الفصل الخـــامس

النفـــــاذيـة

Permeability

obeikan.com

obeikan.com

مقدمة

يستعمل لفظ النفاذية ليدل على قابلية الأغشية للسماح للمواد المختلفة بالمرور خلالها ومن المعروف أن لكل خلية نباتية حية نوعين من الأغشية أحدهما الجدار الخلوى وثانيهما الأغشية البلازمية فبينما يسمح الجدار الخلوى غالبا بمرور الماء والأملاح الذائبة فيه فان الأغشية البلازمية تسمح للماء وبعض الذائبات بالمرور خلالها وتعوق أو تمنع نفاذ بعضها الآخر ولذلك فإن الأغشية البلازمية تتمتع بخاصة النفاذية الانتخابية Selective permeability.

إنفاذ الخلايا للماء :

ينقل الماء من خارج الخلايا النباتية الى داخلها وبالعكس فى يسر وسهولة لصغر جزيئاته وعظم طاقتها الحركية.

إنفاذ الغازات :

تنفذ الغازات خلال أغشية الخلية بسرعة فائقة فيمكن مشاهدة تصاعد الأكسجين نتيجة لعملية التمثيل الضوئى من خلايا نبات الألوديا مثلا بمجرد تعرضها للضوء وكذلك تمتص الخلايا الخضراء غز ك أ٢ بسرعة . تنفذ أيضا بعض الغازات الأخرى بسرعة وتسبب أضرارا للبروتوبلازم مثل ك أ ، ن يد٣ .

نفاذية الذائبات خلال الغشاء البلازمى :

هناك عدة عوامل تتحكم فى نفاذية الذائبات خلال الغشاء البلازمى ومن أهمها

١ - حجم جزيئات المادة :

هناك نظرية يطلق عليها اسم النظرية الغربالية تفترض ان الغشاء البلازمى يشبة لغربال فى تركيبه وتوجد فى هذا الغشاء فتحات دقيقة لا تسمح لجزيئات اى مادة بالنفاذ خلالها الا اذا اتسعت لها هذه الفتحات وتستند هذه النظرية الى بعض الحقائق

العلمية اذ انه من المعروف أن الأغشية الصناعية كالبارشمنت لا تسمح بالنفاذ خلالها الا للمواد التى تتسع لها ثقوبها وهذا بالتالى يتوقف على حجم دقائق المادة التى تنفذ ، غير هذه النظرية تعجز عن تفسير بعض الحالات ذلك أن الغشاء البروتوبلازمى تزداد نفاذيته فى بعض الاحيان بازدياد حجم جزيئات المادة فمثلا وجد أن الغشاء البلازمى لا ينفذ جزيئات الأحماض الأمينية وينفذ جزيئات شبة القلويات كمركبات الكينين والنيوكتين رغم ان حجم جزيئات المواد الاخيرة اكبر من حجم جزيئات الاحماض الأمينية.

٢- درجة ذوبان المادة فى الدهون:

يطلق على النسبة بين درجة ذوبان اى مادة فى الدهون الى درجة ذوبانها فى الماء اسم معامل التجزئة أى أنه اذا ذابت مادة فى مادة دهنية ولم تذب فى الماء ففى هذه الحالة تكون ذات معامل تجزئة عالى وقد دلت التجارب على ان هناك تناسبا طرديا بين درجة نفاذية المادة ومعامل تجزئتها اى انه كلما كانت المادة قابلة للذوبان فى الدهون كلما نفذت داخل الخلية بسهولة وقد تمت دراسات و سعة النطاق على درجة نفاذية كثير من الكحولات خلال اغشية الخلية وقد أوضحت النتائج أن الكحولات ذات الوزن الجزيئى الكبير و السريعة الذوبان فى الدهون كانت أسرع فى النفاذية رغم كبر حجم جزيئاتها لأنها كما سبق القول ذات درجة ذوبان عالية فى الدهون و لكن يجب أن لا يفهم من هذا أن حجم جزيئات المادة ليس له أى تأثير على النفاذية فقد ثبت من التجارب أن المواد ذات معاملات تجزئة متساوية ولكن تختلف فى أوزانها الجزئية فان درجة نفاذيتها خلال الأغشية البلازمية تزداد بانخفاض أوزانها الجزيئية .

