار يزيد فى طوله عن مائه متر. وحيث أن واحد بار كاف لرفع الماء ١٠ متر ولذلك تحتاج الشجرة العالية إلى عشرة بار.

يمكن حساب الضغط بالبار المذكور فى المثال السابق تبعا لقانون Poiseuille والذى يشرح أنسياب الماء فى الأنابيب الشعرية إلى أعلى.

وهذا القانون هو ما يأتى :

$$h = \frac{2\ \gamma\ \text{Cos}\ \theta}{p \cdot g \cdot r}$$

حيث أن :

h = أرتفاع السائل فى الأنبوبة الشعرية.

γ = طاقة التوتر السطحى (هى ٧٢ داين سم للماء فى درجة حرارة ٢٠ مئوية).

$\cos\theta$ = cosine جتا الزواية بين الماء والأنبوبة الشعرية.

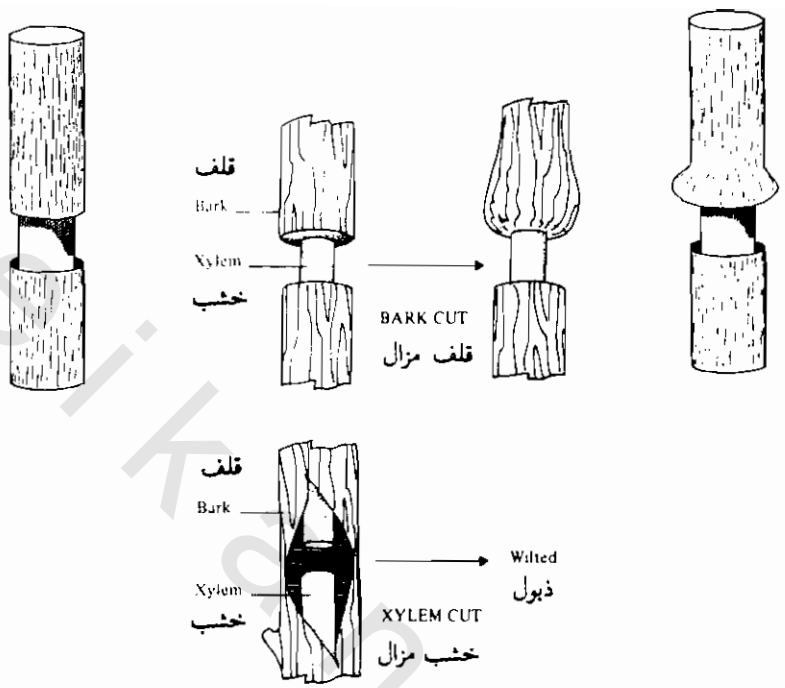
p = كثافة السائل (الماء ١ جرام لكل سم٣).

g = الزيادة فى السرعة نتيجة الجاذبية الأرضية (٩٨١ داين جم).

r = نصف قطر الأنبوبة الشعرية.

وعند حساب السرعة ٤,٥ متر لكل ساعة وحتى ثلاثون متر وقطر الأوعية الخشبية ١ مم فأنها تحتاج ضغط قدره ٠,١ بار لكل متر. وفى حالة عندما يكون قطر الأوعية الخشبية ٠,٥ مم فأنها تحتاج ٠,٥ بار لكل متر وفى حالة ١ , مم وهو القطر المناسب لغالبية الأوعية الخشبية فأنها تحتاج ١ بار لكل متر. عند حساب السرعة لا يزيد قطر الأنبوبة عن ٠,٥ مم حيث أنه أحيانا توجد فقاعات هوائية تتخلل الوعاء ولذلك يعتبر قطر أوسع أنبوبة هو ٠,٥ مم.

أما عن مكان أنتقال الغذاء المجهز وأيضا مكان أنتقال الماء والعناصر الذائبة فأنه أمكن بتجربة بسيطة أثبات ذلك وهى على مجموعتين من النبات مجموعة تم فيها قطع الخشب وفصله مع ترك اللحاء والقشرة والبيريدرم (القلف) وذلك فى ساق النبات والمجموعة الثانية يتم فيها قطع اللحاء والقشرة والبيريدرم (القلف) فى الساق وترك الخشب. بعد مدة يلاحظ ذبول نباتات المجموعة الأولى لعدم وصول الماء إليها وفى المجموعة الثانية يظل النبات عادى ثم ينتفخ الجزء السفلى أعلى القطع مباشرة وذلك لأختزانه الغذاء المجهز به لأنه ينتقل فى اللحاء وحيث أن اللحاء مقطوع فيتم أختزان الغذاء فى هذه المنطقة . مما سبق يتضح أن الماء والعناصر الذائبة تنقل فى الخشب والغذاء المجهز ينتقل فى اللحاء (شكل ٦٣) . وفى حالة تجربة قطع الخشب لابد من فصل القلف عن الخشب عن بعضهما بواسطة غشاء عازل للماء لمنع الأنتقال الجانبى للماء.



(شكل ٦٣): التحليق وقطع الخشب وعلاقتها بإنتقال الماء والعصارة الناضجة

تجربة تم فيها إزالة القلف (مع اللحاء) وترك الخشب سليم. تجربة أخرى فيها تم قطع الخشب مع ترك القلف مع اللحاء السليم. فى حالة النبات ذو الخشب المقطوع واللحاء السليم سيحدث ذبول، موضحا أن صعود الماء فى النبات يكون عن طريق الخشب. عند قطع القلف والخشب سليم فإن إنتقال العصارة الناضجة إلى أسفل يتوقف عند موقع القطع. تراكم السكريات ينتج عنه نمو زائد أعلى منطقة القطع مباشرة.

مسار إنتقال الماء The path of water transport :

ينتشر الماء فى مسار أعوج فى النباتات فى خشب الحزم الوعائية. وفى حالة الخشب نوع مسامى حلقى ring - porous ينتقل الماء فى الحلقة الخارجية فى أوعية الخشب الكبيرة ومثال ذلك نباتات البلوط وأبو فروة و ash و *Artemisia filifolia* . وفى حالة الخشب نوع مسامى منتشر diffuse - porous فأن الماء ينتشر فى الأوعية الخشبية الكبيرة المنتشرة فى بعض الحلقات الخارجية، ومثال ذلك ذلك نبات *Artemisia kauaiensis* ولذلك فأن أنتقال الماء فى الأوعية الخشبية يكون حلزونى بدرجة شديدة.

تعتبر القصيبات والأوعية الخشبية هى الأساس فى أنتقال الماء والأملاح الذائبة. تعتبر القصيبات متطاولة ولها جدار سميك به نقر تفتح فى الجدر القطرية radial walls . يتحرك الماء إلى أعلى خلال القصيبات وينتقل جانبيا من قصيبة إلى أخرى عبر النقر. أما فى حالة الأوعية الخشبية فأنها وحدات متطاولة ولها جدر ثانوية سميكة وبها نقر ولها نهايتين مثقوبتين أو مفتوحتين ولذلك تتراص هذه الأوعية طوليا فوق بعضها البعض وقد يصل طول هذه الوحدات من الأوعية المتراصة فوق بعضها البعض عدة أمتار. ولذلك يصعد الماء بسرعة خلال الأوعية إلى أعلى وأيضا خلال القصيبات. ولكن لا يستمر طول هذه الأنابيب من الأوعية بطول الشجرة الطويلة ولذلك توجد وصلات جانبية lateral connections بين الأوعية الخشبية ليستمر أنسياب الماء إلى أعلى فى الأشجار الطويلة. يمكن أن يكون أنتقال الماء جانبى فى الأوعية والقصيبات عبر النقر.

سرعة إنتقال الماء فى الخشب Transport velocity in xylem :

يمكن تقدير سرعة أنتقال الماء فى النبات بطرق عديدة. يمكن تقدير سرعة أنتقال الماء بأستخدام نظائر مشعة أو بأستخدام صبغات أو بأستخدام طريقة النقل بواسطة النبض الحرارى heat pulse transport. وفى الطريقة الأخيرة يتم تدفئة جزء معين من الساق ثم يتم حساب الزمن اللازم لأنتقال الحرارة إلى أعلى لمسافة معينة فى النبات ويكون ذلك دليل على سرعة النتح. تكون السرعة كبيرة ٤٥ متر لكل ساعة فى بعض الأشجار ولكن عادة تكون السرعة ١ – ٥ متر لكل ساعة.

سرعة إنتقال الماء فى الخشب المسامى الحلقى فى الأوعية الكبيرة ذات قطر يصل ٠,٣ م أكبر من سرعة أنتقال الماء فى الخشب حلقى منتشر ring - diffuse ذو أوعية لها قطر صغير ٠,١

م ويمكن مقارنة ذلك فى نباتين خشبيين من نفس النوع . الأنتقال فى المخروطيات ذات القصيبات الصغيرة يكون بطئ جداً وحيث يكون قطر القصيبة ٠,٠٥ م.

أما عن سرعة صعود الماء فيتحكم فيها سرعة النتح وأيضا مقدار مقاومة الأوعية الخشبية لأنسياب الماء وكما سبق القول فأن سرعة النتح عادة تفوق سرعة أمتصاص الماء أثناء النهار.

النظريات المختلفة لشرح ميكانيكية صعود الماء فى النبات :

Hypotheses for water transport

توجد نظريات عديدة لشرح آلية صعود الماء فى النبات وهى ما يأتى بـ

النظرية الحيوية Vital theory :

بالرغم من أن الأوعية والقصيبات التى يتم انتقال الماء خلالها غير حية، فهى دائماً على اتصال وثيق بخلايا حية مثل خلايا برنشيمية الخشب وخلايا أشعة الخشب لذلك وضعت من وقت لآخر مقترحات تقول بأن الانتقال العلوى للماء إنما يتم بطريقة بوساطة خلايا الساق الحية، مع أنه لايكاد يوجد أى دليل مباشر يعزز من هذا الرأى. ولقد كان بوز Bose عام ١٩٢٣ واحداً من أعظم الأنصار تحمساً للنظرية «الحيوية» الخاصة بحركة الماء العلوية فى النباتات.

وقد اتضح من تجارب ستراسبيرجر Strasburger (١٨٩٣) بجلاء تام أن الوسيلة الابتدائية لصعود العصارة فى الأشجار إنما تعمل مستقلة عن الخلايا الحية بالساق. فقد أجرى تجارب كثيرة على حركة الماء خلال سوق خشبية قتلت فيها الخلايا الحية بطريقة أو بأخرى. فاستعمل فى إحدى التجارب، مثلا، شجرة بلوط عمرها ٧٥ عاماً وارتفاعها نحو ٢٢ متراً. وقطع هذه بالقرب من الأرض وغمس الطرف المقطوع من الجذع فى محلول حامض البكريك السام للخلايا الحية وحيث يقوم بقتل جميع الخلايا الحية فبالرغم من ذلك صعد محلول حامض البكريك فى الساق ببطء. كذلك صعد الفوكسين، عند إضافته للسائل الذى غمر فيه الطرف القاعدى للشجرة لمدة ثلاثة أيام بعد حامض البكريك، إلى قمة الشجرة عبر أنسجة قتل حامض البكريك خلاياها الحية. وواصل الماء صعوده أيضاً خلال سيقان مماثلة بعد أن قتلت تماماً بتعريضها لدرجة حرارة ٩٠°م.

وقد أجرى الباحثون فيما بعد تجارب مماثلة، لا سيما روشاردت Roshardt عام ١٩١٠ واوفرتن Overton عام ١٩١١ ، وماكدوجال Mac Dougal وآخرون عام ١٩٢٩ ، وأيد هؤلاء الباحثون جميعاً نتائج ستراسبيرجر وهى أن الماء يواصل صعوده بعض الوقت خلال سيقان عرضت قطع منها لمعاملة أو أخرى من شأنها أن تقتل جميع ما يوجد من الخلايا الحية. ولذلك فأن صعود الماء فى النبات لا يرتبط بالخلايا والأنسجة الحية ويمكن أن يحدث فى خلايا وأنسجة ميتة تماما.

ومن ذلك يتضح أن النظرية الحيوية تعتبر غير مقبولة لثبوت خطئها. وأن أهم العوامل فى صعود الماء هى الخاصية الشعرية والضغط الجذرى وشد النتح.

ولذلك توجد نظريات عديدة لشرح ميكانيكية صعود الماء فى النبات وهى ما يأتي : -

١- الخاصية الشعرية Capillarity :

يمكن أن يرتفع الماء أرتفاع محدود فى الأنابيب الشعرية نتيجة لوجود ظاهرة التوتر السطحى. وفى حالة الأنبوبة الزجاجية الشعرية وقطرها ٠,٠١ مم (قطر التجويف دون الجدار الزجاجى) فأن الماء يرتفع بالخاصة الشعرية إلى مسافة ٣ متر. وفى حالة النبات فأن قطر الوعاء الخشبى أو القصيبة فى النباتات عاريات البذور يتراوح بين أقل من ٠,٠١ مم إلى ٠,٣. يتضح من ذلك أن الخاصية الشعرية غير كافية لرفع الماء إلى الأرتفاع الكافى لهذه الأشجار والتى يزيد طولها عن عشرة أمتار والذى قد يزيد عن ذلك كثيرا فى كثير من الأشجار.

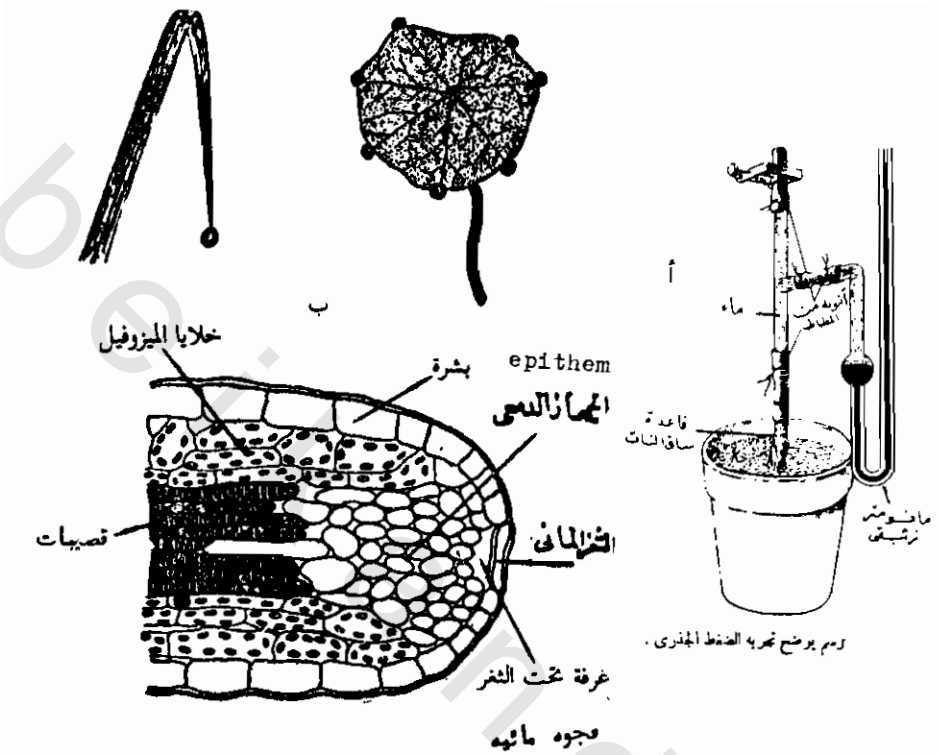
٢- الضغط الجذرى Root pressure :

كثيراً ما تنساب العصارة الخشبية من طرف ساق أو جذامة (ساق مقطوعة) شجرة قطعت حديثاً، أو من جروح أو ثقوب فى النبات. ومثل هذه الانسياب هو نتيجة لنشوء ضغط فى العصارة المخففة بالقنوات الخشبية بفعل آلية تعمل فى الجذور، ليست مفهومة حتى الآن فهماً تاماً - ومن هنا جاءت عبارة «الضغط الجذرى». والإدماع فى النباتات سببه أيضاً الضغط الجذرى.

ويقاس عادة مقدار الضغط الجذرى فى أى نبات بوساطة مانومتر (شكل ٦٤) ولا يزيد ما سجل للنباتات من ضغوط انسياب العصارة الخشبية، باستثناء القليل، على ٢ جو، وأكثر الضغوط تقل عن هذه القيمة. وعلى العموم فليس ثمة علاقة بين الضغط الذى تنساب به العصارة الخشبية من سوق مقطوعة وبين حجم ما ينساب منها. ففى بعض الأنواع تنساب أحجام كبيرة نسبيا تحت ضغط منخفض نسبياً، وقد نجد عكس هذه العلاقة تماماً فى أنواع أخرى.

ومن بين النباتات الخشبية التى يحدث فيها انسياب العصارة الخشبية maple الاسفندان والجوز والجميز والتامول birch والعنب، ولا تنساب عادة عصارة الخشب من الأشجار الخشبية، وهى تعانى ضغطاً، إلا أثناء فصول السنة حين تكون النباتات لا تحمل أوراقاً، وأكثر ما يحدث ذلك فى الشهور الأولى من الربيع فى ساعات الليل والنهار على السواء.

يحدث أيضاً انسياب عصارة الخشب فى أنواع كثيرة من النباتات العشبية عندما تكون التربة رطبة نسبياً.



(شكل ٦٤) : تجربة تثبت حدوث الضغط الجذرى وظاهرة الإدماع

أ – يتحرك الماء من الجذور إلى الساق مسببا ضغط الماء على الزئبق وإنفاعه فى المانومتر

ب – قطاع عرضى فى ورقة يبين الثغر المائى وإدماع فى أبو خنجر وقمح

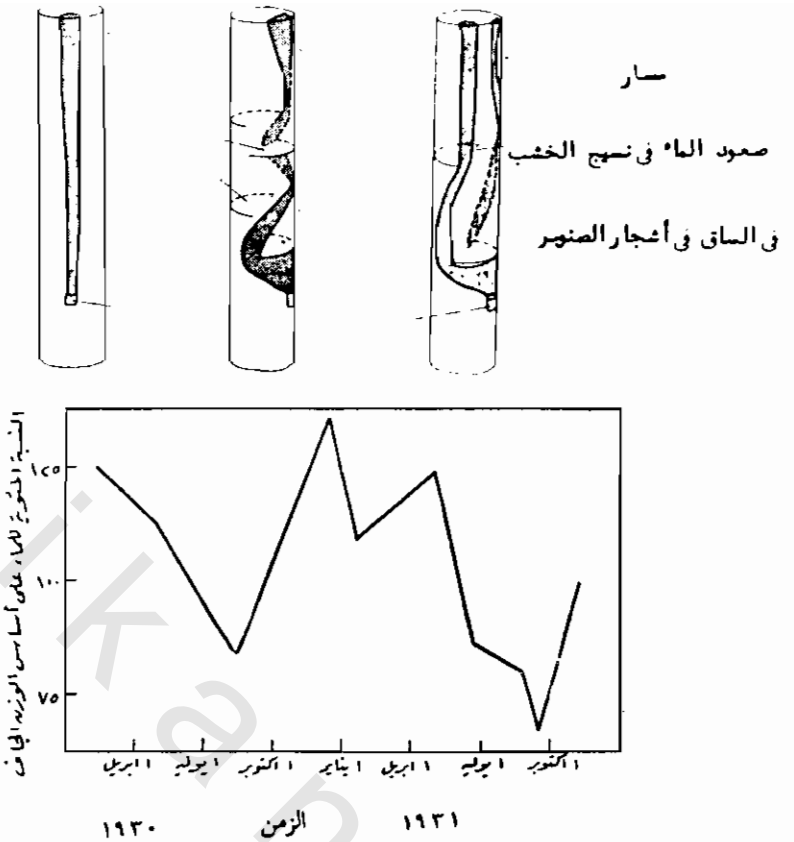
ومع أن حجم ما ينساب من العصارة الخشبية تحت تأثير الضغوط الجذرية صغير فى العادة، فهو كبير للغاية فى بعض الأحيان. فقد بلغ حجم ما انساب من العصارة الخشبية فى يوم واحد من شجرة تامول كبيرة ٢٨ لتراً. وانساب من الجذوع المقطوعة للنباتات العشبية كالذرة وقصب السكر والقرع أكثر من ١٠٠ مل من العصارة الخشبية فى اليوم الواحد تسمى هذه الحالة بالإدماء bleeding.

