

العلاقات المائية للخلية

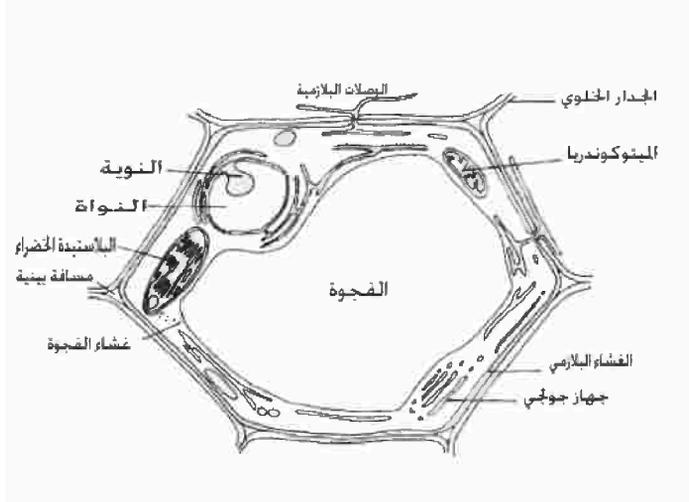
- المقدمة • تركيب الخلية النباتية
- مصطلحات العلاقات المائية للخلية
- البلازما • نفاذية الخلية • حركة الماء
- بين الخلايا • طرق قياس جهد الماء
- أمثلة لدى جهد الماء في النبات

(٤-١) المقدمة

إن معظم الماء الموجود في النباتات، عموماً، يوجد داخل الخلايا - وعلى وجه التحديد يوجد في الفجوات التي تكون في غالبية الخلايا النباتية متميزة وكبيرة، لذا فإن فهم العلاقات المائية للنبات يتطلب معرفة بتركيب الخلايا وعلاقاتها المائية. إن تركيب الخلية النباتية ليس من البساطة بحيث يغطي بالتفصيل في مثل هذه العجالة نظراً لاختلاف الخلايا في الحجم والشكل والوظيفة والمحتوى المائي والنفاذية وغير ذلك من الصفات المميزة والتي يمكن الإلمام بها من الكتب التي تتناولها بالتفصيل ولكن إعطاء لمحة عن تركيب الخلية ومكوناتها وخاصة نوع الخلايا الذي له دور كبير في تخزين الماء قد يساعد في فهم العلاقات المائية.

(٤-٢) تركيب الخلية النباتية

تكون الفجوات الخلوية- وبالتالي المحتوى المائي- جزءاً كبيراً من أحد أنواع الخلايا النباتية وهي الخلايا البرنشيمية، بعكس الخلايا المتخصصة كالخلايا الموجودة في المناطق الإنشائية (أي الخلايا التي لازالت في طور التميز حيث الفجوات الصغيرة والسيتوبلازم وما به من عضيات ونواة والجدار الخلوي المحيط بكل خلية نباتية تقريبا. إذا فالخلية البرنشيمية تتكون من جدار خلوي رقيق نوعاً ما وطبقة من السيتوبلازم وبه النواة، وطبقة السيتوبلازم هذه تغلف فجوة مركزية كبيرة، وقد أدى استخدام المجهر الإلكتروني إلى إظهار كثير من الصفات والتراكيب الدقيقة للخلية ككل، والشكل التالي (الشكل رقم ٤-١) يمثل رسماً تخطيطياً مبسطاً لقطاع في خلية نباتية مثالية وبالطبع ليس هناك خلية مثالية تضم كل هذه المكونات ولكن الرسم وضع كمرشد ليضم مكونات الخلية بصفة عامة. تتميز الخلايا النباتية، عموماً، بوجود جدار صلب، نوعاً ما، يحد من تمدد الخلية إلى ما لا نهاية وبذا فهو يحول دون انفجار الخلية عندما تدخل كميات كبيرة من الماء بحيث يسبب هذا الجدار ضغطاً على مكونات الخلية. يتكون الجدار الخلوي الابتدائي من ترسبات مواد كربوهيدراتية كالسيليلوز وأشباه السليلوز والمواد البكتينية وبعض البروتينات، وكل هذه المواد يكونها سيتوبلازم الخلية. ويكون الماء أكثر من نصف حجم الجدار الخلوي الابتدائي في الخلايا الصغيرة وغالبية الماء موجودة في فراغات شعرية دقيقة في الجدار الخلوي قطرها يتراوح ما بين واحد وخمسة نانومترات، والماء في الجدار الخلوي تربطه قوى التشرب أو قوة امتصاص المادة حيث يرتبط إلى أسطح الليفينات السليلوزية بواسطة الروابط



الشكل رقم (٤-١). رسم تخطيطي لقطاع في خلية نباتية "مثالية" لتوضيح العضيات التي توجد، غالباً، في الخلايا النباتية المختلفة.

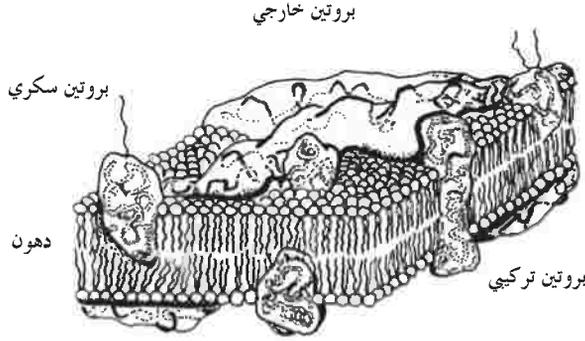
المصدر: (Milburn, 1979) بتصرف.

الهيدروجينية أو القوي الشعرية في الفراغات الدقيقة الأكبر بينها والتي يتراوح قطرها ما بين ١٠ إلى ١٠٠ نانومتر بحيث قد يصل حجم الماء إلى ما يقارب النصف من حجم الجدار الخلوي الابتدائي. ومع أن الجدار الخلوي صلب نوعاً ما إلا أنه مرن ولذا فإن ضغط الامتلاء (وهو الضغط الناشئ من الداخل على مكونات الخلية من الجدار الخلوي نتيجة لامتلاء الخلية بالماء) يتسبب في كبر الخلايا الصغيرة. بعد تميز الخلايا تقوم الخلية بترسيب مواد إضافية من السليلوز يتخللها مادة اللجنين على الجانب الداخلي للجدار الخلوي الابتدائي كطبقة أو طبقات أخرى مكونة ما يعرف بالجدار الخلوي الثانوي. هنا تتوقف الخلية عن الكبر في الحجم نظراً لفقد الجدار الخلوي بعض مرونته ولذا تتخذ الخلية شكلها

النهائي تقريباً. مع ذلك لا تفقد الخلية مرونتها كلية ولذا فحجم الخلية يتغير بتغير ضغط الامتلاء. والجدار الخلوي منفذ للماء والمحاليل إلا في حالة ترسب بعض المواد الدهنية كما في الخلايا الفلينية وأجزاء من جدار الخلية في البشرة الداخلية في الجذر. إن الجدر الخلوية بصفة عامة ليست مصمتة بل يوجد بها ثغوب صغيرة فيما بين الخلايا، يتخلل هذه الثغوب جزء من السيتوبلازم بقطر يقارب ٠,٢ ميكرومتر ويطلق على مثل هذا التركيب الوصلات البلازمية "البلازموديزماتا" (Plasmodesmata) ووظيفتها ربط سيتوبلازم الخلايا المتجاورة مع بعضها البعض بحيث يمكن انتقال المواد الذائبة من خلية إلى أخرى.

يفصل الجدار الخلوي عن السيتوبلازم الغشاء الخلوي وكذلك يفصل السيتوبلازم عن الفجوة غشاء مشابه يطلق عليه غشاء الفجوة Tonoplast. وبالمثل توجد فواصل من هذا النوع بين السيتوبلازم ومعظم مكونات الخلية. وقد دلت الدراسات الأولية على أن جميع المواد الهيدروكربونية التي تذوب في الدهون تنفذ خلال الأغشية الخلوية بسهولة، وكذلك عند معاملة الخلايا بالمواد المذيبة للدهون فإن الغشاء الخلوي يفقد حيويته وبالتالي تفقد الخلية جزءاً من محتوياتها الداخلية والتي لا تفقدها في الظروف الطبيعية مما يدل على أن الدهون تدخل في تركيب الغشاء الخلوي، وقد أثبتت الدراسات الحديثة ذلك بل حددت الدهون الفوسفاتية وأن الغشاء الخلوي يضم أيضاً ستيروولات وتشترك البروتينات في تكوين طبقات ذلك الغشاء. ومن دراسات المجهر الإلكتروني يظهر الغشاء الخلوي كخطين متوازيين، وسمك الغشاء يتراوح من ٦ إلى ٨ نانومتر. أما كيفية التركيب فلم يتوصل إلى ذلك أحد ولكن هناك بعض النماذج المقترحة والتي تتدرج في القدم والتعقيد ومن أحدثها وأكثرها

شمولاً بحيث يغطي معظم الحقائق العلمية المعروفة عن الأغشية الخلوية ما هو موضح بالرسم التخطيطي في الشكل رقم (٤-٢). ولزيد من المعلومات عن هذا الموضوع راجع كوتيك وجاناسيك ١٩٧٧م (Kotyky and Janáček, 1977).



الشكل رقم (٤-٢). نموذج يصور تركيب الغشاء الخلوي بناء على معظم المعلومات الحديثة من دراسة الأغشية الخلوية، ويوضح طبقتا الدهون الأساسية والبروتينات التركيبية المختلفة، ويلاحظ أن نسبة الأولى تقارب عشرة أضعاف نسبة البروتينات.

المصدر: (Kotyky and Janvacek, 1977).

من أهم الصفات المميزة للأغشية الخلوية أنها ذات نفاذية اختيارية بحيث تتحكم في دخول وخروج المحاليل.

تدل معظم الدراسات الحديثة على سيتوبلازم الخلايا بأنه أكثر تعقيدا مما كان يظن في السابق؛ فباستعمال المجهر الإلكتروني تبين أن السيتوبلازم لا يضم النواة والبلاستيدات والميتوكوندريا، فقط، ولكن يضم عددا من العضيات الأخرى مثل جهاز جولجي والشبكة الاندوبلازمية والريبوزومات بجانب جسيمات أخرى وأن معظم هذه العضيات يحاط بغشاء أو غشاءين وهذه العضيات تسبح في السيتوبلازم الذي يختلف في درجة سيولته ولزوجته

نظراً لما يجويه من مواد تتراوح في البساطة من الأيونات والماء إلى المواد البروتينية (كبعض الإنزيمات). ويوجد الماء في السيتوبلازم في الفراغات الموجودة بين خيوط البروتينات أو مكوناً روابط هيدروجينية مع الروابط الببتيدية. مع أن معظم عضيات الخلية الأخرى الموجودة في السيتوبلازم تكون وحدات منفصلة عن السيتوبلازم بواسطة أغشية ولها علاقاتها المائية إلا أن كمية الماء الموجودة بها من الضالة بحيث يمكن إهمالها عدا الفجوة الخلوية.

يحيط السيتوبلازم بالفجوة (أو الفجوات الخلوية) حيث يفصلهما غشاء مشابه للغشاء الخلوي مع بعض الاختلافات البسيطة مثل زيادة نسبة الدهون والمجال هنا ليس مناقشة التركيب. تتراوح الفجوات الخلوية، عموماً، في الحجم من فجوات كروية الشكل صغيرة في الخلايا الإنشائية إلى فجوة مركزية كبيرة واحدة في الخلايا البرنشيمية حيث تحتل أكثر من ٥٠٪ من حجم الخلية. وبالطبع تنشأ الفجوة الخلوية الكبيرة أثناء التميز من تلاحم الفجوات الخلوية الصغيرة. والفجوة تحوي طورا سائلا من المواد السكرية والأملاح حيث وجود هذه المواد هو السبب الرئيسي للجهد الأسموزي لهذا السائل والذي يعرف باسم العصير الخلوي. إلى جانب هذه المواد تضم الفجوات مواد أخرى كثيرة ومختلفة مثل الأحماض الأمينية والأميدات والبروتينات والدهون والأصماغ والمواد التنينية وكثير من الصبغات مثل الأنثوسيانين والأحماض العضوية والبلورات المعدنية وما إلى ذلك. إن بعض هذه المواد قد يساهم في زيادة الجهد الأسموزي للعصير الخلوي إذا كان ذائبا أو ذائبا جزئيا. هذه التشكيلة من المواد تتجمع في الفجوات عن طريق النقل النشط من السيتوبلازم. لذا فعودتها للسيتوبلازم بطيئة أو معدومة إلا في حالات خاصة. وتضم الفجوات الجزء

الأكبر من ماء الخلية النباتية. تعتمد العلاقات المائية للخلية على جهد ومقدار الماء الموجود في تلك الفجوات نظراً لسرعة نفاذية الماء من الفجوة وإليها. وفي الغالب يتراوح الجهد الأسموزي للعصير الخلوي من -٥ إلى -٣٠ ضغطاً جويًا. والعصير الخلوي في الغالب حمضي ورقمه الهيدروجيني ما بين ٤-٦ ولو أن المدى على الجانبين قد يكون أكبر حيث هناك بعض أنواع من الخلايا عصيرها الخلوي ذو رقم هيدروجيني قلوي جدا والبعض الآخر ذو رقم هيدروجيني حمضي جدا ولكن ذلك نادر جدا، فعلى سبيل المثال هناك أحد أنواع من الطحالب تقوم بتركيز حمض الكبريتيك في الفجوة بحيث قد يصل تركيز الحمض إلى ١ عياري.

(٤-٣) مصطلحات العلاقات المائية للخلية

إن عدم وجود مصطلحات قياسية في مجال العلاقات المائية يعد عتبة في سبيل الاتصال العلمي بين فروع العلم المهمة يمثل هذا الموضوع وانعزال فرع كفسولوجيا النبات عن فروع العلم الأخرى مثل علم التربة والعلوم الفيزيائية باستعمال مصطلحات خاصة وبأسماء متعددة يؤدي إلى إعاقة تقدمه وبالتالي عدم الاستفادة من تجارب الآخرين والتي قد تضيء باستعمالها في مثل هذا المجال ترابطاً أكثر وفهماً لآليات الخلايا في نموها والذي بدوره يؤدي إلى الاستفادة من هذا الفرع في المجالين البحث والتطبيقي على حد سواء لصالح البشرية ومعارفها.

ولقد شاع في النصف الأول من القرن العشرين الميلادي بين علماء النبات مصطلحات عدة لتعريف مقدرة النبات على امتصاص الماء وبالتالي

حالة الطاقة الحرة للماء في الخلية، ومن هذه المصطلحات قوة المص (Suction force) وقوة امتصاص الماء (Water absorbing power) وحالة الماء في الخلية (Hydrature) ونقص الضغط الانتشاري (Diffusion pressure deficit). والمثل الأخير كان من أكثر هذه المصطلحات شيوعاً. ويمكن استعمال نقص الضغط الانتشاري كمقياس للضغط الذي يمكن أن ينتشر به الماء النقي إلى الخلية عندما توضع فيه. وكما سبق في فصل العلاقات المائية للتربة من استعمال المصطلحات الحديثة للعلاقات المائية في التربة باستخدام مصطلح جهد الماء (Water potential) فقد جرى بالمثل في الفترة الأخيرة (بداية النصف الثاني من القرن العشرين الميلادي) استخدام هذا المصطلح في العلاقات المائية للخلية حيث إن جهد الماء يدل على الخاصية نفسها التي يدل عليها مصطلح نقص الضغط الانتشاري ولكنه ذو دلالة أكبر ومستخدَم من قبل عديد من العلماء في فروع مختلفة وبذا يتحقق وجود المصطلحات القياسية. واستخدام جهد الماء، أيضاً، يساعد في تحليل مكوناته في أجزاء كثيرة من النظام الذي يوجد به ماء سواء أكانت هذه المكونات لجهد الماء ناتجة عن وجود محاليل أو وجود ضغط أو تلاصق إلى غير ذلك من المؤثرات في جهد الماء كما سيرد بعد قليل.