٣- تدرج التركيز :

إذا ما اتيحت لمادة ما حرية الحركة خلال غشاء فان معدل هذه الحركة يتوقف على الفرق بين درجة تركيز هذه المادة على جانبى الغشاء وذلك فى حالة ما اذا كانت جميع العوامل الأخرى ثابتة وهذا ما يطلق علية تدرج التركيز وهذا يتبع الظاهرة

الطبيعية للانتشار وكلما ازداد معدل حركة المواد كلما اتيحت لها الفرصة لنفاذية أسرع خلال الغشاء ويزداد هذا المعدل كلما ازداد الفرق بين تركيزى المادة على جانبى الغشاء حيث يكون معدل نفاذية الجزيئات من الجانب الأكثر تركيزا فى المادة خلال الغشاء أعلى من معدل نفاذية نفس المادة من الجانب الأقل تركيزا فى المادة.

نفاذية الأيونات خلال الغشاء البلازمي :

هناك عامل آخر يتحكم في النفاذية هو الشحنه الكهربائية وقد دلت التجارب العديدة عل انه كلما كانت الشحنة التي يحملها الأيون أقوى كلما كانت درجة نفاذية الأيون أبطء وهذا يعني أن الالكتروليتات الضعيفة التاين تنفذ خلال الخلية بمعدل أسرع من الالكتروليتات القوية التأين ويتبع هذا أيضا أن الأيونات أحادية التكافئ مثل الصوديوم والبوتاسيوم تنفذ خلال الخلية بمعدل أسرع من الأيونات ثنائية التكافؤ مثل الكالسيوم والمغنسيوم اوثلاثية التكافؤ كالحديد والالمونيوم ولم يعرف حتى الأن تفسير لهذه لظاهرة ويجب أن نشير هنا الى أن البروتينات تحمل شحنات موجبة واخرى سالبة وكذلك الفسفوليبدات فان لها نفس الخاصية وعلى ذلك فان الغشاء البلازمي لمكون من البروتينات وفسفوليبيدات يمثل كحاجز يحمل كلا من الشحنتين وعلى ذلك لعند ترك أيون يحمل شحنه خلال الغشاء البلازمي فأنه سيكون هناك تجاذب نحو جزء لبروتين او الفسفوليبدات التي تحمل شحنه مضادة وهذا بدوره يعرقل معدل النفاذية وفي نفس الوقت فانه هناك شحنات مماثلة يتحتم أن ينتج عنها تنافر مع شحنة الأيون والسؤال الأن لماذا لا يتعادل التجاذب والتنافر وبالتالي يمكن للأيونات المرور خلال الغشاء البلازمي بدون اي تعويق لها وقد درس على نطاق واسع حركة الصوديوم والبوتاسيوم خلال الأغشية البلازمية ووجد أن البوتاسيوم ينفذ خلالها بمعدل أسرع من الصوديوم رغم أن كلاهما يحمل نفس الشحنه وتفسير ذلك أن لخاصيه التميؤ اثر في ذلك فكلما ذاد سمك الغشاء المائي حول الأيون وبالتالي ذاد قطره كلما قلت درجة نفاذيته وفي هذا المثال يكون قطر أيون البوتاسيوم أصغر من قطر أيون الصوديوم عندما يكون كلاهما في حالة تميؤ .

وجدير بالذكر أن درجة نفاذية الغشاء البلازمي غير مستقرة فهى في تغير دائم وهذه ظاهرة طبيعية في الخلايا النشطة · وبعض هذه التغيرات ترجع الى أسباب داخلية ترجع الى تغيرت تطرا على الغشاء البلازمي نفسه فكثيرا ما يكون غشاء خلية ما اكثر نفاذية لبعض المواد في أحد أحزائه منها في اجزاء اخرى · وبعد وقت قليل تنعكس الآية من حيث المناطق التي تكون أكثر نفاذية في الغشاء ولنفس المواد · ولذا يطلق على الغشاء البلازمي أنه غشاء منفذ اختياري أي يسمح بمرور البعض الاخر · وهو في ذلك يختلف عن الغشاء شبه المنفذ الذي يسمح بمرور كل الجزيئات ما دامت تقل في أقطارها عن أقطار ثقوبه ·

نفاذية الخلايا للمواد الذائبة غير القابلة للتأين (الذائبات العضوية):

تنفذ هذه المواد خلال الأغشية البلازمية تبعا لقوانين الانتشار أى تنتشر من الوسط ذو التركيز الأعلى الى الوسط ذو التركيز المنخفض الى أن تحدث حالة إتزان أى يتساوى التركيز عنى جانبى الغشاء·