ومع أنه صحيح بلا ريب أن الضغط الجذرى يعلل بالفعل لتحرك جزء من الماء إلى أعلى فى بعض أنواع من النباتات، وفى ظروف معينة، إلا أن هناك عدة أسباب تحول دون اعتبار هذه العملية الآلية الأساسية لحركة الماء خلال النباتات: فأولا ، هناك أنوع كثيرة لم تشاهد فيها هذه الظاهرة على الإطلاق. وثانياً، قلما يكون مقدار الضغط الناشئ كافياً لدفع الماء إلى قمم النباتات إلا تلك الأنواع التى تنمو غير مرتفعة نسبياً. كذلك فإن معدل الانسياب، كما يحدث فى معظم الأنواع النباتية، غير كاف لتعويض المعدلات المعروفة للنتح. وثالثاً، فإن الضغوط الجذرية ضئيلة عادة، فى المناطق المعتدلة على الأقل، أثناء فترة الصيف حين يبلغ النتح أقصى سرعته. وخلال أوقات النتح السريع، لا تعجز السطوح المقطوعة لمعظم النباتات عن إفرازها للعصارة فحسب، بل كثيراً ما تمتص الماء عند وضعه فوق تلك السطوح.

ويتباين المحتوى المائى لجذوع أنواع كثيرة من الأشجار المتساقطة الأوراق تبايناً موسمياً واضحاً (شكل ٦٥). ويبلغ المحتوى المائى حده الأدنى أثناء منتصف الصيف أو أواخره، ثم تمتلئ الجذوع شيئاً فشيئاً أثناء الخريف والربيع. وكثيراً ما ينقص محتواها المائى بصفة مؤقتة أثناء شهور الشتاء، ولكن الفترة الأساسية لنقص المحتوى المائى للجذع إنما هى فى الربيع والصيف. ويرى بعض العلماء أن الخلايا، وكذلك المسافات التى بينها، تصبح ممتلئة بالماء أثناء هذه الزيادة فى المحتوى المائى للجذوع الشجرية. ولا شك أن الضغط الجذرى يعلل تعليلا جزئياً على الأقل لمثل تلك الامتلاءات الموسمية بما يختزن من الماء فى الجذوع الشجرية. ومن الجائز أن يكون للخلايا الخشبية الحية دور فعال فى هذه العملية. فقد توجد بالخلايا الحية فى الخشب تيارات بطيئة صاعدة من الماء تعمل مستقلة عن الأعمدة المائية فى الأوعية أو القصيبات. ولا تشاهد بجذوع الكثير من المخروطيات تغيرات موسمية واضحة فى المحتوى المائى، ومن الممكن أن نعزو هذا إلى عدم وجود ضغوط جذرية محسوسة فى مثل هذه الأنواع. الإدماع والإدماء دلائل على حدوث الضغط الجذرى.

٣- نظرية شد النتح The transpiration - pull hypothesis :

نظرية شد النتح يمكن أن تسمى نظرية ألتحام جزئيات الماءthe cohesion of water thoery وتفسير ذلك أن صعود الماء إلى أعلى فى النبات يكون نتيجة لشد الماء من الأجزاء العلوية من الساق وذلك نتيجة لتكوين قوى جذب للماء فى الأوراق تنتج من النتح. وتعتبر هذه النظرية هى الصحيحة ولا يوجد عليها مآخذ حتى الوقت الحاضر . يتضح من هذه النظرية أنه يمكن تخليق قوى كافية على سطح الميزوفيل وأن قوى الألتصاق بين جزئيات الماء من القوة بحيث أنها يكون عمود مستمر من الماء لا يتقطع أى لا يتجزأ حتى تحت قوى ضغط شديدة تصل



(شكل ٦٥) : تغير موسمى فى المحتوى المائى لسيقان الحور الرجراج (*Populus tremuloides*)

٢٠ بار وذلك لشد الماء إلى أعلى لمسافة ١٠٠ متر. والمأخذ الوحيد على هذه النظرية أنه يمكن أن تتكون فقاعات هوائية تكسر أى تفصل عمود الماء وبالتالى لا يمكن سحب عمود الماء إلى أعلى كوحدة واحدة. أما عن الأجابة عن هذا المأخذ فيتم توضيحها فى الجزء الخاص بتكوين التجاويف cavitation.

الشد داخل الخشب Tensions within the xylem :

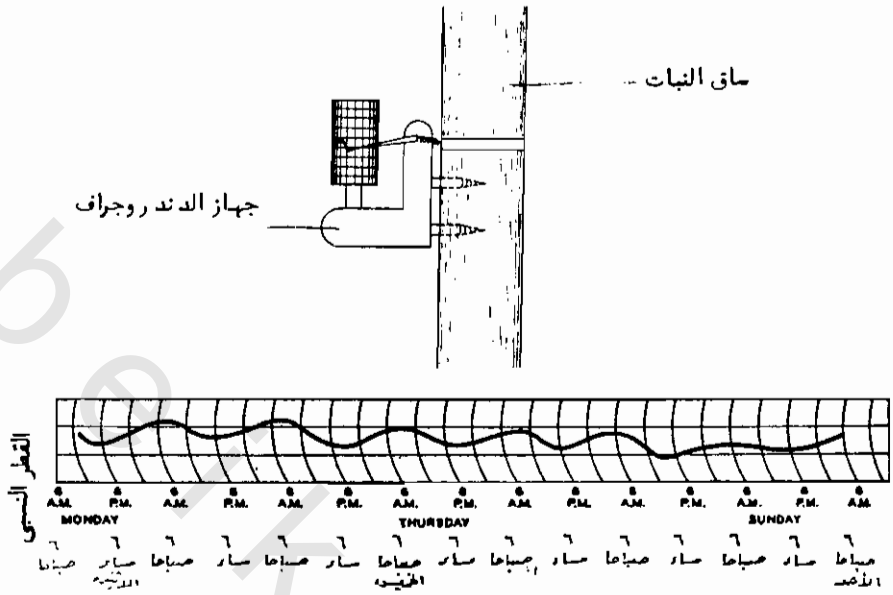
عندما يكون شد الماءمن أعلى نتيجة للنتح فأن محلول نسيج الخشب أى الماء الذائب فيه أملاح يكون تحت تأثير شد وليس ضغط under tension not pressure .

توجد ثلاثة دلائل توضح أن الماء فى الأوعية الخشبية والقصيبات تحت شد وليس تحت ضغط وهى : أولا تجربة العالم الألمانى Strasburger وقد سبق شرحها . ثانيا تجربة البوتومتر والتى يتم فيها قطع ساق أو فرع من نبات مناسب مثل الكافور وتركيبها وفى البوتومتر فأنه يتم سحب الماء من البوتومتر نتيجة لنتح النبات. ثالثا تجارب وقياسات جهاز الدندوجراف dendograph والتى تثبت أن سيقان النبات يقل قطرها عندما يكون النتح شديد. وفيما يلى شرح مفصل لذلك.

لقد حصلنا من مشاهدات مباشرة للأوعية تحت الميكروسكوب على دليل قاطع بأن الماء فى الأوعية الخشبية كثيراً ما يكون فى حالة توتر. فسوق بعض الأنواع من النباتات العشبية، وخصوصاً القرعيات، تناسب بصفة خاصة مثل هذه المشاهدات. فمن الممكن أن نحضر بإحكام فوق مسرح الميكروسكوب ساق نبات كامل سريع النتح من مثل هذه النباتات، ثم نفحص، بالتشريح الدقيق، الأوعية واحداً فواحداً. وإذا ما وخزنا إحدى الأوعية التى نشاهدها بسن إبرة دقيقة، فإننا نرى على الفور هزة انفصال عمود الماء فى نقطة الفتق، مما يدل على أن الماء فى الوعاء السليم كان فى حالة توتر.

وقد حصلنا عن طريق جهاز الدندروجراف على دليل هام بأن الماء فى قنوات الخشب بالسوق الخشبية إنما يكون مشدوداً، فى بعض الأحيان على الأقل. وهذه هى آلة تسجيل ذاتى تقيس التغيرات فى أقطار جذوع الأشجار. وهى مركبة بطريقة تجعل حساسيتها كبيرة للغاية وتسجيلاتها لا تتأثر بتأثيرات درجة الحرارة على الآلة. وتستخدم الدرندوجرافات بصفة أساسية لقياس التغيرات الدورية فى النمو القطرى للأشجار. ومع ذلك، وحتى فى الأشجار التى توقف فيها النمو القطرى، فإنه تحدث بانتظام تغيرات طفيفة يومية دورية فى قطر الأشجار.

ويصور (شكل ٦٦) تسجيلا لتغيرات دورية فى قطر شجرى لعدة أيام فى موسم كان حدوث النمو القطرى فيه قليلا. وقد بلغ قطر الجذع حده الأدنى خلال ساعات ما بعد الظهر، وهى الفترة التى كانت الأعمدة المائية متوترة فى أثنائها بلا ريب إلى الحد الأقصى. وفى أثناء التوتر تصبح الأعمدة المائية مشدودة وينقص قطرها. وبفضل التلاصق الهائل بين الماء وجدر القنوات، يحدث انقباض طفيف فى قطرها. وترجع مثل هذه التغيرات اليومية فى قطر الجذع الشجرى إلى تعاقب انقباض الأوعية أو القصيبات حين يكون الماء فيها مشدودا وما يلى ذلك من اتساعها عندما يتراخى الشد.



(شكل ٦٦) : كمية الماء وقطر الساق

تغيرات يومية فى قطر ساق الصنوبر مونتيرى (*Pinus radiata*) تم قياسها بجهاز الدندروجراف

ومع توافر الأدلة على وجود التوترات فى أعمدة ماء النباتات، فليس من السهل أن نحصل على تقديرات جيدة لمقاديرها المضبوطة. ومن الجائز أنها لا تزيد على بضعة أجواء فى الأعشاب وعلى بضع عشرات من الأجواء فى النباتات الخشبية. ومع ذلك، ففى ظروف النقص المائى الشديد بالداخل، وهو قد يحدث فى ظروف الجفاف، قد تنشأ، فيما يبدو، بالأعمدة المائية لبعض الأنواع على الأقل شدود متفاوتة تبلغ ١٠٠ جو على الأقل.

وكلما كان هناك ضغط جذرى كان الماء فى القنوات الخشبية وقعاً تحت ضغط موجب. أما فى معظم الأوقات الأخرى فيكون مشدوداً. وفى بعض النباتات، خصوصاً الأنواع العشبية، يكثر حدوث التعاقبات اليومية من ضغط موجب فى الأعمدة المائية ليلا إلى توتر نهاراً، مادام يتوافر إمداد التربة بالماء. ويؤخذ من حساب ستوكنج عام ١٩٤٥ أن وضع الماء من الوجهة الطبيعية فى خشب القرع يتفاوت من ضغط موجب قيمته نحو ١ جو أثناء الليل، إلى شدود تصل فى نهار

صيفى دافئ إلى نحو ٤ جو وإلى نحو ٩ جو أثناء الذبول.

وتحتوى الأوعية والقصيبات فى العادة على الماء فى الوقت الذى تتنوع فيه وتظل ممتلئة بالماء لفترات متفاوتة فيما بعد. وفى النهاية تتقطع معظم الأعمدة المائية فى النبات، ولكن ذلك لا يحدث لها جميعاً فى وقت واحد إلا تحت ظروف قصوى كالجفاف الذى يطول. وتنفصم أعمدة الماء بصفة أساسية فى أوقات تعرضها لشدود عالية.

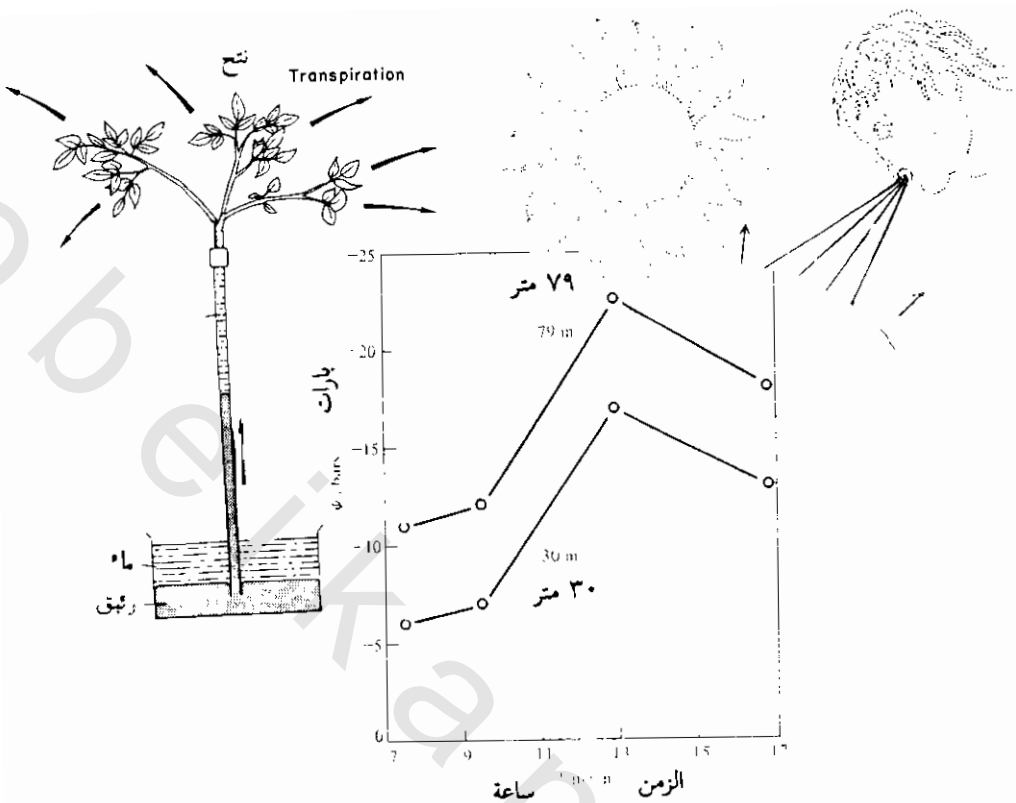
فى بعض النباتات المتساقطة الأوراق فى الربيع وقبل تكوين الأوراق فى الربيع فأنه يمكن قياس ضغط موجب فى نسيج الخشب أى ضغط وليست شدpositive pressure . فقد أمكن جمع عصير أى محلول من نسيج الخشب فى هذه الظروف يعتمد على ضغط موجب، ومثال ذلك تجميع لمحلول أشجار maple وأيضا بأشجار Douglas fir . ولكن بعد تكوين الأوراق وأشتداد النتح يحدث إنخفاض فى الضغط يد أعادة من قاعدة النبات ومتجها إلى أعلى (شكل ٦٧). توجد أدلة كافية على أن النباتات التى تنتح بكفاءة عالية يكون سائل الخشب فى حالة توتر لأنه يتم سحبه إلى أعلى بواسطة النتح.

قوة أرتباط جزيئات الماء ببعضها The tensile strength of water :

يوجد قوى أرتباط قوية بين جزيئات الماءنتيجة لوجود الروابط الأيدروجينية كما سبق شرحه بالتفصيل فى باب سابق. حيث توجد قوى أرتباط قوية جدا تصل جزيئات الماء ببعضها. وقد وجد أنه لكى يرتفع عمود الماء ١٠٠ متر فى الأشجار يحتاج قوة على الأقل مقدارها ١٠ بار وإذا وجدت قوى فى النبات تقاوم ذلك نسبيا فأن قوى الشد تكون أكثر من ١٠ بار. وجد فى بعض تجارب القوة الطاردة المركزية وذلك بتعريض أنابيب شعرية لقوة طاردة مركزية قوية حتى ينقطع أى يتكسر عمود الماء فى الأنابيب يحتاج إلى مئات من البارات. ولذلك فأن قوة ألتحام جزيئات الماء فى الأنابيب الشعرية والدقيقة قوية جدا وتسمح بشدها إلى أعلى لمسافات تزيد عن ١٠٠ متر فى الأشجار دون إنفصال أو تقطيع .

قوى ميزوفيل الورقة Mesophyll forces :

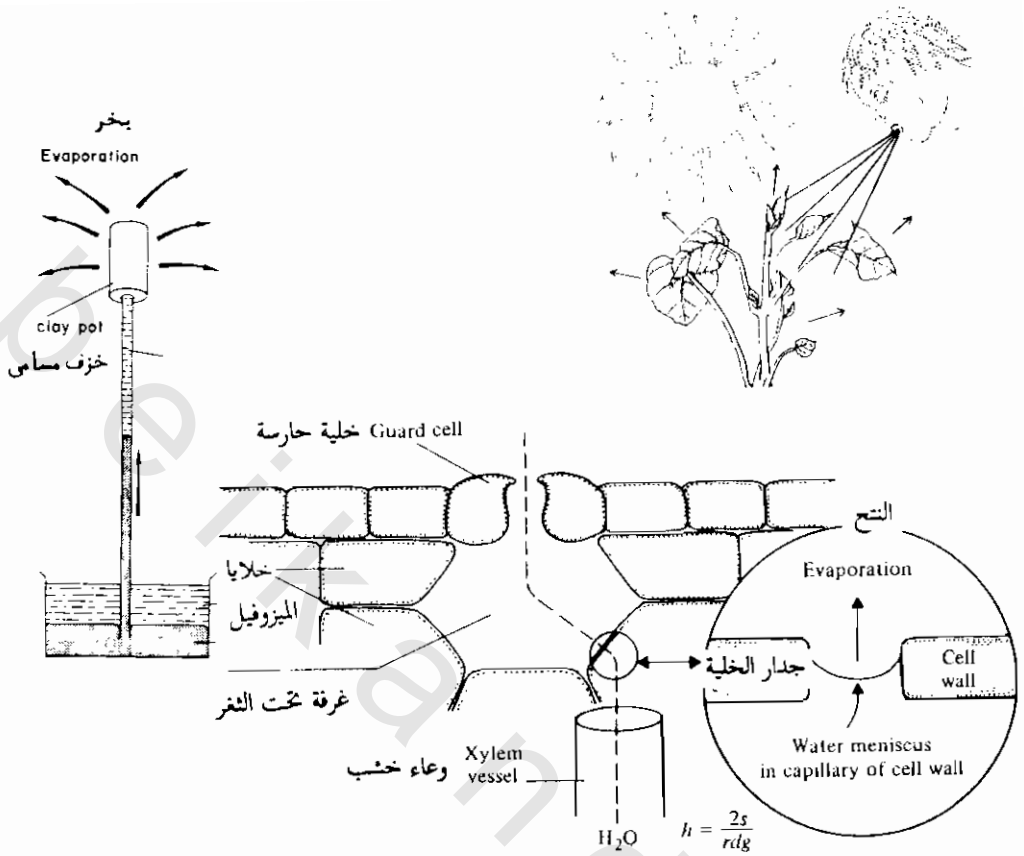
من المعروف أن البخر من سطح خلايا ميزوفيل الورقة على هيئة نتح يسبب شد الماء بقوى كبيرة إلى أعلى فى النبات. وفى حالة أفتراض وجود أنابيب شعرية فى جدران خلايا الورقة فأنه فى



(شكل ٦٧) قياس الجهد المائى فى ساق النبات

قياس الجهد المائى Ψ عند إرتفاعين فى تاج شجرة دوجلاس فير Douglas fir . يكون الجهد أقل عند ٧٩ متر عنه عند ٣٠ متر أثناء فترة النهار موضحا أن الماء فى الشجرة يكون متوتر وفى حالة توتر أو شد. هذا يتماشى مع النظرية التى تفسر أن الماء يتم سحبه إلى أعلى فى الشجرة بواسطة قوى ناشئة عن النتح . من الصباح الباكر إلى منتصف وقت العصر تنخفض قيم Ψ ثم يحدث شفاء من ذلك فى المساء.

حالة وجود أنابيب شعرية قطرها ٠,١ مم فأنه ينتج عنها قوى شعرية كافية لرفع الماء ٣٠ متر. وفى حالة الأنابيب الشعرية قطرها ٠,١ ميكرومتر فى جدران ميزوفيل الورقة فأنه ينتج عنها قوى شعرية capillary forces تكون كافية لرفع الماء ٣٠٠ متر. يمكن شرح وتوضيح ذلك فى الشكل (شكل ٦٨) وحيث يحدث بخر من فتحات شعرية فى جدران خلايا الميزوفيل فى عملية النتح.



(شكل ٦٨) : العلاقة بين شد الماء إلى أعلى والبخر

شكل يوضح كيف أن بخر الماء من الأنابيب الشعرية (h) الدقيقة من جدر خلايا الميزوفيل يخلق قوة أى يسبب نشوء قوة لسحب الماء إلى أعلى . المعادلة توضح إرتفاع السائل فى الأنبوبة الشعرية نتيجة لطاقة التوتر السطحى (s) وتتناسب عكسيا مع نصف قطر الأنبوبة الشعرية (r) وكثافة السائل (d) والسائل هو الماء كما أن السرعة تتناسب أولها علاقة مع الجاذبية (g) .