وللتبسيط والشمولية في فهم هذا المصطلح يستحسن البدء بالمبدأ العام وهو الطاقة الحرة للمادة. وتعرف الطاقة الحرة لأية مادة بكمية الطاقة الممكنة لأداء شغل يتطلب بذل طاقة، والماء كغيره من المواد لا ينتقل ضد مجال الطاقة ولذا فانتقال الماء يكون مع مجال الطاقة فاقداً جزءاً من طاقته الحرة عند تلك الحركة، ويحدث التعادل عندما يعدم ذلك المجال. وهذا معناه أن الماء دائماً ينتقل إلى المناطق التي تكون طاقته فيها أقل ما يمكن، والجهد الكيميائي لأية

مادة تحت أية ظروف (سواء أكانت تلك المادة نقية أو ذائبة أو كجزء من نظام معقد) هو الطاقة الحرة لكل جزيء جرامي من تلك المادة. من هنا يتبين أن الجهد الكيميائي ما هو إلا مقياس للطاقة التي بواسطتها يمكن أن تتفاعل أو تتحرك تلك المادة.

يساوي جهد الماء (μ_w) في أية نظام الجهد الكيميائي للماء النقي الحر μ_w° معدلا لتلك القوى التي تؤثر في جهده الكيميائي في ذلك النظام، فإذا عبر عن تأثير هذه القوى في ضغط الماء البخاري فإن الجهد الكيميائي للماء في ذلك النظام يساوي المجموع الجبري لهذه المكونات (أو القوى) كما في المعادلة:

$$\mu_w = \mu_w^\circ + RT \ln e/e^\circ$$

حيث أن R ثابت الغازات (أرج / جزيء / درجة حرارة)

T و درجة الحرارة المطلقة (كالفن)

e و الضغط البخاري للماء في النظام عند T

e° و الضغط البخاري للماء النقي عند T

وبما أن القيم المطلقة للجهد الكيميائي ليس من السهل قياسها لذا

يقاس الفرق بين الحالتين، وتصبح المعادلة السابقة:

$$\mu_w - \mu_w^\circ = RT \ln e/e^\circ$$

وعندما يصبح الضغط البخاري للماء في أية نظام يساوي الضغط

البخاري للماء النقي الحر فإن (e/e°) تساوي واحد، واللوغاريتم الطبيعي

لواحد يساوي الصفر أي أن ($\ln e/e^\circ$) يساوي صفر، وبالتالي ففرق الجهد في

المعادلة أعلاه يساوي الصفر. وهذا معناه أن جهد الماء النقي (كما في المعادلة الأولى) يساوي الصفر. أما في حالة اختلاف الضغط البخاري في الحالتين فإن النسبة (e/e^0) أقل من الواحد واللوغاريتم الطبيعي للعدد الأقل من الصفر ذو قيمة سالبة، ولذا فإن جهد الماء في أية نظام عدا الماء النقي الحر أقل من الصفر وهو ذو قيمة سالبة بطبيعة الحال.

ونظرا لأن العوامل السائدة في الخلايا هي الضغط الأسموزي وضغط الامتلاء لذا فمن الممكن تحويل وحدات الطاقة في المعادلة السابقة (وهي أرج/جزيء) إلى وحدات ضغط عن طريق القسمة على الحجم الجزيئي الجرامي الجزئي (V) للماء كالتالي:

$$\frac{\mu_w - \mu_w^0}{V} = \frac{RT \ln e/e^0}{V}$$

والوحدات هي أرج/سم³ وتساوي داين/سم². والوحدة الأخيرة يمكن تحويلها للوحدات الدولية أو وحدات الضغط الأخرى وهي البار أو الضغوط الجوية حسب العلاقة التالية:

$$0.1 \text{ ميجاباسكال} = 1 \text{ بار} = 0.987 \text{ ضغط جوي} = 10^6 \text{ داين/سم}^2.$$

إن المعادلة السابقة تعبر عن جهد الماء الذي اصطلح على إعطائه الرمز (Ψ_w) ولذا فإن:

$$\Psi_w = \frac{\mu_w - \mu_w^0}{V} = \frac{RT \ln e/e^0}{V}$$

وهذا معناه أن جهد الماء (Ψ_w) يساوي فرق الطاقة الحرة لكل وحدة حجم جزيء جرامي للماء في ذلك النظام والماء النقي الحر مقرونا للضغط البخاري في الحالتين وعند درجة الحرارة نفسها.

يتأثر جهد الماء بعدة عوامل تعمل على تغيير الطاقة الحرة للماء أو تغيير الفعالية الكيميائية لجزيئات الماء وبالتالي تؤثر في الضغط البخاري النسبي للماء. من هذه العوامل وجود المواد الذائبة وقوى التجاذب بين المواد وجزيئات الماء (أي التلاصق) وانخفاض درجات الحرارة في النظام وأخيراً وجود الضغط السالب (كالشد في أوعية الخشب) كل هذه العوامل تعمل على انخفاض جهد الماء وهناك عوامل أخرى تعمل على زيادة جهد الماء وهي الارتفاع في درجة حرارة النظام والضغط الجداري للخلايا الممتلئة جزئياً أو كلياً.

بعد هذه المقدمة عن اشتقاق جهد الماء من الممكن تطبيق جهد الماء على العلاقات المائية للخلية تحت ظروف درجات الحرارة الثابتة. ولفهم فيزياء الماء في النبات فمن الضروري شطر جهد الماء إلى ما يعتقد أنها مكوناته، حيث تتلخص المعادلة لجهد الماء في الخلية بعد الأخذ في الاعتبار كل العوامل المؤثرة في الجهد كالتالي:

$$\Psi_{\text{cell}} = \Psi_s + \Psi_p + \Psi_m$$

حيث: (Ψ_{cell}) هو جهد الماء في الخلية

و(Ψ_s) الجهد الأسموزي

(Ψ_p) جهد الضغط

(Ψ_m) جهد المادة (أي الجهد الناتج عن تجاذب جزيئات الماء والمواد

الموجودة في الخلية كالمواد الغروانية والجزيئات العضوية).

والمكونات (Ψ_s) و (Ψ_m) يمثلان تأثير المواد الذائبة والمواد الغروية في

الجهد الكلي وقيمهما دائماً سالبة بينما (Ψ_p) تمثل تأثير جهد الضغط في الجهد

الكلي والقيمة دائما موجبة إلا في حالة وجود ضغط سالب (أي قوة شد على السائل) كما في أوعية الخشب في حالة النتح المستمر، أما في حالة الضغط الجذري فجهود الضغط موجب القيمة. إن المجموع الجبري لمكونات جهد الماء في الخلية ذو قيمة سالبة إلا في حالة الامتلاء التام للخلايا فتصل قيمة الجهد إلى الصفر حيث تتعادل قيم (Ψ_s) و (Ψ_m) السالبة مع قيمة (Ψ_p) الموجبة.

في معظم الخلايا البرنشيمية تكون قيمة (Ψ_m) من الصفر بحيث يمكن إهمال قيمتها إلا في حالة الخلايا الإنشائية والأنسجة الجافة، فبالنسبة للخلايا ذات الفجوات الكبيرة يصبح جهد الماء في تلك الخلايا كالتالي:

$$\Psi_{\text{cell}} = \Psi_s + \Psi_p$$

وحسب تعريف ماير عام ١٩٤٥ (Meyer, 1945) لمصطلح نقص

الضغط الانتشاري [Diffusion pressure deficit (DPD)] نجد أن:

$$\text{DPD} = \text{OP} + \text{TP}$$

حيث أن: (OP) هو الضغط الأسموزي (Osmotic pressure)

و (TP) هو ضغط الامتلاء أو الضغط الهيدروستاتيكي (Turgor pressure)

وبمقارنة المعادلتين السابقتين فإن:

$$\Psi_s = \text{OP}$$

و

$$\Psi_p = \text{TP}$$

لذا فإن:

$$\Psi_{\text{cell}} = -\text{DPD}$$

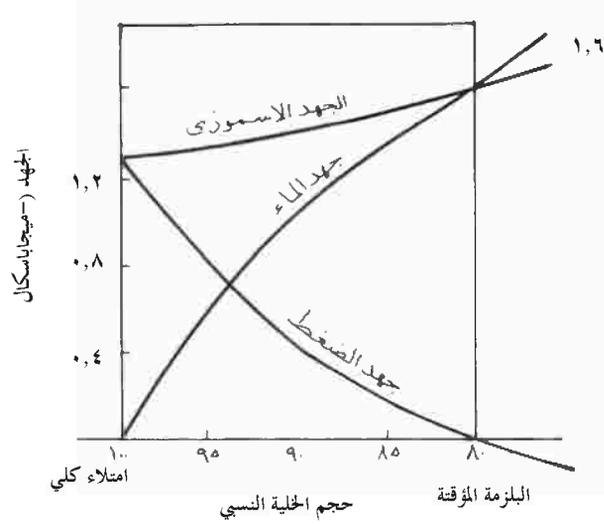
وعلى العموم فإن جهد الماء للخلية أقل من جهد الماء النقي (والأخير كما سبق يساوي الصفر) أي سالب القيمة بينما نقص الضغط الانتشاري موجب القيمة لتعريفه بأنه نقص، ومن هنا فإن جهد الماء يقل في الخلايا

بازدياد الإجهاد المائي. إن جهد الماء يعد مقياساً للقوة المحركة للماء في أية نظام كالحلايا أو التربة أو حتى من منطقة إلى أخرى في أية نظام.

يستمر دخول الماء من الوسط الخارجي إلى الخلية طالما أن جهد الماء داخل الخلية أقل (أكثر سالبية) من جهد الماء في الوسط الخارجي المحيط بالخلية أي أن هناك فرق جهد للماء الداخل إلى الخلية يجعل قيمة (Ψ_s) تزداد (أي تصبح أقل سالبية) وفي الوقت نفسه تزداد قيمة (Ψ_p) ويزداد حجم الخلية للحد الذي تسمح به مرونة الجدار الخلوي وبذا فقيمة جهد الماء في الخلية تزداد حتى تصل إلى قيمة جهد الماء في الوسط الخارجي حيث عندها يحدث التعادل، فإذا كان الوسط الخارجي هو الماء النقي (وجهداه يساوي الصفر) فإن جهد ماء الخلية عند التعادل (أي إذا كانت الخلية ممتلئة) يساوي الصفر، ولو كان الوسط الخارجي محلول فإن التعادل يحدث قبل الوصول إلى حالة الامتلاء أي قبل أن تصل الخلية إلى أكبر حجم ممكن تسمح به مرونة الجدار الخلوي. من هنا يتبين أن هناك عاملاً آخر في العلاقات المائية، ألا وهو تغير حجم الخلية بتغير جهد الامتلاء، وهذا التأثير يتضح من العلاقة المرسومة في الشكل رقم (٤-٣) حيث يتبين من الشكل أنه عندما تتساوى قيم (Ψ_s) و (Ψ_p) يكون جهد الماء صفراً وتكون الخلية ممتلئة تماماً وكذلك عندما يكون جهد الضغط (Ψ_p) يساوي صفراً (فيما يعرف بالبلزمة الابتدائية) تكون الخلية مترهلة والجهد الأسموزي (Ψ_s) يساوي جهد الماء.

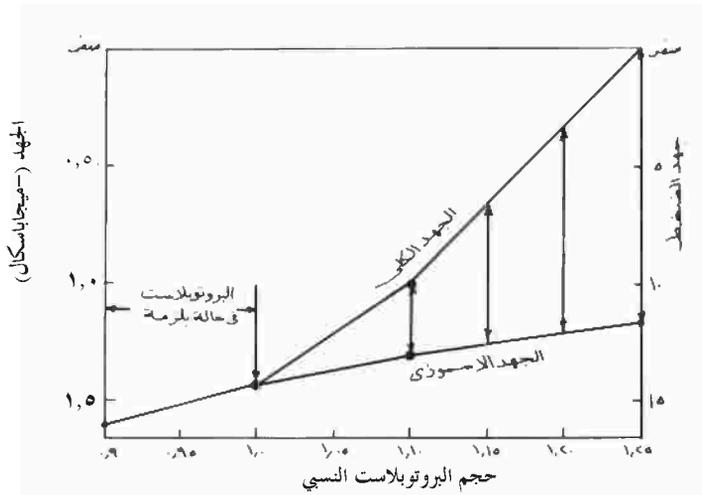
ومن الأمثلة على ذلك ما قام به العالم كلارك ١٩٥٦م (Clark, 1956) عند

دراسته لأعناق أوراق نبات تباع الشمس كما هو موضح في الشكل التالي رقم (٤-٤).



الشكل رقم (٤-٣). العلاقة بين حجم الخلية والجهود الأسموزي و جهد الضغط والجهود الكلي. يلاحظ التغير الكبير في العلاقات المائية مع التغير الضئيل في حجم الخلية.

المصدر: (Kramer, 1969) بتصرف.



الشكل رقم (٤-٤). تغير الجهود الأسموزي والجهود الكلي و جهد الضغط مع تغير حجم البروتوبلاست النسبي لأغناق أوراق نبات تباع الشمس.

المصدر: (Redrawn from Levitt, 1969, After Clark, 1956).

يلاحظ في الشكل السابق أن الكميتين الجهد الكلي والجهد الأسموزي تزداد قيمهما معا بازدياد حجم البروتوبلاست النسبي ولذا فعند أية نقطة فإنه يمكن تطبيق المعادلة :

$$\Psi = \Psi_s + \Psi_p$$

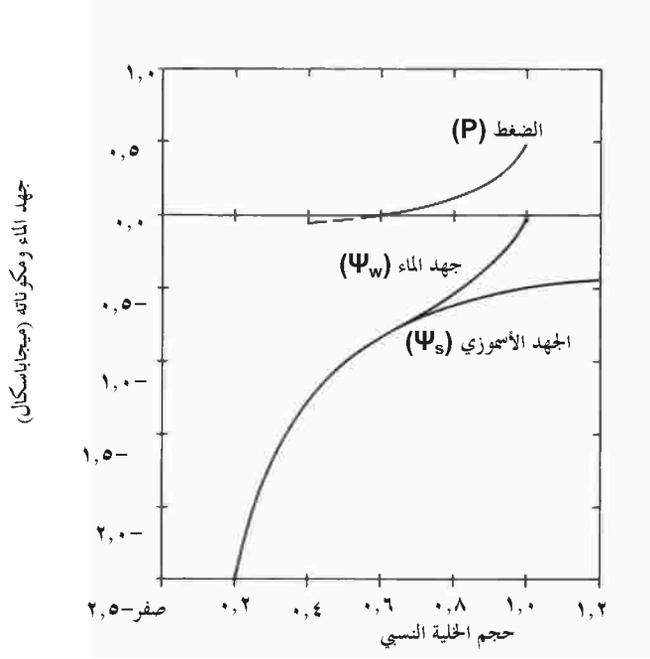
وكمثل لذلك يبين الجدول التالي (الجدول رقم ٤-١) تلك العلاقة.

الجدول رقم (٤-١). العلاقة بين حجم البروتوبلاست النسبي مع معاملات العلاقات المائية لأعناق أوراق نبات عباد الشمس.

جهد الضغط (ميغاباسكال)	الجهد الأسموزي (-ميغاباسكال)	الجهد الكلي (-ميغاباسكال)	حجم البروتوبلاست النسبي
صفر	١,٦	١,٦	٠,٩
٠,٣	١,٣	١,٠	١,١
٠,٦	١,٢٧	٠,٦٧	١,١٥
١,١٧	١,١٧	صفر	١,٢٥

هناك بعض الانتقادات على الشكلين السابقين (الشكل رقم ٤-٣ والشكل رقم ٤-٤) بأنه قد جرى تمثيل القيم السالبة (الجهد الكلي والجهد الأسموزي) على المنحنى نفسه للقيم الموجبة (جهد الضغط) وكذلك إهمال عامل التخفيف عند دخول الماء إلى الخلية ، لذا قام العالم النمساوي هوفلر بوضع منحنى (الشكل رقم ٤-٥) يصف التغيرات في الجهد الكلي والأسموزي والضغط مع تغير الحجم النسبي للخلية بافتراض امتصاص الماء فقط ، وهذا يعطي صورة أفضل للعلاقات المائية للخلية غير الإنشائية وكذلك أساسا للمعادلة :

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



الشكل رقم (٤-٥). رسم هوفلر، يوضح مكونات جهد الماء مع حجم الخلية النسبي. حسب منحنى الجهد الأسموزي كمنحنى تخفيف، أما منحنى الضغط فهو عشوائي لكنه يوضح الحقيقة في ازدياد الضغط داخل الخلية عند دخول الماء، أما الجهد الكلي فحسب من المجموع الجبري لمكوناته.
المصدر: (Salisbury and Ross, 1992).