ولقد وجد أن بعض المواد كالكحول الميثيلى تنفذ الى داخل الخلايا بدرجة كبيرة على حين تنفذ بعض المواد الأخرى كالجليسرين والسكر ببطء شديد ويرجع ذلك التفاوت فى نفاذية هذه المواد الى:

١ – إختلاف ذوبان هذه المواد فى الزيت فالمواد التى تمتزج بالمواد الزيتية بدرجة أعلى هى التى تنفذ الى داخل الخلايا بسرعة ويمكن تفسير ذلك عند معرفة أن الأغشية البلازمية تتكون من مواد دهنية معقدة·

٢ – الاختلاف فى حجم الجزيئات فالصغيرة أسرع نفاذا من الكبيرة التى لها نفس درجة الذوبان فى الزيت· فهى لاتمر خلال الأجزاء الدهنية فحسب بل تمر خلال الثقوب الصغيرة الموجودة بين الجزيئات الدهنية المكونة للأغشية البلازمية·

نفاذية الخلايا للمواد الذائبة القابلة للتباين (الذائبات غير العضوية):

تنفذ الأملاح وغيرها من المواد القابلة للتأين خلال الأغشية البلازمية على هيئة أيونات مختلفة (كاتيونات وأنيونات) تدخل باستقلال تام عن بعضها البعض. فقد تمتص الخلية أحد أيونى الملح بكمية أكثر ولايمكن أن يحدث ذلك دون أن يصبح الاتزان الكهربائى صحيحا أى دون أن يحل محل هذه الزيادة الممتصة أيون آخر له نفس الشحنة وكميتها وهناك إحتمالان لحدوث هذا الاحلال:

١- يتأين الماء ويحل أحد أيوناته محل الزيادة الممتصة من المحلول الخارجى على حين يصحب أيونه الآخر الأيونات الزائدة التى تدخل الخلية.

٢- تخرج من الخلية كمية من الايونات لها نفس وقيمة شحنة الأيونات الممتصة. فنيترات البوتاسيوم KNO_3 مثلا تدخل الخلية على أية صورة من الصور الثلاث الآتية:

أ. تدخل الكاتيونات K^+ والأنيونات NO_3^- فى نفس الوقت.

ب. تدخل على حساب تأين بعض جزيئات الماء وذلك فى صورة مجموعات متباينة مثل $H^+NO_3^-$ وفى هذه الحالة يبقى فى المحلول الخارجى أيون OH^- ليحل محل أيون NO_3^- الممتص، K^+OH^- وفى هذه الحالة يبقى أيون H^+ ليحل محل أيون K^+ الممتص.

ج. تدخل عن طريق تبادل الأيونات بين الخلية والوسط الخارجى فإذا أمتص أيون NO_3^- خرج بدلا منه أيون يحمل نفس الشحنة وكميتها مثل أيون HCO_3^- واذا دخل أيون K^+ خرج من الخلية بدلا منه Na^+ مثلا.

وتتميز الخلايا بقدرتها على الامتصاص الانتخابى للأيونات التشابهة فقد وجد Collander عام ١٩٤١ أن النباتات المختلفة التى نمت فى مزرعة مائية امتصت أيون K^+ أكثر من أيونات Na^+, Ca^{++}, Mg^{++} بينما امتصت أيون الصوديوم بدرجة قليلة جدا . ويمكن القول اجمالا أن الكاتيونات احادية التكافؤ مثل K^+, NH_4^+ تمتص أكثر من الكاتيونات ثنائية التكافؤ مثل Ca^{++}, Mg^{++} وبالمثل تمتص الأنيونات Br^-, NO_3^- أكثر من الأنيونات عديدة التكافؤ مثل SO_4^{--} .

حركة الايونات والجزيئات خلال الغشاء البلازمي بواسطة النقل النشط :

ذكر فيما سبق أن مرور الذائبات والأيونات خلال خلال الغشاء البلازمي في الخلية تتوقف على بعض العوامل مثل حجم جزيئات المادة او الأيون ودرجة ذوبانها في الدهون وتدرج التركيز والشحنة الكهربائية التي تحملها الأيونات · ومثل هذه النفاية لا تتطلب أي طاقة لمساعدتها على النفاية كما أن الغشاء البلازمي لا يتدخل فى الانتقال لأنها تنتقل خلاله بواسطة قوانين طبيعية ويطلق على هذه النفاية عملية النقل السلبى ·