وتبعا للقانون الذى سبق شرحه والخاص بأرتفاع الماء فى الأنابيب الشعرية وهو

$$h = \frac{2 \ \gamma \cos \theta}{P . g . r}$$

وحيث أن الأنابيب الشعرية الدقيقة الموجودة فى جدران خلايا ميزوفيل الورقة تولد قوة لشد الماء إلى أعلى وتبع للقانون السابق. ولذلك فأنه يوجد عمود مائى مستمر من الجذور ثم خلال نسيج الخشب ثم خلال الأنابيب الشعرية الدقيقة الموجودة فى جدران خلايا الميزوفيل. ويكون أستمرارية هذا العمود المائى نتيجة للقوى الشعرية capillary forces .

تكوين فقاقيع الهواء فى عمود الماء Cavitation :

تعتبر نظرية شد الماء بقوة من أعلى مع وجود ضغط خفيف من أسفل وهو الضغط الجذرى. – أى أن الأساس فى صعود الماء هو شد النتح – هى النظرية المعترف بها حاليا. ولكن يوجد مأخذ وحيد على هذه النظرية هو نتيجة لشد الماء من أعلى فأن الغازات الذائبة فى الماء تميل إلى أن تخرج من عمود الماء وأهمها ثانى أوكسيد الكربون والأوكسجين والنيتروجين وتتجمع لتكون فقاعة أو فقاعات هوائية. تكوين هذه الفقاعات الهوائية فى وجود ضغط منخفض تسمى cavitation. تكوين هذه الفقاعات يعوق أو يمنع شد عمود الماء لأعلى وبالتالى تمنع أنتقال الماء فى الخشب بالإضافة إلى ذلك فى درجات الحرارة المنخفضة جدا وهى درجات التجمد تصبح أيضا عائق فى أنسياب الماء فى الخشب وذلك لقلة درجة ذوبان الغازات فى الثلج وبذلك تتكون فقاقيع.

نتيجة للأنتقال الجانبى للماء بكثرة بين الأوعية الخشبية المتجاورة فأنه يتم أستمرار سريان الماء بالرغم من وجود الفقاقيع. لا يمكن للفقاقيع أن تنتقل جانبيا من خلية إلى أخرى عبر النقر لكبر حجم الفقاقيع بالنسبة لفتحات النقر وذلك فى النقر الموجودة فى خلايا نسيج الخشب، ولكن من المحتمل حدوث ذلك فى المخروطيات conifers . ولذلك فى حالة هذه المخروطيات تتحرك السرة لتغلق النقرة وبذلك تمنع مرور الفقاقيع الغازية من قصيبة إلى أخرى وبذلك يمكن عزل الأوعية الخشبية التى تحتوى على فقاعة أو فقاقيع هوائية عن بقية الأوعية الخشبية. أما فى حالة الأوعية الخشبية المعزولة فيمكن أن يعود فيها أتصال عمود الماء أثناء الليل حيث تزداد برودة الجو أو أثناء فترات سرعة النتح المنخفضة. وفى حالة تكوين الفقاقيع أثناء درجات حرارة التجمد ثم يحدث ذوبان للثلج وأرتفاع درجة الحرارة وتمتص الغازات مرة أخرى فى المحلول وتختفى الفقاقيع ويحدث أتصال مرة أخرى لعمود الماء فى الخشب.

تعتبر تكوين الفقاقيع الهوائية فى أعمدة الماء فى نسيج الخشب هو المأخذ الوحيد على نظرية شد النتح لأنها تسبب فصل عمود وأعمدة الماء فى نسيج الخشب ولكن ، وكما يتضح سابقا فإن

للنبات طرقه الخاصة العديدة التى يمكنه بها التخلص من هذه الفقاعات الهوائية أو إعادة أمتصاصها.

طرق قياس النتح :

يمكن قياس النتح بطرق عديدة مباشرة أو غير مباشرة حيث أنه فى بعض الطرق يؤخذ معدل الإمتصاص دليل على معدل النتح كما فى حالة إستعمال جهاز البوتومتر وفيما يلى وصف لأهم هذه الطرق (شكل ٦٩).

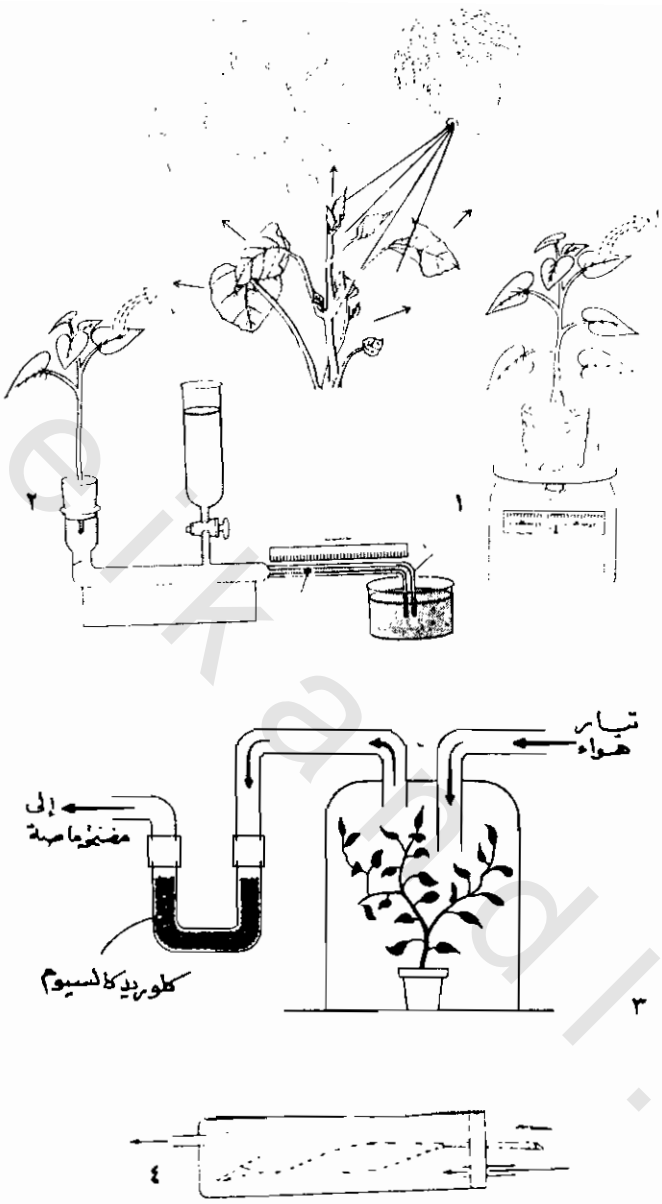
١ – **طريقة وزن النباتات فى أصص** : لا تستعمل هذه الطريقة إلا فى النباتات التى تنمو فى أصص أو أية أوعية أخرى مناسبة. وللتجارب المعملية، تستعمل غالباً نباتات نامية فى أصص، ويحاط الأصيص عادة بغلاف معدنى، كما يغطى سطح التربة بالشمع بحيث لا يحدث أى فقد للماء من الأصيص نتيجة لعملية التبخير، إلا من خلال أنسجة النبات. وفى تجارب الحقل أو التى تجرى على نطاق واسع، وجد أنه يحسن استعمال أوعية معدنية، وفى هذه الحالة لا يلزم غير تغطية التربة بالشمع أو بأية طريقة أخرى تمنع التبخير منه. وتقتصر هذه الطريقة عملياً على النباتات التى تنمو فى أوعية يسهل حملها. وبهذه الطريقة أمكن قياس معدلات النتح لنباتات بلغت أطوالها طول نبات من الذرة تام النمو، وكذلك أشجار من البن طولها خمس أقدام.

ويمكن اعتبار النقص فى وزن الوعاء والنبات فى فترة زمنية معينة نتيجة لعملية النتح، وذلك لأن تأثير العوامل الأخرى على هذا الوزن يمكن فى الغالب إهمالها، وإذا استمرت التجربة فترة طويلة نسبياً، فإنه يلزم تجهيز هذا الوعاء بأنبوبة رى تمر خلالها حجوم معينة من الماء يمكن إدخالها فيه، فى فترات مناسبة، فيتم توزيعها داخل الوعاء فى كل أنحاء التربة.

وعند استعمال هذه الطريقة يمكن وزن الوعاء وما فيه من نبات نام، على فترات مختلفة وذلك بطريقة وضع الأوزان المناسبة باليد على كفة الميزان أو بوزنه على ميزان مجهز بطريقة خاصة بحيث إن كل كمية قليلة معينة يفقدها (جرام واحد مثلا) تسجل أتوماتيكياً على آلة تسجيل خاصة أو ميزان كهربائى من نوع خاص .

وقد أنتجت بعض الشركات موازين خاصة بلغتْ طاقة الواحد منها ٢٥٠٠ كجم أمكن استعمالها فى تعيين سرعة النتح لأشجار كبيرة فى أصص مناسبة، وبدقة بالغة.

٢ – **طريقة وزن جزء من النبات أو ورقة واحدة** : وتصلح لقياس النتح لفترات



(شكل ٦٩) : طرق قياس النتح

١ – وزن النبات

٢ – إستعمال البوتومتر

٣ – قياس كمية بخار الماء الناتجة

٤ – الأنبوبة بها ورقة نبات

وجيزة، فتنزع ورقة من النبات قبيل تقدير سرعة النتح مباشرة، وتعلق فى مشبك من سلك رفيع، لا يحجب شيئا من سطح الورقة. وتوزن الورقة بعد فترات متقاربة، لا تعدو بضع دقائق لتعيين ما يطرأ عليها من نقص. ويستعمل لوزنها ميزان حساس جدا يسمى torsion balance يمتاز بدقته، وسرعة ثباته أثناء الوزن.

وفى طريقة وزن جزء من النبات : وتصلح لقياس سرعة النتح لمدد طويلة نسبيا. فيوضع نبات كامل صغير الحجم، أو فرع من نبات فى دورق زجاجى به ماء يغمر الجزء السفلى من النبات. ثم يحكم غطاء الدورق حول ساق النبات بسدادة من المطاط، تمنع تبخر الماء من الدورق، وتنفذ فيها أنبوبة شعرية للتهوية ويعين وزن الجهاز كاملا بين آن وآخر بميزان مناسب لتعيين النقص فى وزنه نتيجة للنتح. ويمكن بواسطة هذا الجهاز دراسة تأثير الظروف الجوية المختلفة على النتح.

٣- طريقة تجميع ووزن بخار الماء المنتوح : تحتاج هذه الطريقة إلى تجهيز تجريبى محكم نوعاً ما، ولكنها الطريقة الوحيدة التى يتم بها تقدير معدل عملية النتح بطريقة كمية. وفى هذه الطريقة يمرر تيار الهواء الجوى خلال حيز مغلق من الزجاج أو السيلوفان يحوى النبات أو أى جزء منه، وبعد ذلك يمرر تيار الهواء فى أنابيب أو أوعية تحتوى على مادة مثل كلوريد الكالسيوم تمتص بخار الماء. فالزيادة فى وزن أنابيب الأمتصاص فى أثناء فترة التجربة تدل على كمية بخار الماء التى ينتحها النبات مضافاً إليها كمية بخار الماء التى تدخل هذا النظام من الجو الخارجى. ولتقدير هذه الكمية المضافة من بخار الماء التى مصدرها الهواء الجوى، يلزم تركيب جهاز للمقارنة، خال من أى نبات ويمرر الهواء من خلاله بنفس السرعة التى يمر بها من خلال الجهاز الذى يحوى النبات. فالزيادة فى وزن أنابيب الإمتصاص فى جهاز المقارنة تمثل بخار الماء الموجود فى الهواء الجوى، وقد أستعملت هذه الطريقة لتقدير النتح فى أفرع متصلة بالأشجار ولتقدير معدل النتح لأوراق من أشجار التفاح متصلة بالنبات.

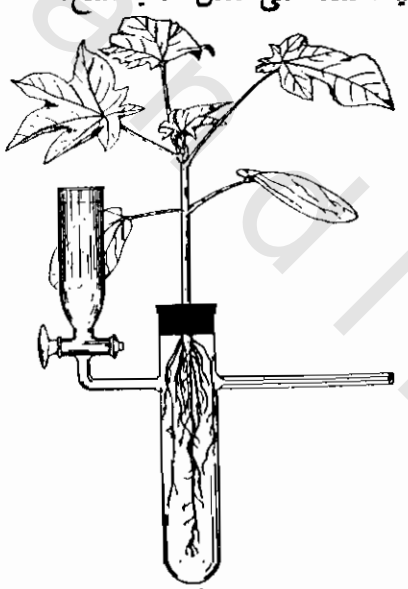
يستخدم بعض الباحثين فى الحقل حجرات خيمية tent chambers مزودة بمدخل ومخرج مناسب للهواء وحيث يمرر الهواء المعروف بمحتواه المائى إلى الخيمة وفوق النبات والهواء الخارج يقاس محتواه الرطوبى والزيادة فى الرطوبة هى تقدير جيد للنتح.

٤ - طريقة الأنبوبة Cuvette method :

تشبه هذه الطريقة فى فكرتها حالة جمع بخار الماء من الهواء الخارج من النبات إلا أنه فى هذه الحالة تستعمل ورقة واحدة. حيث يتم مرور الهواء المعروف درجة رطوبته داخل الأنبوبة الواسعة نوعا مارا فوق الورقة ثم تجمع وتقدر الرطوبة النسبية للهواء ثم يقدر معدل النتح. تفيد هذه

الطريقة فى المعمل ولكنها غير مفيدة فى الحقل ويمكن إستعمالها فى المعمل عند دراسة العوامل المختلفة المؤثرة على عملية النتح مثل الضوء والحرارة والرطوبة.

٥ – **طرق البوتومتر** Potometer : يستعمل لقياس فقد الماء المنتوح من عملية النتح أجهزة خاصة تسمى البوتومترات ومنها أشكال وأنواع عديدة. وهذه الطريقة محدودة فى استعمالها، وفيها تغمس القاعدة المقطوعة لساق مورقة فى الماء الموجود فى خزان البوتومتر potometer ويقدر معدل فقد الماء بمعدل انحسار الماء فى الجهاز. ويمكن متابعة ذلك بملاحظة معدل تحرك فقاعة هوائية يتم إدخالها فى الماء الذى فى الأنبوبة الشعرية الجانبية للجهاز. ويتم تركيب بعض البوتومترات بطريقة خاصة بحيث يمكن غمس كل المجموع الجذرى للنبات فى خزان الجهاز، ويزرع هذا النبات خصيصاً لهذا الغرض فى مزارع مائية خاصة (شكل ٧٠). ويقيس البوتومتر معدل الامتصاص الفعلى وليس معدل النتح. فبينما يتساوى، فى الواقع، معدل هاتين العمليتين فى أحوال كثيرة، نجد أن ذلك لا يعتبر صحيحاً دائماً، خصوصاً إذا وجد نقص فى كمية الماء الداخلى فى النبات. ومعدل النتح لفرع مقطوع قد لا يمت بأية علاقة إلى معدله إذا كان متصلا بالنبات. والغرض الرئيسى من استعمال البوتومتر هو استغلاله فى التجارب المعملية التى يمكن بها مشاهدة تأثيرات العوامل البيئية المختلفة على معدل عملية النتح.



(شكل ٧٠) : بوتومتر لقياس سرعة إمتصاص الماء بواسطة الجذر
يستعمل عادة فى طور البادرة أو النبات الصغير

٦ – **طرق ورق الرطوبة** : إذا تشربت ورقة ترشيح محلولا مخففاً (حوالى ٣ فى المائة) من كلوريد الكوبلت ثم جففت، فإنها تصبح زرقاء رائقة اللون. أما إذا عرضت للهواء الرطب، فإن لونها يتغير تدريجاً إلى اللون القرمزى. وينشأ نفس التغير فى اللون إذا لامست قطعة من الورقة سطح ورقة نباتية ناتحة. وإذا حملت قطع صغيرة من هذه الأوراق بطريقة خاصة بحيث يمكن وقايتها من بخار الماء الموجود فى الهواء الجوى وذلك بتغطيتها بألواح من الزجاج، أو الميكا mica، أو السيلولويد celluloid، وجعلها تلامس سطح الورقة النباتية، فإنه يمكن أن يتخذ المعدل الذى تتغير به هذه الورقة من اللون الأزرق إلى اللون القرمزى مقياساً للمعدل الذى تفقد به الورقة النباتية بخار الماء، فالورقة النباتية التى تغير لون قطعة من ورقة الكوبلت من لونها الأزرق الخالص إلى اللون القرمزى الخالص فى ٣٠ ثانية، مثلا، تفقد الماء بمعدل يبلغ ضعف المعدل الذى تفقده ورقة نباتية يلزم لها ٦٠ ثانية لكى تغير لون ورقة الكوبلت مثل هذا التغيير. ولا يمكن بهذه الطريقة الحصول على معدلات مطلقة لعملية النتح، وذلك لأنه إذا غطى جزء من الورقة النباتية بقطعة من ورقة الكوبلت فإن الأحوال البيئية التى تؤثر على الورقة النباتية وهى فى وضعها أسفل ورقة الكوبلت تختلف كثيراً عن الأحوال التى تؤثر عليها إذا ما تركت معرضة للهواء الجوى. فالورقة النباتية التى توجد أسفل ورقة الكوبلت تتعرض لشدة إضاءة، ولضغط بخار، فى بداية التجربة، أقل من الورقة التى تترك معرضة للهواء الجوى. وفضلا على ذلك فإنها لا تتأثر كلية بالرياح. وعلى ذلك قد يختلف معدل فقد بخار الماء من الورقة النباتية لورقة الكوبلت عن معدل فقد بخار الماء من نفس المساحة من سطح الورقة النباتية إلى الهواء الجوى. وتستعمل هذه الطريقة، بدقة لا بأس بها فى أحوال معينة، لتقدير المعدلات النسبية للنتح من أنواع مختلفة من النباتات. وحتى لقياس التقديرات النسبية لمعدلات النتح، فإن هذه الطريقة لا تعطى نتائج صحيحة إلا إذا نمت جميع النباتات فى ظروف جوية متشابهة.

تقدير البخر نتح Evapotranspiration :

أحيانا يحتاج علماء النبات أو الأراضى إلى تقدير البخر من التربة والنتح من النبات معا وهذا ما يسمى البخر نتح. يستخدمون فى ذلك ميزان كبير جدا يسمى بالليسيمتر lysimeter . حيث يوضع النبات الكبير النامى فى أصيص كبير مملوء بالتربة والذى يوضع على الميزان وكمية المفقود من التربة والنبات يطلق عليها البخر نتح ويمكن التعرف عليها بوزن الأصيص على فترات. يمكن تقدير النتح على حدة بنفس الطريقة وذلك بعد تغطية سطح التربة فى الأصيص كما سبق ذكره وبذلك يمكن تقدير النتح والبخر نتح وبالتالى البخر كل على حده.

obeikandl.com

الباب الثانى عشر
أنتقال العصارة النا ضجة (الغذاء المجهز)

Translocation of Solutes

يوجد فى الخشب واللحاء عصارة قابلة للأنتقال وهى أكثر تركيزا فى اللحاء عنه فى الخشب. معنى عصارة sap ماء به ذائبات. وجد أن وزن المادة الجافة فى اللحاء هى ٥٠ – ٣٠٠ ملليجرام مادة جافة لكل ملليلتر بينما فى الخشب هى ١ إلى ٢٠ ملليجرام مادة جافة لكل ملليمتر. عادة تكون العصارة قلوية فى اللحاء وذات pH يتراوح بين ٨ إلى ٨,٤ وعادة حامضية فى الخشب وذات pH يتراوح بين ٥,٢ إلى ٦,٥ .