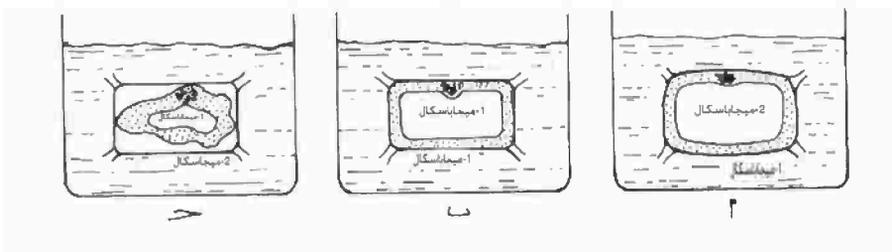
تجدر الإشارة أخيراً إلى أن عملية شطر جهد الماء في النبات ككل أظهرت بعض الشكوك عند الباحثين في هذا المجال حيث إن جهد الماء وشطره إلى مكوناته ينطبق في الحقيقة على طور واحد كالجدار الخلوي أو البروتوبلازم أو الفجوة أو التربة وليس على نسيج متكامل إلا في حالة التعادل التام. أما في

غير ذلك فمن السهولة بمكان الوقوع في خطأ فادح عند تقدير قيم أحد مكونات جهد الماء ولزيت من المناقشة عن وجهة النظر هذه راجع دانتي (Dainty, 1976) م ١٩٧٦.

(٤-٤) البلزمة

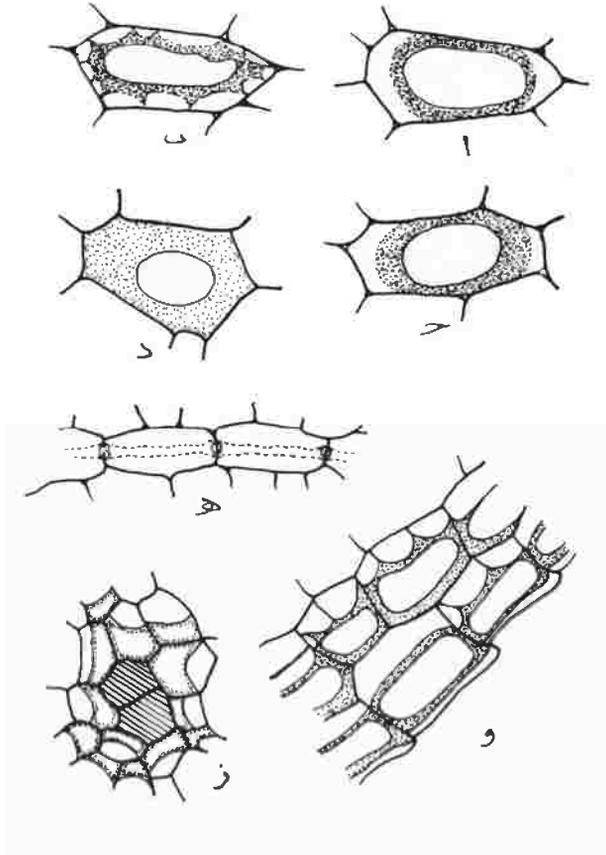
تعد ظاهرة البلزمة للخلايا النباتية من أكثر الظواهر استغلالاً في دراسة العلاقات المائية والنفاذية. تتكون الخلية من نظام يحوي محلولاً مائياً (العصير الخلوي) ومحدوداً بغشاء منفذ للماء لذا فإنه إذا غمرت تلك الخلية في محلول مائي وتحت الظروف الطبيعية فهناك ثلاثة احتمالات، إما أن يدخل الماء إلى الخلية وإما أن يخرج منها وإما أن يكون في حالة تعادل (أي أن محصلة دخول وخروج الماء تساوي الصفر). ويحدد إحدى هذه الحالات، المحلول الخارجي الذي يمكن التحكم فيه، أي أنه عند استعمال محلول جهده الأسموزي (Ψ_s) يساوي الجهد الأسموزي للعصير الخلوي فإن الخلية ستبدو طبيعية، وفي هذه الحالة يوصف المحلول الخارجي بالنسبة للخلية بأنه محلول متعادل الأسموزية (Isotonic solution)، بينما الخلية قد تكون مترهلة (Flaccid). والحالة الثانية هي عندما تغمر الخلية في محلول جهده الأسموزي أعلى (-١) ميجاباسكال على سبيل المثال) من الجهد الأسموزي للعصير الخلوي (-٢) ميجاباسكال على سبيل المثال) فالماء سينتقل من المحلول إلى الخلية حتى يحدث التعادل وفي هذه الحالة يوصف المحلول الخارجي بالنسبة للخلية بأنه محلول منخفض الأسموزية (Hypotonic solution) بينما الخلية تكون في حالة امتلاء تام (Turgid). والحالة الأخيرة هي عند غمر الخلية في محلول جهده الأسموزي أقل (-٥) ميجاباسكال على سبيل المثال) من الجهد

الأسموزي للعصير الخلوي (-1 ميجاباسكال على سبيل المثال) فالماء سينتقل من الخلية إلى المحلول الخارجي وفي هذه الحالة يوصف المحلول الخارجي بالنسبة للخلية بأنه محلول عالي الأسموزية (Hypertonic solution) بينما الخلية ستصبح مبلزمة (Plasmolysed). من المستحسن التنويه بأن المصطلحات المذكورة والتي تصف المحلول الخارجي بأنها من المصطلحات القديمة وقد تسبب بعض الالتباس بمدلولها اللغوي عند مقارنتها بالمصطلحات الحديثة لذا يجب التفكير بأن المصطلحات الحديثة تقترن بالمذيب (الماء) وليس المذاب فعند ذكر محلول جهده الأسموزي عالي فالمقصود به أنه محلول مخفف من مادة الماء ولذا فجهده عالي والماء ينتقل من الجهد العالي إلى الجهد المنخفض. ولتوضيح الحالات الثلاث انظر الشكل رقم (٤-٦).



الشكل رقم (٤-٦). رسم تخطيطي لمنظر الخلية في احوال مختلفة. أ- الخلية في محلول منخفض الأسموزية (أي أن الجهد الأسموزي داخل الخلية أقل من الجهد الأسموزي للمحلول) فالماء ينتقل إلى الخلية حتى تمتلئ. ب- الخلية في محلول متساو الأسموزية (أي الجهد الأسموزي داخل الخلية يساوي الجهد الأسموزي للمحلول) فمحصول حركة الماء تساوي الصفر. ج- الخلية في محلول عالي الأسموزية (الجهد الأسموزي داخل الخلية أكبر من الجهد الأسموزي للمحلول) فالماء ينتقل من الخلية إلى المحلول مما يسبب البلمزة للخلية.

من المعروف أن البلازما قلمما تحدث في الطبيعة ولكن عندما تتبلزم الخلية تحت الظروف المعملية فإن محتويات الخلية تنكمش وتبدأ في الانحسار عن الجدار الخلوي حيث ينتج عن ذلك تكسير للروابط (الوصلات) البلازمية بين الخلايا المتجاورة والمعروفة باسم (Plasmodesmata) وفي النهاية تظهر أشكال متعددة من أنواع البلازما كما في الشكل رقم (٤-٧). ومن الملاحظات المبدئية قبل ظهور هذه الأشكال أنه عند غمر الخلية في محلول جهده المائي منخفض فإن الماء يبدأ في الخروج من الخلية وقد يسبب تقعرا بسيطاً للجدار الخلوي بسبب وجود الوصلات البلازمية أي يبدأ تكون ضغط امتلاء سالب حتى تتغلب صلابة الجدار الخلوي على ذلك الضغط وعندما يبدأ البروتوبلازم بالانفصال عن الجدار وهذا ما يعرف بالبلازما المؤقتة (Incipient plasmolysis). بعد ذلك يزداد تقلص الفجوة نتيجة لفقدان المزيد من الماء حتى يتعادل جهد الماء في الداخل مع ذلك في الخارج، أي أن الجهد الأسموزي للعصير الخلوي يتساوى مع الجهد الأسموزي للمحلول الخارجي أو يقارب، والفرق بين الاثنين هو أن الجهد الأسموزي للعصير الخلوي بعد التعادل أقل نظراً لوجود السيتوبلازم وما يسببه من ضغط على محتويات الفجوة، وهذا الضغط يعرف باسم ضغط السيتوبلازم والذي لم تقدر قيمته حتى الآن في النبات كما قدر ضغط السيتوبلازم في خلايا الدم الحمراء بنحو ٢ مم من الماء (٠,٠٠٠٣ ميجاباسكال). من هنا يتضح عدم صحة الافتراض الأساسي في استعمال ظاهرة البلازما من أن الضغط لا يختلف خارج وداخل الخلية في الفجوة، أي الافتراض بأن جهد الضغط يساوي الصفر.



الشكل رقم (٤-٧). أشكال البلازما المختلفة: أ-بلازما محدبة. ب-بلازما مقعرة. ج-بلازما قلنسوية (تختلف عن المحدبة في كون السيتوبلازم أكبر عند الأطراف). د-تقلص الفجوة، وهو نوعان، تقلص فجوي عندما يكون التكوين بين الفجوة والجدار الخلوي حيا، وإن كان ميتا، فالبلازما لعشاء الفجوة. هـ-بلازما خلايا البشرة الداخلية حيث يوجد شريط كاسبار. و- بلازما خلايا من ورقة إحدى الحزازيات حيث يتسبب تقلص السيتوبلازم من جهة العرق الوسطي. ز- بلازما خلايا محيطة بقعة مبرقشة (المنطقة المظلمة).

المصدر: (Bennet-Clark, 1959).

تشابه البلزمة الذبول في كونهما عمليتا فقد للماء إلا أنه في حالة البلزمة فإن المحلول الخارجي يملأ الحيز بين الجدار الخلوي والبروتوبلازم المنكمش ولكن في حالة الذبول لا يستطيع الهواء الدخول لظاهرة التوتر السطحي في فراغات الجدار الخلوي. من هنا تظهر أهمية اختيار نوع الذائب في المحلول الخارجي لإظهار البلزمة، حيث لو استخدم مذاب ينفذ عبر الغشاء الخلوي وغشاء الفجوة بالمعدل نفسه الذي ينفذ به الماء أو يقاربه فإن البلزمة لا تحدث. فمثلا باستخدام الكحول (ميثانول أو ايثانول) فإنه ينفذ بسرعة ويختر المواد البروتينية في السيتوبلازم، أما عند استخدام مادة اليوريا الميثيلية (Methylurea) فإن البلزمة تحدث وتعود الخلية إلى حالتها الطبيعية بسرعة لأن معدل نفاذيتها عال جدا. في العادة يستعمل السكروز نظرا لأن معدل نفاذيته بطيء بالمقارنة بالماء ولكن هضم السكروز بواسطة الخلية جعل سكر المانيتول (Mannitol) أكثر استخداما، وعلى العموم فإنه عند اختيار المذاب يفضل مراعاة القاعدة العامة من أنه كلما كانت الكتلة الجزيئية لذلك المذاب صغيرة كلما كان معدل نفاذها كبيرا لأن الكتلة تدل على أبعاد ذلك الجزيء الذي سينفذ عبر الغشاء الخلوي حيث كلما صغر الجزيء كلما كان معدل نفاذه أكبر، هذا بالإضافة إلى ضرورة مراعاة ذوبان المذاب في الدهون نظرا لاشتمال الغشاء الخلوي على دهون.

من المعتقد أن الطريقة التي يتقلص بها بروتوبلازم الخلية أثناء البلزمة تدل على لزوجة سيتوبلازم الخلية، فالبلزمة المحدبة (Convex plasmolysis) تدل على انخفاض في لزوجة السيتوبلازم وهذا النوع من البلزمة يتكون عادة عند استخدام ثيوسيانات البوتاسيوم (KSCN) أو نترات البوتاسيوم كمحاليل

للبلزمة. والبلزمة المقعرة تدل على ارتفاع في لزوجة سيتوبلازم الخلية، وغالبا هذا النوع من البلزمة يتكون باستعمال أملاح كاتيونات ثنائية مثل كلوريد الكالسيوم كمحلول للبلزمة. أما استعمال محاليل أملاح كاتيونات ثلاثية التكافؤ فقلما تحدث البلزمة بل الخلية بكاملها تنقلص بما في ذلك الجدار الخلوي ويحدث ما يعرف بظاهرة (Cytorrhysis) وقد لوحظ مثل ذلك في الأوراق الذابلة حيث لا تتبلزم الخلايا بل يحدث اختلال في انتظام السيتوبلازم وتنهار قوة شد الجدار الخلوي. وثمة عامل آخر في عملية بقاء البروتوبلازم ملتصقا بالجدار الخلوي وهو كون جزء من الجدار الخلوي غير منفذ للماء كما في حالة البشرة الداخلية ووجود شريط كاسببار أو عندما يحدث جرح أو تبرقش لبعض الخلايا يلاحظ في كلا الحالتين بقاء البروتوبلازم ملتصقا بالجدار الخلوي المجاور للتبرقش. وتفسير ذلك المحتمل هو عدم نفاذية الجدار الخلوي. هناك نوع من البلزمة والمسمى تقلص الفجوة المعلومات عنه في عالم النبات قليلة لكنه معروف في عالم الحيوان والاعتقاد العام هو أن التشابه بين العالمين وارد (Benenet-Clark, 1959).

إن أشكال البلزمة المذكورة في الشكل السابق ليست هي الوحيدة بل هناك أنواع من البلزمة غير العادية والتي يسببها وجود بعض المواد مكونة ما يعرف بالبلزمة الكاذبة ولكن أليتها غير معروفة حتى الآن.

تبقى الخلايا المبلزمة حية لفترة طويلة ويفقد شكل البلزمة إذا بقيت الخلايا في المحلول فترة طويلة، أي أن البلزمة حالة مؤقتة نظرا لدخول المواد الذائبة إلى الداخل مؤدية إلى انعدام ممال جهد الماء، أما إذا غمرت الخلية المبلزمة في محلول ذي جهد أسموزي عالي (منخفض الأسموزية) فإن الخلية

تعود إلى حالتها الطبيعية ببطء دون حدوث أضرار بالغة ولكن درجة الامتلاء التي تصل إليها تكون أقل بطبيعة الحال كما سبق ذكره. ومما يجدر ذكره مرة أخرى أن البلزمة قلما تحدث في الطبيعة وحتى النباتات التي تنمو في بيئات محاليل تربتها يتوقع أن تحدث بلزمة حيث تلك المحاليل منخفضة جدا في الجهد الأسموزي مثل ماء البحر، فإن البلزمة لا تحدث في خلايا جذور تلك النباتات لأن مثل هذه الجذور وعلى وجه الدقة خلاياها ذات عصير خلوي مركز كما هو معروف في نبات (*Atriplex sp.*) النامي على شاطئ بحيرة مالحة حيث وصل الجهد الأسموزي للعصير الخلوي لقيمة - ٢٠.٢ ميجاباسكال.

(٤-٥) نفاذية الخلية

في موضوع سابق ذكر تركيب الغشاء الخلوي بصفة عامة ومن المعروف أن أهم خاصية للخلايا الحية هي مقدرتها على الاحتفاظ بعدد كبير وتراكيز عالية من المواد الذائبة رغم أنها تنمو في بيئات تركيز تلك المواد فيها قليل، فمثلا قد يصل تركيز بعض الأيونات في الخلايا النباتية إلى عشرة أمثال أو أكثر من تركيزها في الأرض التي تثبت فيها جذورها، وهذا ما عرف بظاهرة التراكم، وهذه الظاهرة تتطلب وجود حاجز غير منفذ نسبيا لخروج تلك المواد من منطقة تراكيزها العالية - الخلية - ويتطلب أيضا آلية نشطة للعمل على نقل تلك المادة من منطقة تركيزها المنخفض إلى منطقة تركيزها العالي حيث إن الانتقال في هذه الحالة ضد ممال الطاقة، أي لا بد من بذل طاقة للتغلب على هذا الممال. والحاجز المعني هنا هو الأغشية الخلوية والطاقة المستخدمة

إحيائية، أي الطاقة الناتجة عن التنفس. وتجدر الإشارة إلى أن الأغشية الخلوية تعمل على الإقلال من دخول المواد غير المرغوب فيها وتسمح للمواد المهمة للخلية بالنفاذ عبرها أي أن الأغشية ذات نفاذية اختيارية.