ولكنه في حالات كثيرة وجد أن أنتقال بعض المواد والأيونات ضد تدرج التركيز او ضد التجاذب الكهربائي ، ولكي يمكنها القيام بذلك لابد من طاقة تستهلك في هذه العملية ويطلق على عملية النقل هذه اسم لنقل النشط ، وتفترض هذه النظرية أن جزئ أو أيون أي مادة لكي تنفذ خلال الأغشية البلازمية لابد وأن تتحد اتحادا كيميائيا مع بعض المواد الموجودة في الناحية الخارجية للغشاء ويطلق على كل من هذه المواد اسم الحامل ويلزم لهذا الاتحاد الطاقة السابق الاشارة اليها ونتيجة لهذا الاتحاد الكيميائي تتكون مادة وسطية تستطيع أن تنتقل خلال الغشاء ثم تنفصل هذه الجزيئات أو الأيونات بمجرد وصولها الى الناحية الداخلية للغشاء نتيجة لتفاعل كيميائي أخر ولذا تستطيع المادة أن تنتقل الى داخل الخلية عبر الغشاء السيتوبلازمي · والمواد التي تنقل بواسطة الحوامل متعددة فمنها مواد غير عضوية وايضا مواد كربوايدراتية· كما ان طريقة النقل النشط حساسة لدرجة كبيرة لغياب الاكسجين حيث ان نقص الاكسجين يضعف من درجة نفاذية المواد بهذه الطريقة (انظر موضوع التغذية المعدنية للنباتات)·

العوامل التى تؤثر على النفاذية :

١- درجة الحرارة :

تزداد نفاذية الخلايا النباتية بارتفاع درجة الحرارة من صفر الى ٥٠م° وهى الدرجة التى تفقد عندها الخلايا حيويتها تقريبا فاذا رفعت درجة الحرارة بعد ذلك فقد

البروتوبلازم حيويته وفقد تحكمه فى نفاذية المواد وفى هذا المجال الحرارى تكون الزيادة فى النفاذية عكسية بمعنى أنها تعود الى حالتها الطبيعية بالتبريد·

إذا رفعت درجة الحرارة بعد ذلك (أى مابعد ٥٠ °م) زادت النفاذية زيادة سريعة غير عكسية أى أن التبريد لايعيد نفاذيتها الى ماكانت عليه وتصبح النفاذية مطلقة ويرجع ذلك الى تجميع البروتوبلازم تجمعا غير عكسى كما يحدث عند تسخين زلال البيض ، وتعرف درجة الحرارة التى يهلك عندها البروتوبلازم بالدرجة المميتة· ترجع هذه الزيادة فى النفاذية الى الزيادة فى الطاقة الحركية للجزيئات المنتشرة من جهة الى تغيرات طبيعية فى البروتوبلازم كانخفاض اللزوجة التى تصحب ارتفاع درجة الحرارة ·

ويمكن ملاحظة التطور فى النفاذية إذا أخذنا بعض أقراص البنجر التى تحتوى على صبغ الانثوسيانين فى خلاياها ولاتسمح له بالنفاذ الى الخارج فى الظروف العادية ثم غسلت هذه الأقراص وضعت فى ماء مقطر فيمكن أن نلاحظ إذا سخنت هذه الأقراص فى الماء أن الأخير يتلون باللون الأحمر تدريجيا ، وكلما اقتربت درجة الحرارة من الدرجة المميتة زاد تلون الماء تبعا لزيادة نفاذية الأغشية البلازمية للصبغ فاذا ماجاوزت درجة الحرارة ٥٠°م تقريبا فان الصبغ يتدفق الى الخارج بسرعة ويستمر كذلك حتى بعد اعادة الاقراص الى ماء مقطر بارد · ولدرجات الحرارة المنخفضة تأثير مشابه لدرجات الحرارة المرتفعة على النفاذية أى انها تسبب زيادتها زيادة غير عكسية ويعزى ذلك الى تأثير الثلج فى اتلاف حالة البروتوبلازم الغروية وفقده كل الخواص العادية فتكون الثلج فى المسافات البينية يؤدى الى استخلاص الماء من الخلايا وزيادة تركيز العصير الخلوى بينما يفقد البروتوبلازم ماءه تدريجيا ·

٢- الضوء :

تزداد نفادية الغشاء البروتوبلازمى للماء وكذلك لجزيئات وأيونات المواد الذائبة فيه فى الضوء وتنقص فى الظلام· وتختلف تأثيرات أشعة الطيف المختلفة فىتأثيرها على

النفاذية فالضوء الأحمر وهو أطول أمواج الطيف أقلها تأثيرا على النفاذية بينما نلاحظ أن الطيف البنفسجي وهو أقصر أمواج الطيف وأكثرها تأثيرا على النفاذية فيزيدها.