تعتبر عصارة الخشب مخففة نسبيا ويوجد بها أنواع عديدة من المواد العضوية والغير عضوية. حيث يوجد فى عصارة الخشب مركبات أزوتية عديدة وخاصة من المركبات التى تم تخليقها فى الجذور، حيث وجد أن المركبات المخلقة فى الجذور توجد فى عصارة الخشب وتنتقل من الجذور إلى الأوراق عبر نسيج الخشب، ومن أفضل الأمثلة لذلك هو وجود السيتوكينينات فى عصارة الخشب وهى عبارة عن مركبات عضوية تم تخليقها فى الجذر. يوجد أيضا فى عصارة الخشب أحماض أمينية وأميدات وأمينات. ومن الأحماض الأمينية الشائعة الوجود فى الخشب حامض الأسباريتك ومن الأميدات الأسبارجين والجلوتامين. يمكن أن توجد المركبات الأزوتية السابقة بتركيز ٠,١ إلى ٥ ملليجرام لكل ملليلتر. يوجد أيضا علاوة على ذلك فى عصارة الخشب بعض السكريات والأحماض العضوية وبعض الهرمونات النباتية. يوجد حامض منتشر فى عصارة الخشب يسمى حامض الستريك وأحيانا يتم خلبه chelated بالحديد. تحتوى ثلث عصارة الخشب على مركبات أو عناصر غير عضوية مثل البوتاسيوم والكالسيوم والمغنسيوم والصوديوم والفوسفات والكلور والكبريت. بعض الفوسفات والحديد توجد فى صورة عضوية.

أما فى حالة اللحاء فأن العصارة تكون أكثر تركيزا من الخشب وهى تعتبر الطريق الرئيسى والأكثر أهمية فى نقل العصارة الناضجة أى الغذاء المجهز وبعبارة أخرى هى الأكثر أهمية فى نقل المركبات الناتجة عن عملية البناء الضوئى مباشرة أو بطريقة غير مباشرة وهى المقصود بها هنا الغذاء المجهز. حوالى ٨٠–٩٠٪ من تركيز الوزن الجاف فى اللحاء وهو كما سبق ذكره يتراوح بين ٥٠ – ٣٠٠ ملليجرام لكل مل عبارة عن سكر. والسكر الأكثر شيوعا فى هذه الحالة هو السكروز وهو

أهم مركب عضوى ينتقل فى اللحاء من حيث الكمية.

قد توجد بعض سكريات أخرى يمكن أن تنتقل مثل الرافينوز و stachyose وverbacose وقد تنتقل فى وجود السكروز ولكن أحيانا تكون هى السكريات الوحيدة المنتقلة دون السكروز. وفى بعض النباتات توجد بعض السكريات الكحولية هى المركبات الوحيدة المنتقلة مثل السربتول والمانيتول ومن أمثلة ذلك نبات التفاح. تعتبر الأحماض الأمينية من المركبات الشائعة فى عصارة اللحاء ونوع الأحماض الأكثر شيوعا هى نفسها أيضا الأكثر شيوعا فى الخشب كما سبق ذكره ولكنها تكون أكثر تركيز فى عصارة اللحاء عنه فى عصارة الخشب حوالى ٢٠ – ٨٠ ملليجرام لكل مل. قد توجد مركبات آزوتية أخرى وقد يوجد بروتين. الغالبية العظمى من البروتين التى توجد فى اللحاء هى بروتين P ، P - protein، يعتقد أن بروتين P غير قابل للأنتقال. يوجد قليل من النترات فى عصارة اللحاء وقد توجد الأمونيا. قد توجد أحماض عضوية مثل حامض الماليك والستريك فى عصارة اللحاء. ومنها الهورمونات النباتية ولكن الأوكسينات تنتقل فى أتجاه واحد أى أتجاه قطبى فى الخلايا البارنشيمية. يوجد فى عصارة اللحاء بعض الأيونات غير العضوية وهى تماثل الموجود منها فى عصارة الخشب ولكنها تختلف فى التركيز ومثال ذلك أن تركيز أيون الكالسيوم فى عصارة اللحاء أقل من تركيزه فى عصارة الخشب ونسبة البوتاسيوم إلى الصوديوم وأيضا نسبة المغنسيوم إلى الكالسيوم كبيرة فى عصارة اللحاء. أما أنيونات الكلوريد والكربونات والكبريتات والفوسفات فهى شائعة الوجود فى عصارة اللحاء. وقد توجد كلا من الكبريتات والفوسفات مرتبطة مع مركبات عضوية لتكون سكريات فوسفورية وأيضا أحماض أمينية مثل الميثيونين والسستين والسستئين. يمكن أيضاً للحاء أن ينقل مركبات ذات جزيئات كبيرة الحجم بلمرية polymers مثل البروتين والدهون. تنقل كثير من الفيروسات عن طريق الأنسجة الوعائية. حيث أنه عند تلقيح ورقة نبات تبغ بالفيرس فأن الفيرس يظهر فى أوراق النبات الأخرى. وغير معروف بالتفصيل هل ينتقل الفيرس كجزيئ متكامل من بروتين RNA أو RNA من فقط دون البروتين. يمكن أن تنتقل الفيروسات عن طريق اللحاء أو الخشب. وفيما يلى تركيب الغذاء المجهز فى اللحاء فى نبات الخروع (جدول ١١).

(جدول ١١): تركيب الغذاء المجهز أى العصارة فى لحاء نبات الخروع.

المركـــــــــب	التركيز (ملجم / ملليلتر)
المادة الجافة dry matter	١٠٠ – ١٢٥
سكـــــــروز	٨٠ – ١٠٦
سكريات مختزلة	صفـــــر
بروتين	١,٤٥ – ٢,٢٠
أحماض أمينية	٥,٢
أحماض كيتونية (مثل حامض الماليك)	٢ – ٣,٢
فوسفات	,٣٥ – ,٥٥
كبريتات	٠,٠٢٤ – ,٠٤٨
كلوريد	٠,٣٥٥ – ,٦٧٥
نترات	صفـــــر
بيكربونات	٠,٠١
بوتاسيوم	٢,٣ – ٤,٤
صوديوم	٠,٠٤٦ – ٠,٢٧٦
كالسيوم	٠,٠٢ – ٠,٠٢٩
ماغنسيوم	٠,١٠٩ – ٠,١٢٢
أمونيوم	٠,٠٢٩
أوكسين	١٠,٥ × ١٠$^{-٦}$
جبريللين	٢,٣ × ١٠$^{-٦}$
سيتوكينين	١٠,٨ × ١٠$^{-٦}$
ATP	٠,٢٤ – ٠,٣٦
pH	٨ – ٨,٢
الجهد الأسموزى	-١٤,٢ إلى -١٥,٢

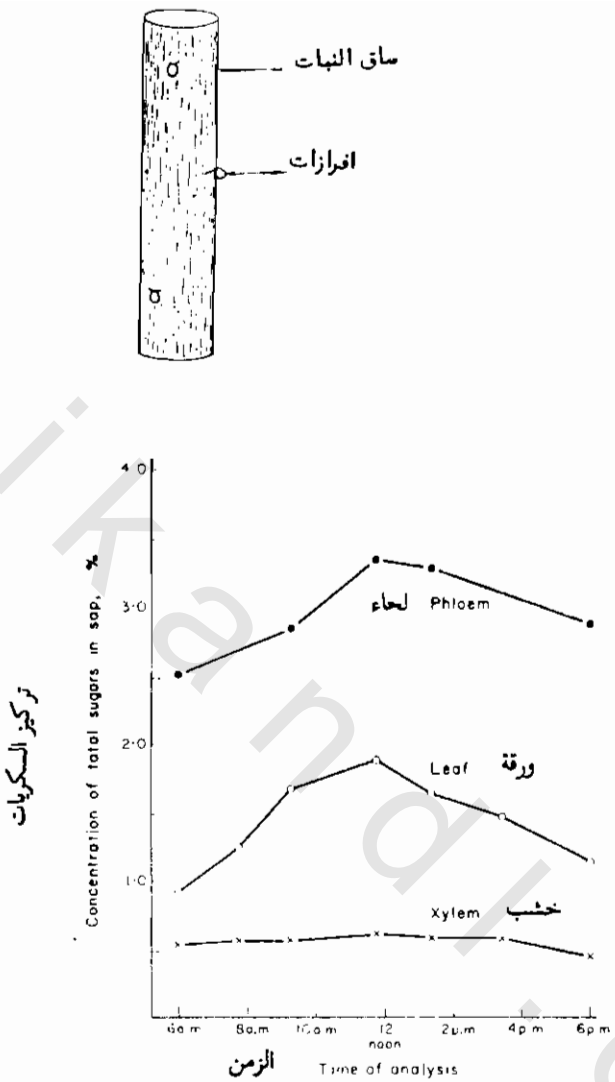
نقل العصارة فى الخشب Xylem transport :

أنتقال العصارة فى أوعية وقصيبات الخشب أنتقال سلبى passive transport حيث أن الذائبات تحمل وتنتقل فى تيار النتح ولذلك فأن سرعة أنتقال الذائبات مرتبطة بسرعة النتح. تنتقل كثير من العناصر من الجذور إلى الأوراق نتيجة لتيار النتح وهى أيضا تكون موجودة فى تيار النتح ومثال ذلك البورون والكالسيوم. توجد أدلة على أنه فى حالة النتح السريع يتراكم الكالسيوم فى الأوراق حيث أن الكالسيوم لا ينتقل بسهولة not very mobile . كما يحدث نقص للكالسيوم في غياب النتح وعلى العكس من ذلك فأن عنصر البوتاسيوم متحرك mobile عند وصوله إلى الأوراق يتم توزيعه بسهولة ويحدث له أنتقال فى أنسجة اللحاء.

نقل العصارة فى اللحاء Phloem transport :

يعتبر Hartig أول من أكتشف خلايا الأنابيب الغربالية عام ١٨٣٧ وقد وجد عند قطع القلف حتى يصل إلى اللحاء فإن عصارة تتدفق من اللحاء على هيئة قطرات تحتوى على ٣٠٪ سكر. ومن التجارب العظيمة فى هذا الصدد تجارب ماسون وماسكيل Mason and Maskell عام ١٩٢٨ حيث قاما بتحليق ساق نبات القطن حيث قاما بقطع حلقة من ساق النبات تحتوى على نسيج اللحاء والأنسجة خارج هذا النسيج فى الصباح الباكر ثم قاما بأخذ عينات من اللحاء والخشب أعلى وأسفل الحلقة ولمدة عشرون ساعة بعد عملية التحليق فلاحظا تجمع للسكريات فى اللحاء والخشب أعلى التحليق مباشرة والعكس صحيح أسفل التحليق. ومن ذلك يتضح أن اللحاء هام فى أنتقال العصارة الناضجة. وفى تجربة أخرى على نبات القطن العادى. وجدا أيضا علاقة بين تركيز العصارة الناضجة فى الأوراق واللحاء حيث أن تركيز هذه العصارة كبير فى اللحاء عنه فى نسيج الخشب أو الأوراق وذلك على مدار اليوم (شكل ٧١) مما يثبت أهمية اللحاء فى نقل العصارة المجهزة من الأوراق إلى بقية أجزاء النبات. وقد وجدا أن تركيز العصارة ثابت فى الخشب على مدار اليوم وأن هذا التركيز متغير فى اللحاء والأوراق وحيث تبلغ ذروة التركيز عند منتصف النهار فى الأوراق واللحاء أى أنه يوجد تلازم وتطابق فى منحنى التركيز فى كل من الأوراق واللحاء ولا يوجد هذا التلازم بين الأوراق والخشب مما يدل على أهمية اللحاء فى نقل الغذاء المجهز.

ومن التجارب العظيمة فى هذا الصدد تجارب تسمرمان Zimmermann حيث أستعمل أجزاء فم حشرة المن كأنابيب شعرية تخرج منها العصارة الناضجة من اللحاء وقد أجريت هذه التجارب على نباتات كثيرة منها الصفصاف والفول وبعض عاريات البذور. حيث أن حشرة المن



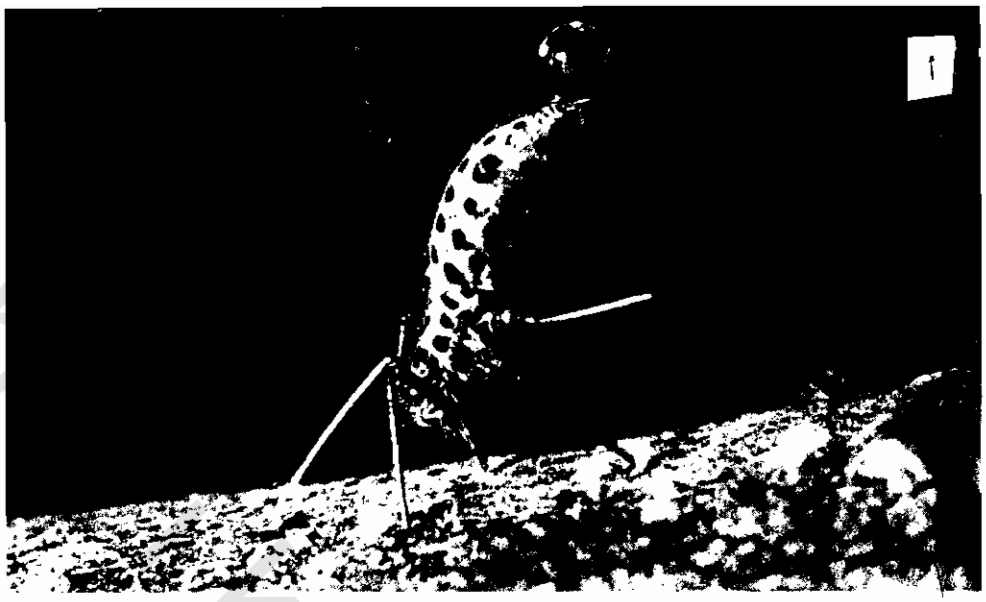
(شكل ٧١) : تركيز العصارة الناضجة اليومى

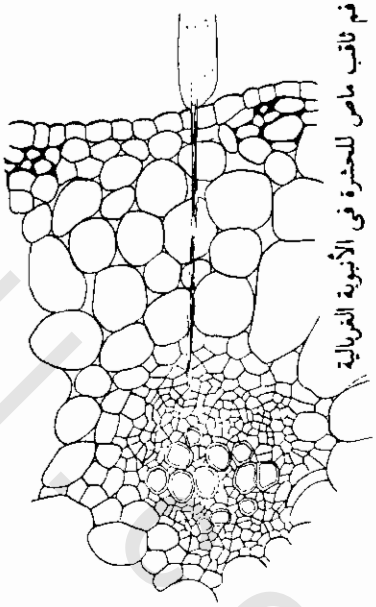
تركيز السكريات الكلية فى عصارة الخشب واللحاء والأوراق على مدار اليوم فى نبات القطن

ذات فم ثاقب ماص تثقب به النبات وتدخل طرف فمها إلى لحاء النبات حيث أن لها قدرة وحساسية كبيرة على تمييز الأنسجة المختلفة ووضع الجزء الطرفى من فمها فى اللحاء لأنه بالطبع يحتوى على تركيز عال من العصارة الناضجة المجهزة وبالتالى يكون أكثر كفاءة فى تغذية الحشرة وخاصة أن به سكريات يمكن أن تتذوقها الحشرة وتشعر بوجودها ولذلك ترسل طرف فمها إلى اللحاء لأخذ الغذاء المجهز ولا ترسل طرف هذا الجزء من فمها إلى نسيج آخر. وبعد ترك حشرة المن تتغذى على النبات لفترة قد تصل ثلاث ساعات يجرى له عملية تخدير وذلك بأمرار تيار بتركيز عالى نسبيا من ثانى أوكسيد الكربون على حشرات المن فتحدث لها عملية تخدير وبعد ذلك يتم قطع وفصل الحشرة عن فمها الثاقب الماص وبذلك يصبح جزء الفم عبارة عن أنبوبة شعرية دقيقة جدا وعن طريقها تخرج عصارة اللحاء ويمكن جمع هذه العصارة بواسطة أنابيب شعرية دقيقة وبعد ذلك يتم تحليلها والتعرف على مكوناتها. توجد أنواع كثيرة من المن (شكل ٧٢) تستعمل فى هذه التجارب فى عاريات البذور وكاسيات البذور (النباتات الزهرية) مثل *Cupressobium juniperi* على نبات juniper و *Cinara laricicola* على نبات و على نبات *Metasequoia* و *Acyrthosiphon pisum* على نبـــات الفول و *Longistigma caryae* على نبات *linden* و *Tuberolachnus salignus* على نبات الصفصاف. يعتبر أستعمال المن فى هذه الحالات أفضل طرق الدراسة ولاتقارن بالطرق الميكانيكية الأخرى خاصة وأن أستخلاص العصارة الناضجة أى الغذاء المجهز يتم طبيعيا بالحشرة ودون أى كيماويات أو مذيبات أو ضرر للخلايا.

يستعمل الآن أيضا تجارب تستخدم فيها العناصر المشعة وقد أثبتت هذه التجارب أنتقال الغذاء المجهز فى اللحاء. وفيما يلى شرح لأحد التجارب الهامة فى هذا الصدد وقد أجريت بواسطة Rabideau and Burr عام ١٩٤٥ على نبات القطن.

تنزع جميع أوراق النبات عدا ورقة واحدة ثم تعرض الورقة لثانى أكسيد كربون مشع ك ١٣ بعد وضعها فى حجرة صغيرة زجاجية أو بلاستيك. ثم تجرى معاملات عديدة وذلك بتحليق الساق ويشمل التحليق ringing نسيج اللحاء أيضا أى لا يتبقى فى منطقة التحليق إلا نسيج الخشب فقط. فى الحالة الأولى بدون تحليق يتم توزيع الغذاء الناتج من الورقة أى الغذاء المجهز إلى أعلى وإلى أسفل ويمكن الأستدلال على ذلك وعلى تركيز هذه المركبات من تركيز درجة الأشعاع الموجودة فى هذه المركبات. حيث يكون تركيز الأشعاع عال فى الغذاء المجهز القمة النامية والعكس صحيح فى الجذر. وفى الحالة الثانية يتم عمل تحليق للساق أعلى الورقة فيكون تركيز الأشعاع فى الغذاء المجهز فى القمة النامية صفر والعكس فى الجذور ويدل ذلك على أنه لا يوجد إنتقال للغذاء المجهز فى الورقة إلى القمة النامية بينما ينتقل الغذاء المجهز فى الورقة إلى الجذر. وفى





فم ثاقب ماص للحشرة فى الأنبوبة الغربالية

(شكل ٧٢) : جزء من فم حشرة المن داخل النبات

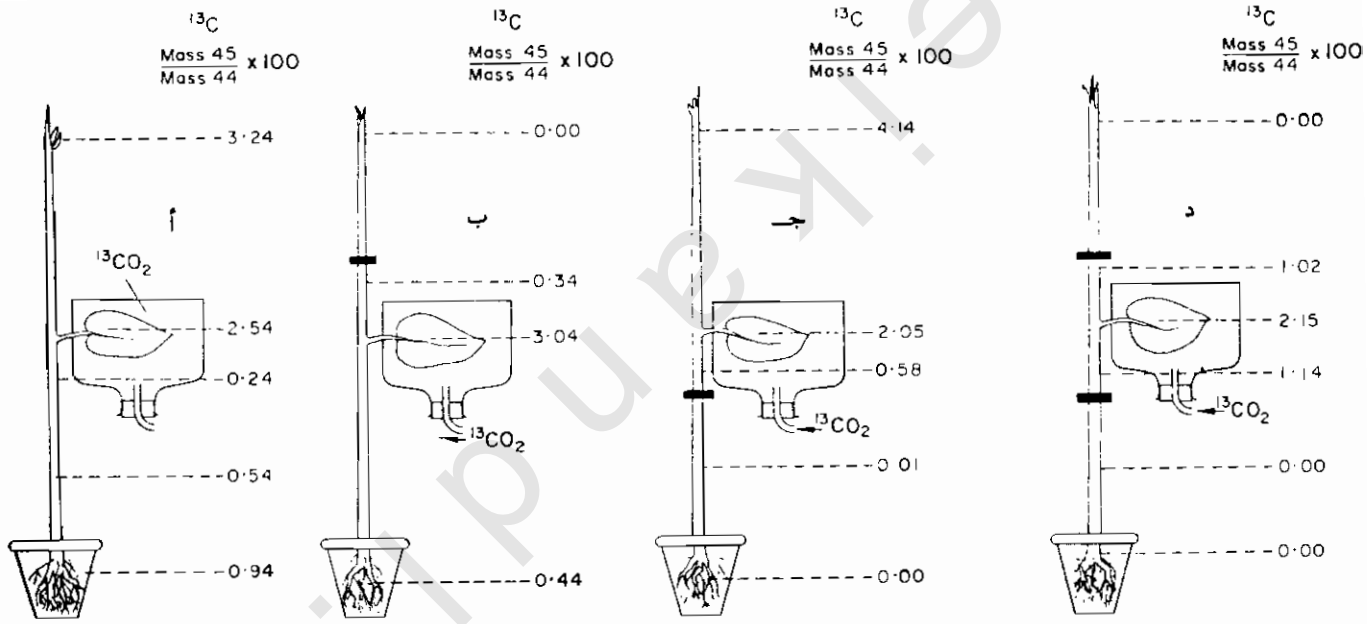
أ – حشرة من.