والنفاذية خاصة مميزة للأغشية الخلوية وليس للمواد المارة عبرها، وتعرف النفاذية بأنها مقلوب المقاومة أي معدل الحركة عبر الغشاء تحت تأثير قوة محركة معينة. وهذا يعني أن أي تقييم كمي لنفاذية الغشاء الخلوي لأي مادة يتطلب معرفة تامة بالقوة المحركة لهذا الانتقال وحجم المادة المنتقلة في وحدة الزمن أي كمية المادة المنتقلة عبر وحدة المساحة من مقطع الغشاء في وحدة الزمن، وبالنسبة للانتشار غير النشط فيعبر عنه قانون الانتشار أو قانون فيك (Fick's law) والذي ستجري مناقشته لاحقا ومثل هذا يتطلب معرفة التركيز على جانبي الغشاء ومساحة سطح الغشاء والتغير في الزمن، إلا أن الوضع يختلف بالنسبة للخلايا الحية للتعليل السابق. وعلى أية حال، فالمواد تختلف في نفاذيتها عبر الأغشية و، أيضا، فإن الأغشية كالغشاء الخلوي والأغشية المحيطة بالعضيات والفجوة كلها ذات نفاذية اختيارية. على أية حال فإنه طبقا لنظرية الديناميكا الحرارية غير العكسية فقد اشتقت المعادلات الخاصة التي تبين حركة الماء بين أي نظامين لراجع دانتي ١٩٦٣م (Dainty, 1963)، وسلاتير ١٩٦٧م (Slatyer, 1967) لمزيد من المعلومات) والمعادلة العامة كالتالي:

$$J_v = -L_p \Delta \Psi$$

حيث (J_v) تدل على حجم الماء المتدفق (سم^٣ سم^{-٢} ثانية^{-١}) أي عدد السستيمترات المكعبة المتدفقة عبر واحد سم^٢ من سطح الغشاء في الثانية.

و (L_p) ثابت يعبر عن النفاذية أو المعامل الهيدروليكي أو التوصيلية الهيدروليكية (غير التوصيل الهيدروليكي للتربة السابق ذكره) والوحدة (سم. ثانية^{-١}). ضغط جوي^{-١}). وفي الحقيقة عند دراسة الخلية أو النسيج فإن القيمة تمثل كل الحواجز التي قد تعمل على إعاقة حركة الماء مثل الجدار الخلوي والغشاء الخلوي والسيتوبلازم وغشاء الفجوة على التوالي. و ($\Delta\Psi$) فرق جهد الماء على طرفي الغشاء (ميجاباسكال).

تنطبق المعادلة السابقة فيما لو كان تدفق الماء لوحده وتحت تأثير فرق الجهد ولكن الحقيقة إن الماء يعبر الغشاء في الوقت نفسه الذي تعبره غيره من المحاليل، لذا فهناك عوامل أخرى تؤثر على القوة (أي فرق جهد الماء) يجب أخذها في الحسبان ومنها معامل الإرجاع (σ) أو الانعكاس (Reflection coefficient) وأحياناً يسمى معامل الاختيارية (Selectivity coefficient) ومعامل آخر هو معامل مرونة الجدار الخلوي (ϵ).

ينطبق معامل الإرجاع على جزء المواد الذائبة الداخلة عبر الغشاء لذا يمكن اعتبار الجهد الأسموزي مكوناً من شقين، جزء ينفذ عبر الغشاء ($\Psi_{s p}$) وجزء لا ينفذ ($\Psi_{s imp}$) لذا فعند التعويض عن فرق جهد الماء في المعادلة السابقة وإدخال هذا المعامل نحصل على المعادلة التالية:

$$J_v = -L_p (\Delta\Psi_p + \Delta\Psi_{s p} + \Delta\Psi_{s imp} + \Delta\Psi_m)$$

حيث: ($\Delta\Psi_p$) فرق جهد الضغط

و ($\Delta\Psi_{s imp}$) فرق الجهد الأسموزي للمواد غير النافذة عبر الغشاء

و ($\Delta\Psi_{s p}$) فرق الجهد الأسموزي للمواد النافذة عبر الغشاء

و ($\Delta\Psi_m$) فرق جهد المادة.

وبقية الرموز كما سبق.

إن معامل الإرجاع (أو الاختيارية) يختلف من مادة لأخرى والجدول رقم (٤-٢) يعطي مثلاً لذلك.

أما النباتات الراقية فالقيم يعتقد أنها متشابهة في التدرج فقط ولكن تختلف في المقدار (Studle and Zimmermann, 1974).

الجدول رقم (٤-٢). معامل الإرجاع (الاختيارية) لبعض الخاليل غير المتأينة للخلايا الطحلبية (Studle and Zimmermann, 1974).

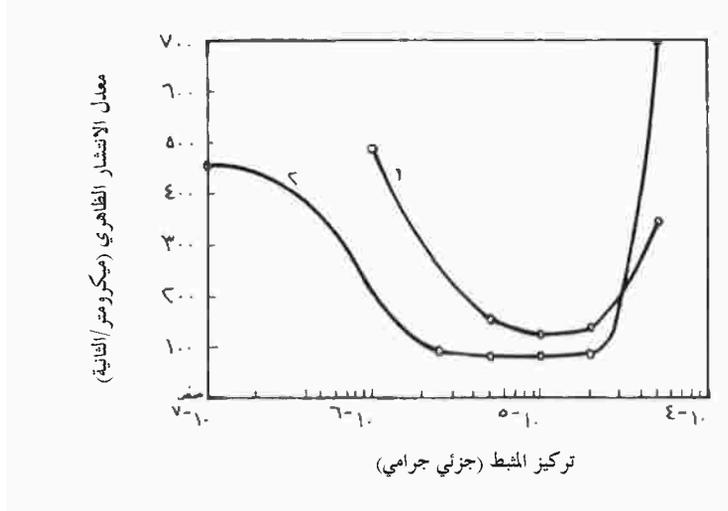
المادة	<i>Nitella flexilis</i>	<i>Valonia utricularis</i>	<i>Nitella translucens</i>	<i>Chara cordallina</i>
السكروز	٠,٩٧	١	—	—
الجلوكوز	٠,٩٦	١,٩٥	—	—
الجلسيروول	٠,٨٠	٠,٨١	—	—
أستاميد	٠,٩١	٠,٧٩	—	—
يوربا	٠,٩١	٠,٧٦	١	١
فورماميد	٠,٧٩	—	١	١
إيثيلين جليكول	٠,٩٤	—	١	١
أيزوبروبانول	٠,٣٥	—	٠,٢٧	—
ن-بروبانول	٠,١٧	—	٠,١٦	٠,٢٢
إيثانول	٠,٣٤	—	٠,٢٩	٠,٢٧
ميثانول	٠,٣١	—	٠,٢٥	٠,٣٠

والمعامل الآخر وهو معامل مرونة الجدار الخلوي (ϵ) والذي يتصف بوحدات الضغط حيث يتحكم في مدى تغير جهد الماء مع حجم الخلية، ومن

هنا فإن هذا المعامل يعتمد على ضغط الامتلاء حيث قيمة هذا المعامل منخفضة عند ضغط امتلاء من صفر إلى ٢ ، بينما تتراوح قيمة هذا المعامل من ٥٠ إلى عدة مئات من الضغوط الجوية عندما تكون الخلايا ممتلئة تماما وذلك حسب نوع النبات أو الخلايا المدروسة.

هناك عدة عوامل تؤثر في النفاذية ، ونفاذية الماء إلى داخل الخلية لا تحدده فقط نفاذية الغشاء الخلوي ولو أنه في أغلب الحالات يكون الجزء الأكبر من المقاومة الكلية لتدفق الماء. ومن الأمور الواضحة أن الخلايا التي تكون لها جدر خلوية ثانوية بما فيها من مواد لجينية ومواد شمعية فالجدر في هذه الحالة هي المعيقة لتدفق الماء ، على العموم تتأثر نفاذية الأغشية الخلوية بالعديد من المواد والمعاملات المختلفة التي تؤثر بطريقة مباشرة عن طريق التأثير في تركيب الغشاء أو تؤثر بطريقة غير مباشرة في أيض الخلية. ومن الأمثلة على ذلك أن التراكيز المختلفة لكثير من المواد السامة والتي قد تسبب تأثيرا غير عكسي في البروتوبلازم تقلل من نفاذية الخلية أو الأنسجة للماء كما في الشكل رقم (٤-٨).

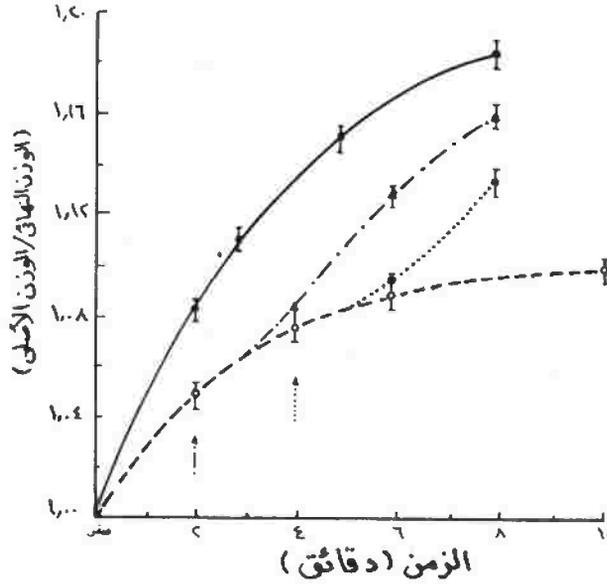
والجدير بالذكر أن العالمين جلينكا وراينهولد (Glinka and Reinhold, 1964) قد لاحظا ما يشابه ذلك باستعمال مادة الكلوروفورم (Chloroform) عند تركيز 2×10^{-2} جزئياً بالمقارنة بتركيز 5×10^{-1} جزئياً والتفسير المحتمل أنه عند التركيز المنخفض فإن الكلوروفورم يقلل من النشاط الأيضي ولكن غير ذلك قد يؤثر في تركيب الغشاء بحيث تزداد نفاذيته ، وفي هذا الصدد فإن المواد المذيبة لدهون الغشاء الخلوي مثل بخار البنزين والأثير والكلوروفورم تعمل على زيادة نفاذية الغشاء الخلوي للماء



الشكل رقم (٤-٨). تأثير التراكيز المختلفة لخلات فينيل الزئبق (Phenylmercuric acetate) رقم (١) و (٢) Carbonylcyanide m-chlorophenyl hydrazone) رقم (٢) في نفاذية الماء المشع عبر جذر نبات الذرة، حيث تقل النفاذية مع زيادة التركيز إلا أنه بعد تركيز معين تزداد النفاذية نتيجة لإصابة الغشاء. المصدر: (Woolley, 1965).

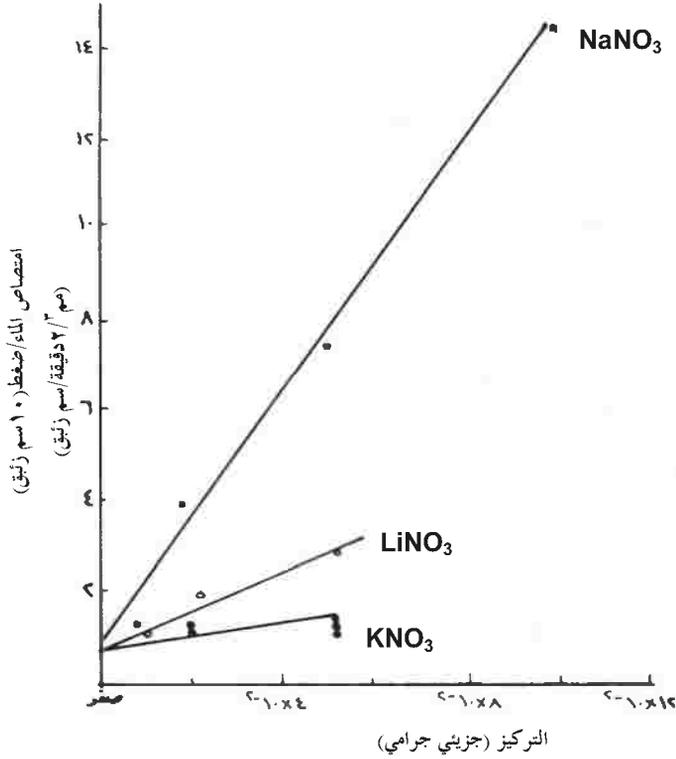
عند استعمالها بتراكيز مناسبة. أما مثبطات التنفس ونقص الأكسجين ودرجات الحرارة المنخفضة غالباً ذات تأثير ملحوظ في تخفيض النفاذية وبصفة عكسية وكمثل لذلك الشكل رقم (٤-٩) حيث يتبين تأثير ثاني أكسيد الكربون في كمية الماء الممتصة بواسطة قطع من السويقة الجنينية العليا لبادرة تباع الشمس.

من المعروف أن التراكيز المخففة لكثير من الأيونات تؤثر في نفاذية الغشاء الخلوي، ومن المحتمل أن ذلك يعتمد بالدرجة الأولى على كيفية تأثير هذه الأيونات في تميؤ الجزء البروتيني للغشاء. ويأتي في الدرجة الأولى أيون



الشكل رقم (٤-٩). تأثير ثاني أكسيد الكربون في امتصاص الماء بواسطة قطع من السوقية الجنبية السفلى لنبات تباع الشمس، والتأثير عكسي كما يتضح من الرسم. الدوائر المصمتة (●) في غياب ثاني أكسيد الكربون والمفتوحة (○) في وجوده.
المصدر: (Glinka and Reinhold, 1964).

الكالسيوم الذي يعتبر مهما لبقاء تركيب الغشاء الخلوي وفعالته من حيث عملية امتصاص الأيونات ولو أن أيون الكالسيوم يخفض عملية امتصاص الماء بينما أيون الصوديوم والبوتاسيوم يزيدان من ذلك. وكمثال لتأثير بعض الأيونات فالشكل رقم (٤-١٠) يوضح تأثير بعض الأيونات الأحادية طبقا لرقم تميؤ الأيونات مما قد يدل على أنها ذات تأثير في تشكل البروتينات في الغشاء.



الشكل رقم (٤-١٠). تأثير الأيونات الأحادية (الصوديوم والليثيوم والبوتاسيوم) في نسبة امتصاص الماء بواسطة جذور نبات الفاصوليا لكل وحدة (١٠ سم من ضغط الزئبق) زيادة في الضغط على مقطع الساق.

المصدر: (Kuiper, 1963).

والإجهاد المائي عامل مهم سيجري الحديث عنه في فصل آخر. أما تأثير الضوء في حد ذاته في نفاذية الغشاء الخلوي فلم تتضح بعد مع أن هناك بعض البحوث التي تشير إلى تأثيره بطريقة غير مباشرة عن طريق تأثير الضوء في بعض العمليات الأخرى والمرتبطة بامتصاص الأيونات.