٣- المواد السامة :

للمواد السامة كاللأثير والكلوروفورم تأثير كبير على النفاذية وذلك لتركيز هذه المواد فى بيئة النبات فالتركيزات القليلة تقل نفاذية الغشاء البروتوبلازمى وهذا التأثير عكسى أما التركيزات العالية فانها تسبب خفضا مبدئيا مؤقتا يتبعه زيادة غير عكسية فى النفاذية يتبعها موت الخلايا وهذه المواد بالاضافة الى فعلها كمذيبات لبعض أطوار السيتوبلازم تعمل على خفض توتر السطح الفاصل بين السيتوبلازم والمحلول الخارجى المنغمسة فيه الخلية ، وقد يؤدى ذلك الى احداث تغيرات فى الأغشية البلازمية تفقدها خواصها الفسيولوجية.

٤- المواد الذائبة فى بيئة النبات:

قام سترهاوت Osterhout بأبحاث كثيرة دلت على أنه اذا أحيطت الخلايا بمحلول يحتوى على كاتيونات أحد العناصر أحادية التكافؤ مثل Na^+, K^+ فان ذلك يؤدى الى زيادة فى النفاذية وقد تؤدى هذه الزيادة الى موت الخلايا اذا استطالت مدة بقائها فى المحلول.

أما الأملاح ذات الكاتيونات ثنائية أو ثلاثية التكافؤ Ba, Sr, Mg, Fe, Al فانها تؤدى الى انخفاض مبدئى فى نفاذية الأغشية البلازمية ويكون ذلك متبوعا بزيادة فى النفاذية وقد تؤدى هذه الزيادة فى النفاذية الى موت الخلايا . أما بالنسبة لتأثير الأنيونات فقد وجد أنها جميعا تسبب زيادة فى النفاذية وكلما كان التكافؤ أكبر كان التأثير أكثر وضوحا. مثل هذه المحاليل تعرف بالمحاليل غير المتوازنة Unbalanced solutions أما المحلول الذى يحتوى على أملاح عديدة بنسب خاصة بحيث لايكون لها تأثير سام فيعرف بالمحلول المتوازن Balanced solution ومن أمثلة ماء البحر ومحلول التربة.

ويتأثر انفاذ الخلايا للأيونات بوجود أيونات أخرى لها نفس التكافؤ ويكون هذا التأثير أكثر وضوحا بين الأملاح التى يختلف تكافؤ كاتيوناتها · فإذا غمست بعض اقراص جذر البنجر فى محلول ناقص الأزموزية من كلوريد الصوديوم فان المادة الملونة تتسرب تدريجيا الى الخارج وذلك لزيادة نفاذية الغشاء البلازمى فى وجود أيون الصوديوم أما اذا وضعت أقراص البنجر فى محلول مماثل من كلوريد الصوديوم به كمية قليلة من كلوريد الكالسيوم فان خروج المادة الملونة يقل ثم يقف وذلك لأن أيون الكالسيوم أبطل الزيادة فى نفاذية الغشاء البلازمى الناتجه عن أيون الصوديوم · ويعرف مثل هذا التأثير – أى تبادل ابطال التأثير السام بين الأملاح – بالتضاد Antagonism الذى يعزى الى التأثير المضاد للأيونات فى البروتوبلازم فعلى حين تقلل الكاتيونات أحادية التكافؤ من القوى التى ترط بين الجزيئات المكونة للغشاء البلازمى وتسبب تفككها نجد أن الكاتيونات ثنائية التكافؤ تعمل فى عكس هذا الاتجاه ومن الواضح أم كلا الاتجاهين ضار بالخلية·

وعلى العكس من ذلك قد يؤدى وجود بعض الأيونات بتركيزات معينة الى زيادة نفاذ الخلايا لأيونات أخرى تحمل نفس الشحنة وتسمى هذه الظاهرة بالمعاونة Synergy فمثلا التركيزات المخففة من الكالسيوم تؤدى زيادة سرعة امتصاص جذور الشعير للبوتاسيوم والبروم كما وجد أن جذور الشعير تمتص كاتيونات الروبيديوم بدرجة أكبر فى وجود كاتيونات الليثيوم·

مراجع مختارة :

1- Angus, B.L; Carey, A.M. and Caron, D.A.; Kropinski, A.M. and Hancock R.E. (1982): Outer membrane permeability in *Pseudomonas aeruginosa*: comparison of a wild-type with an antibiotic-supersusceptible mutant. Antimicrob Agents Chemother. 21(2):299–309.