ب – جزء من الفم داخل نسيج النبات.

الحالة الثالثة وعند تحليق الساق أسفل الورقة يحدث عكس الحالة السابقة تماما. وفى الحالة الثالثة يتم تحليق الساق أعلى وأسفل الورقة ولذلك لا يوجد أى غذاء مجهز مشع فى القمة النامية أو فى الجذور بينما يوجد غذاء مجهز مشع فى الساق بين منطقتى التحليق. يستعمل الأشعاع فى هذه التجربة للأستدلال على الغذاء المجهز فى الورقة أى أن أجزاء النبات أى المناطق الخالية من الغذاء المشع لم تستقبل أى غذاء من الورقة أى لم يصل إليها غذاء من الورقة والعكس صحيح فى حالة المناطق التى تحتوى غذاء مجهز مشع. ومن هذه التجربة يستنتج بطريقة قاطعة أن اللحاء هو النسيج الأساسى فى إنتقال الغذاء المجهز ولذلك فإن التحليق يمنع إنتقال الغذاء المجهز من الورقة إلى المناطق أعلى التحليق (فى حالة التحليق على الساق أعلى الورقة) كما يمنع أنتقال الغذاء المجهز من الورقة إلى المناطق أسفل التحليق (فى حالة التحليق على الساق أسفل الورقة) (شكل ٧٣).

تشريح اللحاء Phloem anatomical considerations :

يعتبر اللحاء نسيج مركب غير بسيط حيث أنه يتكون من أربعة أنواع من الخلايا وهى الألياف والخلايا البارنشيمية وخلايا الأنابيب الغربالية والخلايا المرافقة والأخيرة ترافق خلايا الأنابيب الغربالية أما فى النباتات عاريات البذور لا توجد الخلايا المرافقة بل يوجد بدلا منها خلايا ألبيومينية albuminous cells. تعتبر خلية الأنبوبة الغربالية هى وحدة النقل فى اللحاء ويصل طولها ٥٠ ميكرومتر فى كاسيات البذور وقد يصل طولها ١ مم فى عاريات البذور. تختلف هذه الخلايا فى قطرها ومتوسط القطر ٥ ميكرومتر. وهى تتميز بأن لها حاجز غربالى أو صفيحة غربالية sieve plate وبها ثقوب غربالية sieve pores. وفى حالة كاسيات البذور توجد صفيحة غربالية فى نهاية أى قمة الخلية كما توجد مساحات غربالية sieve areas فى الجدر الجانبية وفى حالة عاريات البذور لا توجد صفيحة غربالية على قمة الخلية ولكن توجد مساحات غربالية على الجدر الجانبية. هذه المساحات الغربالية والصفائح الغربالية تصل وحدات الأنابيب الغربالية ببعضها وتكون ممر للعصارة الناضجة من خلية إلى أخرى وبذلك ينتقل الغذاء المجهز أى العصارة الناضجة عبر نسيج اللحاء. ومما هو جدير بالذكر أن خلايا الأنابيب الغربالية تفقد النواة أثناء نضجها ولذلك عند نضجها تصبح خالية من النواة. يلتحم بكل خلية أنبوبة غربالية خلية مرافقة أو أكثر وكل خلية مرافقة بها نواة ربما تخدم أيضا خلية الأنبوبة الغربالية الملتصقة بها. لا تحتوى وحده الأنبوبة الغربالية على فجوة عصارية واضحة ولذلك فأنها خالية من الغشاء البلازمى الفجوى أى التونوبلاست. يمر خلال الأنبوبة الغربالية خيوط عابرة للخلية transcellular strands وتسمى



(شكل ٧٣) : تأثير التحليق فى اللحاء على إنتقال الذائبات المشعة من ورقة نبات القطن

أ – دون تحليق　　ب – التحليق أعلى الورقة

جـ – التحليق تحت الورقة　　د – التحليق أعلى وتحت الورقة

فى جميع الحالات إدخال ك أ٢ مشع فى حجرة محيطة بالورقة. والأرقام عبارة عن المحتوى فى العصارة على الكربون ١٣ وهى نتيجة للحساب

$$\frac{\text{الكتلة ٤٥}}{\text{الكتلة ٤٤}} \times ١٠٠ \text{ فى الأنسجة}$$

الخيوط العابرة للخلايا وهى بذلك تصل وحدة أنبوبة غربالية بأخرى ولذلك فأن خلايا الأنابيب الغربالية تكون على أتصال وثيق نتيجة لوجود هذه الخيوط. تتكون هذه الخيوط من بروتين يسمى بروتين اللحاء phloem - protein أى بروتين P . يتميز هذا النوع من البروتين بسهولة ترسيبية مكونا أجسام لزجة slime bodies وسدادات لزجة slime plugs . ويعتقد أن تكوين مادة لزجة من بروتين P بعد جرح الأنبوبة الغربالية يمنع خروج مكونات الأنبوبة الغربالية لأنه يعمل لها كسدادة تحفظها. ولذلك فأن تكوين سدادة لزجة أوسدادات لزجة تعتبر آلية واقية protective mechanism تمنع فقد محتويات الخلايا والتى تعتبر هامة فى عملية توصيل الغذاء المجهز وهى بذلك تحافظ على كفاءة عملية التوصيل. وقد كان تفسير أهمية بروتين P غامض وغير معروف بالضبط ولكن من الثابت الآن أن هذا البروتين لا يرسب فى الخلايا السليمة الحية أطلاقا ولكن يرسب مكونا سدادات فى الخلايا المجروحة وذلك لحفظ الغذاء وزيادة كفاءة التوصيل خاصة وأن الغذاء المجهز موجود تحت ضغط ولذلك يمكن أن تبرز محتويات الخلية خلال الثقوب أو الجروح ولذلك سرعة ترسيب بروتين P تعمل كسدادات للثقوب والجروح وبذلك تقى الخلية من الضرر. ومرة أخرى لا يحدث ترسيب لبروتين P فى الخلايا الحية السليمة أطلاقا لأن ذلك قد يعوق كفاءة عملية نقل الغذاء المجهز وما ذكر سابقا عن ذلك فى المراجع كان غير سليم وغير دقيق لعدم دقة التحضيرات والأستنتاجات artifact. وجد أن الغشاء البلازمى الأكتوبلاست يبطن جدار خلايا الأنابيب الغربالية من الداخل ويصل بين خلية وأخرى وأنه أختيارى النفاذية أيضا ولذلك فأنه يمكن أن يحدث بلزمة لخلايا الأنابيب الغربالية ولذلك يتضح أن الغشاء البلازمى لأنابيب الغربالية يماثل الغشاء البلازمى للخلايا الأخرى تماما. ولكن عند نضج النبات وكبر خلايا الأنابيب الغربالية فى السن فأنه يتكون ترسيب من مادة كربوإيدراتية معقدة تسمى بالكالوس callose تسبب سد الثقوب الغربالية جزئيا أو كلية ويحدث ذلك فقط عند كبر وشيخوخة خلايا الأنابيب الغربالية وعندما تفقد فاعليتها وكفاءتها فى التوصيل.

سرعة النقل فى اللحاء Rate and velocity of transport in phloem :

يمكن دراسة ذلك بكفاءة عالية وذلك بتعريض الأوراق لثانى أوكسيد كربون مشع ثم أستقبال المركبات المشعة بعد مسافة معينة من الساق ويتم رصد الزمن اللازم لذلك. وجد أن كمية النقل للغذاء المجهز تتراوح بين ٠,٥ إلى ٥ جرام مادة جافة لكل سم لكل ساعة. يوجد فرق بين كمية النقل rate of transport وهى عدد الجزيئات أو وزن جاف يمر عبر نقطة معينة وهى

السابق ذكرها أى كمية النقل لمسافة معينة فى زمن معين. أما سرعة النقل velocity of transport فهى عبارة عن درجة حركة الجزيئات وهى تتراوح بين ١٠ إلى ١٠٠ سم لكل ساعة أى أبطأ خمسة مرات من سرعة النقل فى الخشب. وفى بعض القرعيات مثل البطيخ يوجد سرعة أنتقال كبيرة أو هائلة من الأوراق إلى الثمار وقد وجدت أنها قد تصل ٣ متر لكل ساعة وقد أجريت تجارب بأستعمال نظائر مشعة فيها عنصر الكربون مشع ويرمز له ك١١ وهو فى هذه الحالة مشع ولكنه قصير العمر أى يفقد أشعاعه بعد مدة قصيرة وبذلك يقى النبات والبيئة مضار التلوث وذلك بالمقارنة بالكربون ١٤ أى ك ١٤ طويل العمر. وقد وجد أن سرعة النقل فى هذه التجارب هى ٢٥٠ سم لكل ساعة.

الأنتقال أو الأنسياب فى أتجاهين Bidirectional flow :

تم دراسة الأنسياب فى أتجاهين بأستعمال عناصر مشعة فيها كربون مشع ومن نوع ك ١٤ وذلك بتعريض الأوراق لثانى أوكسيد كربون مشع وأيضا تغذية الجذور بفوسفات مشع أى فو ٣٢. وجد أن الفوسفات أنتقل إلى أعلى والكربون أنتقل إلى أسفل أى أنسياب المركبات يكون فى أتجاهين وبالطبع يكون الفوسفات فى الخشب والكربون فى اللحاء.

وجد أن الكربون المشع يتحرك بسرعة ٢٠٠ إلى ٥٠٠ سم لكل ساعة بينما البوتاسيوم المشع يتحرك بسرعة ٣٠ – ٦٠ سم لكل ساعة وذلك فى نسيج اللحاء أى أن سرعة أنتقال المركبات فى اللحاء تختلف فيما بينها.

غير معروف حتى الآن بالتفصيل هلى يمكن أن تنساب المركبات فى أتجاهين فى نسيج اللحاء أم لا. حيث أن جميع التجارب التى أجريت فى هذا الصدد غير حاسمة ولا يمكن تفسير نتائجها بدقة. ولكن من الثابت أن المركبات تنتقل بسرعات مختلفة فى اللحاء وذلك تبعا لنوع المركب. ولكن من الواضح أيضا أن بعض المركبات يمكن أن تنساب فى أتجاهين.

العوامل المؤثرة على إنتقال الغذاء المجهز فى اللحاء :

توجد عوامل بيئية كثيرة تؤثر على أنتقال الغذاء المجهز فى اللحاء وأهمها ما يأتى:

١ – **الضوء** : تزداد سرعة الأنتقال فى وجود الضوء وليس للضوء تأثير مباشر على عملية الأنتقال بل هو تأثير غير مباشر حيث أن الضوء لازم لعملية البناء الضوئى وناتج هذه العملية تكوين

السكريات وغيرها من الغذاء المجهز ولذلك تزداد كمية وسرعة النقل نتيجة لتكوين هذه المركبات بكفاءة عالية. تزداد سرعة النقل نتيجة لزيادة تركيز السكريات والمركبات الأخرى فى لحاء الأوراق وينتج عن ذلك زيادة سرعة خروج هذه المركبات من لحاء الورقة إلى الأجزاء الأخرى من النبات ولذلك تزداد سرعة النقل نتيجة لعملية البناء الضوئى وليست نتيجة لتأثير مباشر من الضوء على العملية.

٢- **درجة الحرارة** : تؤثر درجة الحرارة على سرعة النقل وقد وجد أن درجة الحرارة المنخفضة تقلل من سرعة النقل. عند تبريد أعناق الأوراق بدرجة كبيرة وذلك بواسطة غطاء بارد cold jackets فأن سرعة النقل تقل بدرجة كبيرة جدا ومن ذلك يتضح التأثير المباشر لدرجة الحرارة على نقل الغذاء المجهز.

٣- **التحول الغذائى** metabolic factors : وجد أن بعض المركبات تثبط من عملية النقل مثل السيانيد والزرنخيت والفلوريد وخلات اليود و dinitrophenols فأنها تثبط أيضا عملية التنفس وتقلل من تخليق ATP . ومن الثابت أن عملية النقل فى اللحاء تحتاج إلى طاقة وغير معروف بالضبط هل تحتاج الطاقة لعملية النقل أو عملية التحميل loading أو كلاهما.

٤- **الهورمونات** : يعتقد أن السيتوكينينات لها دور فى الحد من أنتقال الغذاء المجهز من الأوراق إلى بقية أجزاء النبات وخاصة فى حالة الأوراق الكبيرة السن أى الأوراق فى دور الشيخوخة.

٥- **نقص البورون** : يسبب نقص البورون نقص فى سرعة أنتقال المركبات وغير معروف تفسير ذلك.

آلية إنتقال الغذاء المجهز فى اللحاء :

يحدث إنتقال الغذاء المجهز فى اللحاء ومن الثابت أن عملية الأنتقال تحتاج إلى طاقة فى صورة ATP. حيث توجد أدلة كثيرة على ذلك منها أن مثبطات التنفس تسبب تثبيط أنتقال الغذاء المجهز كما سبق ذكره. ولذلك فأن الأنتقال يحتاج إلى طاقة يستمدها من التنفس. ولكن يمكن فصل عملية الأنتقال إلى ثلاثة خطوات وهى أولا التحميل loading ثم ثانيا الأنسياب flow ثم ثالثا التفريغ unloading . ومن الثابت أن عملية الأنسياب هى عملية طبيعية بحتة process ولذلك لا تحتاج إلى طاقة عادة. ولذلك فأن الطاقة تكون لازمة لعملية التحميل

وقد تحتاج عملية التفريغ إلى جزء من الطاقة. يعرف التحميل بأنه عبارة عن أخذ الغذاء المجهز من خلايا بارنشيمية اللحاء والخلايا المرافقة والخلايا الناقلة إلى الأنابيب الغربالية. وبمعنى آخر أن الأنابيب الغربالية يتم تحميلها بالغذاء المجهز والموجود فى الخلايا السابق ذكرها وذلك يحتاج إلى طاقة وهذه الطاقة تكون ناتجة من التنفس فى صورة ATP .

تتميز عملية التحميل بأنها على قدر كبير من الأختيارية selectivity أى أنها تختار تحميل مركبات أو جزيئات دون أخرى ومثال ذلك أنها لا تحمل حامض الماليك أو الستريك ولكنها تحمل أحماض أمينية مثل السيرين والألانين والثيريونين ولا تحمل أحماض أمينية أخرى مثل حامض الأسبارتيك يوجد أيضا أختيارية فى تحميل الأيونات الغير عضوية حيث يتم تحميل الكاتيونات الأحادية مثل الصوديوم والبوتاسيوم ولكن بعض الكاتيونات الثنائية مثل الكالسيوم غير قابلة للتحميل. ومما هو جدير بالذكر أنه بالرغم من وجود أختيارية فى التحميل فأن العكس صحيح فى حالة الأنسياب فأن جميع المركبات الموجودة بالأنابيب الغربالية محملة أو غير محملة تنساب فى الأنابيب الغربالية. وصفة الأختيارية التى يتميز بها التحميل واضحة بدرجة كبيرة فى السكريات. حيث أنه يحدث تحميل فقط فى السكريات غير المختزلة والعكس صحيح فى السكريات المختزلة. وأكثر السكريات أنسيابا فى النباتات المختلفة وأكثر السكريات شيوعا فى النباتات هو السكروز مع وجود بعض الشواذ لهذه القاعدة.

أما عن كيفية وصول الغذاء المجهز إلى الأنابيب الغربالية من الخلايا المجاورة فهل هو عن طريق خيوط البلازموديزماتا أى أنتقال سيتوبلازمى symplast أو أنتقال جدارى apoplast يتضح من التجارب والبحوث أنه يمكن أن تصل بعض المركبات عن طريق الأنتقال السيتوبلازمى وبعض المركبات الأخرى عن طريق الأنتقال الجدارى أى أنه يمكن أن تصل المركبات المختلفة بأحد الطريقتين أو كليهما. ففى حالة نبات البسلة، أمكن أثبات أن الغذاء المجهز ينتقل من الخلايا الناقلة المجاورة للأنابيب الغربالية إلى الأنابيب الغربالية عن طريق خيوط البلازموديزماتا أى أنتقال سيتوبلازمى. ولكن من المآخذ على ذلك أنه فى حالات أخرى وفى نباتات أخرى قد لا توجد خيوط بلازموديزماتا تصل بين الأنابيب الغربالية والخلايا المجاورة. ونفس القاعدة فى حالة نبات crabgrass حيث وجد أن غلاف الحزمة وهو يتكون من طبقة من خلايا كلورنشيمية تحيط بالحزمة الوعائية وذلك فى عروق الأوراق. كما وجد أن خيوط البلازموديزماتا تصل بين هذه الخلايا الكلورنشيمية، والتى تقوم بعملية البناء الضوئى بكفاءة عالية، وبين خلايا الحزم الوعائية. ومن هذه الحالة يتضح أيضا أن أنتقال الغذاء المجهز من خلايا غلاف الحزمة إلى الأنسجة الوعائية

يكون عن طريق خيوط البلازموديزماتا أى أنتقال سيتوبلازمى. والعكس صحيح فى حالة غلاف الحزمة فى نبات الذرة الشامية فقد أتضح أن أنتقال السكريات خلال الجدار وخلال المسافات البينية بين خلايا غلاف الحزمة والأنابيب الغربالية والأنسجة الوعائية وقد وجد أن السكر الرئيسى الذى ينتقل بهذه الطريقة أى أنتقال جدارى هو السكروز. وتعتبر هذه الحالة أى أنتقال السكريات خلال جدران الخلايا والمسافات البينية حالة معروفة فمن المعروف أنه يمكن أن تنتقل السكريات من خلايا بارنشيمية اللحاء إلى الأنابيب الغربالية أنتقال جدارى. وفى حالة التحميل فأن الأختيارية موجودة فى كلا من الحالتين وهما الأنتقال السيتوبلازمى والأنتقال الجدارى.

وجد أيضا أثناء التحميل يمكن أن يحدث تحليل للسكريات وقد لا يحدث وذلك تبعا لنوع السكر. حيث وجد أثناء عملية التحميل يتم تحليل السكروز إلى جلوكوز وفركتوز وبعد دخول هذين المركبين الأنابيب الغربالية يحدث أعادة تكوين لجزيئ السكروز وتحدث هذه الحالة فى قصب السكر. والعكس صحيح فى حالة بنجر السكر حيث يتم التحميل وهو فى صورة سكروز دون تحليل. أثناء التفريغ قد يحدث تحليل للسكروز وقد لا يحدث تبعا للنبات.

النظريات المفسرة لآلية الأنتقال Transport hypotheses :

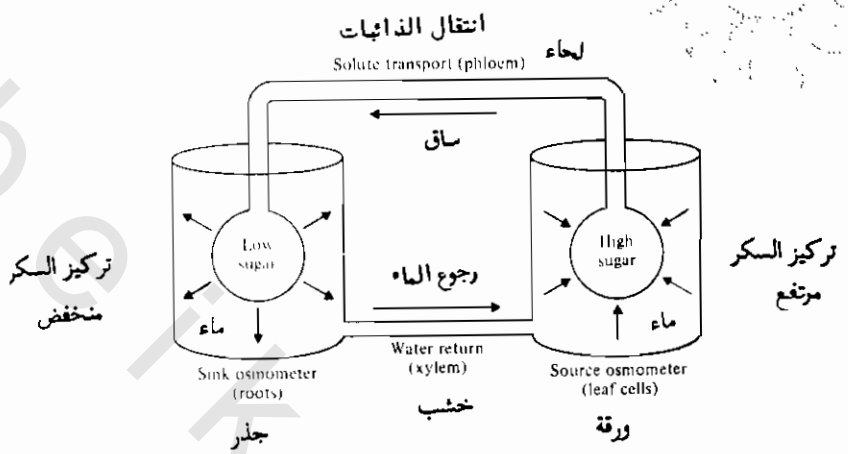
توجد نظريات عديدة لتفسير آلية الأنتقال فى اللحاء للغذاء المجهز وأهمها نظرية الإنسياب الكتلى mass - flow concept وفيما يلى وصف لبعض هذه النظريات :

١- نظرية الأنسياب الكتلى Mass flow hypothesis :

وضع هارتج Hartig عام ١٨٦٠ تفسير لظهور بعض الأفرازات exudation على الأنسجة أو على سطح النبات وقد أوضح أن هذه الأفرازات تكون تحت ضغط pressure exudation وأن ذلك يحدث نتيجة للإنسياب الكتلى أو الأنسياب تحت ضغط mass or pressure flow .