تقدير النفاذية

معظم الطرق المستعملة لتقدير نفاذية الماء (L_p) للخلية تعتمد على

العلاقة التالية :

$$J_v = -L_p \Delta \Psi = -L_p (\Delta \Psi_s = \Delta \Psi_p)$$

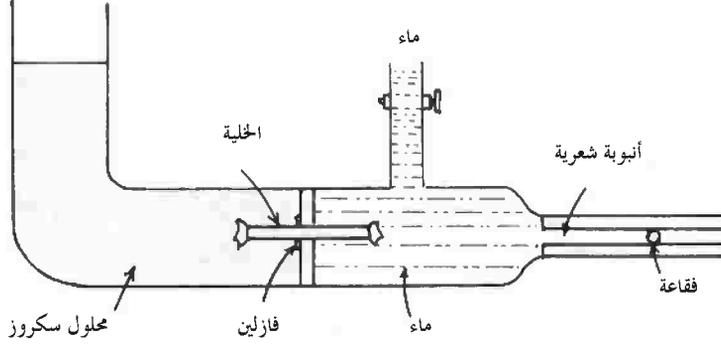
ومن هذه الطرق :

(١) طريقة البلزمة : وهي من أكثر طرق شيوغا حيث توضع الخلايا أو النسيج في محلول حتى يحدث التعادل ثم تنقل إلى محلول آخر مختلف التركيز حتى يحدث التعادل ، بعدها يحسب الفرق في حجم الخلايا أو النسيج وتطبق المعادلة السابقة حيث (J_v) و ($\Delta \Psi_p$) تعتبران صفرا. ومن عيوب هذه الطريقة اختلاف الغشاء الخلوي بين الخلايا المبلزمة والخلايا العادية الممتلئة وكذلك صعوبة قياس التغير في الحجم دون أخطاء.

(٢) طريقة الأسموزية عبر الخلية (Transcellular osmosis) حيث يتم قياس نفاذية الغشاء الخلوي للخلايا الكبيرة لبعض الطحالب وتمثل في وضع الخلية بين حيزين أحدهما به أنبوبة شعرية والآخر به محلول (سكري مثلا) كما في الرسم (الشكل رقم ٤-١١).

والأنبوبة الشعرية بها فقاعة هوائية بحيث عند تحركها يمكن قياس أي تغير في الحجم ، ومن الأمور التي يجب مراعاتها أن المحلول يجب أن يكون مخففا بحيث لا يسبب بلزمة وأن تكون درجة الحرارة ثابتة (يغمر الجهاز في حمام مائي) وبذا فإن الخلية تقوم مقام الغشاء شبه المنفذ (ينفذ الماء ولا ينفذ المذاب). وبحساب مساحة الخلية يمكن تطبيق المعادلة التالية لقياس (L_p).

$$J_v = -L_p \frac{A_1 A_2}{A_1 + A_2} \Delta \Psi_s$$



الشكل رقم (٤-١١). رسم تخطيطي لمقطع في جهاز قياس النفاذية أو التوصيلية الهيدروليكية لخلية طحلب (*Nitella sp.*) بواسطة الأسموزية عبر الخلية. يمكن تغيير معدل النفاذية للماء عن طريق تغيير تركيز السكروز في الحيز الذي على اليسار.
المصدر (Dainty and Ginzburg, 1964).

حيث (J_v) معدل تدفق الماء كما يقاس من الأنبوبة الشعيرية

(A_1) مساحة الخلية في إحدى حجيرات الجهاز

(A_2) مساحة الخلية في الحجيرة الثانية

فرق الجهد الأسموزي ($\Delta\Psi_s$)

٣) طريقة تدفق الماء المشع: وتعتمد على قياس النفاذية الانتشارية [Diffusional permeability, (P_d)] عندما تكون الخلية في حالة تعادل مع البيئة الخارجية ومن ثم إضافة ماء محوي النظير الهيدروجيني المشع (Tritium) ومن ثم متابعة معدل انتقال الماء المشع إلى داخل الخلية، من الناحية العملية من الأسهل وضع الخلية في الماء المشع ومن ثم نقلها إلى الماء العادي على فترات حيث تحلل كمية الماء المشع بها. ومن ثم حساب (P_d) من العلاقة التالية:

$$P_d = L_p RT/V_w$$

حيث (P_d) النفاذية الانتشارية

(L_p) نفاذية الخلية للماء

R ثابت الغازات

T درجة الحرارة المطلقة

V_w الحجم الجزئي للماء معبرا عنه بالجزئي الجرامي

٤) طريقة التمدد والإنكماش: تستغل هذه الطريقة ظاهرة التمدد والانكماش في الخلايا لقياس النفاذية للخلايا وحيدة الخلية عن طريق قياس نصف الفترة الزمنية اللازمة لتمدد أو انكماش الخلية عندما تنقل فجأة إلى محلول ذي جهد مختلف الأسموزية وتطبيق المعادلة التالية:

$$T_{1/2} = \frac{\ln 2V}{A - L_p (\varepsilon + \pi)}$$

حيث $(T_{1/2})$ نصف الزمن الذي يستغرقه انكماش أو انتفاخ الخلية

و (V) حجم الخلية

و (A) مساحة غشاء الخلية

و (π) الضغط الأسموزي الداخلي [يساوي $(-\Psi_s)$] (انظر التدفق

الأسموزي)

و (ε) معامل مرونة الجدار الخلوي

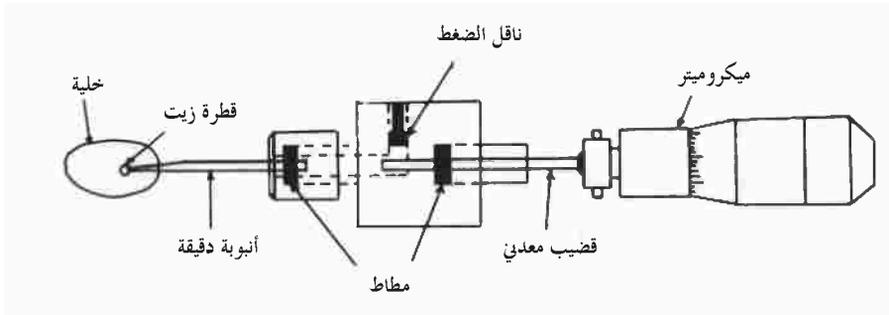
وتعد هذه الطريقة مفيدة في حالة معرفة (π) و (ε) ولا تنطبق هذه

الطريقة إلا على الخلية المفردة في محلول مائي كبير نسبيا لتلافي الاشتقاقات

الرياضية اللازمة عند وجود خلايا متجاورة وتأثيرها في حركة الماء.

٥) طريقة مسبر الضغط

من هنا برزت أهمية القياسات الدقيقة لمعامل مرونة الجدار الخلوي للحصول على أرقام دقيقة لقيمة معامل النفاذية (L_p) ولذا فاختراع كل من زيرمان وآخرين ١٩٦٩م (Zimmermann *et. al.*, 1969) لطريقة جديدة لقياس ضغط الامتلاء في الخلايا وحيدة الخلية يعتبر حلاً مناسباً، والشكل رقم (٤-١٢)



الشكل رقم (٤-١٢). رسم تخطيطي لجهاز مسبر الضغط المستخدم لقياس النفاذية ومعامل مرونة الجدار وضغط الامتلاء.

المصدر: (Zimmermann and Steudle, 1974).

يوضح رسماً تخطيطياً للجهاز المستعمل حيث يتكون من أنبوبة شعيرية دقيقة مملوءة بزيت (زيت السليكون) تغرز في الخلية حيث يتكون ضغط على الزيت في الأنبوبة مساو لضغط امتلاء الخلية، والزيت بدوره ينقل هذا الضغط إلى ناقل الضغط (Pressure transducer) الذي بدوره يعطي إشارة كهربائية يمكن تسجيلها. يمكن تغيير حجم الخلية في مثل هذا الوضع بإزاحة الزيت داخل الأنبوبة الشعيرية في الاتجاهين بواسطة ميكروميتر وهذا معناه تغيير الجهد الكلي للخلية وبالتالي فالماء قد يخرج من الخلية أو يدخل إليها حسب اتجاه حركة الزيت في الأنبوبة الشعيرية وهنا فالتغير في حجم

ولا يختلف هذا المسبر عن سابقه إلا في إضافة حجيرة للضغط مرتبطة بآلية نظام مغذي للتحكم في تغير حجم الحجيرة. وأيضا استعمال إلكترونيات دقيقة الأطراف بداخلها سلك فضي (قطره واحد ميكرومتر) لغرزها في الخلية وإلكترونيات أخرى كمرجع للدائرة الكهربائية التي تشتمل على إلكتروميتر. ويتحكم في إزاحة الزيت محرك صغير به تعشيق ناقل للحركة واستجابته سريعة جدا (نحو ٠,١ ثانية) والإلكترونيات تقوم بقياس المقاومة عند مرور تيار من ٢٠ إلى ٥٠ مليفيلت وبالطبع تحدث للتيار مقاومة حسب موقع العصير الخلوي والزيت من طرف الإلكترود والاختلاف في المقاومة يقوم بنقله نظام التغذية على هيئة إشارات كهربائية لتحريك المحرك. بهذه الطريقة (حقيقة هي طريقة معادلة) أمكن قياس معامل مرونة الجدار (ϵ) والنفاذية للماء (L_p) وضغط الامتلاء أو الضغط الهيدروستاتيكي للخلية (P). من مزايا هذه الطريقة أن كلا من (ϵ) و (P) يمكن قياسهما مباشرة. أما نفاذية الماء (L_p) فيمكن قياسها بطريقة غير مباشرة عن طريق قياس تزايد الضغط في النسيج باستخدام أكثر من مسبر في خلايا مختلفة أو عن طريق تعيين علاقة الاتزان في تدفق الماء مع موضع الخلية في قطعة النسيج، حيث يحسب الزمن اللازم لتدفق الماء من وإلى الخلية ما بين انتفاخ الخلية وتقلصها.

٦) طريقة قوة الضغط الخارجي

في عام ١٩٧٧ قدم كل من العالمين فيريرودانتي طريقة جديدة لقياس معامل مرونة الجدار الخلوي (ϵ) ونفاذية الماء (L_p) لخلايا النباتات الراقية تعتمد على تغيرات المرونة لطبقة من الخلايا نتيجة لتأثير خارجي عليها بفرض أن التمدد المرن في الاتجاهات الثلاثة متساو لكل خلية في تلك الطبقة، وقد تم

التوصل إلى وجود علاقة مستقيمة بين سمك طبقة الخلايا والقوة المؤثرة الخارجية. وبافتراض تبادل الماء بين تلك الطبقة وبيئتها تم التوصل إلى قيمة معينة لنفاذية الماء. وقد أطلق على هذه الطريقة طريقة قوة الضغط الخارجي.

مما تقدم يتضح أن جميع قياسات نفاذية الماء تتم بطرق تؤدي إلى تقدير القيمة وليس هناك قيم مطلقة لنفاذية الماء في خلية النبات الراقية والجدول (٣-٤) يبين قيم النفاذية (L_p) لبعض خلايا النباتات الراقية.

الجدول رقم (٣-٤). قيمة نفاذية الماء (L_p) لبعض النباتات الراقية (عن زيممان وستودل ١٩٧٨م (Zimmermann and Steudle, 1978). راجع المقال المذكور لمراجع الباحثين لكل نبات.

نبات	جزء النبات	الطريقة	نفاذية الماء (سم/ثانية/بار)
البصل (<i>Allium cepa</i>)	خلية بشرة	البلمرة	2×10^{-3} - 3×10^{-4}
البصل (<i>Allium cepa</i>)	خلية بشرة	تدفق الماء المشع	1.1×10^{-1} - 1.9×10^{-1} عند ضغط خارجي صفر
البصل (<i>Allium cepa</i>)	خلية بشرة	تدفق الماء المشع	1.3×10^{-1} عند ضغط خارجي ١٢ بار
البصل (<i>Allium cepa</i>)	خلية بشرة	قوة الضغط الخارجي	2×10^{-5} - 6×10^{-6}
الغاسول (<i>Mesembryanthemum crystallium</i>)	خلية غدية	مسبر الضغط ١	2×10^{-6} - 6×10^{-6}

تابع - الجدول رقم (٤-٣).

نفاذية الماء (سم/ثانية/بار)	الطريقة	جزء النبات	النبات
$\approx 5 \times 10^{-7}$	مسبر الضغط ٢	خلية ثمرة	فلفل (<i>Capsicum annum</i>)
$\approx 1 \times 10^{-5}$	التمدد والانكماش	نسيج من الساق	قطن (<i>Gossypium hirsutum</i>)
$\approx 3 \times 10^{-6}$	تدفق الماء المشع	نسيج من الجذر	ذرة (<i>Zea mays</i>)
$\approx 1 \times 10^{-8}$	تدفق الماء المشع	نسيج من الجذر	ذرة (<i>Zea mays</i>)
$\approx 3 \times 10^{-9}$	تدفق الماء المشع	نسيج من الجذر	ذرة (<i>Zea mays</i>)
$\approx 1 \times 10^{-9}$	تدفق الماء المشع	نسيج من الجذر	الجزر (<i>Daucus carota</i>)

والجدول المذكور يوضح مدى التفاوت في القيم لنفاذية الماء ويرجع ذلك إلى عجز متأصل في بعض الطرق بالإضافة إلى أن حساب النفاذية بطريقة غير مباشرة يعتمد على نماذج نقل الماء في النسيج حيث هناك نموذجان أحدهما (نموذج الخلية المعزولة) يفترض أن خلايا النسيج تتبادل الماء مع بيئتها الخارجية كل واحدة على حده دون تأثير للخلايا الأخرى في النسيج نفسه وأن نفاذية الماء (L_p) والغشاء الخلوي ومعامل مرونة الجدار (ϵ) ومعامل النفاذية هي العوامل التي يجب أخذها بالحسبان، أما النموذج الآخر (نموذج من خلية لأخرى) يفترض أن الخلية تتبادل الماء مع خلية أخرى وبذا فالنقل خارج الخلايا (Apoplast) معدوم، يلاحظ أنه في

هذين النموذجين تتمثل الحالات النادرة والتي قلما توجد في الأنظمة الإحيائية وهذا هو أحد الأسباب في وجود مثل هذا التفاوت في قيم نفاذية الماء في الجدول السابق. من هنا ظهرت بعض التعديلات لمثل هذه النماذج ولكنها لا زالت مبدئية ومع ذلك يطول شرحها وكمثل لذلك راجع زيرمان وستودل ١٩٧٨م (Zimmermann and Steudle, 1978).

(٤-٦) حركة الماء بين الخلايا

إن حركة الماء وانتقاله قد تفسر تبعاً لبعض القوانين الفيزيائية ولكن الخلايا الحية على درجة كبيرة من التعقيد ولذا فإن الشرح التالي لبعض الآليات الأساسية مع ذكر بعض العلاقات الكمية المهمة في حركة الماء قد تساعد في فهم آلية الانتقال في الخلية الحية أو النبات ككل.

١- تدفق الكتلة Mass flow

من أبسط الطرق لتحريك الماء السائل أو المحلول أن يوضع تحت ضغط، ومن هنا فحركة جزيئات الماء في هذه الحالة تكون عن طريق تساوق الموجات وبالطبع يحدث انتشار للجزيئات داخل المجرى ولذا فسرعة بعض الجزيئات أكبر من المعدل والبعض الآخر أقل من المعدل، إلا أنه في هذا النوع من التدفق تكون حركة كل الجزيئات في اتجاه واحد ويمكن إيضاح تدفق الكتلة (Mass flow) كما في الشكل التالي رقم (٤-١٤).

في الرسم التخطيطي الموضح تدفق الكتلة يضغط المكبس على الماء مكوناً موجات متضاغطة تسير بسرعة الصوت في الماء (١٤٩٨ متر/ الثانية عند درجة ٢٥°م) ويمكن أن تعمل الجاذبية عمل المكبس. وتدفق الماء عبر الأنبوبة في الشكل

يتأثر بعامل الاحتكاك في جدار الأنبوبة ولو كان مقطع الأنبوبة يساوي نصف ذلك المقطع فإن معدل الحركة عند الضغط نفسه يتضاعف ولكن الضغط على جدار الأنبوبة لا يزداد كما هو متوقع بل يقل وهذا ما يعرف بظاهرة برنويلي (Bernoulli)، وهذه الظاهرة ذات أهمية في عملية النقل في الخشب. بما أن عملية تدفق الكتلة عبارة عن حركة من المناطق المنضغطة إلى المناطق الأخف ضغطا فمن الممكن اعتبار التدفق حركة من منطقة التركيز العالي إلى منطقة التركيز المنخفض ومن هذه الناحية يمكن مقارنة تدفق الكتلة بتدفق الانتشار (كما سيرد)، والماء والمحاليل تنتقل في الخشب عن طريق تدفق الكتلة وذلك لوجود ممال لجهد الضغط بين الجذور والمجموع الخضري، ويمكن اعتبار الدوران السيتوبلازمي ظاهرة تدفق كتلة (Kramer, 1969).