2- Becker, M.; Kerstiens, G. and Schönherr, J. (1986): Water permeability of plant cuticles: permeance, diffusion and partition coefficients. Trees. 1:54–60.

3- Denison, R. F. and Harter, B. L. (1995): Nitrate effects on nodule oxygen permeability and leghemoglobin. Plant Physiol. 107: 1355–1364.

4- Du, C.; Yao, S.; Rojas, M. and Lin, Y. Z. (1998): Conformational and topological requirements of cell-permeable peptide function. J. Peptide Res. 51: 235–243.

5- Eddleman, C.S.; Bittner, G.D. and H.M. Fishman.(2000): Barrier permeability at cut axonal ends progressively decreases until an ionic seal is formed. Biophys. J. 79:1883–1890.

6- Gibbs, A. G. (2002): Lipid melting and cuticular permeability: new insights into an old problem. Journal of Insect Physiology 48:391–400.

7- Godfrey, A.J.; Hatlelid, L. and Bryan, L.E. (1984): Correlation between lipopolysaccharide structure and permeability resistance in beta-lactam-resistant *Pseudomonas aeruginosa*. Antimicrob Agents Chemother. 26(2):181–186.

8- Kerstiens, G. (1996): Cuticular water permeability and its physiological significance. Journal of Experimental Botany. 47:1813–1832.

9- Kirsch, T.; Kaffarnik, F.; Riederer, M. and Schreiber L. (1997): Cuticular permeability of the three tree species Prunus laurocerasus L, Ginkgo biloba L., and Juglans regia L.: comparative investigation of the transport properties of intact leaves, isolated cuticles, and reconstituted cuticular waxes. Journal of Experimental Botany. 48:1035-1045.

10- Lande, M. B.; Donovan, J. M. and Zeidel M. L. (1995): The relationship between membrane fluidity and permeabilities to water, solutes, ammonia, and protons. J. Gen. Physiol. 106: 67-84.

11- Lin, Y. Z.; Yao, S.; Veach, R.A.; Torgerson, T.R. and Hawiger, J. (1995). Inhibition of nuclear translocation of transcription factor NF-B by a synthetic peptide containing a cell membrane-permeable motif and nuclear localization sequence. J. Biol. Chem. 270: 14255-14258.

12- Liu, X. Y.; Timmons, S.; Lin, Y.-Z. and Hawiger, J. (1996):. Identification of a functionally important sequence in the cytoplasmic tail of integrinβ3 by using cell-permeable peptide analogs. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 93: 11819-11824.

13- Nicas, T.I.and Hancock, R.E. (1983): Pseudomonas aeruginosa outer membrane permeability: isolation of a porin protein F-deficient mutant. J Bacteriol. 153(1):281-285.

14- Niederl, S.; Kirsch T.; Riederer, M.; Schreiber, L. (1998): Co-permeability of 3H-labeled water and 14C-labeled organic acids across isolated plant cuticles: investigating cuticular paths of diffusion and predicting cuticular transpiration. Plant Physiology. 116:117-123.

15- Rojas, M.; Yao, S. and Lin, Y. Z. (1996): Controlling epidermal growth factor (EGF)- stimulated Ras activation in intact cells by a cell-permeable peptide mimicking phosphorylated EGF receptor. J. Biol. Chem. 271: 27456-27461.

16- Santrucek, J; Simanova, E.; Karbulkova, J.; Simkova, M.; Schreiber, L.. (2004): A new technique for measurement of water permeability of stomatous cuticular membranes isolated from Hedera helix leaves. Journal of Experimental Botany. 55:1411–1422.

17- Sawai, T, Matsuba, K and Yamagishi, S. A. (1977): Method for measuring the outer membrane-permeability of beta-lactam antibiotics in gram-negative bacteria. J Antibiot (Tokyo). 30(12):1134–1136.

18- Shi, T.; Schönherr J. and Schreiber, L. (2005): Accelerators increase permeability of cuticles for the lipophilic solutes Metribuzin and Iprovalicarb but not for hydrophilic methyl glucose. Journal of Agricultural and Food Chemistry. 53:2609–2615.

19- Schönherr, J.; Eckl, K. and Gruler, H. (1979): Water permeability of plant cuticles: the effect of temperature on diffusion of water. Planta. 147:21–26.