الفصل 38

النقل في النباتات

Transport in Plants

موجز المفاهيم

38-1 آليات النقل

- *تؤدي تغيرات موضعيّة إلى نقل المواد مسافات طويلة.*
- *تنظم القدرة المائية حركة الماء خلال النبات.*
- *تحفّز القنوات المائية الخاصية الأسموزية.*
- *التدرج في القدرة المائية من الجذور إلى الساق والأوراق يُمكّن النقل.*

38-2 امتصاص الماء والمعادن

- *توجد ثلاثة ممرات للنقل خلال الخلايا.*
- *النقل عبر البشرة الداخلية انتقائي (اختياري).*

38-3 النقل في الخشب

- *الضغط الجذري موجود حتى عند غياب النتح.*
- *الأوعية والقصيبات تهيئ للنقل الكُتَلي (الحجمي).*

38-4 معدل النتح

- *تفتح الثغور، وتغلق لتوازن احتياجات النبات من الماء وثاني أكسيد الكربون.*
- *يؤدي الضغط المائي في الخلايا الحارسة إلى فتح الثغور وإغلاقها.*
- *تؤثر العوامل البيئية في معدلات النتح.*

38-5 الاستجابة للإجهاد المائي

- *تتضمن تكيفات النبات للجفاف إستراتيجيات للحد من فقدان الماء.*
- *تتضمن استجابة النبات للغمر المائي بعض التغيرات الهرمونية قصيرة الأمد، وتكيفات طويلة الأمد.*
- *يتضمن تكيف النبات للملوحة الزائدة طرقًا للإزالة.*

38-6 النقل في اللحاء

- *تُنقل المواد العضوية في النبات إلى الأعلى وإلى الأسفل.*
- *الفرق في الضغط المائي يدفع عملية النقل في اللحاء.*

مقدّمة

تعاني النباتات التي تعيش على سطح اليابسة تحديين مهمين: الحفاظ على توازن غذائي ومائي، وتوفير دعم تركيبي كافٍ لإبقاء النباتات تنمو بشكل قائم. ينقل النسيج الوعائي الماء والمعادن والمركبات العضوية مسافات كبيرة. وفي حين يسمح النمو الثانوي في النسيج الوعائي للأشجار أن تصل إلى ارتفاعات كبيرة، فإن التوازن المائي وحده يحافظ على النباتات العشبية بشكل قائم. تخيل الخلية النباتية كالبالون المائي الذي يضغط على الجوانب الداخلية لصندوق طري الجوانب مع بالونات أخرى/ خلايا صندوقية مرتبة فوق بعضها. إذا حصل في سلسلة البالونات تسريب مائي، فإن قوام هذا التركيب سوف يتلاشى وتنهار الصناديق. إن كيفية نقل الماء، والمعادن، والجزيئات العضوية بين الجذور والسيقان لنباتات صغيرة وطويلة ستشكل موضوع هذا الفصل.

openkoni.com

1-38 آليات النقل

كيف يتم نقل الماء من الجذور إلى أعلى جزء في نبات بطول 10 طوابق؟ طوال حياة الإنسان كان الكثير يفكرون في سؤال كهذا. لا تحتوي النباتات على نسيج عضلي أو جهاز دوري كالحيوانات ليقوم بضخ السوائل لأجزائها كافة. وعلى كل حال، فإن الماء يتحرك عبر جدران الخلايا النباتية إلى بروتوبلازم الخلايا عبر وصلات خلوية تسمى البلاسودسماتا، والأغشية الخلوية، وعناصر ناقلة متصلة تغطي أجزاء النبات جميعها (الشكل 38-1). يدخل الماء أولًا إلى الجذور، ومن ثم ينتقل إلى الأوعية الخشبية، أو النسيج الوعائي الداخلي العميق في النبات. يصعد الماء في هذه الأوعية نتيجة لمجموعة من العوامل، وبعض هذا الماء يخرج من خلال الثغور في الأوراق (الشكل 38 - 2).

تؤدي تغيرات موضعية إلى نقل المواد مسافات طويلة

تنتقل جزيئات الماء والأملاح المذابة أطول المسافات في الأوعية الخشبية. فمثلًا، عند دخول الماء الأوعية الخشبية لنبات الخشب الأحمر، فإنه يمكن أن يُنقل إلى الأعلى مسافة تصل إلى 100م. بعض الدفع القادم من ضغط الماء الداخل إلى الجذور يشارك في هذا النقل، ولكن معظم القوة هي قوة السحب الناتجة عن عملية **النتح Transpiration** أو تبخر الماء من طبقات رقيقة في الثغور. تتكون قوى السحب هذه لأن جزيئات الماء متماسكة مع بعضها (قوى التماسك)، وملتصقة مع جدران الأوعية الخشبية (قوى الالتصاق). والنتيجة تكوين عمود ثابت من الماء يصل إلى ارتفاعات طويلة.

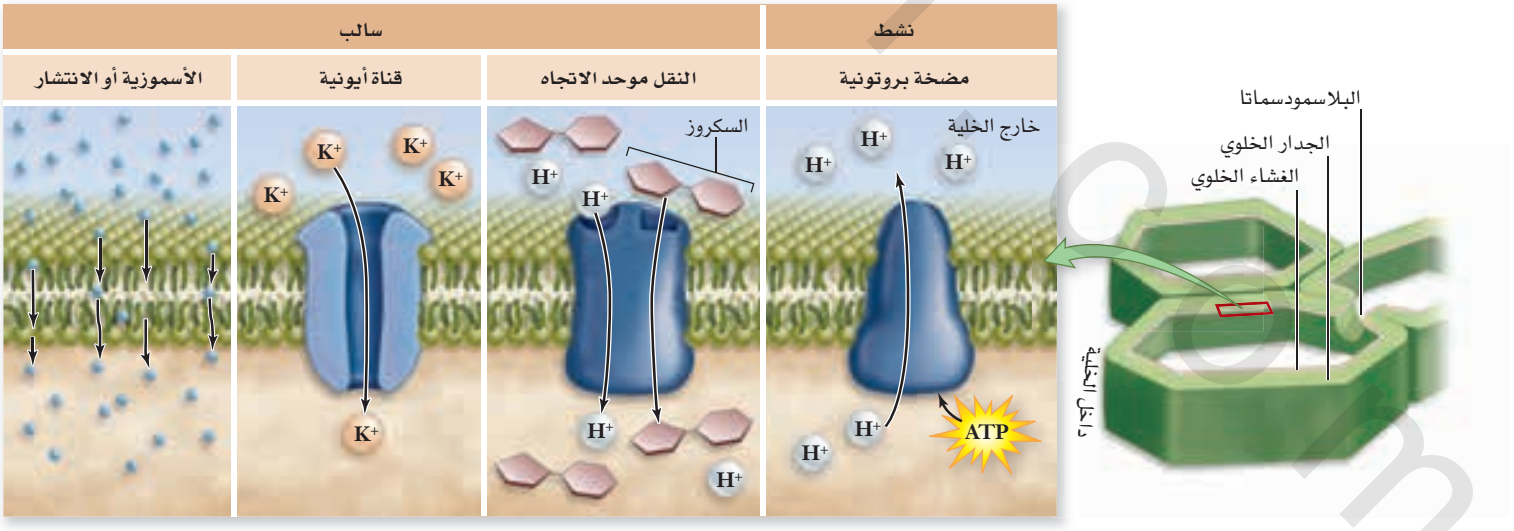
إن انتقال الماء على مستوى الخلية يقوم بدور مهم في النقل الكتلي (النقل بكميات كبيرة) للماء في النبات، ولكن إلى مسافات أقصر. ومع أن الماء يمكن أن ينتشر عبر الأغشية، فإن الأيونات المشحونة والمواد العضوية بما فيها السكروز، تحتاج إلى نواقل بروتينية لإدخالها عبر الأغشية. تكوِّن بعض البروتينات الموجودة في الأغشية قنوات تسمح للمواد بالانتشار من خلالها. تحتاج بعض النواقل البروتينية الأخرى إلى الطاقة لنقل المعادن والمغذيات الأخرى من تراكيز منخفضة إلى تراكيز أعلى. غالبًا، توفّر مضخاتُ البروتونات المعتمدة على ATP الطاقة للنقل النشط، حيث يؤدي نشاطها إلى تكوين فرق في تركيز البروتونات عبر الغشاء. التركيز غير المتساوي للأملاح (مثلًا الأيونات والجزيئات العضوية) تؤثر بدورها في حركة الماء عبر الأغشية. وباستخدام المعلومات حول تركيز الأملاح داخل الخلية وخارجها يمكن التنبؤ في اتجاه حركة الماء.

تنظم القدرة المائية حركة الماء خلال النبات

يشرح علماء النبات القوى التي تعمل على الماء داخل النبات بمصطلح القدرة. القدرة تمثل الطاقة الحرة (القدرة على عمل شيء؛ انظر الفصل الـ 6). **القدرة المائية Water potential** تختصر بالحرف اللاتيني psi (Ψ_w) وتستخدم للتعرف إلى الاتجاه الذي سيتحرك فيه الماء. من المهم تذكّر أن الماء يتحرك من الخلية أو المحلول الذي له قدرة مائية أعلى إلى الخلية أو المحلول الذي له قدرة مائية أقل. تقاس قيم القدرة المائية بوحدات ضغط تسمى **ميجاباسكال Megapascal (MPa)**. إذا فتحت حنفية المطبخ أو الحمام بشكل تام، فإن ضغط الماء يكون بين 0.2 و 0.3 ميجاباسكال.

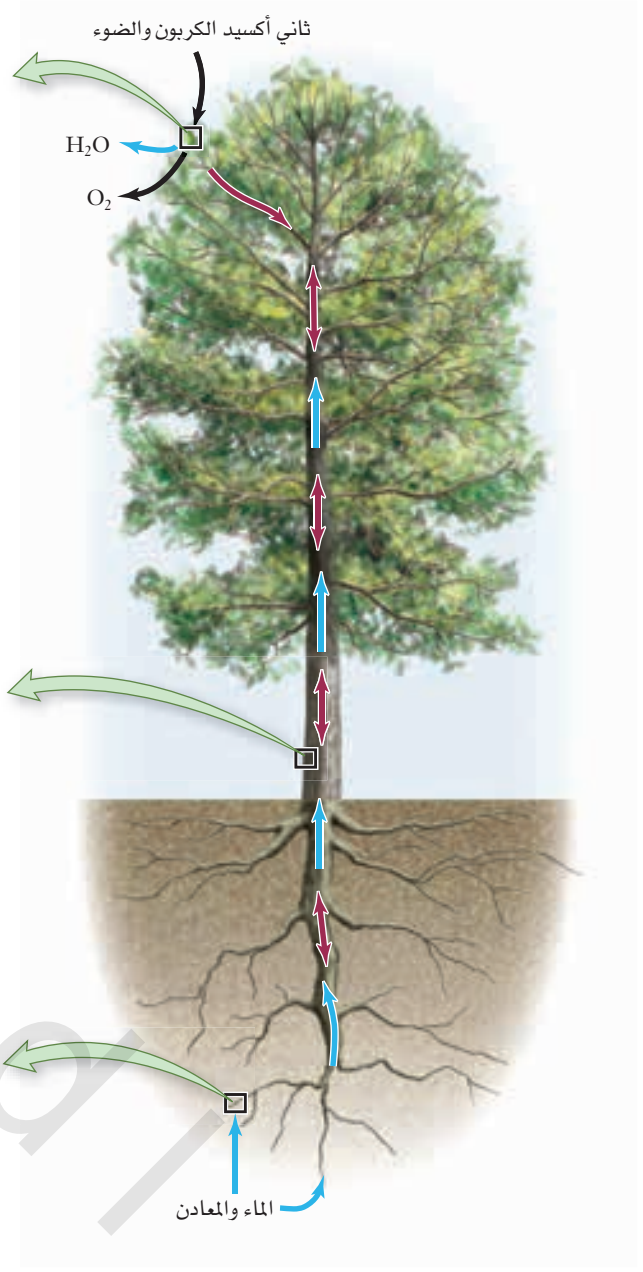
حركة الماء بالخاصية الأسموزية

إذا وضعت خلية نباتية في الماء، فإن تركيز الأملاح داخلها أعلى من المحلول الخارجي، وبذلك يتحرك الماء إلى الخلية عن طريق **الخاصية الأسموزية Osmosis** وهذا أمر تتذكره من خلال مناقشة الأغشية في الفصل الـ 5. تتمدد الخلية، وتضغط على الجدار الخلوي، وتحدث ما يسمى الامتلاء *Turgid* ويؤدى ذلك إلى ازدياد ضغط الامتلاء داخل الخلية. وعلى العكس من ذلك، إذا وضعت الخلية في محلول ذي تركيز مرتفع من السكروز، فإن الماء يخرج من الخلية، ويقل ضغط الامتلاء، ويبتعد الغشاء عن جدار الخلية كلما صغر حجم الخلية. تسمى هذه العملية **البلزمة Plasmolysis**. وإذا فقدت الخلية كميات مائية كبيرة، فإنها ستموت. إن تغيرًا بسيطًا في حجم الخلية يؤدي إلى تغير كبير في ضغط الامتلاء، وعندما يساوي ضغط الامتلاء صفرًا، فإن معظم النباتات تصاب بالذبول.