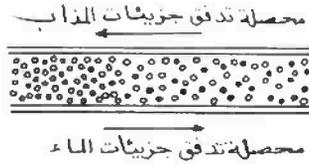


الشكل رقم (٤-١٤). رسم تخطيطي مبسط لإيضاح تدفق الكتلة حيث تساقق الموجات المضغوطة بسرعة الصوت في الماء وهي ١٤٩٨ متر ثانية^{-١} عند درجة ٢٥°م.

٢- تدفق الانتشار Diffusional flow

من المعروف أن جزيئات الماء في حالة حركة دائمة نتيجة للاهتزاز الجزيئي مما يسبب وجود مناطق مختلفة من الضغط في الماء السائل. وهذه الحركة تعمل على خلط الجزيئات عشوائيا حيث يطلق على هذه الظاهرة الانتشار، إذا فالانتشار هو الحركة العشوائية لجزيئات المادة ويمكن التعميم بأن

الأمثلة على الانتشار تتضمن التبخر والأسموزية والتشرب، ويختلف الانتشار عن تدفق الكتلة في كون حركة الجزيئات عشوائية، وفي الماء النقي ليس هناك اندفاع للجزيئات لأي اتجاه معين ولكن عندما يوجد مذاب (قطرة من صبغة) فإن القطرة تبدو وكأنها تكبر تدريجياً حتى تختفي وهذا مرده إلى وجود اندفاع (تدفق) لجزيئات الماء إلى تلك القطرة بسبب وجود مجال للضغط بين خارج وداخل القطرة لأن الماء الداخل يكون روابط هيدروجينية مع جزيئاتها، وهذا النوع من الاندفاع هو ما يعرف بتدفق الانتشار. والتدفق هنا للماء من منطقة تركيزه العالي إلى منطقة تركيزه المنخفض، وما ينطبق على جزيئات الماء ينطبق أيضاً على حركة جزيئات المذاب في النظام، والشكل رقم (٤-١٥) رسم تخطيطي لمثل هذا التدفق.



الشكل رقم (٤-١٥). رسم تخطيطي مبسط لظاهرة الانتشار، ويمثل جزيئات المذيب (الماء) الدوائر المصمتة (●) وجزيئات المذاب بالدوائر المفتوحة (○).

الجدير بالذكر أن ظاهرة الانتشار هذه تستغل في الحصول على نسبة معينة من الرطوبة النسبية في حيز معين وذلك عن طريق وضع محاليل لمواد في جزء من ذلك الحيز حيث ينتشر الماء من الهواء في ذلك الحيز إلى المحلول ومن أمثلة المواد محلول كلوريد الصوديوم وحمض الكبريتيك وكمثل لذلك

فالجداول رقم (٤-٤) يوضح الرطوبة النسبية للهواء المحيط بتركيز معين من تلك المواد بعد التعادل.

وينتقل الماء من الهواء إلى المحلول حسب فرق جهد الماء، أي من منطقة تركيز الماء العالية إلى منطقة تركيزه المنخفضة (والهواء هنا يعمل كغشاء شبه منفذ كما سيرد في النوع الخاص من الانتشار وهو الأسموزية).

الجدول رقم (٤-٤). الرطوبة النسبية للهواء الذي في حالة تعادل مع تراكيز مختلفة من كلوريد الصوديوم وحمض الكبريتيك عند درجة ٢٠ م° (Sutcliffe, 1968).

حمض الكبريتيك		كلوريد الصوديوم	
الرطوبة النسبية	الكثافة النسبية	الرطوبة النسبية	التركيز (جزئي جرامي)
٩٠	١,١٢٥	٩٩,٧	٠,١
٨٠	١,١٩٠	٩٩,٤	٠,٢
٧٠	١,٢٥٠	٩٨,٨	٠,٤
٦٠	١,٢٩٣	٩٨,١	٠,٦
٥٠	١,٣٣٠	٩٧,٨	٠,٨
٤٠	١,٣٨٠	٩٦,٨	١,٠
٣٠	١,٤١٠	٩٣,٠	٢,٠
٢٠	١,٤٨٦	٨٨,٣	٣,٠
١٠	١,٥٨٠	٨٣,٠	٤,٠
—	—	٧٨,٤	٥,٠

إن معدل الانتشار للمادة سواء كغاز أو كمحلول يمكن حسابها من قانون فيك التالي :

$$\frac{\delta c}{\delta x} = -DA \frac{\delta m}{\delta t}$$

حيث : (δm) تمثل كمية المادة المنقولة

و (δt) الزمن

و D معامل الانتشار والإشارة السالبة تدل على أن الانتشار يتم من التركيز العالي إلى التركيز المنخفض وهي القوة المسببة للانتشار.

و (A) المساحة التي تنتقل عبرها المادة.

و (δc) الفرق في التركيز على جانبي المساحة (A)

و (δx) المسافة بين النقطتين التي يحدث بينهما الانتشار.

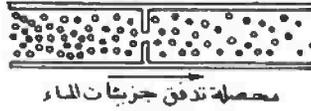
والمعادلة على أية حال تدل على أن الانتشار لمادة معينة ومساحة معينة

يتناسب مع الفرق في التركيز ويتناسب عكسيا مع المسافة.

إن عملية الانتشار بطيئة جدا إذا كانت المسافة (δx) طويلة، وللإيضاح فقد حسب العالم دي فريز (De Vries) بأن انتشار واحد مليجرام من ملح الطعام من محلول ١٠٪ مسافة متر واحد عبر أنبوبة مقطوعها يساوي واحد سم^٢ يستغرق ٣١٩ يوما و ٩٤٠ يوما لنقل واحد مليجرام من السكر تحت الظروف نفسها، أما إذا كانت المسافة قصيرة فعملية تدفق الانتشار سريعة حيث تساوي ١٠^٨ من المرات إذا كانت المسافة واحد ميكرومتر بدلا من واحد سم. من هنا تتبين أهمية هذا النوع من التدفق وخاصة في تدفق الماء والمحاليل إلى جذور النباتات ومن خلية لأخرى. وظاهرة الانتشار هذه بطبيعة الحال لا تفسر عمليات انتقال الماء للمسافات المحسوبة بالأمتار في النباتات.

٣- التدفق الأسموزي Osmotic flow

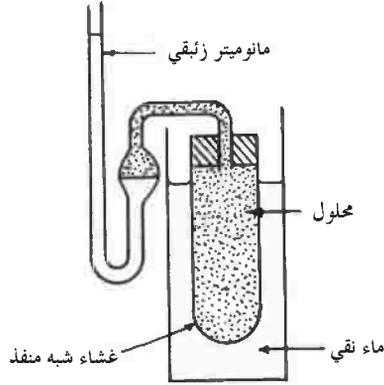
عند وجود حاجز منفذ للماء وغير منفذ لجزيئات المذاب في النظام السابق (حيث التدفق الانتشاري) تتكون ظاهرة خاصة تعرف بالأسموزية، وهي أن الماء ينتقل من منطقة تركيزه العالي (الماء النقي) إلى منطقة تركيزه المنخفض (المحلول) وبذا فمحصله الحركة تكون في اتجاه واحد، ويوصف الحاجز بأنه غشاء شبه منفذ (Semi-permeable membrane)، كما في الرسم التخطيطي التالي (الشكل رقم ٤-١٦).



الشكل الرقم (٤-١٦). رسم تخطيطي لظاهرة التدفق الأسموزي عبر غشاء شبه منفذ ممثلا هنا في الوسط وبه ثقب واحد تمر عبره جزيئات المذيب (الماء) ولا تعبره جزيئات المذاب.

وبالطبع فحركة جزيئات الماء عبر ثقب الغشاء عبارة عن تدفق كتلة ولكن بعد مرور الجزيئات إلى الناحية الأخرى من الغشاء فالحركة عبارة عن تدفق انتشاري. وتوصف حركة الماء من خلية لأخرى بأنها ظاهرة أسموزية ويعتقد البعض أن الأسموزية تشتمل على تدفق كتلة للماء بين الخلايا عبر الثقوب الموجودة في الأغشية الخلوية ولكن يجب أن يؤخذ في الاعتبار أن وجود الثقوب المملوءة بالماء في الغشاء الخلوي لم يثبت بدليل قاطع حتى الآن. لذا فكل ما يهم في هذا المجال هو أن الأسموزية من ناحية أخرى تشتمل - في أحد مراحلها في الأقل - على ظاهرة الانتشار حيث إنه من المحتمل أن الانتشار هو

العامل المحدد لحركة الماء بين الخلايا. إن النظام الذي تحدث فيه ظاهرة التدفق الأسموزي يطلق عليه الأسموميتر (Osmometer)، ويمكن إبراز هذه الظاهرة معملياً بربط غشاء شبه منفذ مناسب في طرف أنبوبة زجاجية وملئها بمحلول ومن ثم طمر الجزء الذي به الغشاء في الماء النقي الشكل رقم (٤-١٧).



الشكل (٤-١٧). رسم تخطيطي لأسموميتر بسيط.

المصدر: (Sutcliffe, 1968).

وقد بين العالم الألماني فيفر (Pfeffer) أنه بازدياد تركيز المحلول تزداد كمية الماء المارة عبر الغشاء شبه المنفذ ولذا فإن:

$$\Psi_p = -\Psi_s = \pi = \frac{1}{KV}$$

حيث: (Ψ_p) جهد الضغط

و (Ψ_s) الجهد الأسموزي

و (π) الضغط الأسموزي

و (K) ثابت

و (V) حجم المحلول

ونظرا للتشابه بين هذه المعادلة وقوانين الغازات لراؤ ولت ((Ra'oult)) وفانت هوف (Van't Hoff) فقد ربطت ظاهرة الأسموزية بقوانين الغازات ولذا فيستعمل ثابت الغازات (R) في معادلة قياس الجهد الأسموزي كالتالي :

$$-\Psi_s = \pi = RTm$$

حيث (R) ثابت الغازات

و (T) درجة الحرارة المطلقة

و (m) التركيز الجزيئي الوزني أو بصورة أدق ثابت نشاط المادة المذابة.

ورغم ذلك فآلية الأسموزية تختلف عن الغازات في كون المذيب هو المسبب وللتوضيح فعند وضع سكرور مطحون في داخل الأسموميتر الذي ربط بعداد يبين الضغط فإن القراءة على العداد ستكون صفرا ولكن لو غمر الأسموميتر في الماء النقي فإن الماء يبدأ في التدفق عبر الغشاء شبه المنفذ ويكون روابط هيدروجينية مع جزيئات السكرور، ويستمر التدفق لأن جزيئات الماء الداخلة للأسموميتر لديها المقدرة على تكوين روابط هيدروجينية مع جزيئات السكرور أكثر من جزيئات الماء النقي ولذا تتولد قوة امتصاص (أو جذب) على جانبي الغشاء، وعند تثبيت حجم الأسموميتر يتولد ضغط هيدروستاتيكي يبدأ في الزيادة حتى يعادل قوة الامتصاص ويحدث التعادل. وتجدر الإشارة أن الضغط الهيدروستاتيكي المتكون في هذا النظام أطلق عليه

اسم الضغط الأسموزي. من هذا التفسير يتضح أن الأسموزية ما هي إلا ظاهرة تستحث تكوين فرق جهد للماء بين المنطقتين تظهر بشكل تدفق للماء أو تكوين ضغط هيدروستاتيكي في الأسموميتتر.

في كثير من المراجع تستعمل قيم الضغط الأسموزي لوصف المحاليل والمقصود بذلك أنه لو وضع المحلول في أسموميتتر فإن مثل هذا المحلول يمكن أن يكون ضغطا هيدروستاتيكيا يساوي تلك القيمة للضغط الأسموزي، والأفضل من ذلك استخدام مصطلح الجهد الأسموزي (Ψ_s) الذي يساوي عدديا للضغط الأسموزي ولكن مخالف في الإشارة حيث هذا يدل على مقدار النقص في جهد المذيب (الماء) نتيجة لوجود المذاب، وهكذا فإن واحد جزئيء وزني لمحلول السكر ذو جهد أسموزي (Ψ_s) يساوي -٢.٦٣ ميغاباسكال وهذا يعني أن جهد الماء في ذلك المحلول يساوي -٢.٦٣ ميغاباسكال ولو وضع في أسموميتتر فإن هذا المحلول يكون ضغطا هيدروستاتيكيا يساوي ٢.٦٣ ميغاباسكال. أما الدقائق المعلقة في الماء فليس لها جهدا أسموزيا يذكر، أما المواد الغروانية (كالبروتين) فتعد وسطا بين الدقائق والمواد الذائبة والتي تكون محلولا حقيقيا وذلك في إحداث الجهود الأسموزية. إن التراكيز المتساوية من المحاليل الحقيقية (كالسكر) تكون جهودا أسموزية متساوية على وجه التقريب وتقارب قيمته - ٢.٢٤ ميغاباسكال عند درجة حرارة ٢٠م لكل واحد جزئيء وزني وذلك يعود لعدم تأين تلك الجزيئات، أما إذا كانت المواد متأينة (كالمحاليل الألكتروليتية مثل ملح الطعام) فإن عدد الأيونات التي تكون روابط هيدروجينية مع الماء يتضاعف ولذا فإن واحد جزئيء وزني من تلك المواد له جهد أسموزي يقارب - ٤.٤٥ ميغاباسكال عند درجة حرارة ٢٠م. وهذا

معناه أن الجهد الأسموزي يتناسب مع عدد الجزيئات أو الأيونات للمادة المذابة بغض النظر عن نوع المادة ما دامت تكون محلولاً. وفي الحقيقة يعد المذاب (أي المادة المكونة للجهد الأسموزي Osmoticum) مثالياً إذا كان ينطبق عليه قانون الغازات ولذا فواحد جزيئي وزني من محلول مثالي يكون جهداً أسموزياً يساوي - ٢,٢٧ ميجاباسكال وهذا ما يعرف بالأسمول (Osmole) ولكن المحاليل نادراً ما ينطبق عليها قانون الغازات لذا فإنه يضاف للمعادلة السابقة والمشابهة لقانون الغازات ثابت كالتالي :

$$\Psi_p = -\Psi_s = \pi = \frac{ZRTm\phi}{V}$$

حيث : (Z) التكافؤ

و (m) الوزن الجزيئي للمذاب

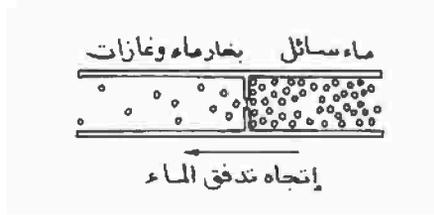
و (φ) معامل الأسموزية

أما بقية الرموز فكالسابق

إن معامل الأسموزية للمواد الألكتروليتية أقل من الوحدة بقليل لأن هناك تجاذب بسيط بين الأيونات نفسها، أما البروتينات فمعامل الأسموزية قد يصل إلى ٢,٤٥ وذلك لأن هناك بعضاً من جزيئات الماء تكون مرتبطة داخلها في الجزيئي ولذا فلا يمكن اعتبارها مادة إذابة. يبين الملحق رقم (٤) الجدول رقم (١) بعض المعاملات الأسموزية للسكروز وبعض المواد الألكتروليتية مع التغير في الوزن الجزيئي الوزني.

٤- التدفق من السائل إلى البخار Liquid to vapour transport

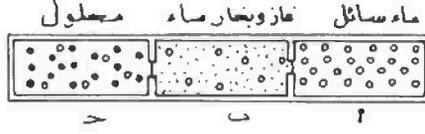
تفقد النباتات جزءا كبيرا من مائها عن طريق النتح والذي هو عبارة عن نقل الماء من الطور السائل إلى الطور البخاري (الشكل رقم ٤-١٨).