تم شرح وتعميم لهذه النظرية بواسطة مينش Munch عام ١٩٣٠ لتشمل النقل للغذاء فى جميع الخلايا ثم أختصرت لتصبح صالحة لنقل الغذاء المجهز فى خلايا اللحاء فقط دون النقل فى خلايا أخرى.

يمكن أجراء تجربة رئيسية توضح نظرية الإنسياب الكتلى وتتلخص هذه التجربة فيما يأتى (شكل ٧٤):



(شكل ٧٤) : نظرية الإنسياب الكتلى لمنش داخل اللحاء

تم توصيل أسمومترين بأنبوبة شعرية ويعتبر الأسمومتر الأيسر هو المصدر أو المنبع (الأوراق مثلاً) والأسمومتر الأيمن هو المصب (الجذور مثلاً) وكلاهما تم غمره فى محلول مائى مخفف. الأسمومتر الأيسر به تركيز عال من السكر نتيجة لعملية البناء الضوئى والأيمن به تركيز مخفف من السكر نتيجة للإستهلاك

وضع أثنين أسمومتر osmometers كل واحد منهم على حدة فى كأس به محلول مخفف يتصل الكأسين من قاعدتهما بأنبوبة توصيل ويتصل الأسمومترين من قمتيهما بأنبوبة شعرية. وفى أحد الأسمومترين محلول سكر مركز ويسمى هذا الأسمومتر بأسم المصدر sink حيث يمثل أنسجة النبات التى يحدث فيها بناء ضوئى مثل الأوراق والتى تحتوى تركيز عال من السكر. وفى الأسمومتر الآخر محلول سكر مخفف يسمى المصب وحيث يمثل أنسجة النبات التى تستهلك السكر مثل الجذور. نتيجة لذلك ينساب الماء من الكأس إلى الأسمومتر عال التركيز أى المصدر ونتيجة لذلك يتولد أو ينشأ ضغط هيدروستاتيكى hydrostatic pressure. تسبب زيادة الضغط

الهيدروستاتيكى إنتقال المحلول من أسمومتر المصدر إلى أسمومتر المصب عبر الأنبوبة الشعرية. ينتقل الماء من كأس المصب إلى كأس المصدر عبر أنبوبة الأتصال بينهما وهكذا تستمر هذه العملية والأنتقال خاصة عند أستهلاك السكر فى المصب. تبعا لهذه النظرية تعتبر عملية إنتقال الغذاء المجهز عملية طبيعية بحتة. يمكن التعبير عن إنسياب المحلول تبعا للمعادلة الآتية:

$$F = \frac{k\, r^4 \ (P_1 - P_2)}{\eta \cdot \ell}$$

حيث أن :

F = سرعة الأنسياب (جم مادة جافة لكل سم٢ لكل ثانية).

k = معامل التوصيل (جرام بواز g - poise لكل سم −٥ لكل بار لكل ثانية).

r = نصف قطر الموصل بالسم (الموصل أى الأنبوبة الشعرية).

P_1 = ضغط الماء hydrostatic pressure فى المصدر بالبار.

P_2 = ضغط الماء فى المصب بالبار.

ℓ = طول الموصل أى الأنبوبة الشعرية بالسم .

η = لزوجة سائل اللحاء أى عصارة اللحاء بوحدات البواز.

الأنسياب الكتلى للعصارة فى الأنابيب الغربالية تبعاً للمعادلة السابقة هى نتيجة مباشرة للفرق بين الضغطين بين المصدر والمصب أى ΔP يتناسب الأنسياب طردى مع نصف قطر الأنبوبة الشعرية للأس ٤ ويتناسب عكسى مع طول الأنبوبة الشعرية ولزوجة السائل. يمكن دمج التعبيرات أو القيم السابقة فى قيمة أو تعبير للمقاومة resistance term ويعبر عنها بالرمزR ولذلك فأن

$$R = \frac{\eta \cdot \ell}{k \cdot r^4}$$

ولذلك فأن الأنسياب عبر الأنبوبة الشعرية يمكن التعبير عنه بالمعادلة الآتية :

$$F = \frac{\Delta P}{R}$$

يوجد أختلافات كثيرة عند تطبيق هذا القانون على اللحاء حيث توجد مقاومة للأنسياب فى نسيج اللحاء ولا توجد هذه المقاومة فى الأنبوبة الشعرية الخاصة بالجهاز منها أن خلايا الأنابيب الغربالية ممتلئة بالبروتين P فقد تقاوم الأنسياب وأيضا وجود الخيوط أو الشرائط العابرة للخلايا

تتكون من بروتين P .كما أن ثقوب الصفيحة الغربالية ضيقة بالنسبة لأتساع الأنبوبة ولذلك فأنها تمثل أختناق كأختناق عنق الزجاجة. ولذلك فأن العوامل السابق ذكرها وغيرها من العوامل تسبب مقاومة كبيرة نسبيا لأنسياب الغذاء المجهز فى خلايا اللحاء. تبعا لذلك لابد من وجود فرق كبير فى الضغط بين المصدر والمصب ليقاوم هذه المقاومة الكبيرة. معنى ذلك أن أنسياب العصارة الناضجة فى الأنابيب الغربالية يكون خلال الجزء الداخلى من الأنابيب الغربالية وليس خلال الجدار ويقابل هذه الأنسياب مقاومة كبيرة نسبيا من محتويات الأنابيب الغربالية.

توجد على هذه النظرية مآخذ كثيرة ومنها ما يأتى :

١- أن الأنابيب الغربالية فى الغالبية العظمى من النباتات تكون متصلة ببعضها أتصال مباشر بواسطة ثقوب الصفيحة الغربالية ولكن فى نباتات العائلة dioscoraceae توجد خلايا بارنشيمية تفصل خلايا الأنبوبة الغربالية عن بعضها ومع ذلك يحدث نقل للغذاء المجهز بسهولة.

٢- فى بعض الحالات قد يكون تركيز الغذاء المجهز أو السكروز فى الأوراق أقل من السيقان أو حتى الجذور ومع ذلك يحدث الأنتقال.

٣- إنتقال مكونات الغذاء المجهز فى داخل اللحاء يكون بسرعات مختلفة وذلك كما سبق ذكره فى حالة الإنتقال حيث أن السكروز يتحرك بسرعة أكبر من كاتيون البوتاسيوم. وفى تجارب أخرى على السكريات المختلفة وبأستعمال الكربون المشع وجد أن سرعة أنتقال السكريات داخل الأنابيب الغربالية مختلفة فأن السكروز يكون الأسرع فى الأنتقال بالمقارنة بالجلوكوز والفركتوز. وتبعا لصحة نظرية الأنسياب الكتلى لابد أن تكون سرعة الأنتقال واحدة للسكريات وأيضا واحدة للسكروز وكاتيون البوتاسيوم.

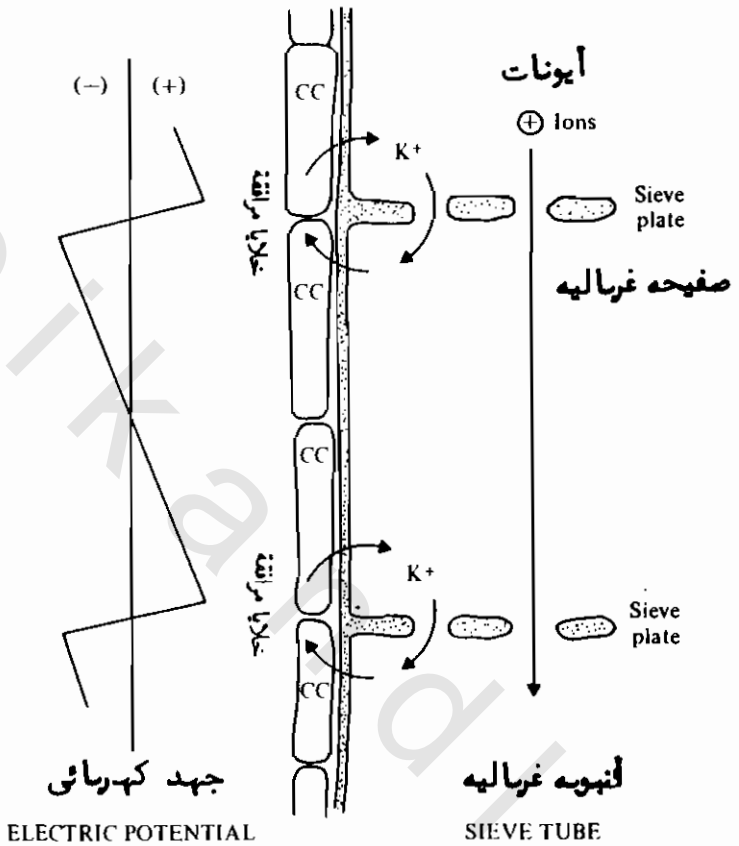
٢- نظرية الأسموزية الكهربائية Electroosmosis :

حيث أن دفع أو مرور المواد أو الغذاء المجهز عبر الثقوب الغربالية يحتاج إلى قوة دفع لهذه المواد عبر هذه الثقوب فقد أقترح Spanner عام ١٩٥٨ نظرية الأسموزية الكهربائية وفحواها أن المواد تنساب خلال وداخل الأنابيب الغربالية نتيجة للأنسياب الكتلى أما منطقة الثقوب الغربالية وهى منطقة المقاومة الكبيرة لأنتقال المواد والغذاء المجهز فيكون عن طريق الأسموزية الكهربائية. وتفسير الأسموزية الكهربائية فى أبسط صورها هو أنه عند مرور الأيونات عبر غشاء نتيجة لفرق الجهد الكهربائى أى منحدر الجهد الكهربائى electric gradient فأنها تسحب معها ماء ومواد أخرى فى تيار الماء المندفع. ومن المعروف أن الثقوب الغربالية فى الصفيحة الغربالية تكون سالبة

الشحنة وينجذب إليها شحنات موجبة. ولذلك توجد كاتيونات ذائبة متحركة عنه فى حالة الأنيونات. عند وجود فرق فى الجهد الكهربائى خلال الصفيحة الغربالية فأن الكايتونات المتحركة mobile cations تتجه ناحية الكاثود والأنيونات المتحركة ناحية الأنود وكلاهما يسحب الماء معهما وفى تيار الماء المسحوب توجد المواد مسحوبة أيضا مع تيار الماء. وحيث أنه توجد كاتيونات مسحوبة بكمية أكبر من الأنيونات المسحوبة فأن أتجاة تيار الماء يكون ناحية الكاثود. علاوة على ذلك فأن جزئيات الماء ذات القطبين تهاجر تبعا لمنحدر الجهد الكهربائى حاملة المواد والذائبات فى تيار الماء المهاجر.

يوجد شكل يوضح الأسموزية الكهربائية (شكل٧٥) وحيث يتوسط العملية كاتيون البوتاسيوم أى أن هذا الكاتيون له دور هام فى هذه الحالة وذلك فى خلايا اللحاء. حيث أنه يوجد منحدر للجهد الكهربائى ثابت فى تيار أنسياب العصارة الناضجة أعلى خلية الأنبوبة الغربالية أى أعلى أنسياب المحلول والمواد الموجودة به وذلك بواسطة مضخة البوتاسيوم المتصلة بالخلايا المرافقة. يوجد البوتاسيوم دائما بتركيز مرتفع دائما فى أعلى خلية الأنبوبة الغربالية تتحرك أعلى الصفيحة الغربالية فى تيار أنسياب العصارة الناضجة وبتركيز منخفض فى أسفل الصفيحة الغربالية تتحرك الكاتيونات مع الماء إلى أسفل فى الأنابيب الغربالية ناحية الكاثود تبعا لمنحدر الجهد الكهربائى حاملة معها الغذاء المجهز فى تيار الماء والكاتيونات. ولذلك فأن الأنسياب الكتلى يدفع الغذاء المجهز خلال الأنابيب الغربالية وأما عن أختراق وعبور ثقوب الصفيحة الغربالية يكون بمساعدة الأسموزية الكهربائية ومضخة البوتاسيوم potassium pump.

ولو أن نظرية الأسموزية الكهربائية يمكن أن تعتبر صحيحة خاصة وأن نقص البوتاسيوم فى النبات يسبب نقص فى سرعة أنتقال الغذاء المجهز ولكن يوجد عليها أيضا مآخذ عديدة وأهمها: أولا: ميل البوتاسيوم للأنتقال داخل محتويات اللحاء. ثانيا: يوجد شك فى أمكانية أو درجة توليد جهد كهربائى كاف خلال أو عبر الصفيحة الغربالية ليسرع من عملية الأنتقال. وفى حالة أستعمال طحالب وحيدة الخلية فى التجارب أمكن أثبات أنه يمكن توليد ضغط عبر الصفيحة الغربالية ويختلف على جانبى الصفيحة الغربالية بمقدار ألف بار لكل فولت ونتيجة لذلك لا يمكن أن يحدث رشح عكسى للماء أى رشح للماء للخلف. وقد قدرت المقاومة للأسموزية الكهربائية خلال الثقوب فى الصفيحة الغربالية بمقدار أكبر من ١٠ منها بالنسبة للمقاومة فى الأتجاة العكسى أى أن المقاومة كبيرة جدا. ولذلك فوجود جهد كهربائى عبر الصفيحة الغربالية مقداره ٠,١ فولت قادر على توليد ضغط مختلف على جانبى الصفيحة الغربالية مقداره واحد ملليبار وهذا الضغط غير كاف للنقل عبر ثقوب الصفيحة الغربالية.



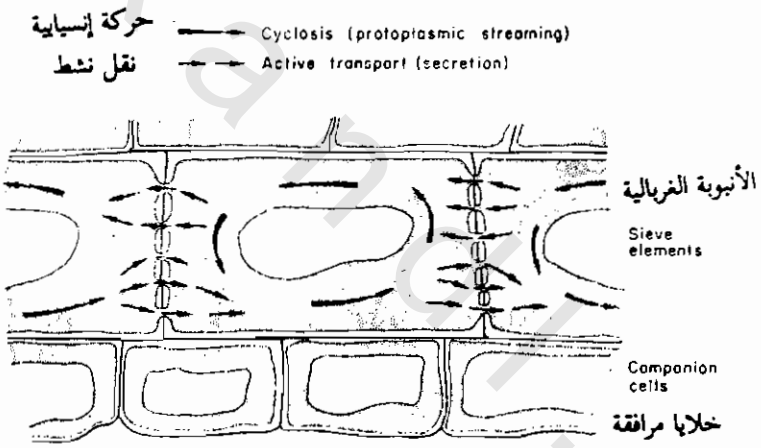
(شكل ٧٥) : الأسموزية الكهربائية

يتم ضخ البوتاسيوم إلى أعلى فى الأنبوبة الغربالية بواسطة مضخة البوتاسيوم المرتبطة بالخلية المرافقة. توزيع أيون البوتاسيوم خلال الحاجز الصفيحى الغربالى يحافظ على تدرج فى الجهد الكهربائى خلال الحاجز أى الصفيحة الغربالية. يحمل الماء المشحون بشحنة موجبة بسيطة أى ضعيفة والذى يتحرك خلال تدريج فى الجهد الكهربائى حاملاً معه الذائبات.

٣- نظرية الحركة الأنسيابية للسيتوبلازم Cytoplasmic streaming :

أول من لاحظ الحركة الأنسيابية للبروتوبلازم فى الخلية هو De Vries عام ١٨٨٥ حيث وجد أن السيتوبلازم يتحرك بداخل الخلية فى أتجاهات مختلفة وفسر أهمية هذه الحركة بأنها تساعد على توزيع الغذاء داخل الخلية. وبعد ذلك أوضح Curtis ومساعدوه أن الحركة الأنسيابية يمكن أن تحدث بين خلية وأخرى فى خلايا الأنابيب الغربالية للحاء حيث توجد شرائط أو خيوط سيتوبلازمية تصل خلية بأخرى ويمكن أن يحدث أنتقال للسيتوبلازم من خلية إلى أخرى عبر هذه الخيوط السيتوبلازمية (شكل ٧٦).

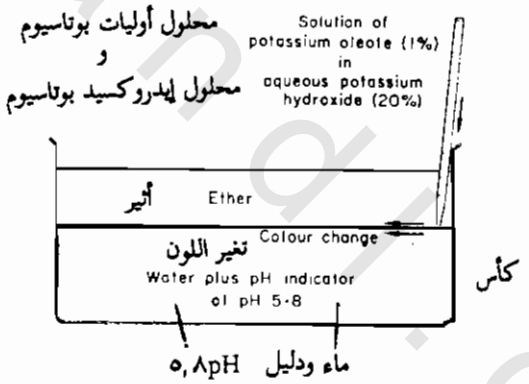
ومن أهم المآخذ على هذه النظرية أن الحركة الأنسيابية للسيتوبلازم تقل بدرجة كبيرة أو تتوقف تماما عند نضج الأنابيب الغربالية ولذلك لا تصلح هذه النظرية لتفسير أنتقال الغذاء فى اللحاء.



(شكل ٧٦) : الحركة الإنسيابية للسيتوبلازم
توضح الأسهم الكبيرة الحركة الإنسيابية للسيتوبلازم والأسهم الصغيرة توضح النقل النشط خلال ثقوب الصفيحة الغربالية.

٤- نظرية السوائل الغير قابلة للمزج Immiscible liquids :

وضع هذه النظرية فان دن هونيرت Van den Honert عام ١٩٣٢ وملخص هذه النظرية أن الجزيئات تتحرك على السطح الفاصل بين سائلين غير قابلين للمزج بسرعة كبيرة جدا تفوق سرعة الأنتشار العلوى للجزيئات بل قد تصل هذه السرعة فى بعض الحالات ٦٨ ألف ضعف سرعة الأنتشار العادية. وفى هذه التجربة توضع طبقة من الماء فى أناء زجاجى يعلوها طبقة من الأثير ولا يحدث أمتزاج بين هذين السائلين ويتكون سطح فاصل، يوضع بواسطة ماصة على السطح الفاصل بين الماء والأثير خليط من محلول أوليات البوتاسيوم potassium oleate بكمية قليلة مع أيدروكسيد بوتاسيوم بكمية كبيرة. يتحرك هذا المحلول بسرعة كبيرة على السطح الفاصل وحيث أن المحلول قلوى ينتج تفاعل قلوى له لون alkaline colour reaction أثناء حركة المحلول على السطح الفاصل. يستعمل اللون كدليل وكشاف لسرعة حركة المحلول بين سطح السائلين (شكل ٧٧).



(شكل ٧٧) : نظرية السوائل الغير قابلة للمزج

إثبات أن السطح الفاصل بين السوائل الغير قابلة للمزج يمكن أن يساعد فى حركة العصارة أو المركبات

يمكن تطبيق هذه النظرية على السطح الفاصل بين السيتوبلازم والفجوة أو شبه الفجوة العصارية. حيث يمكن أن يكون السطح الفاصل مكان لأنتشار الجزيئات.

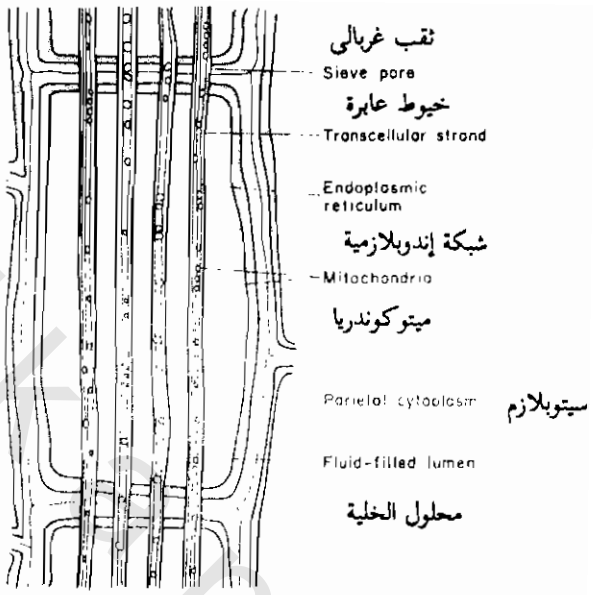
ولكن من المآخذ على هذه النظرية أن مساحة السطح الفاصل بين السيتوبلازم والفجوة أو شبه الفجوة العصارية صغيرة بالنسبة لكميات الغذاء المجهز المنتقلة فى السيتوبلازم. حيث أنه النسبة بين المساحة وكمية الغذاء صغيرة جدا حيث لا تكفى هذه المساحة لأنتقال هذه الكمية الهائلة من الغذاء فى خلية الأنبوبة الغربالية.