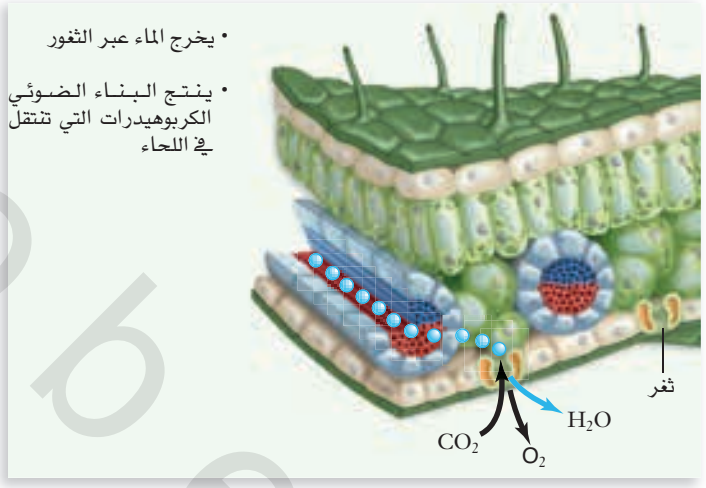
الشكل 38-1

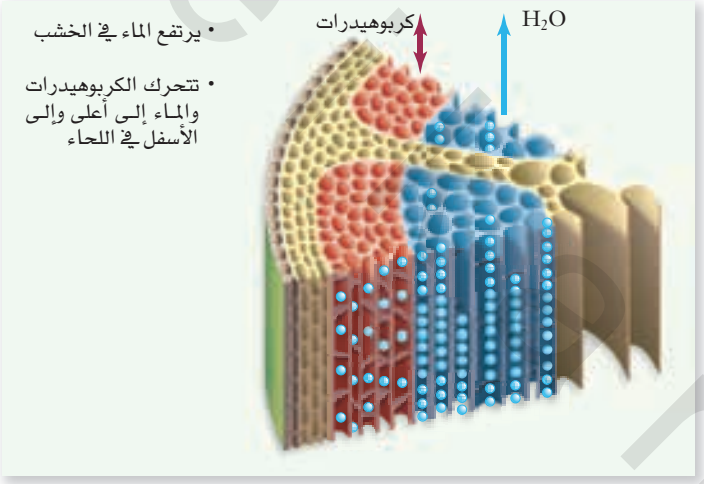
النقل بين الخلايا. يمكن للماء والمعادن والجزيئات العضوية أن تنتشر عبر الأغشية، إما بشكل نشط، أو غير نشط، عن طريق نواقل موجودة على الأغشية، أو تتحرك عبر البلاسودسماتا.

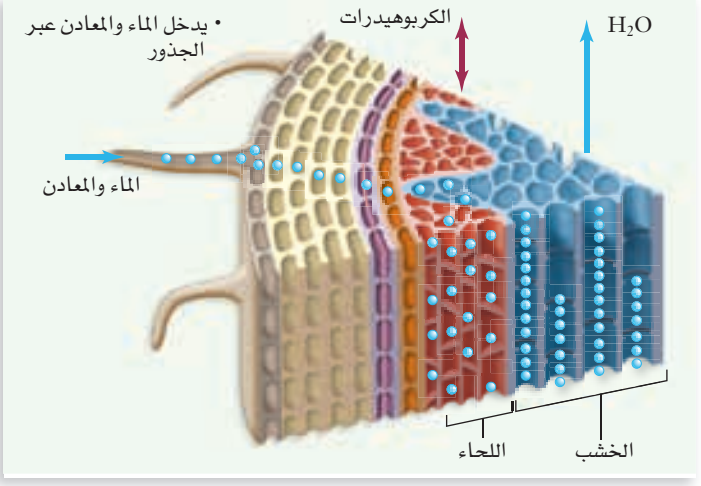


الشكل 38–2

حركة الماء والمعادن عبر النبات. يبين هذا الشكل مسار حركة الماء والمعادن عند دخولها النبات، ومرورها خلاله، وخروجها منه.





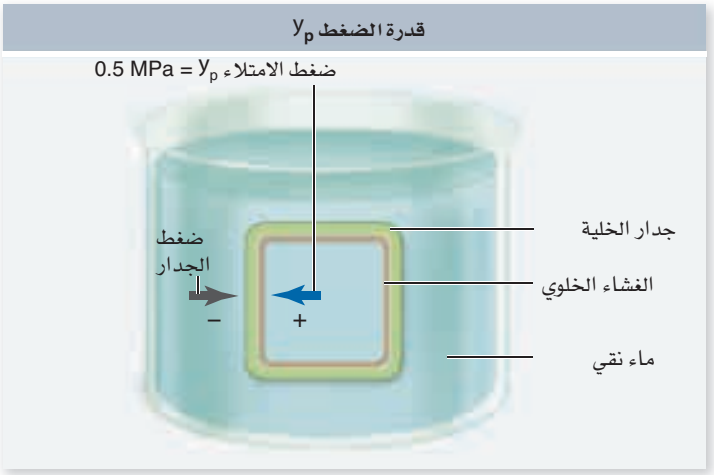


حساب القدرة المائية

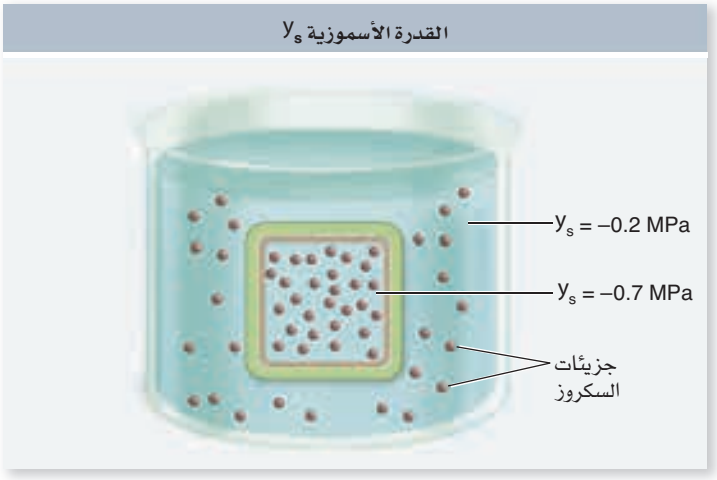
إن التغير في الضغط المائي الداخلي للخلايا يمكن معرفته بدقة من خلال احتساب القدرة المائية للخلية والمحلول المحيط بها. هناك مكونان يشكلان القدرة المائية، هما: (1) القوى الفيزيائية مثل الجدار الخلوي للخلية النباتية، وقوى الجاذبية الأرضية. (2) تركيز الأملاح في كل محلول.

وبمصطلحات القوى الفيزيائية، فإن مقدار قوى الجاذبية الأرضية صغير جدًا، وغالبًا ما يُهمل في الحسابات، إلا إذا تم التعامل مع نباتات طويلة. ويشار إلى ضغط الامتلاء الداخلي الناتج عن الضغط على جدار الخلية **بقدرة الضغط Pressure Potential** (Ψ_p). وكلما زاد ضغط الامتلاء، فإن Ψ_p تزداد. إن دورقًا يحتوي على الماء وكمية من السكروز المذاب غير محاط بغشاء خلوي أو جدار. المحاليل هنا ليس لها ضغط امتلاء، ومن ثم، فإن Ψ_p له = صفرًا **MPa**. (الشكل 38–3 أ).

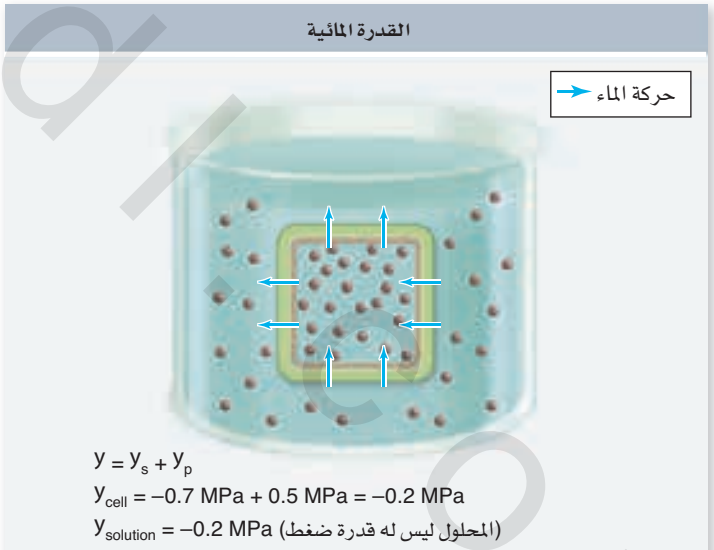
تنشأ القدرة المائية أيضًا نتيجة للتوزيع غير المتساوي للأملاح على طرفي الغشاء، التي تؤدي إلى حصول الخاصية الأسموزية. إن الضغط على طرف الغشاء الذي



أ.



ب.



جـ.

الشكل 38–3

حساب قيمة القدرة المائية. أ. يضغط جدار الخلية في اتجاه معاكس لضغط الماء الداخلي للخلية. ب. باستخدام قيم القدرة الأسموزية المعطاة، تنبّأ في اتجاه حركة الماء اعتمادًا على قيم القدرة الأسموزية فقط. جـ. القدرة المائية الكلية = مجموع Ψ_S و Ψ_p. يتحرك الماء إلى داخل الخلية؛ لأن Ψ_w للمحلول يقل عن Ψ_w للخلية.

يحتوي على تركيز ملحي أكبر يمنع حصول الخاصية الأسموزية، وأقل قيمة للضغط تكفي لإيقاف هذه الخاصية تكون متناسبة مع **القدرة الأسموزية للمذاب Solute potential** (Ψs) (الشكل 38–3 ب). الماء النقي له قدرة أسموزية تساوي صفرًا، وكلما زاد تركيز الأملاح في المحلول، فإنها تؤدي إلى خفض القدرة الأسموزية Ψs (أصغر من صفر MPa). المحلول المحتوي على كمية أكبر من الأملاح له قدرة أسموزية أكثر سالبية، والماء يتحرك من المحلول الذي له قدرة أسموزية ذات قيمة سالبة قليلة إلى المحلول الذي له قيمة قدرة أسموزية Ψs أكثر سالبية. في (الشكل 38–3 جـ)، الخلية لها قدرة أسموزية Ψs أكثر سالبية من المحلول المحيط بها؛ وبذلك يتحرك الماء إلى داخل الخلية.

قيمة القدرة المائية الكلية للخلية النباتية هي مجموع قيم قدرة الضغط والقدرة الأسموزية؛ إنها تمثل القيمة الكلية لطاقة القدرة المائية في الخلية.

$$\Psi_w = \Psi_p + \Psi_s$$

عندما توضع الخلية في ماء نقي له قدرة مائية تساوي صفرًا – إلا إذا كان تحت ضغط – فإن الماء سوف يدخل الخلية؛ لأن القدرة المائية للخلية أكثر سالبية (الشكل 38–3 جـ). وعند وضع الخلية في محلول له قدرة مائية تساوي القدرة المائية للخلية، فإن الماء سيكون قادرًا على التحرك في الاتجاه الذي يؤدي إلى التوازن – كل من الخلية والمحلول لهما القدرة المائية نفسها Ψ_w (الشكل 38–4). ويمكن للقدرة الأسموزية Ψ_s وقدرة الضغط Ψ_p للمحلول والخلية أن يختلفا، ولكن المجموع (Ψ_w) يجب أن يكون متساويًا.

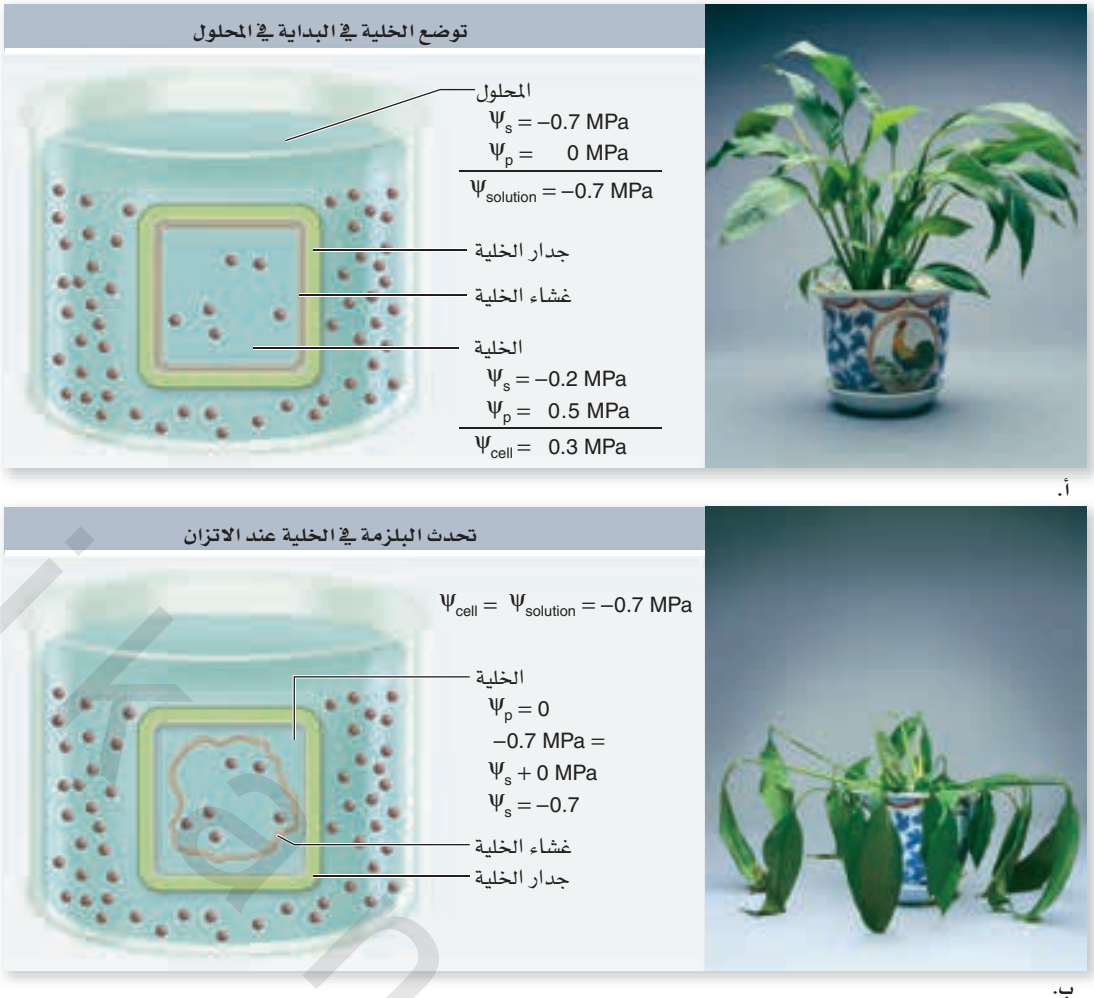
تحفز القنوات المائية الخاصية الأسموزية

مدة طويلة، اعتقد العلماء أن الماء يتحرك بالخاصية الأسموزية عبر طبقتي الدهون المفسفرة الموجودة في الغشاء البلازمي، ولكن وجد أن الماء يتحرك بسرعة تزيد على ما يتوقع أن يحصل من خلال الأسموزية فقط. أصبح معروفًا الآن، أن قنوات بروتينية خاصة بمرور الماء توجد في الأغشية تسارع الحركة الأسموزية للماء، وتدعى هذه القنوات الثقوب، أو **القنوات المائية Aquaporins** التي عرفتها في الفصل الـ 5 (الشكل 38–5). توجد هذه القنوات المختصة بنقل الماء في الخلايا النباتية والحيوانية على حد سواء، وفي النباتات توجد في الأغشية البلازمية وأغشية الفجوة المركزية، وتسمح للحركة الكُتَلِّية للماء عبر الغشاء.