الشكل رقم (٤-١٨). رسم تخطيطي مبسط لظاهرة تخرر جزيئات الماء على هيئة بخار عبر غشاء (ممثلا بثقب واحد) بدلاً من التوتر السطحي، والحركة انتشارية في منطقة بخار الماء والغاز.

يشابه النتح في كثير من النواحي عملية التدفق الأسموزي، فعندما تتبخر جزيئات الماء فإنها تصبح متباعدة لتكسر كثير من الروابط الهيدروجينية لذا فجهود الماء كبخار أقل بكثير منه كسائل نظرا لأنه كلما كانت المسافة بين جزيئات الماء كبيرة كلما قل جهد الماء. وبالطبع لو زاد تركيز البخار عن حد معين (التشبع) فإن جزيئات الماء تتكاثف وبذا يعود تكوين الروابط الهيدروجينية بينها.

ذكر في الأنواع السابقة من التدفق كل نظام على حده، ومن الممكن وضع نموذج يشمل العلاقة بين الجهد الأسموزي وجهد الضغط في الطورين البخاري والسائل حيث إن تلك العلاقة تؤثر في جميع النباتات كما هو موضح في الشكل رقم (٤-١٩).



الشكل رقم (٤-١٩). رسم تخطيطي يوضح النظام المغلق غير القابل للتمدد ويتكون من ثلاث حجيرات في حالة اتزان، ففي (أ) يتكون جهد ضغط سالب وفي (ب) غاز وفي (ج) محلول، وكل الحجيرات متعادلة رغم اختلاف تركيز الماء.

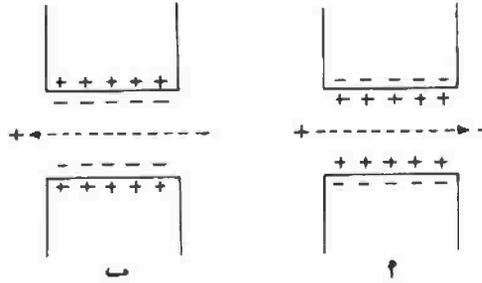
وتظهر الأهمية في الشكل رقم (٤-١٩) في كون الغاز في الحجيرة الوسطى (ب) عند التعادل يعمل كغشاء شبه منفذ مثالي بشرط أن الثقب في الحاجز الذي بين (أ) و (ب) من الصغر بحيث قوى التوتر السطحي للماء تسمح بتكوين ضغط سالب في الحجيرة (أ). الماء في الحجيرة (أ) ماء نقى وجهده يساوي الصفر والمحلول في (ج) جهده يساوي فرضاً - ٠,٥ ميجاباسكال فعند التعادل أي أن الجهد الكلي لكل من الحجيرات الثلاث متساو، لذا فلا بد وأن يتكون ضغط سالب في الحجيرة (أ) يعادل الجهد الأسموزي في الحجيرة (ج) ويساوي ٠,٥ ميجاباسكال. أما الحجيرة ب فالجهد الكلي هو - ٠,٥ ميجاباسكال نظراً لنقص في تركيز جزيئات الماء (على هيئة غاز غير مشبع حيث الرطوبة النسبية تساوي ٩٩,٧٪). في مثل هذا النظام يجب أن تكون درجة الحرارة ثابتة نظراً لأن أي تغير في درجة الحرارة بين الحجيرات الثلاث يغير من التعادل (إن فرق درجة حرارة واحدة يعادل فرق جهد يساوي ٨,١٦ ميجاباسكال، أي أن فرق $0,012^\circ\text{C}$ يعادل فرق ٠,١ ميجاباسكال).

٥- التدفق الكهربائي Electrical flow

من المعروف أن تركيز أيونات الهيدروجين (الرقم الهيدروجيني) ذو تأثير واضح في العمليات الإحيائية وفعالية كثير من الجزئيات المعقدة كالإنزيمات والبروتينات، ومنذ وقت قريب عرف أن الأغشية الخلوية تتحكم في وجود ممال جهد كهربائي عن طريق ضخ البروتونات (أيونات الهيدروجين) وحيث إن حركة أي أيون تتأثر بممال التركيز وممال الجهد الكهربائي فإن هذا الموضوع ذو أهمية كبرى في فهم عملية الانتقال. والذي يهم في هذا المقام هو الماء وكما سبق فجزء الماء قطبي فعند تحرك جزئيات الماء فإنها تعيق تيار الإلكترونات المعاكس وهذا ما حدا بالبعض لدراسة هذه الظاهرة لقياس تدفق السائل. بالإضافة إلى ذلك فإن تدفق جزئيات الماء على أي سطح يستحث تكوين ممال جهد كهربائي، ولذا فعكس هذه العملية أي شحن بعض الأسطح يؤدي إلى مرور تيار الماء وهذا ما يعرف بالأسموزية الكهربائية (Electro-osmosis) والتي يعتقد البعض بوجودها كآلية للنقل في بعض أجزاء النبات (الشكل رقم ٤-٢٠).

ولقد اقترح منذ زمن طويل أن التدفق الكهربائي يؤدي دورا مهما في أنظمة النقل للمسافات الكبيرة في النبات (كاللحاء) ولكن ليس من دليل مقنع لهذا الاعتقاد حتى الآن. أما على المستوى الخلوي أو دونه فإن ظاهرة التدفق الكهربائي قد تكون من الأهمية بمكان حيث إن وجود الممالات الكهربائية يؤدي إلى فروق في الضغط كبيرة طبقا للعلاقة التالية:

$$E = 1mV = 3.2 MPas = -\Delta\Psi_p$$



الشكل رقم (٤-٢٠). الأسموزية الكهربائية حيث تشير الأسهم إلى اتجاه تدفق الماء عندما تختلف الشحنات على سطح الثقب أو القناة في الغشاء.
المصدر: (Sutcliffe, 1968) بتصرف.

من هنا فإن التدفق الأسموزي قد يكون له دور فعال فيما دون مستوى الخلية (كالجدار الخلوي) خاصة وأنه قد سجلت فروق جهد للخلايا ما بين -٧٠ إلى -١٥٠ مليفلت.

بعد هذه المقدمة عن الآليات التي يمكن أن تصف انتقال الماء من منطقة جهده العالي إلى منطقة جهده المنخفض لذا فمن المفيد ذكر بعض الأمثلة لحساب جهد الماء في مختلف الأنظمة وذلك لمعرفة اتجاه معدل حركة الماء حسب ما أوردها برايس (Price, 1970) مع بعض التصرف.

المثال الأول

ما هو جهد الماء لمحلول واحد جزئي حجمي من السكروز عند درجة حرارة ٢٥°م وضغط جوي واحد؟

الحل

يفرض أن محلول واحد جزيئي حجمي من السكروز يمثل محلولاً مثالياً

لذا فإن :

$$\Psi = \Psi_s + \Psi_p + \Psi_m$$

من التعريف (Ψ_p) و (Ψ_m) كل منهما يساوي الصفر، لذا فالتعويض في

المعادلة التالية لقيمة الجهد الأسموزي نحصل على التالي :

$$\Psi_s = - \frac{RT}{V} \ln \frac{1}{Nw}$$

حيث : R ثابت الغازات ويساوي $82,06 \text{ سم}^3 \text{ ضغط جوي} / \text{درجة} /$

جزيء جرامي

و (T) درجة الحرارة وتساوي $273 + 25 - 298$ درجة مطلقة (كالفن)

و (V) حجم الماء الجزيئي معبراً عنه بالوزن الجزيئي الحجمي ويساوي

$18,07 \text{ سم}^3$

و (Nw) الكسر الجزيئي للماء ويساوي $55,5 \div 56,5$ لويساوي عدد

الأوزان الجزيئية الجرامية (Moles) للماء في المحلول مقسوماً على عدد الأوزان

الجزيئية الجرامية الكلية (Moles). في المحلول].

فينتج عن ذلك أن :

الجهد الأسموزي = $(298 \times 82,06) \log_{10} (56,5 \div 55,5) = -24,5$

ضغط جوي أو $2,45$ ميغاباسكال.

أي أن الجهد الكلي = الجهد الأسموزي = $-24,5$ ضغط جوي أو $2,45$

ميغاباسكال.

المثال الثاني

ما مقدار الضغط الهيدروستاتيكي المطلوب على محلول واحد جزئي
حجمي من السكر لمعادلة جهد الماء النقي عند درجة حرارة ٢٥ م وضغط
جوي واحد؟

الحل

في المثال الأول حصلنا على جهد أسموزي يعادل -24.5 ضغط
جوي أو -24.5 ميجاباسكال، فبالتعويض في المعادلة:

$$\Psi = \Psi_s + \Psi_p + \Psi_m$$

وبما أن (Ψ) للماء النقي تساوي الصفر وكذلك (Ψ_m)

فالناتج بعد التعويض: صفر -24.5 + جهد الضغط + صفر
إذاً:

جهد الضغط = 24.5 ضغط جوي أو 24.5 ميجاباسكال

أي أنه يتطلب 24.5 ضغط جوي أو 24.5 ميجاباسكال لحصول
التعادل بين ذلك المحلول والماء النقي.

المثال الثالث

عند قياس حجم خلية ما ومن ثم وضعها في الماء عند درجة حرارة
 25° م فإن الماء ينتقل إلى داخل الخلية مكوناً زيادة في حجمها فبأخذ تلك
الخلية ووضعها في محاليل من سكر المانيتول متدرجة في التركيز مثل 0.2
جزئي فيلاحظ أن حجم الخلية نقص إلى الحجم الابتدائي ولكن عند تركيز
 0.5 جزئي فإنه يلاحظ تبلزم الخلية جزئياً بينما في محلول 0.6 تحدث بلزمة
قوية، فإذا كان حجم الخلية عند وضعها في محلول 0.5 جزئي أقل من

حجمها الأصلي بـ ٥٪ فاحسب التالي :

- ١- الضغط الأسموزي للخلية عند ضغط امتلاء صفر.
- ب- الضغط الأسموزي للخلية عند الحجم الابتدائي.
- ب- جهد الضغط للخلية (Ψ_p) عند الحجم الابتدائي.
- د- جهد الخلية (جهد الماء داخل الخلية) عند الحجم الابتدائي.

الحل

عند وضع الخلية في محاليل المانيتول المتدرجة في التركيز فإن الخلية تبدأ في فقد بعض من محتواها المائي حتى تصل إلى حالة تعادل وبذا تفقد الخلية حالة امتلائها ويكون جهدها الأسموزي في حالة التعادل مساويا للجهد الأسموزي للمحلول الخارجي وتكون عند ضغط امتلاء يساوي الصفر (أي الخلية مترهلة، Flaccid) حيث محتويات الخلية تكون على وشك الابتعاد عن الجدار الخلوي وهذا ما يعرف بالبلزمة المؤقتة (Incipient plasmolysis) ولذا فلحساب المطلوب :

- ١- تحدث البلزمة المؤقتة عند تركيز ٠,٥ جزئي مانيتول لذا فحسب معادلة فان هوف (Van't Hoff) التالية :

$$-\Psi_s = RTm$$

وعند التعويض والضرب في إشارة (-) ينتج :

الجهد الأسموزي = - التركيز × ثابت الغازات (لتر) × درجة الحرارة

المطلقة

$$= - ٠,٥ \times ٠,٠٨٢٠٦ \times ٢٩٨ = - ١٢,٢ \text{ ضغط جوي}$$

أي أن الجهد الأسموزي للخلية عند البلزمة المؤقتة يساوي - ١٢,٢

ضغوط جوية.أو- ١.٢٢ ميجاباسكال

ب- الجهد الأسموزي للخلية عند الحجم الابتدائي :

حيث أن حجم الخلية عند تركيز ٠.٥ جزئسي مانيتول يساوي ٩٥٪ من حجمها الأصلي لذا فإن الجهد الأسموزي عند الحجم الابتدائي كالتالي :

$$\text{الجهد الأسموزي} = ٠.٩٥ \times ٠.٥ \times ٠.٠٨٢٠٦ \times ٢٩٨$$

$$= ١١.٦ \text{ ضغط جوي}$$

أي أن الجهد الأسموزي للخلية عند الحجم الابتدائي يساوي-

$$١١.٦ \text{ ضغوطا جوية.أو- } ١.١٦ \text{ ميجاباسكال}$$

ج- جهد الضغط عند الحجم الابتدائي :

إن تأثير ٠.٢ جزئسي من المانيتول يعادل الضغط الهيدروستاتيكي

الابتدائي ولذا فإن :

$$\text{جهد الضغط} = ٠.٢ \times ٠.٠٨٢٠٦ \times ٢٩٨$$

$$= ٤.٩ \text{ ضغط جوي أو } ٠.٤٩ \text{ ميجاباسكال}$$

د- جهد الخلية عند الحجم الابتدائي :

حيث إن :

$$\Psi = \Psi_s + \Psi_p$$

$$\therefore \text{ فجهد الخلية} = ١١.٦ + ٤.٩ = ٦.٧ \text{ ضغط جوي أو } ٠.٦٧ \text{ ميجاباسكال}$$

المثال الرابع

ما هو جهد الماء في الهواء عندما تكون درجة الحرارة ٢٥ م والرطوبة

النسبية تساوي ٩٠٪؟

الحل

بما أن:

$$\Psi = \Psi_s + \Psi_p + \Psi_m$$

وحيث أن ، (Ψ_p) و (Ψ_m) تساوي الصفر.

إذاً:

الجهود الأسموزي في مثل هذه الحالة يساوي الجهد الكلي، والجهد الأسموزي باستخدام الضغط الجزئي كما في المعادلة يساوي:

$$\Psi_s = - \frac{RT}{V} \ln \frac{\rho^\circ}{\rho}$$

حيث (ρ°) هو الضغط الجزئي الذي في حالة تعادل مع الماء النقي (ويساوي ١٠٠) بينما (ρ) هو الضغط الجزئي المذكور في المثال (أي ٩٠)، أما بقية الرموز فكما سبق، وبالتعويض:

$$\text{الجهود الأسموزي} = - \left\{ \frac{18.07}{298 \times 82.06} \right\} \log_{10} (90 \div 100)$$

$$= - 141 \text{ ضغطاً جويًا}$$

$$= - 14.1 \text{ ميجاباسكال}$$

فإذا الجهد الأسموزي = الجهد الكلي للماء في الهواء

$$= - 141 \text{ ضغطاً جوية}$$

$$= - 14.1 \text{ ميجاباسكال}$$

المثال الخامس

لو كان هناك خليتان "أ" و "ب". الخلية "أ" لها جهد ضغط يساوي ٠.٥

ميجاباسكال والجهد الأسموزي للعصير الخلوي يساوي - ١.٢

ميجاباسكال، بينما الخلية الثانية "ب" جهد ضغطها يساوي ٠,٣ ميجاباسكال والجهد الأسموزي لعصيرها يساوي - ٠,٦ ميجاباسكال، فإذا وضعت الخليتان بجانب بعض ففي أي اتجاه سينتقل الماء وبأية قوة؟

الحل

جهد الخلية "أ" الكلي = جهد الضغط + الجهد الأسموزي

$$= ٠,٥ + (-١,٢) = -٠,٧ \text{ ميجاباسكال}$$

جهد الخلية "ب" الكلي = جهد الضغط + الجهد الأسموزي

$$= ٠,٣ + (-٠,٦) = -٠,٣ \text{ ميجاباسكال}$$

فرق الجهد بين الخليتين أ-ب = -٠,٧ - (-٠,٣) = -٠,٤ ميجاباسكال

إذاً:

فالماء سينتقل من الخلية "ب" إلى الخلية "أ" بقوة -٠,٤ ميجاباسكال (حيث انتقال الماء يكون من منطقة جهده العالي إلى منطقة جهده المنخفض) أي من الخلية "ب" ذات الجهد -٠,٣ إلى الخلية "أ" ذات الجهد -٠,٧ أي الأكثر سلبية.