٥- نظرية أنقباض الشرائط العابرة للخلايا Contractile transcellular strands :

تفترض هذه النظرية أن البروتين المكون للشرائط أو الخيوط العابرة لخلايا الأنابيب الغربالية transcellular strands والتى تتكون من بروتين P. أن بروتين P قابل للأنقباض ثم الأنفراج أو الأرتخاء وهذه العملية المتتالية من أنقباض أو أرتخاء تسبب أو تساعد نقل الغذاء المجهز فى داخل الأنابيب الغربالية (شكل ٧٨).

ولكن من المآخذ على هذه النظرية أنه لا يوجد حتى الآن دليل على أنقباض بروتين P.

تعليق على النظريات السابقة : تعتبر أكثر النظريات قبولا فى هذا الصدد حتى الآن هى نظرية الأنتقال الكتلى وقد يكون للنظريات الأخرى دور جزئى صغير أو كبير فى نقل الغذاء المجهز.



(شكل ٧٨) : الشرائط العابرة خلال الأنابيب الغربالية

obeikandl.com

الباب الثالث عشر
النفـــــاذية

Permeability

تعرف النفاذية أنها كمية أو عدد الجزيئات التى تنفذ من جانب إلى آخر خلال وحدة سطح الغشاء أو الجدار (١مم٢ أو ١سم٢) فى وحدة الزمن دقيقة أو ثانية أو ساعة تحت ظروف ثابتة من الضغط ودرجة الحرارة.

من المعروف أن خلايا النبات عامة لها جدار خلوى سيليلوزى وهو يسمح بنفاذية الماء والذائبات تماما أو بدرجة كبيرة جدا ولذلك يقتصر دوره على تكوين هيكل الخلية والمحافظة على البروتوبلازم فقط ولذلك فإن الجدار الخلوى منفذ تماما permeable للماء والذائبات.

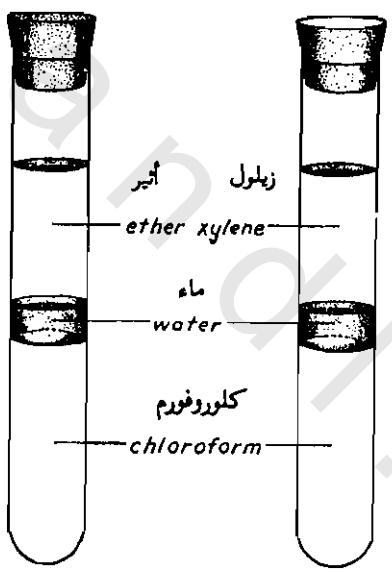
أما الأغشية الموجودة فى خلية النبات وأهمها غشاء البلازماليما (الأكتوبلاست) plasmalemma والغشاء المحيط بالفجوة العصارية التونوبلاست tonoplast وغيرها من الأغشية المحيطة بالميتوكوندريا أو البلاستيدات الخضراء. فقد وجد أن الذى يتحكم فى نفاذية الماء والذائبات من وإلى الخلية هذه الأغشية ولذلك إتجه إهتمام الباحثين نحو دراسة نفاذية هذه الأغشية البلازمية بالتفصيل.

تعتبر النفاذية أحد خواص الغشاء ولذلك تختلف النفاذية بإختلاف الغشاء ولذلك توجد أغشية صناعية كثيرة منها المطاط وورق البارشمنت parchment paper والكولوديون collodion والجيلاتين وحديدوسيانور النحاس وتوجد أغشية طبيعية وهى الموجودة فى خلايا النبات مثل البلازماليما والتونوبلاست.

يمكن تصنيف الأغشية بطريقة أخرى غير طبيعية أو صناعية إلى أغشية عديمة النفاذية تماما impermeable لجميع المركبات أو المواد مثل غشاء من الفلين وأغشية شبه منفذه semi permeable، وهى أغشية تنفذ الماء ولا تنفذ الذائبات أو تنفذ الماء والذائبات صغيرة الحجم دون الكبيرة الحجم وذلك تبعا لسعة ثقوب الغشاء. ولذلك يفضل الآن أستخدام التسمية أغشية مفرقة النفاذية أى أغشية أنتخابية النفاذية differentially permeable وليست شبه منفذة أو إختيارية النفاذية.

تصنف آلية النفاذية فى الأغشية أنتخابية النفاذية إلى نوعين وهما النوع الأول النفاذية الناشئة

عن سعة ثقوب الغشاء وهكذا يمكن تشبيه الغشاء فى هذه الحالة بغربال أو منخل كلما صغر حجم ثقوبه يمرر جزيئات صغيرة والعكس صحيح فى حالة كبر سعة ثقوبه ولذلك فيفضل المؤلف بتسميتها بالنفاذية الغربالية sieving permeability ومثال ذلك أغشية الكلوديون collodion وورق البارشمنت parchment paper وحديدوسيانور النحاس والسلوفان. ومثال ذلك فى حالة الكلوديون مثلا يمكن عمل أغشية ذات درجات مختلفة فى سعة ثقوبها وبالتالى يمكن الحصول على درجات مختلفة من النفاذية أى لكل غشاء درجة نفاذية معينة. والنوع الثانى تكون النفاذية ناشئة عن قابلية المركب للذوبان فى الغشاء فقد تكون قابلية الذوبان معدومة أو متوسطة أو كبيرة وهكذا تتأثر النفاذية ويفضل المؤلف تسمية هذا النوع بالنفاذية الذوبانية solublility and per meability ومثال ذلك أن غاز ثانى أوكسيد الكربون أكثر ذوبان فى غشاء المطاط عن الأوكسجين والنيتروجين ولذلك فإن غشاء المطاط أكثر نفاذية لغاز ثانى أوكسيد الكربون عن الأوكسجين والنيتروجين. ومثال آخر لذلك التجربة الآتية (شكل ٧٩).



(شكل ٧٩) : النفاذية الذوبانية

فتوضع فى أنبوبة اختبار طبقة رقيقة من الماء فوق طبقة من الكلورفورم، ثم تملأ الأنبوبة إلى حافتها تقريباً بالأثير وتسد بغطاء. وبطريقة مماثلة تحضر أنبوبة ثانية، ولكن يستعمل الزيلين بدلا من الأثير. وبعدة عدة أيام يلاحظ ارتفاع طبقة الماء فى الأنبوبة الأولى، وانخفاضها فى الثانية، إلا أن المسافة التى تتحركها هذه الطبقة فى ارتفاعها تكون أكبر من المسافة التى تتحركها فى انخفاضها. ففى الأنبوبة الأولى ينتشر الأثير أسموزيا عبر الغشاء المائى بمعدل أسرع من انتشار الكلورفورم، وعلى ذلك يزداد حجم السائل أسفل الغشاء، وبالتالى ترتفع طبقة الماء. أما فى الأنبوبة الثانية فإن الكلوروفورم ينتشر أسموزيا عبر الغشاء المائى بمعدل أسرع من انتشار الزيلين، وعلى ذلك تنخفض طبقة الماء فى الأنبوبة . وفى وحدة زمنية معينة تقل كثيراً كمية الكلوروفورم التى تنتشر أسموزيا عبر طبقة الماء فى الأنبوبة الثانية عن كمية الأثير فى الأنبوبة الأولى. فمن هذه المركبات الثلاثة، يعتبر الأثير أكثرها ذوبانا فى الماء، ويليه الكلوروفورم، ثم الزيلين وهو أقلها ذوباناً. وواضح أن نفاذية هذه المركبات الثلاثة فى الغشاء المائى ترتبط ارتباطاً وثيقاً بدرجة ذوبانها فى الماء.

النفاذية فى النبات

يمكن تصنيف النفاذية فى النبات تبعا لنوع العناصر أو المركبات المطلوب نفاذها إلى ما يأتى: –

١ – نفاذية الماء : ينتقل الماء بسهولة ويسر خلال الخلايا النباتية الحية سواء بالدخول أو بالخروج وذلك لصغر حجم جزيئاته وكبر طاقتها الحركية ولذلك تعتبر الأغشية البلازمية منفذة له تماما.

٢ – نفاذية الغازات : تنفذ الغازات خلال أغشية الخلايا الحية بسرعة فائقة، فيشاهد تصاعد الأكسجين نتيجة التمثيل الضوئى من خلايا نبات إلوديا، أو طحلب سبيروجيرا، بمجرد تعرضها للضوء، وكذلك تمتص الخلايا الخضراء غاز ك أ٢ بسرعة ، لا تعدو جزءاً من الثانية. كما تنفذ الغازت الأخرى، مثل أول أكسيد الكربون، والنوشادر، وغاز حمض السيانيك، والكلورودريك بسرعة كبيرة، خلال الأغشية البلازمية، فتسبب أضرارا بالغة للبروتوبلازم. ومن المعروف أن الغازات تنفذ إلى داخل الخلية وهى ذائبة فى الماء.

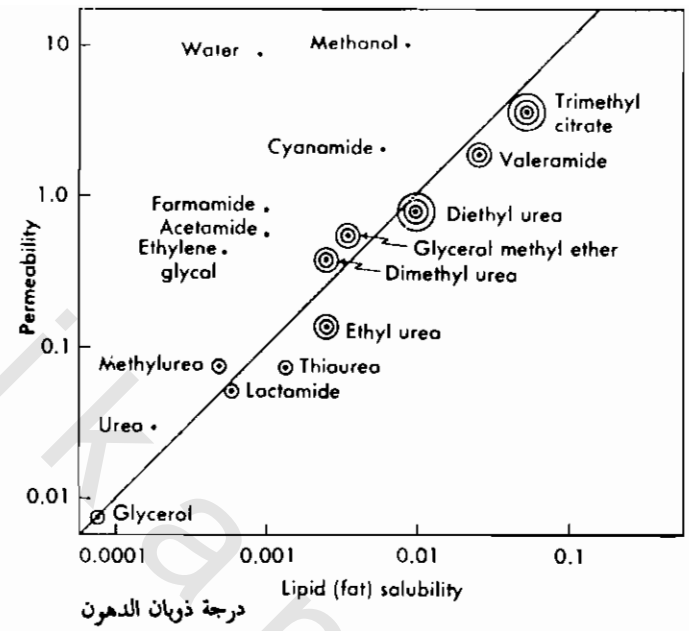
٣ – نفاذية الذائبات العضوية : توجد بالخلية ذائبات عضوية كثيرة ومنها ما هو كبير الحجم وفى حالة غروية مثل النشا والبروتين وهذه الجزيئات لا تنفذ خلال الأغشية البلازمية لخلية النبات

بهذه الصورة لكبر حجمها.

توجد ذائبات عضوية أخرى أصغر حجما وهذه الذائبات العضوية قد تكون متأينة أو غير متأينة. فى حالة الذائبات الغير متأينة توجد قواعد كثيرة للنفاذية ويمكن تلخيصها فى الشكل التالى (شكل ٨٠) والجدول التالى (جدول ١٢).

(جدول ١٢): العلاقة بين تركيب بعض الذائبات العضوية وسرعة نفاذيتها فى خلايا طحلب كارا

المادة	تركيبها الكيماوى	وزنها الجزيئى	نسبة ذوبان المادة فى زيت / ماء	الزمن اللازم لتراكم المادة بتركيز يساوى نصف تركيزها خارج الخلية
كحول ميثيل	ك يد ٣ . أ يد ن يد ٢	٣٢	٧٨×١٠^{-٤}	١,٣ دقيقة
إيثيل يوريا	ك : ١ ن يد . ك يد ٢ . ك يد٣	٨٨,٠٨	$٥,٥ \times ١٠^{-٤}$	٤٥ دقيقة
ميثيل يوريا	ن يد ٢ ك : ١ ن يد . ك يد٣	٧٤,٠٦	$٤,٤ \times ١٠^{-٤}$	١٩٠ دقيقة
يوريا	ن يد٢ ك : ١ ن يد٢	٦٠,٠٥	$١,٥ \times ١٠^{-٤}$	٣٢٠ دقيقة
جلسرين	ك يد٢ . أ يد ك يد . أ يد ك يد٢ . أ يد	٩٢	$٠,٧ \times ١٠^{-٤}$	١٧٠٠ دقيقة
إريثريتول	ك يد٢ أ يد . ك يد أ يد. ك يد أ يد . ك يد٢ أ يد	١٢٢	$٠,٣ \times ١٠^{-٤}$	٢٨٠٠٠ دقيقة
سكروز	ك١٢يد٢٢أ١١	٣٤٢	قليل جداً	٤٢٠٠٠ دقيقة



(شكل ٨٠) : النفاذية فى خلايا الكارا

نفاذية المركبات المختلفة خلال طحلب الكارا (عدد الدوائر تدل على حجم الجزيء كلما زادت زاد حجم الجزيء)

يمكن للجزيئات ذات الحجم الصغير أن تمر بسهولة جدا وهى التى يقل وزنها الجزيئى عن ٥٠ إلى ٦٠ دالتون مثل الماء وكحول الإيثيل وجليكول الإثيلين ويحدث ذلك بالنسبة للجزيئات غير المتأينة أما الجزيئات المتأينة فلا ينطبق عليها القاعدة لأنها يمكن أن تحاط بأغلفة من الماء فتكبر فى الحجم جداً ويصعب نفاذها أو تتوقف تماما. ولذلك فإن الأحماض الضعيفة والقواعد الضعيفة مثل حامض الكربونيك وحامض الخليك وإيدروكسيد الأمونيوم تنفذ بسهولة خلال الخلية عن الأحماض القوية مثل حامض الإيدروكلوريك والقلويات القوية مثل ص أ يد حيث أن درجة

تأين يد كل وص أ يد كبيرة قد تصل ٩٠ ٪ وبذلك تتكون أيونات وتحاط بأغلفة مائية وبذلك يكبر حجم الجزيئ وتصعب نفاذيتها وذلك بالمقارنة بالأحماض الضعيفة والقلويات الضعيفة ولذلك فإن الأخيرة أسرع فى النفاذية.

من المعروف أن الغشاء البلازمى يتكون من دهون مطمور بها بروتين ولذلك فإن نفاذية المركبات خلال الغشاء البلازمى البلازماليما تتوقف على درجة ذوبانها فى الدهون أو الزيوت وتعرف درجة الذوبان لأى مركب فى الدهن بمعامل الذوبان وكلما زاد معامل الذوبان كل ما كان نفاذية المركبات أسهل أى تكون درجة ذوبانها فى الدهون أكبر. ولذلك يؤخذ معامل الذوبان كدليل على درجة النفاذية.

يتضح أيضا من الشكل (شكل ٨٠) ومن الجدول (جدول ١٢) أنه يتوقف درجة نفاذية الأغشية البلازمية للذائبات العضوية على تراكيبها الكيماوى ولذلك فالمواد التى تحتوى على مجموعات غير قطبية، مثل الميثيل (ك يد ٣)، أو الإيثيل (ك يد٢ ك يد ٣) أو البنزين (ك٦ يد٦) تنفذ خلال الأغشية البلازمية بسرعة أكبر من سرعة نفاذ المواد التى تحتوى على مجموعات قطبية مثل الإيدروكسيل (أ يد) والكربوكسيل (ك أ أ يد) ، والأمينو (ن يد ٢)، والألدهيد (ك يد أ) ، وغيرها. ومن صفات المواد ذات المجموعات غير القطبية أنها تمتزج بالزيت أو الدهن بدرجة أكبر من امتزاجها أو ذوبانها بالماء، على عكس المواد ذات المجموعات القطبية . والقطبية polarity هى أن جزيئ المركب يكون له طرف موجب وطرف آخر سالب الشحنة وتميل المركبات القطبية إلى الذوبان فى الماء بدرجة كبيرة وتعمل المجاميع الأخيرة على تكوين روابط إيدروجينية تؤدى إلى جذب الماء حولها وبذلك يحدث لها تميؤ وتكبر فى الحجم قليلاً أو كثيراً.

يتبين من الجدول أيضاً أن كحول الميثيل يذوب فى الزيت بدرجة أكبر من ذوبان المواد الأخرى، وأن سرعة نفاذه إلى داخل خلايا الطحلب تفوق سرعة نفاذ باقى المواد الواردة بالجدول. وأن السكروز وهو أبطؤها نفاذا يكاد لا يذوب فى الزيت، وهو يحتوى على ٨ مجموعات قطبية (أ يد). كذلك يلاحظ أن خلايا كارا تسمح بنفادية إثيل اليوريا بسرعة أكبر من ميثيل اليوريا، ومن اليوريا بالرغم من أن حجم جزئ الأول أكبر من حجم الجزيئين الآخرين وذلك لأنه يحتوى على عدد أكبر من المجموعات غير القطبية، ولأن درجة ذوبانها فى الدهن أو الزيت أعلى منها فى المواد الأخرى. وتشير هذه الظاهرة إلى أن نفاذية أغشية الخلايا للذائبات العضوية ليس مجرد نفاذية غربالية فيزيائية، بمعنى أن النفاذية لا تتوقف على حجم الجزيئات بالنسبة إلى حجم ثقوب الغشاء، بل يتوقف على تركيب المادة النافذة وتكون فى هذه الحالة النفاذية الذوبانية.

توجد أحيانا علاقة بين حجم جزيئ المادة العضوية الذائبة، ونفاذية الغشاء لها. إذ يلاحظ ان إنفاذ الخلية للمواد العضوية يقل بزيادة حجم جزئ المادة عندما تتساوى درجة ذوبان هذه المواد فى الزيت، أى أن الأغشية البلازمية تتحكم فى الذائبات العضوية تحكما غربالياً فى حالات خاصة. ومن الأمثلة على ذلك أن سرعة إنفاذ خلايا طحلب كارا لمادة إثيلين جليكول (ك يد٢ أ يد. ك يد٢ أ يد) تفوق سرعة إنفادها لمادة ميثيل يوريا (ن يد٢ . ك أ ن يد. ك يد٣) رغم تساوى ذوبانها الزيت، وذلك لأن جزئ المادة الأولى أصغر حجما من جزئ الثانية.

توجد شواذ عن القاعدة السابقة حيث توجد علاقة بين النشاط الحيوى داخل الخلايا، وبين إنفاذها للذائبات العضوية ، وبذلك لا تنطبق القواعد السابقة فقد وجد أن جذور الشعير تمتص السكريات الأحادية بدرجات مختلفة فتمتص الجلوكوز، والمانوز، والفركتوز بسرعة تفوق سرعة امتصاصها للجلاكتوز، والسوربوز، بألف مرة تقريبا، رغم تماثل جميع هذه السكاكر فى التركيب العام، والوزن الجزيئى والسبب فى ذلك غير معروف وقد يعزى ذلك إلى نشاط بعض الإنزيمات فى خلايا النبات.

٤- نفاذية العناصر : توجد العناصر عادة على هيئة أيونات وكلما زادت شحنة الأيون كلما زادت درجة التميؤ hydration أى درجة تغليفها بجزيئات الماء. فمثلا كاتيون ص+ أو بو+ يحيط نفسه بغلاف من الماء ولكن كاتيون كا ++ ومغ++ يحيط نفسه بغلاف أكثر سمكا من الصوديوم والبوتاسيوم ولذلك فإن حجم الأيون المتميأ يكون فى الأيونات الثنائية أكبر من الأحادية. ولذلك فإن الكاتيونات الثلاثية التكافؤ مثل ح +++ تدخل الخلية أبطء من الكاتيونات الأحادية والثنائية السابق ذكرها. وما سبق وصفه عن الكاتيونات ينطبق تماما على الأنيونات حيث أن الأنيونات الأحادية مثل الكلوريد تنفذ إلى الخلية أسهل من الأنيونات ثنائية التكافؤ مثل الكبريتات. تعرف حالة التميؤ بأنها قابلة العنصر أو المادة لتكوين روابط إيدروجينية مع الماء وبذلك يتم تغليفها بغلاف مائى. كما أن عدد الأغلفة والمدارات الألكترونية التى تحيط بنواة العنصر لها دور فى درجة التميؤ فكلما زادت عدد المدارات كلما قلت القدرة على تكوين غلاف من الماء حول الأيون وبذلك تكون نفاذيته أسهل ومثال ذلك أن الليثيوم له غلاف واحد من الإلكترونات فإن محصلة شحناته تكون أقوى وبالتالى يجذب حوله ماء أكثر والعكس فى حالة البوتاسيوم حيث أن عدد الأغلفة والمدارات الالكترونية أكبر فإن محصلة الشحنات تكون أقل من الليثيوم وبالتالى يجذب حوله ماء أقل بالمقارنة بالليثيوم ولذلك فإن نفاذية كاتيون البوتاسيوم أسهل من نفاذية كاتيون الليثيوم حيث أن حجم كاتيون الليثيوم يكون أكبر من حجم كاتيون البوتاسيوم نتيجة للتميؤ.