هناك ما لا يقل عن 30 نوعًا من الجينات المسؤولة عن بناء البروتينات المشابهة لتلك الموجودة في القنوات المائية في نبات رشاد الجدران *Arabidopsis*. تؤدي هذه القنوات إلى تسارع النقل الأسموزي للماء، ولكنها لا تغير اتجاه حركة الماء، ولها دور مهم في الحفاظ على التوازن المائي في الخلية، ونقل الماء إلى الأوعية الخشبية.

التّدرّج في القدرة المائية من الجذور إلى الساق والأوراق يُمكّن النقل.

تنظم القدرة المائية حركة الماء خلال أجزاء النبات جميعها، وخلال الأغشية الخلوية. وتُعدّ الجذور نقطة الدخول. يتحرك الماء من التربة إلى جسم النبات فقط إذا كانت القدرة المائية للتربة أعلى من القدرة المائية للجذور. تقلل إضافة الأسمدة الكيميائية بكميات كبيرة أو ظروف الجفاف القدرة المائية للتربة، وتحدد حركة الماء إلى النبات. يتحرك الماء في النبات مع اتجاه الفرق في القدرة المائية من التربة (حيث تكون القدرة المائية قريبة من الصفر، عندما تكون التربة رطبة) إلى المناطق المتتالية ذات القدرة المائية الأكثر سالبيةً في الجذور والسيقان والأوراق والهواء (الشكل 38–6، على صفحة 762). إن تبخر الماء في الورقة يحدث ضغطًا سالبًا أو قوى سحب (وهو مماثل للقدرة المائية السالبة) في الأوعية الخشبية التي تعمل على سحب الماء من الجذور إلى المناطق العلوية من النبات من خلال الساق. إن القدرة المائية المنخفضة جدًا في الأوراق لا يمكن تعليلها من



الشكل 38–4

القدرة المائية في وضع الاتزان.

أ . هذه الخلية لها في البداية قدرة مائية Ψ_w أعلى من المحلول المحيط بها.

ب. عند الاتزان الأسموزي، تكون القدرة المائية Ψ_w للخلية والمحلول متساويين. ونفترض أن الخلية موجودة في حجم كبير من محلول ذي تركيز ثابت. القدرة المائية النهائية Ψ_w للخلية يجب أن تكون مساوية للقدرة المائية للمحلول في البداية Ψ_w. عندما تتعرض الخلية إلى البلزمة، فإن Ψ_p = صفرًا. وكلما فقدت الخلية الماء، يزداد تركيز محلول الخلية.

استقصاء

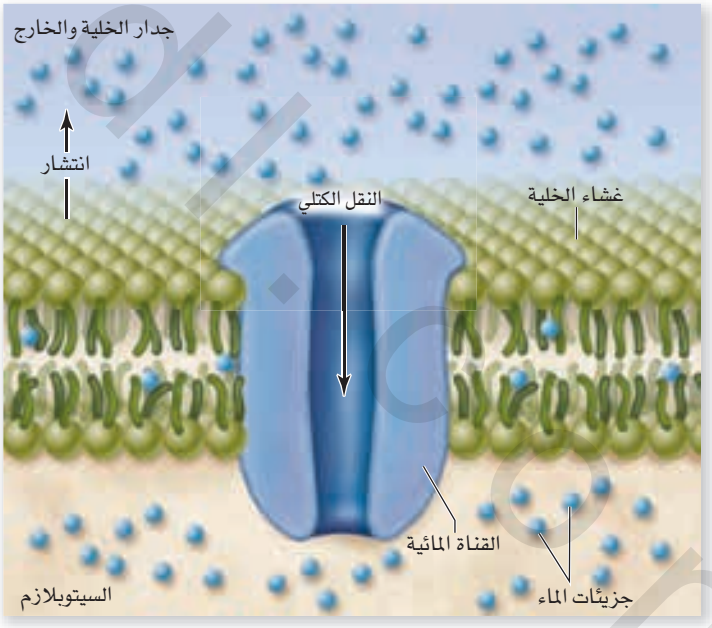
ما قيمة كلّ من: القدرة المائية Ψ_w، والقدرة الأسموزية Ψ_s، وقدرة الضغط Ψ_p للخلية في (أ) عند الاتزان إذا ما وُضعت في محلول له قدرة أسموزية Ψ_s تساوي -0.5؟

خلال عملية التبخر فقط. عند انتشار الماء من الأوعية الخشبية الدقيقة الموجودة في العروق المتفرعة للورقة، فإنها تشكل طبقة رقيقة على سطوح جدران خلايا النسيج المتوسط (الميزوفيل). وإذا كان السطح المشترك بين الماء والهواء مسطحًا، فإن القدرة المائية تكون أعلى مما لو كان السطح مموجًا.

القوة الدافعة للنتح هي الفرق في ضغط بخار الماء داخل الورقة، حيث الرطوبة النسبية تساوي 100% إلى أقل بكثير من 100% خارج الثغور. تعوض جزيئات الماء التي تخرج من الأوعية الخشبية عن جزيئات الماء التي تبخرت، وكلما زاد معدل التبخر، فإن الانتشار لا يستطيع أن يعوض عن جزيئات الماء جميعها. لذا، فإن الطبقة المائية الرقيقة تندفع إلى الخلف نحو جدار الخلية، وتصبح متموجة بدلًا من كونها ناعمةً. يؤدي هذا التغير إلى خفض قيم القدرة المائية، ومن ثم تزداد قوى السحب على عمود الماء في الأوعية الخشبية، وبذلك تزداد بشكل متزامن معدلات النتح. وليس من المستبعد أن يصل تغير القدرة المائية إلى 50 ضعفًا.

تشكل القدرة المائية أساسًا لفهم انتقال الماء إلى مسافات قريبة وبعيدة. وسوف نبين فيما تبقى من هذا الفصل كيفية النقل داخل الأنسجة والأعضاء النباتية المختلفة وبينها، بالتفصيل.

يتحرك الماء نحو القدرة المائية الأقل التي يحددها كل من تركيز الأملاح والضغط الفيزيائي. توفر القنوات المائية مسارًا يسارع معدلات انتقال الماء عبر الأغشية دون التأثير في اتجاه الحركة. يدفع الفرق في القدرة المائية الذي توفره عملية النتح حركة الماء في الأوعية الخشبية.



الشكل 38–5

القنوات المائية. القنوات المائية مختصة لنقل الماء الموجود في الغشاء البلازمي، تزيد معدلات الأسموزية؛ لأنها تسمح بالانتقال الكتلي عبر الغشاء، ولكنها لا تغير اتجاه حركة الماء.

Pearson Education

الشكل 38-6

القدرة المائية في الجذور والتربة أعلى منها في الأوراق العلوية. الماء المتبخر من الأوراق عبر الثغور يؤدي إلى حركة إضافية للماء إلى الأعلى في الأوعية الخشبية، وإلى دخول الماء إلى النبات عبر الجذور. تتناقص القدرة المائية بشكل كبير في الأوراق نتيجة لعملية النتح.

2-38 امتصاص الماء والمعادن

يتم امتصاص معظم الماء فى النبات من خلال **الشعيرات الجذرية** التي توفر بمجموعها مساحة سطحية كبيرة (الشكل 38-7). وكما تعلمت في الفصل الـ 36، فإن الشعيرات الجذرية هي زوائد لخلايا البشرة في الجذور، توجد مباشرة خلف القمم النامية، وغالبًا ما تكون الشعيرات الجذرية ممتلئة بالماء؛ لأن قدرتها المائية أقل من القدرة المائية للتربة المحيطة بها.

ولأن تركيز الأيونات المعدنية في محلول التربة أقل بكثير من تركيزها في النبات، فإن دخول المعادن وتراكمها في خلايا الجذور يحتاج إلى استهلاك الطاقة (يوفرها ATP). يحتوي الغشاء البلازمي لخلايا الشعيرات الجذرية مجموعة متنوعة من القنوات البروتينية الناقلة التي تقوم من خلالها مضخات البروتون بنقل أيونات محددة حتى بعكس اتجاه تركيزها (ارجع إلى الشكل 38-1). بعد دخولها الجذور، تُنقل الأيونات، التي تعدّ مغذيات نباتية، عبر الأوعية الخشبية إلى مختلف أجزاء النبات. إن هذه المعادن المنقولة بشكل نشط مسؤولة عن المستوى العالي للقدرة الأسموزية في خلايا الشعيرات الجذرية، وعن امتلائها بالماء.

يمكن لمساحة السطح الماص للماء والأملاح المعدنية أن تزداد في بعض النباتات لتداخلها مع أنواع من الفطريات الجذرية غير الممرضة. تؤدي هذه الفطريات إلى زيادة الشبكة الماصة إلى مدى يبعد عن الشعيرات الجذرية، وهي ذات فائدة ملاحظة في امتصاص الفوسفور من التربة. لقد تم التطرق إلى الفطريات الجذرية بالتفصيل في (الفصل الـ 31). بعد امتصاص الماء والأملاح المعدنية من خلال الشعيرات الجذرية، يتم نقلها عبر طبقات الخلايا الموجودة في الجذور إلى أن تصل إلى الأنسجة الوعائية، حيث يعبر الماء والأملاح المعدنية الأوعية الخشبية، ويتم نقلها إلى أجزاء النبات المختلفة.

الشكل 38-7

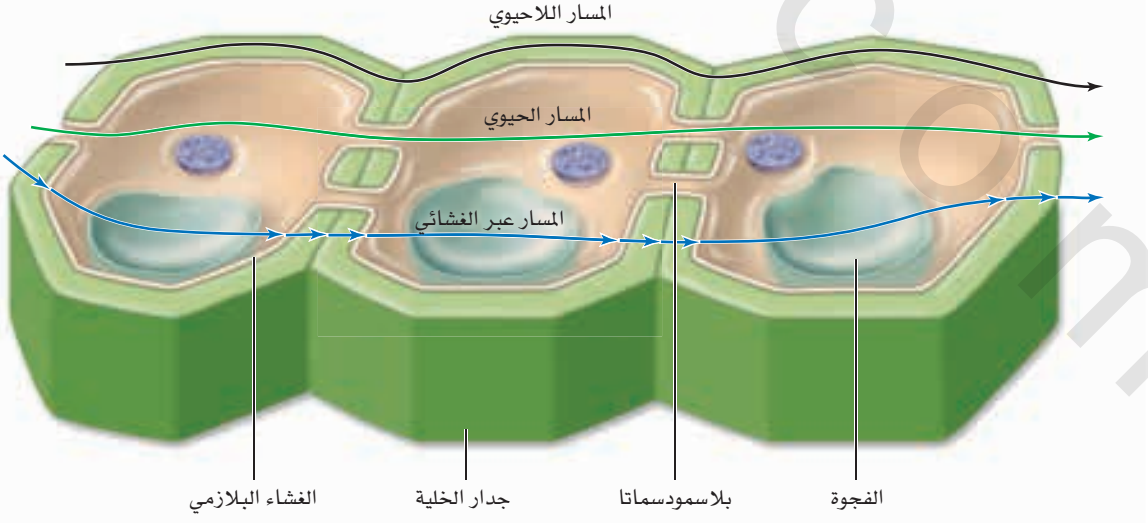
تزيد الشعيرات الجذرية مساحة السطح من أجل امتصاص المعادن والماء.

توجد ثلاثة ممرات للنقل خلال الخلايا

يمكن للماء والمعادن أن تسلك ثلاثة مسارات للوصول إلى النسيج الوعائي للجذر (الشكل 38-8)، هي: **المسار اللاحيوي Apoplast Route** الذي يتضمن الحركة من خلال جدران الخلايا والفراغات بينها، ويتجنب الانتقال عبر الأغشية. و**المسار الحيوي Symplast Route** الذي يشكل طريقًا متصلًا عبر ستيوبلازم الخلايا مرورًا بالبلاسمودسماتا. عندما تدخل الجزيئات الخلية يمكنها الانتقال إلى خلايا أخرى عبر قنوات سيتوبلازمية تسمى البلاسمودسماتا دون الحاجة إلى عبور الغشاء الخلوي. و**المسار عبر الغشائي Transmembrane Route** الذي يتضمن حركة عبر الأغشية بين الخلايا، وعبر أغشية الفجوة المركزية داخل الخلية، هذا المسار، يوفّر أعلى مستوى من التحكم لدخول المواد وخروجها. ولا تعمل هذه المسارات الثلاثة بشكل منفرد، حيث يمكن للجزيئات أن تنتقل من مسار إلى آخر في أي وقت حتى تصل إلى البشرة الداخلية للجذور.

النقل عبر البشرة الداخلية انتقائي (اختياري)

في نهاية المطاف، تصل الجزيئات في رحلتها داخل خلايا الجذر إلى البشرة الداخلية. وفي هذه الطبقة، يكون الانتقال عبر جدران الخلايا غير ممكن لوجود ما يسمى أشرطة كاسبر. وكما وُصف في الفصل الـ 36، فإن الخلايا في حلقة البشرة الداخلية جميعها لها جدران متصلة مغطاة بطبقة شمعية عازلة للماء



الشكل 38-8

مسارات النقل بين الخلايا

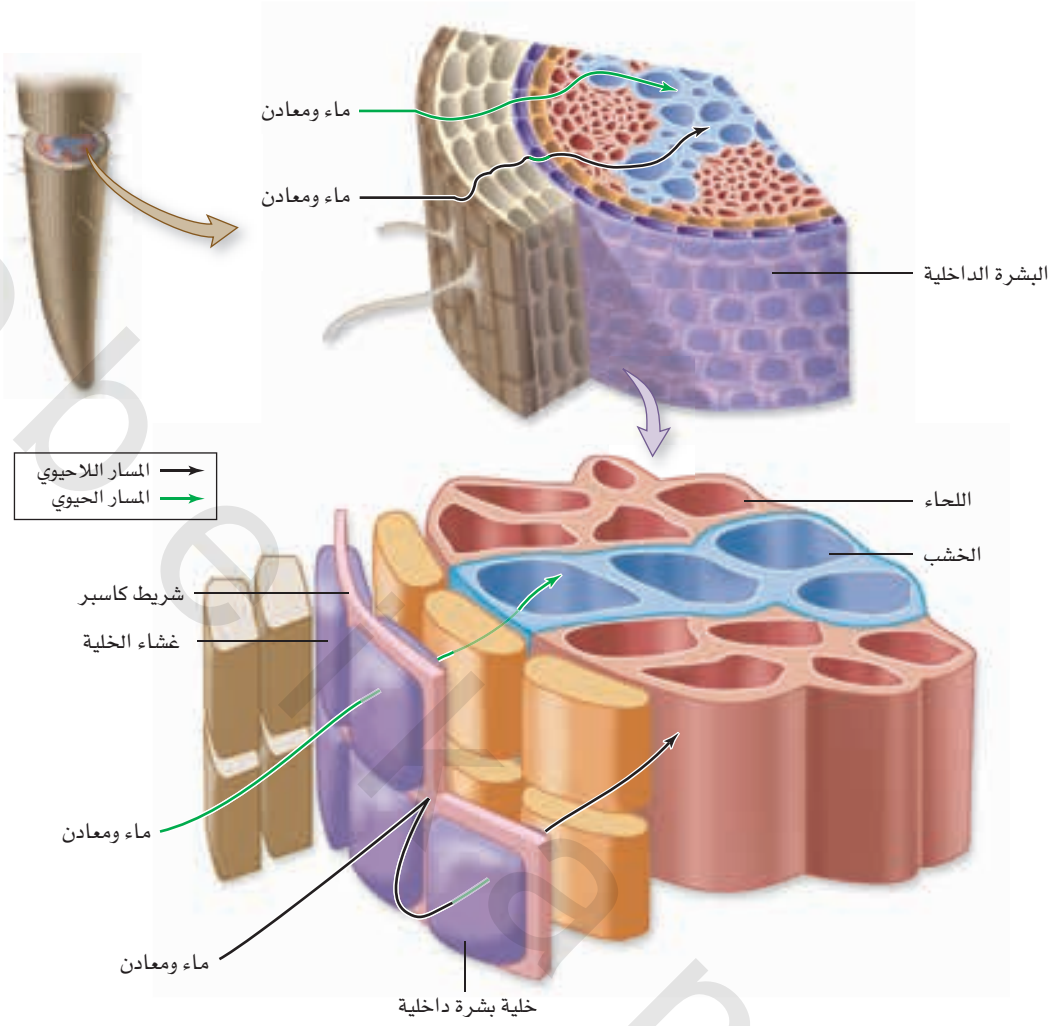
استقصاء

أي المسارات ستكون حركة الماء فيه هي الأسرع؟ هل سيكون هذا المسار هو الأنسب لنقل المغذيات إلى النبات دائمًا؟

الشكل 38-9

مسارات انتقال المعادن في الجذور.

يتم امتصاص المعادن من خلال سطوح الجذور، وبشكل أساسي من خلال الشعيرات الجذرية. خلال عبورها القشرة، تسلك المعادن مسار الجدران الخلوية والفراغات بين الخلايا، أو تنقل بشكل مباشر عبر الأغشية الخلوية وسيتوبلازم الخلايا من خلية إلى أخرى عبر البلاسمودسماتا. عند وصولها إلى شريط كاسبر، عليها أن تعبر الخلايا من خلال الأغشية البلازمية للوصول إلى الأوعية الخشبية.



تدعى **سيوبرين Suberin** (الشكل 38-9). ولهذا، فإن على الجزيئات أن تمر عبر الغشاء البلازمي، وعبر سيتوبلازم خلايا البشرة الداخلية لتصل إلى الأوعية الخشبية. تنظم البشرة الداخلية، بتركيبها الفريد، إضافة إلى القشرة والبشرة، حركة الماء والمغذيات نحو الأوعية الخشبية حتى يتم تنظيم القدرة المائية، وتساعد على منع تسرب الماء خارج الجذور.

تدخل المعادن مع الماء، الجذر الذي توسعت مساحته السطحية كثيرًا بوجود الشعيرات الجذرية والفطريات الجذرية. يستطيع الماء والمعادن الانتقال بين جدران الخلايا خلال البلاسمودسماتا، أو عبر أغشية الخلايا. تجبر أشرطة كاسبر الماء أن ينتقل عبر أغشية خلايا البشرة الداخلية من أجل سيطرة أدق على تدفق الماء.

3-38 النقل في الخشب

يدخل المحلول المائي الذي يمر عبر أغشية خلايا البشرة الداخلية النسيج الوعائي للنبات، ثم إلى الأوعية الخشبية والقصيبات. يتم ضخ الأيونات بشكل نشط إلى داخل الجذر، أو قد تتحرك عبر الانتشار الميَسَّر. يقلل وجود هذه الأيونات القدرة المائية، ويؤدي إلى زيادة في الضغط المائي الداخلي نتيجة لدخول الماء بالخاصية الأسموزية.

الضغط الجذري موجود حتى عند غياب النتح

غالبًا، يحصل **الضغط الجذري Root pressure** في الليل بسبب استمرار تراكم الأيونات في الجذور، في الوقت الذي يكون فيه النتح عبر الأوراق قليلًا أو غير موجود. يؤدي هذا التراكم إلى زيادة تركيز الأيونات بشكل كبير في الخلايا ما يؤدي إلى دخول المزيد من الماء إلى خلايا الشعيرات الجذرية عن طريق الخاصية الأسموزية. إن نقل الأيونات يؤدي أيضًا إلى انخفاض Ψs للجذور، والنتيجة هي دخول الماء إلى النبات، ومن ثم إلى الأجزاء العلوية من خلال الأوعية الخشبية على الرغم من غياب النتح.

في ظروف معينة، يكون الضغط الجذري كبيرًا؛ لأن الماء يخرج من الجزء المقطوع من الساق ساعات عدة وحتى بضعة أيام. وعندما يكون الضغط الجذري كبيرًا، قد يدفع الماء إلى الأعلى نحو الأوراق، حيث يُفقد على شكل قطرات من السائل عبر عملية تسمى **الإدماع Guttation**. لا يستطيع الإدماع دفع الماء إلى مسافات عالية أو بسرعة كبيرة، وهو لا يتم عبر الثغور، ولكن من خلال مجموعة خاصة من الخلايا قريبة من نهايات العروق الصغيرة التي تقوم بهذه العملية فقط. ويُحدث الإدماع ما يسميه العامة الندى على الأوراق.

لا يستطيع الضغط الجذري فقط أن يفسر عملية النقل في الأوعية الخشبية، بل يوفر النتح القوة الأساسية التي تنقل الماء والأيونات من الجذور إلى الأوراق.

الأوعية والقصيبات تهيئ للنقل الكُتَلي (الحجمي)

للماء خاصية فطرية تتمثل في **مقاومة الشد Tensile strength** التي تنتج عن قوى التماسك بين جزيئات الماء، أي قدرتها على تكوين روابط هيدروجينية بين بعضها (انظر الفصل الـ 2). وهذان العاملان يشكلان أساس نظرية التماسك والشد للنقل الكتلي للماء في الأوعية الخشبية.

تتناسب مقاومة الشد في عمود من الماء عكسيًّا مع قطر العمود؛ بمعنى أنه إذا كان القطر صغيرًا تكون مقاومة الشد كبيرة. ولأن الأوعية الخشبية والقصيبات لها قطر صغير، فإن قوى التماسك بين جزيئات الماء بداخلها كبيرة. وتلتصق جزيئات الماء أيضًا مع جوانب الأوعية الخشبية، ما يؤدي إلى ثبات أكبر لعمود الماء.

ومع أن الأعمدة الضيقة المائية لها مقاومة شد أكبر، فإن من المستغرب أن الأوعية الخشبية التامة التي لها قطر أكبر من القصيبات توجد في كثير من النباتات. إن الاختلاف في قطر الأوعية والقصيبات له تأثير في حجم الماء الذي يمكن أن يمر عبر العمود يفوق تأثيره على مقاومة شدّ عمود الماء. إن حجم الماء الذى يمكن أن يمر من نقطة معينة في عمود الماء / ثانية يتناسب مع القوة الرابعة r^4 لنصف قطر العمود. فاذا تضاعف نصف قطر العمود، فإن هذا سيؤدى إلى زيادة بواقع 16 مرة في حجم السائل الذي يمر من خلال هذا العمود. وعند تساوي مساحة مقطع عرضى في الأوعية الخشبية، فإن النبات الذي له أوعية خشبية كبيرة في القطر يمكنه نَقْل كمية أكبر من الماء إلى المناطق العلوية ما يمكن أن ينقله نبات ذو قصيبات أضيق.

استقصاء

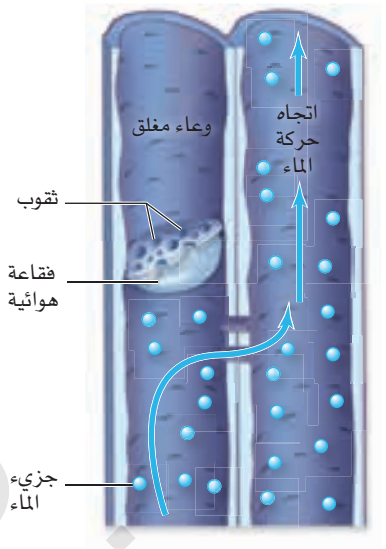
إذا أدى نوع من الطفرات إلى زيادة نصف قطر الأوعية الخشبية ثلاثة أضعاف ما كانت عليه أصلًا، فكيف سيكون تأثير هذه الطفرة في حركة الماء في النبات؟

تأثير الفجوات (التجَوُّف)

تعتمد مقاومة شد الماء على تواصل عمود الماء؛ ويؤدي دخول الفقاقيع الهوائية إلى عمود الماء إلى فقدانه قوى التماسك، وذلك عندما يُكسر أحد الأوعية الخشبية، أو يُقطع.

الفقاعة المملوءة بالهواء يمكن أن تتمدد، وتؤدي إلى إغلاق الأوعية الخشبية والقصيبات، وهذا الوضع يسمى **التجوف Cavitation** أو الانسداد. يوقف تكوين الفجوات نقل الماء، ويمكن أن يؤدي إلى جفاف النبات وموت بعض أجزائه أو موت النبات كله (الشكل 38-10).

يمكن أن يمنع التكيف في التركيب الداخلي حصول الفجوات بما في ذلك وجود مسارات بديلة لحركة الماء إذا توقفت الحركة في أحد المسارات. تتصل الأوعية الخشبية والقصيبات مع بعضها من خلال واحد أو أكثر من الثقوب في جدرانها، وغالبًا ما تكون الفقاقيع المتكونة أكبر حجمًا من الثقوب، وبذلك فإنها لا تمر من خلالها، ولا تؤدي إلى إيقاف عمل أوعية أخرى. يمكن أن يؤدي الانجماد أو تحطم



الشكل 38-10

التجَوُّف. يمكن لفقاعة هوائية أن تؤدي إلى انقطاع مقاومة الشد في عمود الماء. تكون الفقاقيع أكبر حجمًا من ثقوب الأوعية الخشبية، ولذلك فإنها يمكن أن تمنع الانتقال إلى الأوعية الخشبية المجاورة. الاتصال المتعدد بين الأوعية الخشبية والقصيبات يوفر مسارًا بديلًا، وبذلك يقلل من الخلل الذي قد يحصل نتيجة للتجوف.

الخلايا إلى تكوين فقاقيع هوائية صغيرة في الأوعية الخشبية. إن هذا التقطع في عمود الماء، يمكن أن يحدث عند تغير الطقس والحرارة في المواسم المختلفة. ووجود الفجوات هو أحد الأسباب التي تجعل الأوعية الخشبية القديمة غير قادرة على نقل الماء.

نقل المعادن

تُعدّ الأوعية الخشبية والقصيبات ضرورية للنقل الكتلي للمعادن. في نهاية المطاف، توزع المعادن التي تم إدخالها بشكل نشط إلى الجذور من خلال أوعيتها الخشبية إلى مناطق النشاط المرتفع في النباتات. أحيانًا، يوجد الفوسفور، والبوتاسيوم، والنيتروجين، والحديد بكميات كبيرة في الأوعية الخشبية، في أوقات معينة (فصل معين). وفي كثير من النباتات، يحافظ هذا النمط من التركيز الأيوني على هذه المعادن الأساسية، حيث يمكن أن تنقل من الأجزاء الناضجة التي قد تتساقط كالأوراق إلى مناطق النمو الكثيف، مثل مناطق الأنسجة المولدة.

ويجب العلم أن المعادن التي تنقل عبر الأوعية الخشبية يجب أن تنقل إلى الأعلى مع الماء. ولا تستطيع المعادن جميعها العودة إلى الأوعية الخشبية إذا ما خرجت منها. فالكالسيوم، وهو أحد العناصر الضرورية، لا يمكن أن ينتقل إلى أي مكان إذا ما تم ترسبه في موقع معين في النبات، ولكن يمكن لبعض المغذيات أن تنتقل في اللحاء.