وأيضا فى حالة الأنيونات المتماثلة التكافؤ فإنها تختلف فى سرعة نفاذيتها تبعا لنفس القاعدة ففى حالة الأنيونات الأحادية تنفذ النترات أسرع من الكلوريد. وهكذا فإن ذلك يفسر إختلاف سرعة دخول الأيونات المختلفة إلي الخلية فى حالة تماثلها فى التكافؤ. وملخص ذلك أن درجة التكافؤ وعدد مدارات وأغلفة الإلكترونات لها دور فى درجة التميؤ وبالتالى لها دور على النفاذية .

من المعروف أن إنتشار العناصر والذائبات خلال الأغشية الإنتخابية النفاذية الصناعية تستمر حتى يصبح تركيزها متساو على جانبى الغشاء ثم يتوقف الإنتشار بعد ذلك ولكن نفاذية الأغشية البلازمية فى الخلايا لأيونات العناصر لا تخضع لهذه القاعدة. حيث وجد أن إنتشار الأيونات إلى داخل الخلايا الحية بعد تساوى تركيزها خارجها وداخلها يحدث ثم تتجمع وتتراكم فى الخلايا حتى يصبح التركيز الداخلى مرتفعا جدا بالنسبة للتركيز الخارجى. أى أن نفاذية الأغشية البلازمية لأيونات العناصر قد يستمر فى إتجاه عكس منحدر التركيز وقد أمكن إثبات ذلك فى خلايا النباتات المختلفة مثل البطاطس والجزر وفى حالة طحلب نيتلا *Nitella* وهو من طحالب الماء العذبة يزداد تركيز كاتيون البوتاسيوم داخل خلايا نيتلا على تركيزه خارجها ألف مرة وكانت نسبة التركيز الداخلى إلى الخارجى ٤٦ فى الصوديوم و١٣ فى الكالسيوم و١٠٠ فى الكلور. أما فى طحلب الفالونيا *Valonia* وهو من طحالب الماء المالح فقد كانت هذه النسبة ٤٢ فى البوتاسيوم ولم يحدث تراكم للصوديوم أو الكالسيوم أو الكلور فى هذا الطحلب ومن ذلك يتضح أيضا أن درجة تراكم الأيونات فى الخلايا الحية تختلف بإختلاف الأيون وبإختلاف النبات.

تمتاز الخلايا الحية بنفاذيتها الإنتخابة للأيونات فإذا إحتوى المحلول المحيط بالنسيج النباتى على عدة أملاح ذات كاتيونات مختلفة وتركيزاتها متساوية لوحظ تراكمها داخل الخلايا بنسب مختلفة بعد فترة من الزمن مما يشير إلى وجود نفاذية إنتخابية للأيونات وذلك كما يتضح من الجدول (جدول ١٣).

(جدول١٣) : النفاذية الإنتخابية للكاتيونات فى نباتات مختلفة

النبات	النسبة المئوية للكاتيون				التركيز الاجمالى للكاتيونات مليمكافئ / كجم جاف
	ص +	يو +	ما + +	كا + +	
– نباتات وسطية					
عباد الشمس	٢,٣	٥٤	١٧	٢٧	٣٢٢٠
ذرة	٢,٩	٧٠	١٦	١١	٢٤٢٠
بطاطس	٤,١	٤٤	٢٥	٢٧	٤٢٩٠
– نباتات ملحية					
قطف	١٩,٧	٣٩	٣١	١٠	٤٧٩٠
لسان الحمل	٢٨,٥	٣٩	١١	٢١	٤٣٧٠
– المحلول الغذائى	٢٥	٢٥	٢٥	٢٥	٠٠٠٠

يتضح من الجدول أن النباتات إمتصت البوتاسيوم بدرجة أكبر من الكاتيونات الأخرى وأن إمتصاص الصوديوم كان مرتفعا بدرجة ملحوظة فى النباتات الملحية عنه فى النباتات الوسطية. ويمكن عامة القول مع وجود بعض إستثناءات أن نفاذية خلايا النبات للكاتيونات أحادية التكافؤ مثل بو+ وص+ أكبر من نفاذيتها للكاتيونات الثنائية مثل كا ++ ومغ ++ وبا ++ أو الكاتيونات عديدة التكافؤ مثل لو +++. ونفس القاعدة ينطبق على الأنيونات الأحادية التكافؤ مثل كل– وبر– و(ن أ٣)– أكبر من نفاذيتها للأنيونات الثنائية مثل (كب أ ٤)––.

تتأثر نفاذية الخلايا بوجود أيونات مختلفة التكافؤ فعادة يؤدى وجود الأيون الأعلى فى التكافؤ إلى منع أو تعطيل نفاذية الأيون الأقل فى التكافؤ ومثال ذلك أن وجود كاتيون الكالسيوم كا ++ بتركيز معين يؤدى إلى خفض درجة نفاذية الخلايا للصوديوم أو البوتاسيوم وقد أمكن إثبات ذلك فى جذور نبات الشعير. وتسمى هذه الظاهرة بالتضاد antagonism حيث أن زيادة تركيز أيون معين سواء كاتيون أو أنيون عن تركيز معين يسبب نقص فى نفاذية أيونات أخرى أقل منها فى التكافؤ. ومثال ذلك أن كاتيون الكالسيوم يضاد نفاذية كاتيونات الصوديوم والبوتاسيوم ويضاد أنيون الكبريتات نفاذية أنيونات الكلوريد والنيترات. وذلك يفسر سبب موت الطحالب البحرية عند نقلها إلى محلول ملح واحد فقط وعدم موت الطحلب إذا وضع فى محلول ملحين مختلفين التكافؤ

ومثال ذلك طحلب *Laminaria* ولذلك فإن الطحالب البحرية تعيش فى مياه البحار والمحيطات سليمة دون ضرر من زيادة تركيز الملح. وجد أن كاتيون النحاسوز يضاد كاتيون الكالسيوم فى جذور الترمس. لا يوجد تضاد بين البوتاسيوم والصوديوم ولا يوجد تضاد بين الكالسيوم والباريوم ولكن يوجد تضاد بين الربيديوم + Rb وكاتيون البوتاسيوم وكذلك بين أنيون البروم والكلور. آليه التضاد غير واضحة تماما وهى عامة من خواص الغشاء البلازمى. والعكس صحيح فى بعض الحالات حيث لوحظ أن إضافة بعض الأيونات بتركيزات معينة يؤدى إلى زيادة نفاذية الخلايا لأيونات أخرى تحمل نفس الشحنة وتسمى هذه الظاهرة بالمعاونة synergism حيث وجد أن جذور الشعير فى وجود تركيزات منخفضة من الكالسيوم أقل من ١٠٠ ملليكافئ فى اللتر أدت إلى زيادة سرعة إمتصاص كاتيونات البوتاسيوم والبروم. آلية المعاونة غير واضحة تماما وهى عامة من خواص الغشاء البلازمى.

وجد أن نفاذية الخلايا للأملاح والعناصر تتأثر بالعوامل التى تؤثر على التنفس فى نفس الإتجاه فعند رفع درجة الحرارة لحد معين تزداد درجة النفاذية وتزداد سرعة التنفس وقد أمكن إثبات ذلك فى حالة إمتصاص نسيج أقراص البنجر لمحلول بروميد البوتاسيوم حيث تزداد سرعة إمتصاص كاتيون البوتاسيوم ولكن عند خفض درجة الحرارة إلى ٥ مئوية توقفت النفاذية وقلت سرعة التنفس كثيرا. وجد أيضا أن المثبطات التى تؤثر على عملية التنفس تؤثر على النفاذية حيث وجد أن أستعمال سيانيد البوتاسيوم وهو مركب مثبط تماما لعملية التنفس يسبب وقف نفاذية كاتيونات البوتاسيوم وذلك فى أقراص البنجر. يفسر ذلك أن نفاذية الأملاح أو العناصر ضد منحدرات التركيز تحتاج إلى طاقة تستمد من التنفس ولذلك فإنها تحتاج إلى جزيئات ATP .

النفاذية النشطة أو النقل النشط Active transport :

معنى النفاذية النشطة أى نفاذية الأملاح أو العناصر أو المركبات ضد منحدرات التركيز وذلك لا يحدث بسهولة ولكنه يحتاج إلى طاقة عالية يستمدها من التنفس على هيئة جزيئات ATP.

وضحت الدراسات على الكائنات الحية الدقيقة أنه توجد جزيئات بروتينية خاصة مطمورة فى الغشاء البلازمى وهذه الجزيئات ترتبط بالمركبات العضوية مثل السكريات والأحماض الأمينية. وقد تم عزل هذه الجزيئات البروتينية والتعرف على تركيبها وهى أساسية فى نفاذية السكريات والأحماض الأمينية عبر الغشاء البلازمى للخلية. ووجد أنه يوجد تخصص فى البروتين فمنها ما يرتبط وينفذ السكريات ومنها ما يرتبط وينفذ الأحماض الأمينية ومنها ما ينفذ الأيونات وهكذا.

أما فى النباتات الزهرية فلم يمكن التعرف على هذه البروتينات حتى الآن أو توضيح خواصها ولكن من الثابت أنه يوجد فى الغشاء البلازمى بروتين أنزيم معين وهذا البروتين خاص بإنزيم تحليل ATP أى الأنزيم المحلل للـ ATP والذى يسمى ATPase . ومن الثابت أن بروتين هذا الأنزيم يعمل وهو أساسى لعملية النقل النشط أى النفاذية النشطة. أما عن كيفية عمل هذا البروتين فى إتمام عملية النفاذية النشطة أى النقل النشط فإنه سيتم شرحه فى الجزء التالى وهو مضخة البوتاسيوم لأنزيم محلل ATP (ATPase) .

طريقة نفاذية أى إنتقال البوتاسيوم :

تتلخص هذه الطريقة فى شرح حالة مضخة البوتاسيوم لأنزيم محلل ATP (ATPase) potassium pump .

وجد أن تحلل ATP بواسطة إنزيم ATPase معين specific ATPase ينتج عنه نقل ونفاذية أيون البوتاسيوم. ويتم ذلك كله فى الغشاء البلازمى للخلية. تتم حالة تعادل الإلكترونات electronic neutrality بواسطة النقل النشط للبروتون أو كاتيونات أخرى مثل الصوديوم. توجد بروتينات أخرى خاصة من ATPase مخصصة للكاتيونات الأخرى . وجد أيضا أن حاملات الأنيونات anion carriers يمكن أن تقود حالة نقل الأنيون.

حالة المنحدر فى pH الناتجة عن تبادل البروتون تسبب نشوء حالة نقل ونقل فعلى لأنيون أ يد وبذلك تسمح بحدوث تبادل أنيونى. ويمكن شرح أو توضيح ذلك بأن الأيونات يتم نقلها خلال الغشاء نتيجة أحد عاملين. العامل الأول هو المضخات pumps التى تحتاج ATP أو العامل الثانى بواسطة المنحدر فى pH الناتج عن تحلل ATP .

والدلائل التى تشير فى أن آلية نقل أو نفاذية الكاتيونات ناتجة عن ATP أى تحلل ATP هى وجود نشاط كبير ونقل كبير للكاتيون أثناء تحلل ATP بواسطة ATPase المرتبط بالغشاء البلازمى. وجد أن البوتاسيوم يشجع تحليل ATP .

$$ATP + H_2O \xrightarrow{K+} ADP + Pi$$

كما أن حركيات kinetics تحلل ATP مماثلة تماما لحركيات إمتصاص ونفاذية البوتاسيوم

بواسطة أنسجة النبات. ولذلك يمكن تأكيد بأنه يوجد مضخات كاتيونات معتمدة على تحليلATP في الأغشية البلازمية للنبات ولكن النقل النشط خلال التونوبلاست غير واضح تماما كما هو الحال فى غشاء البلازماليما. يوضح الشكل (شكل ٨١) حالة نقل نشط للبوتاسيوم بواسطة تحليلATP . تحليلATP يسبب سحب البروتون خلال الغشاء البلازمى (مضخة بروتونproton pump) وحركة كاتيون البوتاسيوم إلى الداخل سلبياpassively محافظا بذلك على التوازن الكهربائى. عند خروج الأنيونات مثل أ يد مع البروتونات فإنه لابد أن يحدث تعويض بأنيونات أخرى X^-. وهكذا فإن مضخة البروتون التى تعمل بواسطة تحليلATP يجب أن يلازمها نقل كل من الأنيونات والكاتيونات لكى يحدث توازن كيماوى كهربائى أى كيمو كهربائى.

يوجد الآن تدعيم لهذه النظرية وهى نظرية مضخة البروتون حيث أنها شائعة الحدوث فى الفسفرة الضوئية فى البلاستيدات الخضراء وفى عملية الفسفرة فى الميتوكوندريا وأيضا عملية فتح الثغور تعمل بهذه النظرية فى وجود أيون البوتاسيوم كما تحدث أيضا فى حالة نباتاتCAM .

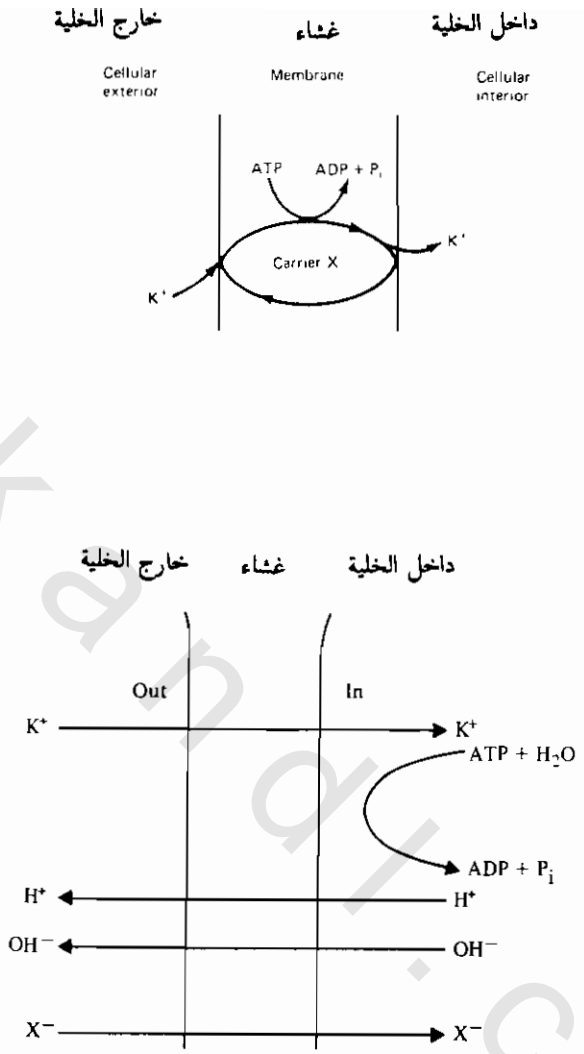
إتزان دونان Donan equilibrium :

يعتبر إتزان دونان من القواعد أو القوانين الهامة فى نفاذية العناصر فى الأنسان والحيوان والنبات. وهو عبارة عن نفاذية أى أخذ الأيونات ضد منحدر تركيز ظاهر. والنفاذية ليست ضد منحدر الجهد الكيموكهربائىan electrochemical potential gradient .

عندما يفصل الغشاء محلول من أيونات قابلة للإنتشار فإن هذه الأيونات ستنتشر عبر الغشاء إلى المحلول. فى أى وحدة زمن . فإن كلا من الأنيونات والكايتونات ستنتشر وبذلك يستمر التوازن أى التعادل الكهربائى. أيضا ستتعادل وتتوازن الأنيونات مع الكاتيونات. ولكن فى حالة وجود أيون أو أيونات غير قابلة للإنتشار عبر الغشاء على أحد الجوانب فإن الأيونات القابلة للأنتشار تنتشر عبر الغشاء فى الأتجاهين حتى يحدث توازن بين الكاتيونات والأنيونات على كل جانب من جانبى الغشاء أى يكون تركيز الكاتيونات والأنيونات على كل جانب متساو.

نفترض أنه على أحد جوانب الغشاء يوجد أنيون بروتين غير قابل للإنتشار وأيضا كاتيون بوتاسيوم ويوجد على الجانب الآخر محلول كلوريد بوتاسيوم (شكل ٨٢). ولذلك مبدئيا أى فى البداية يكون تركيز أنيون الكلور مساو تركيز كاتيون البوتاسيوم فى جهة وفى الجهة الأخرى يكون تركيز كاتيون البوتاسيوم مساو تركيز أنيون البروتين وخلاف ذلك يحدث عدم إتزان كهربائى.

بعد ذلك يحدث إنتشار لأنيون الكلور من الجانب ١ إلى الجانب ٢ وسيصاحبه كاتيون



(شكل ٨١): مضخة البوتاسيوم لأنزيم ATPase

بروتين X^- فى الغشاء يتحد مع البوتاسيوم ويحمله عبر الغشاء ثم يلقيه فى داخل الخلية مستغلاً طاقة ATP فى هذه العملية

obeikandi.com

البوتاسيوم. عند الأتزان لابد أن يكون الأيونات المنتشرة متساوية أى أن الكلور والبوتاسيوم على الجانبين متساويين.

لو أن C_1 هو التركيز الإبتدائى لكاتيون البوتاسيوم ١ يساوى التركيز الابتدائى لأنيون الكلور فى الجهة ١ فإن C_2 يكون التركيز الابتدائى لكاتيون البوتاسيوم فى الجهة ٢. تكون X هى عبارة عن تركيز كاتيون البوتاسيوم المساو أيضا لتركيز أنيون الكلور المنتشر من الجهة ١ إلى الجهة ٢. ولذلك فإن :

$$(C_1 - X)\ (C_1 - X) = X\ (C_2 + X)$$

وتبعا لذلك يوجد تركيز زائد من كاتيون البوتاسيوم على الجهة ٢ وذلك فى وجود أنيون غير قابل للإنتشار وهو البروتين. ولذلك يتضح أن كاتيون البوتاسيوم يتجمع ضد منحدر التركيز. ولذلك فإن تجمع كاتيون البوتاسيوم على الجانب ٢ فى وجود أيون البروتين الغير قابل للإنتشار السالب الشحنة يتوافق مع إحتياجات التوازن الكيموكهربائى.

وجد أن الأنيونات العضوية مثل الماليت malate وكاتيون البوتاسيوم لها دور فعال فى فتح الثغور. إنتاج أنيونات الماليت المعتمدة فى إنتاجها على الطاقة فإنها تكون مصحوبة بأخذ كاتيون البوتاسيوم تبعا لإتزان دونان. وهذا مثال للنقل النشط لكاتيون البوتاسيوم حيث أنه معتمد فى ذلك على الطاقة. فى هذه الحالة هى ليست نقل نشط بالمعنى المفهوم بالنسبة لكاتيون البوتاسيوم حيث أنه ينفذ إلى الخلية سلبيا وبذلك يحافظ على الأتزان أى التعادل الكهربائى.

K^+	K^+
Cl^-	P^-
(1)	(2)

أ

Initially,

$$[K^+]_1 = [Cl^-]_1 \quad \text{and} \quad [K^+]_2 = [P^-]_2\,;$$

ب

$$[K^+]_1[Cl^-]_1 = [K^+]_2[Cl^-]_2.$$

جـ

$$(C_1 - x)\ (C_1 - x) = x(C_2 + x).$$

Assume that on one side of the membrane there is a negatively charged protein (nondiffusible) and K^+ counter-ions. On the other side, a KCl solution is present.

K^+		K^+
Cl^-		P^-
(1)		(2)

Initially,

$$[K^+]_1 = [Cl^-]_1 \quad \text{and} \quad [K^+]_2 = [P^-]_2;$$

otherwise, there would be electric imbalance.

Chloride will diffuse from (1) to (2) and K^+ will accompany it. At equilibrium, the products of the diffusible ions must be equal:

$$[K^+]_1[Cl^-]_1 = [K^+]_2[Cl^-]_2.$$

If C_1 is the initial concentration of $K_1^+ = Cl_1^-$, C_2 the initial concentration of K_2^+, and x the amount of $K^+ = Cl^-$ diffusing from (1) to (2), then

$$(C_1 - x)\ (C_1 - x) = x(C_2 + x).$$

Thus there will be more K^+ on side (2) in the presence of the nondiffusible anion (that is, P^-), and it will appear that K^+ is accumulated against a concentration gradient. The accumulation of K^+ on side (2) in the presence of the nondiffusible, negatively charged protein takes place, meeting the requirement of electrochemical balance.

(شكل ٨٢) : ملخص خطوات إتزان دونان