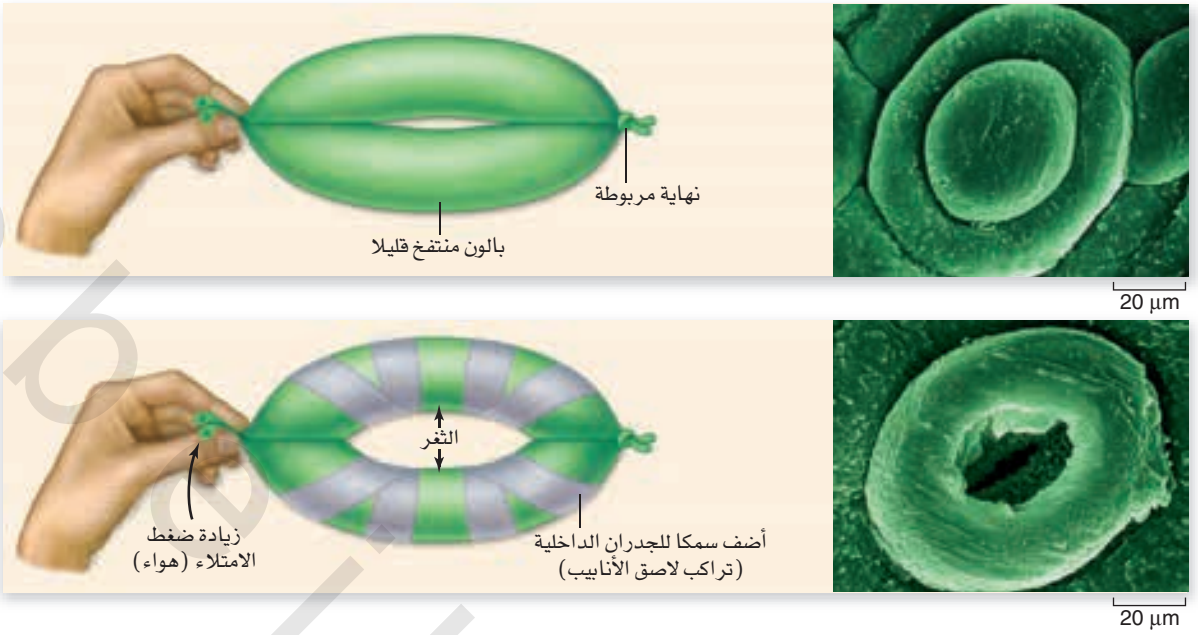
تتصل الأوعية الخشبية والقصيبات معًا لتكون أنابيب مجوفة تمتد من الجذور إلى المجموع الخضري. توجد جزيئات الماء مجتمعة على شكل عمود متصل داخل الأوعية الخشبية، وتتحرك نحو الأعلى بسرعة عالية في الأوعية الخشبية ذات القطر الأوسع. يُحدِث تقطع عمود الماء عن طريق فقاقيع هوائية تجاويف تمنع أي نقل إضافي في هذا النظام المتصل من الأوعية الخشبية.

4-38 معدل النتح

يتم فقدان ما يزيد على 90% من الماء الذي تمتصه الجذور إلى الجو. تتحرك جزيئات الماء من أطراف العروق إلى خلايا الميزوفيل، ومن سطح هذه الخلايا يتبخر إلى جيوب هوائية في الورقة. وكما تم توضيحه في الفصل الـ 36، فإن الفراغات الموجودة بين الخلايا تكون على اتصال مباشر مع الهواء الخارجي المحيط بالورقة عن طريق الثغور.

تفتح الثغور وتغلق لتوازن احتياجات النبات من الماء وثاني أكسيد الكربون

يُعدّ الماء ضروريًّا لأنشطة النبات المختلفة، ولكن النبات يفقده بشكل مستمر إلى الجو الخارجي. في الوقت نفسه، تحتاج عملية البناء الضوئي إلى ثاني أكسيد الكربون الذي يدخل إلى الخلايا الكلورنشيمية المحتوية على البلاستيدات



الشكل 38-11

يؤدي السمك غير المتماثل لجدران الخلايا الحارسة إلى فتح الثغور عندما تتمدد الخلايا الحارسة.

الخضراء من الجو الخارجي. لذا، فإن النباتات تعاني احتياجات متضاربة: الحاجة إلى تقليل خسارة الماء إلى الجو الخارجي والحاجة إلى إدخال ثاني أكسيد الكربون. وعليه، تطورت تراكيب خاصة مثل الثغور والكيوتيكل استجابة لحاجة واحدة أو للحاجتين معًا.

يعتمد معدل النتح على الظروف الجوية مثل نسبة الرطوبة والوقت في اليوم. وكما تم ذكره سابقًا، فإن النتح يقل في الليل عندما يكون الفرق في ضغط بخار الماء بين الورقة والجو الخارجي قليلًا. في النهار، يزيد الضوء درجة حرارة الورقة، في حين تبرد عملية النتح الأوراق من خلال التبخر.

وعلى الأمد القصير، يمكن لإغلاق الثغور أن ينظم خسارة الماء من النبات. وهذا يحصل في عدد من النباتات عند تعرضها لإجهاد مائي. ولكن من المفترض أن تفتح الثغور جزءًا من الوقت على الأقل لإدخال ثاني أكسيد الكربون. عند دخول ثاني أكسيد الكربون إلى الفراغات بين الخلوية يذوب في الماء قبل دخوله الخلايا، وبشكل أساسي في الماء الموجود على جدران الخلايا المحيطة بالفراغات بين الخلوية الموجودة إلى الداخل من الثغور. ويُبقي التدفق المتواصل للماء من الجذور إلى الأوراق جدران هذه الخلايا رطبة.

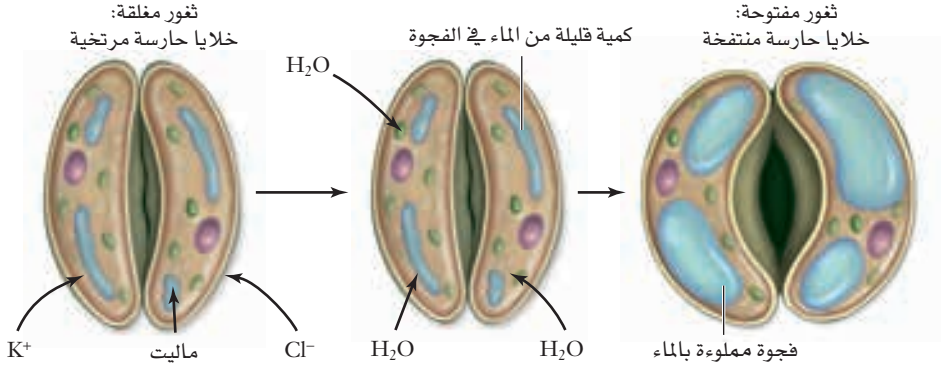
يؤدي الضغط المائي في الخلايا الحارسة إلى فتح الثغور وإغلاقها

لا تتميز الخليتان الحارستان اللتان تشبهان السجق في شكلهما والموجودتان على طرفي الثغر عن خلايا البشرة الأخرى فقط في الشكل، ولكنهما تعدان النوع الوحيد من خلايا البشرة الذي يحتوي على بلاستيدات خضراء إضافة إلى تركيب جدار مميز، إذ يكون سميكًا في المنطقة الداخلية، ورقيقًا في المناطق الأخرى، ما يؤدي إلى الانتفاخ والتقوس عند امتلائه بالماء.

ويمكن أن تصنع نموذجًا لهذا التركيب إذا أخذت بالونين من النوع الطويل، وربطت النهاية المغلقة لكل منهما معًا، ونفختهما قليلًا مع الإمساك بالأطراف الأخرى المفتوحة معًا باليد، فإنك ستلاحظ وجود فراغ صغير بين البالونين. ألصق الآن حول البالونين لاصق الأنابيب كما هو مبين في (الشكل 38-11) (دون أن تسمح للهواء بالخروج منهما) وانفخهما بشكل إضافي، وأمسك الطرفين مرة أخرى، ستلاحظ أنك تُمسك "بخليتين حارستين" لهما شكل الدونت، وبينهما ثغر في المنتصف. تعتمد الخلايا الحارسة الحقيقية في فتحها وإغلاقها على دخول الماء وخروجه بدلًا من الهواء.

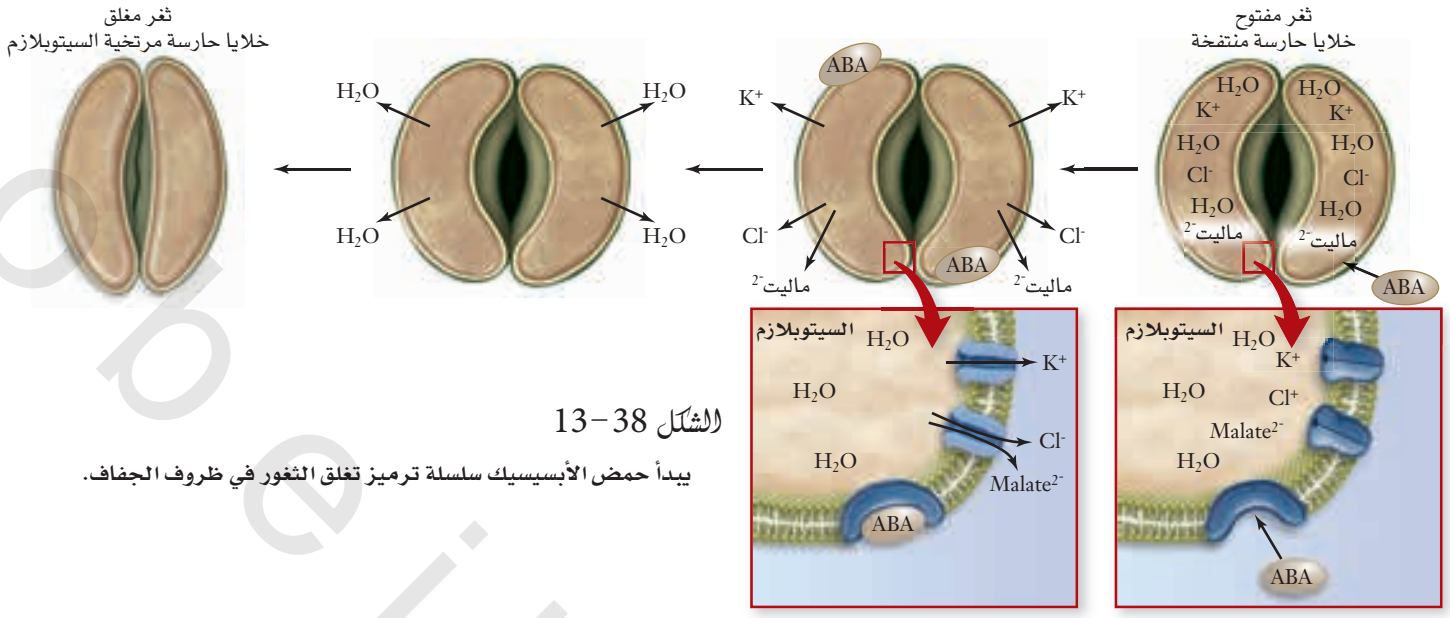
تتم الزيادة في الضغط الداخلي للخلايا الحارسة نتيجة لامتصاص أيونات البوتاسيوم والكلور والماليت. إن وجود هذه المواد بتراكيز عالية يؤدي إلى انخفاض القدرة المائية للخلايا الحارسة. وبذلك، فإن الماء يدخلها بالخاصية الأسموزية، فيتراكم فيها الماء وتنتفخ، وينفتح الثغر (الشكل 38-12). يتم الحصول على الطاقة اللازمة لحركة الأيونات عبر أغشية الخلايا الحارسة من مضخة البروتونات التي ينشطها ATP كما هو مبين في (الشكل 38-1).

تمتلئ الخلايا الحارسة في الكثير من النباتات بالماء بشكل منتظم في الصباح الباكر، عند حصول عملية البناء الضوئي، وتخسر الماء في المساء بغض النظر عن توافر الماء. خلال ساعات النهار، يتراكم السكروز في الخلايا الحارسة القادرة على القيام بعملية البناء الضوئي. لكن عملية ضخ السكروز خارج الخلايا الحارسة النشطة التي تتم في المساء تؤدي إلى فقد الماء من هذه الخلايا، وإلى إغلاق الثغور.



الشكل 38-12

كيف يفتح الثغر. عندما تُضَخُّ الأيونات إلى الخلايا الحارسة من الخلايا المجاورة، يزداد الضغط الداخلي في الخلايا الحارسة نتيجة لدخول الماء عن طريق الخاصية الأسموزية. تؤدي الزيادة في الضغط الداخلي إلى انتفاخ الخلايا الحارسة. ولأنّ جدرانها المحاذية للسطح الداخلي أسمك، فإن ذلك يؤدي إلى تقوس الخلايا الحارسة نحو الخارج، ما يؤدي إلى فتح الثغر.



الشكل 38-13

يبدأ حمض الأبسيسيك سلسلة ترميز تغلق الثغور في ظروف الجفاف.

تؤثر العوامل البيئية في معدلات النتح

تزداد معدلات النتح بالحرارة وسرعة الرياح؛ لأنها تؤدي إلى تبخر الماء بسرعة أكبر. وكلما ازدادت نسبة الرطوبة في الجو، فإن الفرقَ في القدرة المائية بين الورقة والجوّ يقلُّ. ولكن حتى في ظروف رطوبة جوية نسبية تساوي 95 %، فإن الفرق في ضغط البخار يكون كافيًا لاستمرار حدوث النتح. وعند المستويات الكارثية، حيث يصاب النبات بالذبول لعدم توافر كمية مناسبة من الماء يقل الضغط المائي الداخلي في الخلايا الحارسة إلى حد كبير قد يؤدي إلى إغلاق الثغور.

بينت الدلائل العملية وجود مسارات عدة تنظم فتح الثغور وإغلاقها. يؤدي **حمض الأبسيسيك (ABA) Abscisic acid** وهو أحد الهرمونات النباتية، موضح في الفصل الـ 42، دورًا أساسيًّا في السماح للبوتاسيوم بالخروج من الخلايا الحارسة بسرعة ما يؤدي إلى إغلاق الثغور استجابة لظروف الجفاف. يرتبط ABA مع مستقبل موجود في الغشاء البلازمي للخلايا الحارسة ما يؤدي إلى حصول سلسلة من التغيرات تفتح قنوات K^+ و Cl^- وأيونات الماليت. نتيجة لذلك، فإن خروج الماء يؤدي إلى انخفاض الضغط المائي الداخلي للخلايا الحارسة وإغلاقها (الشكل 38-13).

يؤثر تركيز CO_2، والضوء، والحرارة في فتح الثغور. فعندما يكون تركيز CO_2 في الخلايا الحارسة عاليًا، فإن هذا يدفع كثيرًا من النباتات إلى تضييق الثغور. في هذه الظروف، لا يحتاج النبات إلى كميات إضافية من CO_2، وبذلك فإنه يحافظ على الماء عند إغلاقه للثغور.

ينظم الضوء الأزرق فتح الثغور. يساعد هذا على زيادة الضغط المائي داخل الخلايا الحارسة ليفتح الثغور عندما تؤدي شدة الضوء لزيادة تبخر الماء لتبريد حرارة النبات. يحفز الضوء انتقال K^+ في اتجاه معاكس للفرق في التركيز. ينشِّط الضوء الأزرق بشكل محدد نقل H^+ ما يحدث تدرجًا في تركيز H^+ يدفع لفتح قنوات خاصة لدخول K^+.

ويمكن للثغور أن تغلق عند ارتفاع الحرارة إلى فوق المدى 30°س - 34°س وتكون العلاقات المائية غير مناسبة. وحتى يتمكن النبات من الاستمرار في تبادل الغازات، تفتح الثغور في الظلام عند انخفاض درجات الحرارة. تستطيع بعض النباتات الحصول على CO_2 في الليل بشكل معدَّل ليتم استخدامه في عملية البناء الضوئي في ساعات النهار. في الفصل الـ 9، عرفت ما يدعى أيض حمض الكراسوليسين **Crassulacean Acid Metabolism (CAM)** الذي يحدث في النباتات العصارية كنباتات الصبار. يحصل في هذه العملية النبات على CO_2 في الليل، ويخزنه بشكل مواد عضوية، حيث تتم إزالة CO_2 منها خلال النهار ليتم تثبيته، في حين تكون الثغور مغلقة. وعليه، فإن نباتات عائلة السيدوم CAM قادرة على المحافظة على الماء في البيئات الجافة.

تختلف معدلات النتح لتوازن الاحتياجات المتنافسة بين الحفاظ على الماء، وتبادل الغازات عند الثغور. تقلل مسارات البناء الضوئي البديلة من خسارة الماء عبر عملية النتح.

5-38 الاستجابة للإجهاد المائي

لأن النباتات لا تستطيع الانتقال عند تغير كميات الماء والأملاح المتوافرة لها بصورة بسيطة، فقد طورت تكيفات عدة للسماح لها بتحمل التغيرات البيئية بما فيها الجفاف والغمر، وتغير مستويات الملوحة.

تتضمن تكيفات النبات للجفاف إستراتيجيات للحدّ من فقدان الماء

لقد تطورت مجموعة من الآليات التي تنظم معدلات خسارة الماء في النبات. يوفر تنظيم إغلاق الثغور وفتحها استجابة سريعة. في حين توفر تحورات في شكل النبات حلولًا طويلة الأمد خلال فترات الجفاف. فمثلًا، يحدث السكون في أثناء الفترات الجافة من العام؛ وتتضمن آلية أخرى إسقاط الأوراق للحد من عملية النتح. يكثر وجود النباتات متساقطة الأوراق في المناطق التي تتعرض إلى فترات جفاف حادة في أوقات معينة من السنة. وبشكل عام، تحتفظ النباتات الحولية بالماء عندما تكون الظروف غير ملائمة بدخول فترة سكون على شكل بذور.

تفقد الأوراق السميكة والصلبة وذات العدد القليل نسبيًّا من الثغور –وغالبًا ذات الثغور الموجودة على السطح السفلي للورقة – ببطء أكبر مقارنة بالأوراق الكبيرة والطرية ذات الأعداد الكبيرة من الثغور. والأوراق المغطاة بكتل من الشعيرات

التي تشبه الصوف تعكس كمية كبيرة من إضاءة الشمس، وبذلك تقلل من الحمل الحراري للورقة، وتقلل الحاجة إلى تبخر الماء للتبريد.

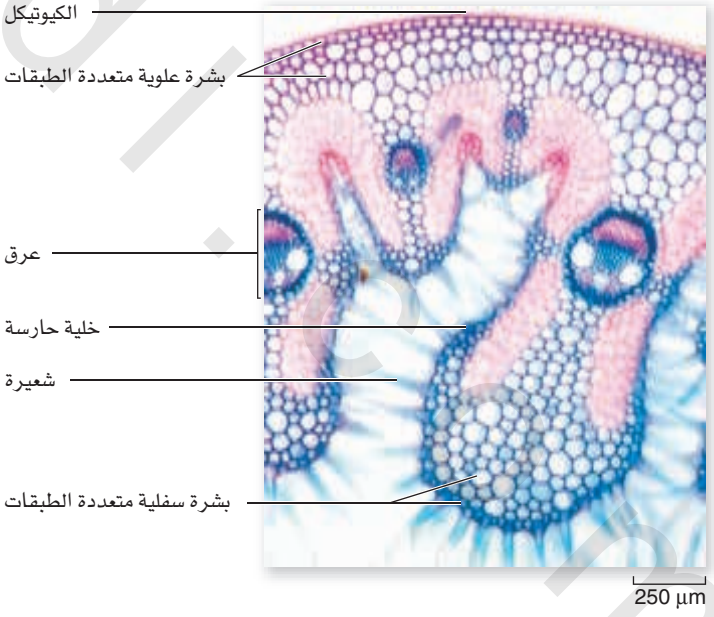
تمتلك النباتات التي تعيش في المناطق الجافة أو شبه الجافة ثغورًا تكون غائرة في تجاويف على سطح الورقة (الشكل 38-14). داخل هذه التجاويف يتغير التوتر السطحي للماء، وبذلك تنخفض معدلات فقدان الماء.

تتضمن استجابة النبات للغمر المائي بعض التغيرات الهرمونية قصيرة الأمد وتكيفات طويلة الأمد

تتعرض النباتات لكميات كبيرة من الماء، وفي هذه الحالة، فإنها "تغرق" في الماء. يؤدي الغمر إلى نقص شديد في كميات الأكسجين في التربة، ويمنع نقل المعادن والسكريات في الجذور، وبذلك فإن الجذور تنمو بشكل غير طبيعي. وتتغير المستويات الهرمونية في النباتات المغمورة، فيزداد تركيز هرمون الإيثيلين الذي له دور في منع استطالة الجذور، بينما تقل كميات الجبريلين والسيتوكينين، وهي الهرمونات التي تحفز على تكوين جذور حديثة (انظر الفصل الـ 42). يؤدي هذا الخلل في مستوى الهرمونات إلى أنماط نمو غير طبيعية.

يُعَدُّ نقص الأكسجين من أهم المشكلات؛ لأنه يؤدي إلى انخفاض حاد في معدلات التنفس الخلوي. يحتوي الماء الراكد على كميات من الأكسجين أقل بكثير مما تحويه المياه المتحركة. وبشكل عام، فإن الغمر بالماء الراكد أكثر ضررًا للنباتات. إن ضرر الغمر الذي يحدث عندما يكون النبات ساكنًا أقل بكثير من ضرر الغمر عندما يكون النبات في حالة نمو نشط.

قد تؤدي التغيرات الفيزيائية التي تحدث في الجذور نتيجة لقلة الأكسجين إلى توقف حركة الماء في النبات. فعندما تكون الجذور مغمورة بالماء، فإن المعضلة هي أن أوراق هذا النبات قد تصاب بالجفاف، وهو أمر يبدو متناقضًا مع توافر الماء بكثرة. تستجيب بعض النباتات لظروف الغمر بتكوين عُديسات كبيرة (تسهل عملية تبادل الغازات) وجذور خاصة تصل إلى فوق مستوى الماء للقيام بتبادل الغازات.



الشكل 38-14

التراكيب الداخلية لحماية الأوراق من الجفاف. الثغور الغائرة، ووجود الشعيرات بكثافة عالية، ووجود طبقات متعددة من خلايا البشرة تقلل خسارة الماء من هذه الورقة الموضحة في المقطع العرضي.د.

وعندما تستطيع بعض النباتات البقاء إذا تعرضت إلى الغمر أحيانًا، فإن هناك نباتات أخرى متكيفة للعيش في الماء العذب. إحدى الطرق التي تتكيف بها النباتات للعيش في المياه هي تكوين نسيج خاص يسمى **النسيج الهوائي Aerenchyma**، وهو نسيج برانشيمي ذو خلايا غير متراصة، وذو فراغات هوائية كبيرة (الشكل 38-15). تمتلك زنابق الماء وكثير من النباتات المائية نسيجًا هوائيًّا كبيرًا. ويمكن أن ينقل الأكسجين من الأجزاء النباتية الموجودة فوق سطح الماء إلى المناطق السفلى من خلال مرورها عبر النسيج الهوائي، ويسمح هذا الأكسجين بحصول الأكسدة التنفسية حتى في الأجزاء المغمورة من النبات.

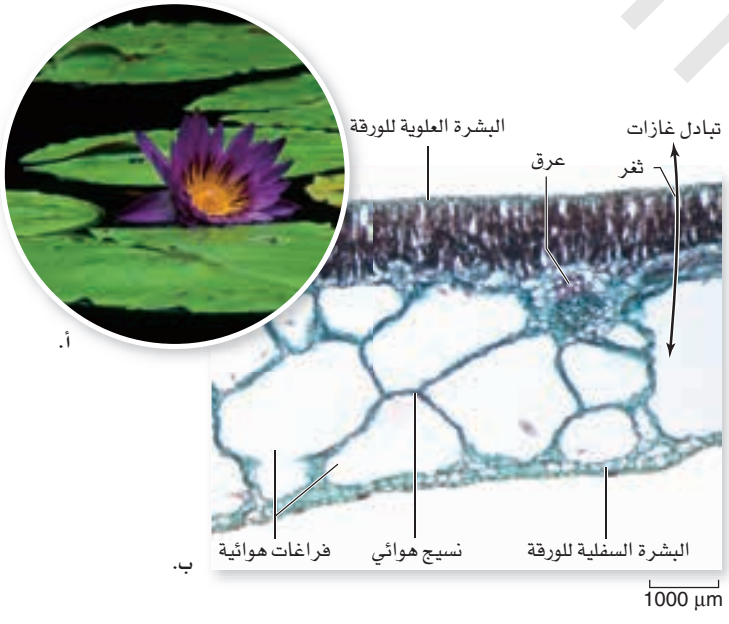
تكون بعض النباتات عادة نسيجًا هوائيًّا، في حين يكوّن بعضها الآخر الذي يتعرض إلى فترات من الغمر النسيجَ الهوائي عندما تستدعي الحاجة إلى ذلك. ففي نبات الذرة، تؤدي الزيادة في مستويات الإيثلين نتيجة للغمر إلى حث تكوين النسيج الهوائي.

يتضمن تكيف النبات للملوحة الزائدة طرقًا للإزالة

تكيف السلف الطحلبي للنباتات على الحياة في المياه العذبة بعد أن كان يعيش في المياه المالحة قبل انتقاله إلى اليابسة. يتضمن هذا التكيف تغيرًا كبيرًا في تنظيم التوازن الملحي.

النمو في المياه المالحة

لا تحتاج نباتات كالمانجروف التي تنمو عادة في المناطق المغمورة بالمياه المالحة إلى تزويد أجزائها المغمورة بالأكسجين فقط، ولكنها تحتاج أيضًا إلى سيطرة على التوازن الملحي فيها. يجب أن تستبعد الأملاح، أو أن تفرز بشكل نشط أو تخفف بعد دخولها. يمتلك المانجروف الأسود *Avicennia Germinans* جذورًا طويلة أسفنجية مملوءة بالهواء، تنمو فوق الطين. تسمى هذه الجذورُ الجذورَ التنفسية (انظر الفصل الـ 36) وهي تحتوي على عديسات كبيرة في الأجزاء الموجودة فوق مستوى الماء يدخل من خلالها الأكسجين، حيث ينتقل إلى الأجزاء المغمورة من الجذور (الشكل 38-16). إضافة إلى ذلك، فإن



الشكل 38-15

النسيج الهوائي. يسهل هذا النسيج تبادل الغازات في النباتات المائية. أ. تطفو زنابق الماء على سطح الماء، فتجمع الأكسجين، وتنقله إلى الأجزاء المغمورة من النبات.

ب. الفراغات الهوائية الكبيرة في أوراق زنبق الماء توفر لها القدرة على الطفو. النسيج البرانشيمي الخاص الذي يشكل هذه الفراغات المفتوحة يدعى النسيج الهوائي. يتم تبادل الغازات من خلال الثغور الموجودة فقط على السطح العلوي للورقة.

الشكل 38-16

كيف تحصل الأجزاء المغمورة من نبات المانجروف على الأكسجين. ينمو المانجروف الأسود (*Avicennia Germinans*) في مناطق غالبًا ما تكون مغمورة وجزء كبير من النبات عادة ما يكون مغمورًا بالماء. ولكن التحورات في الجذور التنفسية توفر الأكسجين للأجزاء المغمورة من النبات؛ لأن هذه الجذور تمتلك عددًا من العديسات الكبيرة. ينتشر الأكسجين إلى الجذور من خلال هذه العديسات، حيث ينتقل إلى النسيج الهوائي الكثيف، ومن ثم إلى باقي أجزاء النبات.

امتلاك المانجروف أوراقًا عصارية تحتوي على كميات كبيرة من الماء تؤدي إلى تخفيف تركيز الأملاح التي تدخلها. كثير من النباتات التي تعيش في هذه الظروف إما أن تفرز كميات كبيرة من الأملاح، أو توقف امتصاص الأملاح على مستوى الجذور.

النمو في التربة المالحة

كثيرًا ما تنتج الزيادة في ملوحة التربة من تراكم الأملاح من عملية الري. حاليًا تحتوي 23% من الأراضي الزراعية في العالم على مستويات عالية من الأملاح، ويقلّل ذلك من إنتاجية المحاصيل. القدرة المائية المنخفضة للتربة المالحة تؤدي إلى إجهاد مائي للمحاصيل. يمكن للنباتات المحبة للملوحة أن تتحمل التراكيز العالية للأملاح، وآليات التحمل الملحي فيها لا تزال قيد الدراسة بهدف الحصول على نباتات مهجنة ذات قدرة على تحمل الأملاح. تنتج بعض هذه النباتات كميات كبيرة من المركبات العضوية داخل جذورها لتغير الفرق في القدرة المائية بين الجذور والتربة، حتى تتم عملية امتصاص الماء.

يقلل الماء الراكد من تركيز الأكسجين المتوافر للجذور. الجذور التنفسية هي أحد الابتكارات التي ترفع من تركيز الأكسجين في الجذور. تغير التراكيز الملحية العالية الفرق في القدرة المائية للنبات، وتمنع النتح، وقد تؤدي إلى موت النبات. تمتلك بعض النباتات الإمكانات التي تزيد من كفاءة امتصاص الماء عن طريق الجذور الموجودة في الماء المالح.

6-38 النقل في اللحاء

توزع معظم السكريات التي يتم تصنيعها في الأوراق والأجزاء الأخرى الخضراء في النبات عن طريق اللحاء إلى مختلف أجزاء النبات. تسمى هذه العملية **الانتقال Translocation**، وهي توفر الوحدات البنائية السكرية للجذور ومناطق النمو الأخرى في النبات. يتم تحويل السكريات المخزونة في أعضاء مثل الدرنات، التي عادة ما تكون على شكل نشا إلى سكريات قابلة للنقل مثل السكروز، وهي تنتقل في اللحاء. في هذا الجزء، سنناقش طرق نقل السائل المغذي الغني بالسكريات والمسمى **العصارة Sap** إلى أجزاء النبات المختلفة.

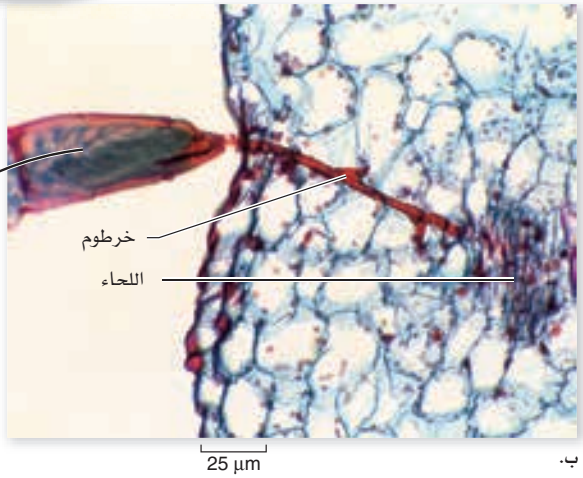
تنقل المواد العضوية في النبات إلى الأعلى وإلى الأسفل

لقد تم تحديد المسار الذي تنتقل فيه السكريات والمواد الأخرى في النبات بدقة من خلال استخدام المواد المشعة، على الرغم من أن اللحاء نسيج ضعيف، وأن الانتقال خلاله يمكن أن يتأثر بشكل سلبي بسهولة. يمكن إضافة ثاني أكسيد الكربون المشع $^{14}CO_2$ إلى سكر الجلوكوز خلال عملية البناء الضوئي. تستخدم جزيئات الجلوكوز لبناء السكروز الذي ينتقل في اللحاء. هذه الدراسات، بينت أن السكروز ينتقل نحو الأعلى ونحو الأسفل في اللحاء. كانت مجموعة حشرات المنّ التي تستطيع امتصاص عصارة النبات من الأدوات المهمة التي استخدمت لفهم عملية الانتقال في اللحاء. تدفع حشرة المنّ بخرطومها داخل خلايا اللحاء في الأوراق والسيقان للحصول على السكر الموجود فيها. عندما يتم قطع خرطوم المنّ عندما يتغذى على عصارة النبات، فإن العصارة في اللحاء تستمر في الخروج من خلال هذا التركيب، حيث يمكن تجميعها بشكل نقي لتحليلها (الشكل 38-17)

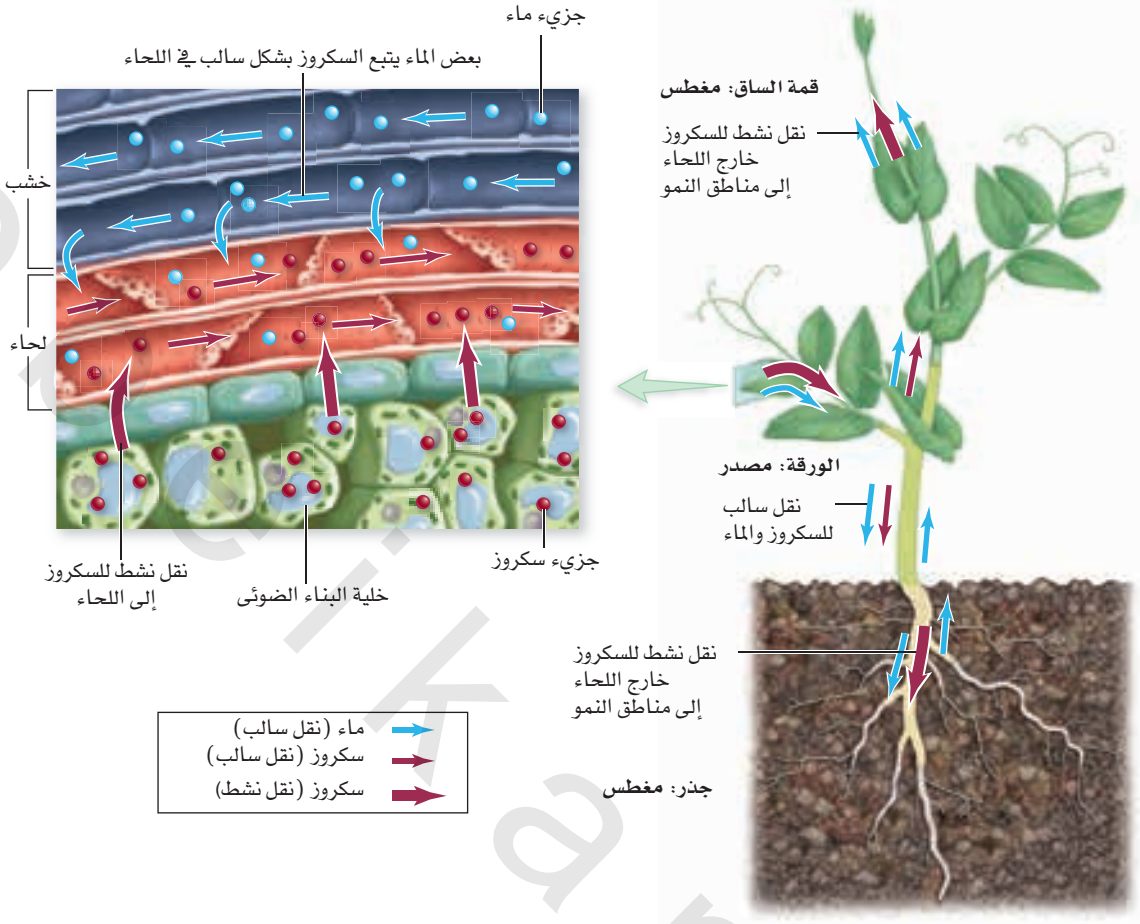
الشكل 38-17

الحصول على الغذاء من اللحاء. أ. حشرة المنّ ومن ضمنها تلك الموضحة على طرف ورقة نبات تتغذى على المحتوى الغذائي الغني للحاء.
ب. تدعى أجزاء الفم الثاقبة في هذه الحشرة الخرطوم. عند فصل الخرطوم عن الحشرة خلال قيام الحشرة بامتصاص العصارة وبقاء الخرطوم في النبات، يستمر السائل الموجود في اللحاء في الخروج، حيث يمكن تجميعه وتحليله.

أ.



ب.



الشكل 38-18

شكل التدفق الكُتَلي. في هذا الشكل، تمثل النقط الحمراء جزيئات السكروز، وتمثل النقط الزرقاء جزيئات الماء. بعد انتقالها من خلايا الميزوفيل في الورقة أو أي جزء آخر من النبات إلى الخلايا الناقلة في اللحاء، تُنقل جزيئات السكروز إلى الأجزاء الأخرى في النبات عن طريق التدفق الكتلي، وتفرغ في المناطق التي تحتاج إليها.

عند تبخير السائل الموجود في اللحاء، وجد أنه يحتوي بين 10% إلى 25% مادة جافة التي جميعها تقريبًا هي مادة السكروز. وباستخدام حشرة المنّ للحصول على عينات من المواد ذات العلامة الإشعاعية، أوضح علماء النبات أن المواد في اللحاء تتحرك بسرعة كبيرة تصل إلى 50-100 سم / ساعة.

يقوم اللحاء أيضًا بنقل الهرمونات النباتية، وكما سيتم توضيحه في (الفصل الـ 42)، فإن الإشارات البيئية يمكن أن تؤدي إلى نقل سريع للهرمونات في النبات. وقد وضحت الدلائل الحديثة أن mRNA يستطيع الانتقال في اللحاء ما وفر آلية لم تكن معروفة من قبل حول عمليات الاتصال بين الخلايا المتباعدة.

الفرق في الضغط المائي يدفع عملية النقل في اللحاء

تُعدّ **نظرية التدفق بالضغط Pressure-Flow Theory** أوسع النماذج قبولًا بوصفها آلية تشرح انتقال محلول الكربوهيدرات عبر اللحاء. تتدفق الكربوهيدرات المذابة من المصدر *Source* وتتحرر في منطقة المغطس *Sink* حيث يتم استهلاكها. تشمل مصادر السكريات الأنسجة التي تقوم بعملية البناء الضوئي كخلايا الميزوفيل في الأوراق والأنسجة المخزنة للغذاء كخلايا القشرة في الجذور التي يمكن أن تكون إما مصدرًا، أو مغطسًا. توجد الأجزاء المستهلكة أيضًا في القمم النامية للجذور والسيقان، وفي الثمار النامية. وكما أن المصدر والمغطس يمكن أن يتبدلا مع الزمن بحسب الحاجة، فإن اتجاه النقل في اللحاء يمكن أن يتغير أيضًا.

في العملية التي تسمى **تحميل اللحاء Phloem Loading**، تدخل الكربوهيدرات وبشكل أساسي السكروز، الأنابيب الغربالية في العروق الدقيقة الموجودة في المصدّر. ينتقل بعض السكروز من خلايا الميزوفيل إلى الخلايا المرافقة والخلايا الغربالية عبر المسار الحيوي (انظر الشكل 38-8). يصل معظم السكروز إلى الخلايا الغربالية من خلال النقل في المسار اللاحيوي، ومن ثم ينتقل عبر الأغشية من خلال ناقل السكروز والبروتونات موحد الاتجاه (انظر الفصل الـ 5). هذه الخطوة المستهلكة للطاقة يدفعها مضخات بروتونية (انظر الشكل 38-1). توفر الخلايا المرافقة والخلايا البرانشيمية القريبة من الأنابيب الغربالية الطاقة بشكل ATP لدفع هذا النقل. وبخلاف الأوعية الخشبية والقصيبات، يجب أن تبقى الخلايا الغربالية حية حتى تشارك في النقل النشط.

يحدث التدفق الكتلي في الأنابيب الغربالية دون الحاجة إلى طاقة إضافية. ولوجود فرق في القدرة المائية بين الأنابيب الغربالية والأوعية الخشبية القريبة، فإن الماء ينتقل إلى الأنابيب الغربالية بالخاصية الأسموزية. وعليه، فإن الضغط المائي الداخلي يزداد في الأنابيب الغربالية. وهذا الضغط يدفع حركة السائل في اللحاء المنتشر في أجزاء النبات المختلفة. في المغطس، يتم إخراج السكروز والهرمونات بشكل نشط من الأنابيب الغربالية، فيتبعها الماء بالخاصية الأسموزية. ينخفض الضغط المائي الداخلي في منطقة الامتصاص، حيث يؤدي إلى التدفق الكتلي من منطقة الضغط المرتفع في مواقع المصدر إلى الضغط المنخفض في مواقع الامتصاص أو المغطس (الشكل 38-18). يعود معظم الماء في مواقع الامتصاص لينتشر نحو الأوعية الخشبية، حيث يعاد تدويره أو يُفْقد من خلال عملية النتح.

لا يحتاج انتقال السكروز والكربوهيدرات الأخرى داخل الأنابيب الغربالية إلى طاقة، ولكن الضغط اللازم لدفع هذه الحركة ينشأ من خلال عمليات تحميل هذه المواد التي تستهلك الطاقة في الأنابيب الغربالية وتفريغها.

تنقل السكريات والهرمونات عبر اللحاء من منطقة المصدر إلى منطقة المغطس من خلال آلية التدفق بالضغط. النقل النشط ضروري لتحميل المواد في مناطق المصدر. يغير التحميل في اللحاء القدرة المائية ما يقود إلى دخول الماء الذي يحمل المواد نحو منطقة المغطس. بخلاف النقل في الأوعية الخشنة يتم الانتقال في اللحاء باتجاهين.

مراجعة المفاهيم

38-1 آليات النقل (الشكل 38-2)

يتضمن انتقال الماء في النبات أشكالًا عدة لا تحتاج إلى نظام ضخ.

- لفهم كيفية انتقال الماء في النبات، يحتاج المرء إلى أن يعتمد على خصائص الماء، والخاصية الأسموزية، وأحداث على مستوى الخلية.
- مع أن الماء يمكن أن يدفع عن طريق الجذور، إلا أن القوى الأساسية هي قوى سحب للماء ناتجة عن عملية النتح. يشترك في نقل الماء الخاصية الأسموزية، وقوى التماسك والالتصاق.
- يمكن التعرف إلى اتجاه حركة الماء من خلال قيم القدرة المائية. يتحرك الماء إلى الخلية أو المحلول الذي يمتلك قدرة مائية منخفضة تمثل تراكيز أسموزية عالية (الشكل 38-3 و 38-4).
- في النباتات، القدرة المائية تساوي مجموع قدرة الضغط أو ضغط الماء الداخلي على جدار الخلية والقدرة الأسموزية للخلية (قدرة محلولها) والبيئة المحيطة.
- عند وضع الخلايا النباتية في محلول مرتفع القدرة المائية تمتلئ الخلايا بالماء، ويزداد ضغطها الداخلي، وعند وضع الخلايا في محلول قدرته المائية منخفضة، فإن الخلايا تتكمش، وقد تحدث لها عملية البلزمة.
- تسرع القنوات أو الثقوب المائية انتقال الماء بالخاصية الأسموزية، لكن لا تغير اتجاه حركة الماء (الشكل 38-5).
- في الخلاصة، ينتقل الماء إلى النبات إذا كانت القدرة المائية للتربة أكبر من القدرة المائية للجذور. فقدان الماء على حالة بخار من الأوراق تتيح قدرة مائية سالبة تسحب الماء إلى المناطق العلوية من النبات عبر الأوعية الخشبية.

38-2 امتصاص الماء والمعادن

تؤدي الشعيرات الجذرية والفطريات الجذرية إلى زيادة مساحة السطح الماص للماء والمعادن.

- تنقل المعادن بشكل نشط من التربة إلى الجذور، فتؤدي إلى زيادة القدرة الأسموزية الداخلية وجذب الماء.
- عند دخول الماء والمعادن إلى الجذور، فإنها يمكن أن تسلك ثلاثة مسارات للوصول إلى الأنسجة الوعائية في هذه الجذور. (الشكل 38-8)
- المسار اللاحيوي يتضمن حركة على سطوح جدران الخلية والفراغات بين الخلايا.
- المسار الحيوي مسار سيتوبلازمي متصل بين الخلايا عن طريق البلاسمودسماتا.
- المسار عبر الأغشية يسمح بالتحكم في طبيعة المواد التي تدخل الخلية، أو تخرج منها.
- عند حركة الماء والمعادن نحو النسيج الناقل، يقوم شريط كاسبر بإجبار الماء والمعادن على الانتقال عبر أغشية خلايا البشرة الداخلية للتحكم بشكل دقيق في حركة المغذيات وتدفق الماء.

38-3 النقل في الخشب

يدخل المحلول المائي الذي يمر عبر الأغشية فى خلايا البشرة الداخلية إلى خلايا الخشب.

- يتشكل الضغط الجذري نتيجة النقل النشط للأيونات إلى خلايا الجذر ودخول الماء فيها بالخاصية الأسموزية، وله دور محدود في حركة الماء في النبات.
- الإدماع، أو تكوين الندى، هو فقدان للماء من خلال الأوراق عند ارتفاع مستويات الضغط الجذري.
- تعتمد مقاومة الشد في الماء على قوى التماسك والالتصاق الخاصة بالماء.
- تعتمد كمية الماء التي يمكن أن تنقل عبر الأوعية الخشبية على نصف قطر الوعاء الناقل. كلما كان قطر عمود الماء في الأوعية الناقلة صغيرًا، كانت مقاومة الشد المائي أكبر ما يؤدي إلى حركة لكميات أكبر من الماء. ولكن، كلما ازداد نصف قطر عمود الماء، كانت كمية الماء المنقولة مسافة معينة أكبر.
- يحدث التجوف إذا تقطع عمود الماء عن طريق فقاقيع هوائية، ويصبح عمود الماء غير متصل ما يؤدي إلى جفاف النبات وموته.
- يتم توزيع المعادن إلى أنسجة النمو النشط خلال حركة الماء العلوية في الأوعية الخشبية.

38-4 معدل النتح

مع أن معدلات النتح يمكن أن تكون معتدلة، إلا أن ما يزيد على 90% من الماء الذي يمتصه النبات يفقد من خلال التبخر.

- تحدث الخسارة الأساسية للماء عن طريق الثغور، عندما تُفتح للحصول على ثاني أكسيد الكربون وإطلاق الأكسجين (الشكل 38-12).
- يؤدي الضغط المائي الداخلي للخلايا الحارسة إلى فتح الثغور وإغلاقها. عندما تمتص الخلايا الحارسة الأملاح المعدنية تنخفض قدرتها المائية، وتدخل الماء بالخاصية الأسموزية. تُفتح الثغور عندما تمتلئ الخلايا الحارسة بالماء. في الليل، يتم إخراج السكروز خارج الخلايا الحارسة، فتتكمش الخلايا، وتغلق الثغور.
- يزداد معدل النتح مع الزيادة في درجة الحرارة وسرعة الرياح. ويقل معدله مع الزيادة في درجة الرطوبة النسبية.
- تغلق الثغور عند درجة الحرارة العالية، أو عندما يزداد تركيز CO_2، وتفتح عندما ينشط الضوء الأزرق دخول K^+ إلى داخل الخلايا الحارسة.
- تقلل مسارات البناء الضوئي البديلة، مثل CAM معدل النتح.

38-5 الاستجابة للإجهاد المائي

تكونت في النباتات أساليب للتكيف مع التغير في كميات الماء المتوافرة.

- يتضمن التكيف في النباتات لخفض فقدان الماء إغلاق الثغور، وخفض أعدادها، ووجود الثغور غائرة في الورقة، وفقدان الأوراق، والسكون، وتغطية الأوراق بطبقة شمعية وشعيرات وبرية.
- تكيفت النباتات للغمر المائي الذي يحرم الجذور من الأكسجين. تكوين العديسات والجذور العرضية من بين أنواع التكيف.
- تكوِّن النباتات المائية نسيجًا هوائيًّا لضمان نقل الأكسجين إلى أجزاء النبات الموجودة تحت سطح الماء (الشكل 38-15).
- النباتات التي تعيش في مياه مالحة لها جذور تنفسية لتبادل الغازات، وفرز الأملاح إلى الخارج.
- تزيد النباتات المحبة للملوحة من امتصاصها للماء من التربة المالحة بخفض القدرة المائية لجذورها باستخدام جزيئات عضوية.

38-6 النقل في اللحاء

تنقل معظم السكريات المتكونة خلال عملية البناء الضوئي، والهرمونات النباتية في اللحاء.

- تنقل المواد العضوية إلى الأعلى وإلى الأسفل في اللحاء.
- يتم معظم انتقال السكريات من المصدر إلى المغطس بسبب التغير في القدرة المائية لمحتويات اللحاء. في منطقة المصدر، يؤدي النقل النشط للسكريات إلى انخفاض القدرة المائية في اللحاء. انتقال الماء إلى اللحاء يرفع الضغط الداخلي، ويدفع محتويات اللحاء للتحرك نحو المنطقة الماصة (المغطس) حيث يتم خروج السكر من اللحاء إلى الخلايا الماصة بعملية نقل نشطة. يعود الماء لينتشر نحو الأوعية الخشبية القريبة ليتم استخدامه مرة أخرى (الشكل 38-18).

obeikandi.com

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. العبارة غير الدقيقة هي:
   أ. ينقل الماء إلى المناطق ذات القدرة المائية المنخفضة.
   ب. تنقل الأوعية الخشبية المواد إلى الأعلى، في حين ينقل اللحاء المواد نحو الأسفل في النباتات.
   جـ. يتحرك الماء في الأوعية الخشبية بشكل أساسي نتيجة لخاصيتي التماسك والالتصاق الخاصتين بالماء.
   د. انتقال الماء عبر الأغشية يكون غالبًا نتيجة للفرق في تركيز الأملاح.
2. يحتاج انتقال الماء من التربة عبر النبات نحو الجو الخارجي إلى قدرة مائية:
   أ. تتناقص من التربة إلى الجو الخارجي.
   ب. متزايدة من التربة إلى الجو الخارجي.
   جـ. متساوية في التربة والنبات والجو الخارجي.
   د. لا شيء مما ذكر.
3. إذا استطعت أن تسيطر على آلية فتح الثغور وأبقيتها مغلقة، فإن النبات:
   أ. سوف ينخفض بناء السكريات فيه.
   ب. سوف ينخفض انتقال الماء.
   جـ. كل من أ و ب سوف يحصل إذا بقيت الثغور مغلقة.
   د. لا شيء مما ذكر.
4. إذا وضعت خلية لها قدرة أسموزية = -4 MPa وقدرة ضغط = 0.2MPa في وعاء يحتوي على ماء نقي تحت ضغط = 0.5 MPa فسوف:
   أ. يتحرك الماء إلى خارج الخلية. ب. يتحرك الماء إلى داخل الخلية.
   جـ. تتحطم الخلية. د. تنفجر الخلية.
5. إذا استطعت إزالة القنوات المائية من غشاء الخلية، فسوف:
   أ. تتوقف حركة الماء عبر الأغشية.
   ب. لا تستطيع النباتات التحكم في اتجاه حركة الماء عبر الأغشية.
   جـ. ينخفض معدل انتقال الماء عبر الغشاء.
   د. تفقد الخلية امتلاءها، وتصبح مترهلة.
6. يتحرك جزيء من الماء في نبات. العملية التي لن توفر قوة دافعة لحركته على مستوى الخلية أو إلى مسافات بعيدة داخل النبات هي:
   أ. الخاصية الأسموزية.
   ب. الانتشار.
   جـ. النتح.
   د. كل ما ذكر قوى دافعة لحركة الماء.
7. العبارة غير الصحيحة حول نقل الماء والمعادن بين الخلايا في الجذور هي:
   أ. المسار اللاحيوي ينقل الماء والمعادن عبر جدران الخلايا والفراغات بين الخلايا.
   ب. المسار الحيوي ينقل المواد، الماء والمعادن عبر البلاسمودسماتا.
   جـ. المسار عبر الأغشية يستخدم النقل عبر الأغشية بين الخلايا.
   د. لا شيء مما ذكر.
8. إذا أزيل شريط كاسبر:
   أ. فلن يتمكن الماء والمعادن من الوصول إلى الأوعية الخشبية.
   ب. فستكون هناك انتقائية أقل للمواد التي يمكن أن تدخل الأوعية الخشبية.
   جـ. فسيفقد الماء والمعادن من الأوعية الخشبية، وتعود إلى التربة.
   د. فستتوقف حركة الماء والمعادن عبر جدران خلايا البشرة الداخلية.
9. تعتمد حركة الماء في الأوعية الخشبية على:
   أ. قدرة جزيئات الماء على تكوين روابط هيدروجينية.
   ب. النقل النشط.
   جـ. تبخر الماء من سطح الورقة.
   د. (أ و جـ).
10. عندما تغلق الثغور في الليل:
   أ. لن تكون هناك قدرة مائية في الأوعية الخشبية.
   ب. لن يستطيع الماء الخروج من الورقة.
   جـ. تتوقف الجذور عن امتصاص الماء من التربة.
   د. لا شيء مما ذكر.
11. إذا أردت أن تجبر الثغور على أن تفتح، فإن الشيء الذي يمكن أن يؤدي إلى ذلك هو:
   أ. معاملة النبات بحمض الأبسيسيك (ABA).
   ب. تحفيز حركة الماء إلى الخلايا الحارسة.
   جـ. تحفيز حركة الماء خارج الخلايا الحارسة.
   د. العمل على تجفيف خلايا البشرة المحيطة بالثغور، ومن ثم ابتعاد الخلايا الحارسة عن بعضها.
12. نفخ الماء للارتفاع في أنبوبة المشروبات تتشابه مع:
   أ. الإدماع.
   ب. الانتشار.
   جـ. النقل الكتلي في الأوعية الخشبية.
   د. الخاصية الأسموزية.
13. يدخل السكروز إلى خلايا الأنابيب الغربالية في اللحاء عن طريق:
   أ. الخاصية الأسموزية.
   ب. القدرة المائية.
   جـ. النقل النشط.
   د. عملية تنظم بالأكسينات.
14. العبارة التي تصف نظرية التدفق الكتلي بدقة هي:
   أ. تنقل السكريات من المصدر إلى المغطس.
   ب. تدخل السكريات إلى اللحاء بعملية نقل سالبة، في حين تخرج من اللحاء، من خلال عملية نقل نشطة.
   جـ. تزيد الكربوهيدرات في اللحاء بالقرب من الأوراق كثافة محتويات اللحاء وبذلك تدفع حركتها إلى الأسفل نحو الجذور.
   د. (أ و ب).

أسئلة تحدٍّ

1. الجذور متكيفة جدًا لامتصاص الماء من البيئة. ومع هذا، فإن النباتات التي تنمو في المناطق الرطبة جدًا لها جذور متخصصة في الحصول على الأكسجين. اشرح هذه التكيفات التركيبية في الجذور. ولماذا تُعدّ مهمة لبقاء النبات؟
2. يُعدّ التجوف في الأوعية الخشبية من أكثر التحديات لعمل الأوعية الخشبية في النباتات. تستطيع النباتات التعامل مع هذا الوضع؛ لأن الماء يمكن أن يحول مساره عند المنطقة التي أغلقت. بعض النباتات قادرة على إزالة الفقاقيع الهوائية من خلال تكوين ضغط إيجابي كافٍ لجعل هذه الفقاقيع تذوب في الماء. كيف يمكن أن يقوم النبات بهذا؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.