(٧-٤) طرق قياس جهد الماء ومكوناته في النبات

من المواضيع السابقة يمكن اعتبار الجهد الكلي للماء في معظم الحالات المجموع الجبري لجهد الضغط والجهد الأسموزي أي:

$$\Psi = \Psi_s + \Psi_p$$

وفي غالبية النباتات يكون جهد الماء ذا قيمة سالبة إلا أن القيمة قد تكون موجبة (أثناء الإدماغ مثلاً). ومن الممكن قياس الجهد الكلي أو أحد

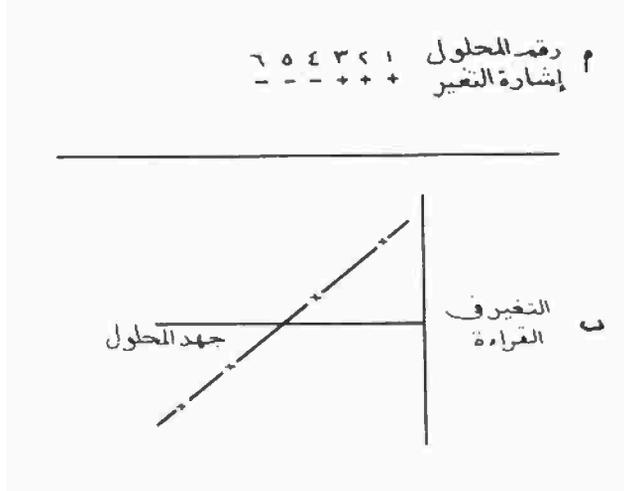
مكوناته بعدة طرق كما سيرد، وسوف يكتفى بذكر بعض الطرق والأساس النظري المبينة عليها مع بعض الإشارة إلى بعض المحاسن والعيوب المهمة نظرا لأن المجال لا يتسع لشرح التفاصيل والآراء ولزيت من التفصيل يرجع إلى بارز ١٩٦٨ م (Barrs, 1968).

١- طرق قياس الجهد الكلي للماء

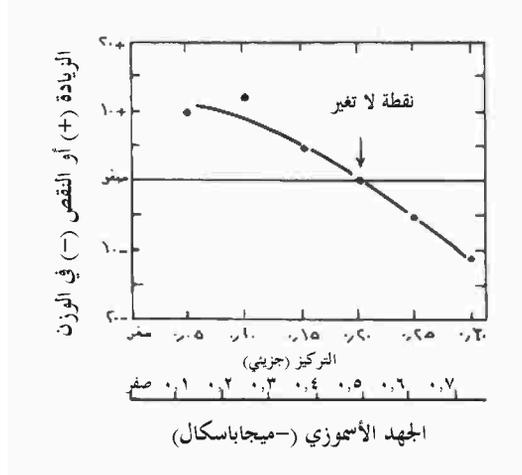
من الطرق المعروفة لقياس جهد الماء سواء لمحلول التربة أو العصير الخلوي أو العينة النباتية ما يعتمد على الاتزان في الحالة السائلة أو الاتزان في الحالة البخارية أو الاتزان مع ضغط معين تبعا للعينة المستخدمة لذا فيمكن تقسيم الطرق طبقا لذلك كما في الفقرات التالية :

أ) طرق الاتزان مع السوائل

قبل البدء في سرد الطرق المختلفة يفضل ذكر قاعدة الاتزان بين الخلايا أو النسيج من جهة والوسط الخارجي من جهة أخرى، فعند استخدام محاليل متدرجة في التركيز مع مادة لا تنفذ عبر الغشاء الخلوي ووضع عينات متجانسة في كل منهما، فإن بعض العينات تمتص الماء والبعض الآخر يفقد جزءا من مائة وعينة لا تتغير وذلك تبعا لفروق جهد الماء بين الخلايا أو الأنسجة من جهة والوسط الخارجي من جهة أخرى، من هنا يمكن تحديد المحلول الذي جهده يعادل الجهد في العينة وهو ما يطلق عليه بالمحلول المتعادل (Isopiestic or isobaric solution). وعمليا من النادر جدا أن يكون هذا المحلول ضمن سلسلة المحاليل المتدرجة في التركيز، لذا فيستعان بالتقدير بأن ذلك المحلول يقع تركيزه بين تركيزين معينين ويؤخذ متوسطهما كقيمة تقديرية أو يستعان برسم العلاقة إذا كانت القراءات كمية وتقدر القيمة كما في الشكل رقم (٤-٢١).



الشكل رقم (٤-٢١). استخدام طريقة التعادل عن طريق الرسم أو عدمه حسب النتائج لتقدير الجهد الكلي. (أ) يؤخذ متوسط الجهد بين الإشارتين المتابعتين ومختلفتي الإشارة للتقدير. (ب) رسم العلاقة ونقطة التقاطع مع الإحداث الأفقي تمثل الجهد الكلي. في الرسم السابق تتبين العلاقة على هيئة خط مستقيم وهذا الرسم مثالي وفي التجربة تكون العلاقة على هيئة منحنى (الشكل رقم ٤-٢٢).



الشكل رقم (٤-٢٢). العلاقة بين الجهد الأسموزي للمحلول والزيادة أو النقص في وزن النسيج بعد وضعه في الخلول لتقدير جهده الأسموزي.

المصدر: (Salisbury and Ross, 1978).

يفضل نسب القيمة لكل نقطة كنسبة مئوية من القيمة الأولى لتظهر العلاقة على هيئة مستقيم لكي تزداد الدقة في التقدير، وتعد هذه المعاملة مناسبة عندما تكون العينات متساوية وأحجام المحاليل متساوية.

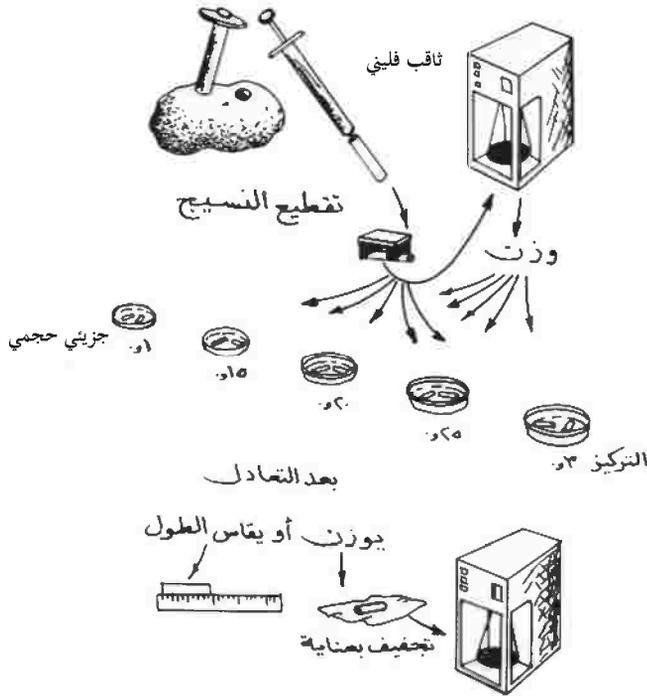
أ-١) الطرق المبنية على تغير خواص العينة.

من أقدم هذه الطرق طريقة الخلية (Cell method) حيث تغمر الخلية أو الخلايا في سائل البرافين ثم يعين حجمها عن طريق رسمها بآلة لوسيدا (Camera Lucida) بعدها تنقل العينة إلى المحلول وبعد فترة تعاد للبرافين وترسم ويقارن هذا الرسم مع الرسم الأصلي، وباستمرار العملية لكل المحاليل بالتدرج يمكن الوصول إلى حجم للخلية يساوي الحجم الأصلي وهنا يكون المحلول ذا جهد كلي يساوي الجهد الكلي للخلية. وغني عن التعريف ما تتطلبه هذه الطريقة من وقت وجهد علاوة على أن الطريقة كيفية مثلها في ذلك مثل بعض الطرق المحورة منها، هذا بالإضافة إلى بعض الأخطاء التي تجعلها غير دقيقة.

هناك طريقة أخرى وهي التغير في طول قطعة النسيج حيث تستعمل عادة أنسجة تخزينية مثل البطاطس بحيث يمكن الحصول منها على عينات متساوية في السمك والطول بواسطة الثاقب الفليني ومن ثم تغمر العينات في محاليل متدرجة في التركيز لتعيين المحلول المتعادل الذي لا يتغير طول النسيج فيه، ومن ثم الحصول على جهد الماء في خلايا النسيج.

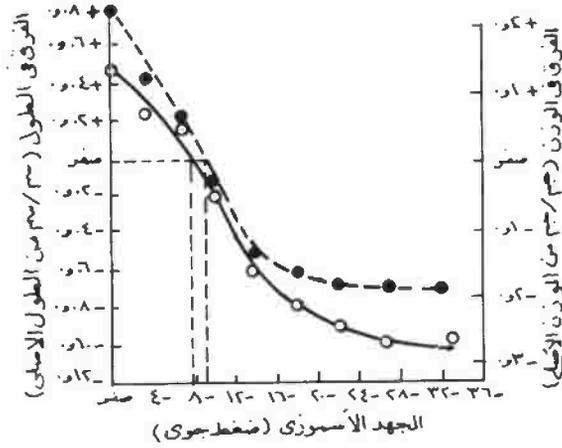
والطريقة الثالثة الطريقة الوزنية وأول من استخدمها العالمان ماير ووالاس (Meyer and Wallace, 1941) ١٩٤١ حيث يعين المحلول المتعادل عن طريق عدم تغير وزن قطعة النسيج وفي هاتين الطريقتين يمكن رسم النتائج والاستدلال على

جهد الماء في الخلايا والطريقتان موضحتان في الرسم (الشكل رقم ٤-٢٣) ولكن يجب التحذير من اختلاف طريقة التجفيف في الوزن أو عدم دقة القياس في التغير في الطول. ومن نتائج مثل هذه التجارب ما أورده العالم ستكليف ١٩٦٨ (Sutcliffe, 1968) والموضحة في الشكل رقم (٤-٢٤).



الشكل رقم (٤-٢٣). الطريقة الوزنية والطولية لقياس جهد الماء الكلي لنسيج متجانس.

هناك طريقة أخرى وهي طريقة مقدار الانحناء في قطع النسيج وهي محدودة الاستعمال على حلقات من نسيج البشرة أو اللحاء في المجموع الخضري لشجرة التفاح والكمثرى أو ما شابههما أو استعمال قطاعات طولية من ساق النبات ولكن هذه الطريقة غير شائعة.



الشكل رقم (٤-٢٤). تعيين جهد الماء لنسيج من البطاطس بطريقة الحجم (0—0) وطريقة الوزن (●—●) حيث نقطة التقاء المستقيم المتقطع الساقط على الإحداث الأفقي تمثل الجهد.

المصدر: (Sutcliffe, 1968).

في الطرق السابقة هناك مصادر كثيرة للأخطاء في تقدير الجهد الكلي لماء الخلية أو النسيج، ومنها على سبيل المثال لا الحصر، اختلاف المسافات البينية في الأنسجة ومقدار ما يتدفق إليها من المحاليل، والافتراض الأساسي أن المذاب لا يخرق الأغشية الخلوية وكذلك تأثير القطع في النسيج واختلاف العينات وما إلى ذلك من مصادر الأخطاء في التقدير.

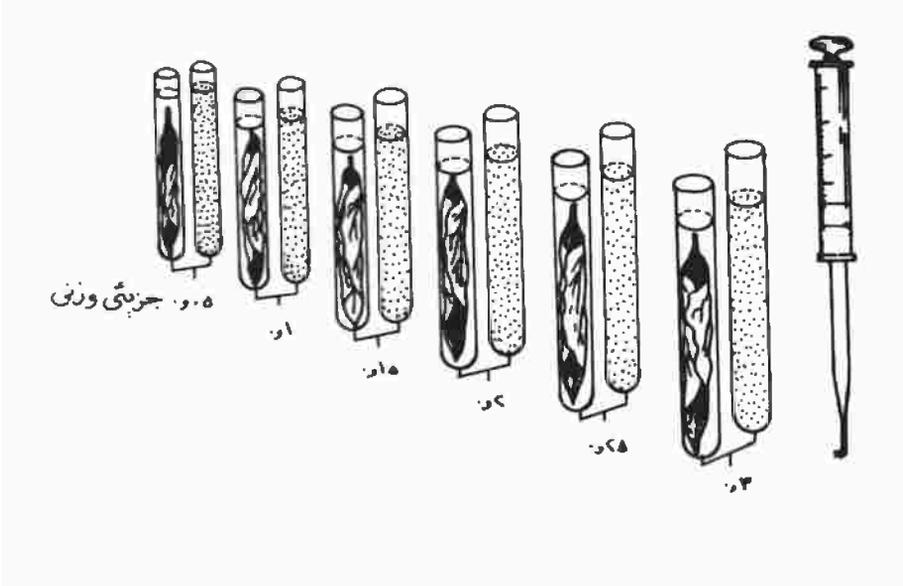
أ-٢) الطرق المبنية على تغير خواص المحلول

إن طريقة التغير في كثافة المحلول بعد وضع العينة فيه تعد من أكثر الطرق شيوعاً وهذه الطريقة تنسب إلى العالم الروسي شارداكوف (Chardakov) وهي من البساطة بحيث إنها تصلح للاستعمال في الحقل

للحصول على قيم تقديرية. وفي هذه الطريقة تحضر محاليل متدرجة في التركيز ويقسم كل محلول إلى قسمين وتوضع في أنابيب اختبار حيث تكون مجموعتين ويوضع في كل أنبوب من مجموعة واحدة بقطرة من أزرق الميثيلين لتلوينه ويوضع في المجموعة الأخرى العينات وبعد فترة من الزمن (٥-١٥ دقيقة) تستخرج العينات ثم تؤخذ قطرة من المحلول المقابل الملون بواسطة قطارة أو أنبوبة شعيرية مسحوبة وتوضع في وسط السائل المقابل فإن طفت القطرة دل ذلك على أن المحلول أصبح ذا كثافة أكبر أي أن النسيج امتص جزءا من مائه وإن غطست القطرة إلى القاع دل ذلك على أن المحلول أصبح ذا كثافة أقل أي أن النسيج فقد جزءا من مائه وإن بقيت القطرة في مكانها منتشرة انتشارا متساويا دل ذلك على أن الكثافة لم تتغير وأن جهد الماء في النسيج يساوي جهد الماء في المحلول الذي بأنبوبة الاختبار. وبالمثل وكما ذكر سابقا فإن الحصول على محلول متعادل نادر (أي الوصول إلى تعلق القطرة وانتشارها وفي غالبية التجارب إما أن تطفوا القطرة وإما أن تغطس لذا يؤخذ متوسط المحلولين المتدرجين في التركيز واللذين في أحدهما تطفوا القطرة وفي الآخر تغطس والشكل رقم (٤-٢٥) يبين هذه الطريقة.

وكما في الشكل يلاحظ أنه من الأفضل جعل طرف الأنبوبة الشعيرية التي تستعمل كقطارة منحنى بزاوية قدرها نحو 90° لكي لا يحدث تأثير أفقي لحركة القطرة عند خروجها إلى المحلول.

هناك طريقة أخرى تعتمد على التغير في معامل الانعكاس بدلا من الكثافة ولا تختلف في طريقة التحضير عن السابقة ويمكن الحصول على المحلول المتعادل مع النسيج عندما لا يتغير معامل انعكاسه. حيث يقاس معامل الانعكاس



الشكل رقم (٤-٢٥). بعض أدوات طريقة شارداكوف لتقدير الجهد الكلي للماء (في الورقة). تتمثل في مجموعة من أنابيب اختبار توضع بها العينات ومجموعة أخرى ملونة (المنقطة)، وعلى اليمين تخوير بسيط للقطارة التي يؤخذ بها قطرة من الخلول الملون وطرفه محني بزواوية ٩٠° لتسهيل التحكم في إدخال القطرة في الأنبوب المقابل في التركيز الأصلي والذي كانت به العينة.

للمحلول قبل وبعد وضع النسيج، وهذه طريقة كمية يمكن تفادي بعض الأخطاء الناتجة عن مقدار التغير في معامل الانعكاس في مختلف المحاليل بأخذ الفروق في التغير ونسبها إلى الوزن الجزيئي ومن ثم رسم العلاقة بينها وبين الجهد الأسموزي للمحاليل. والطريقة الثالثة هي أن تستخدم جذور حية بحيث يقاس معدل امتصاصها للماء ومن محاليل مختلفة التركيز ومن ثم مد المنحنى إلى نقطة الصفر من معدل الامتصاص وهي في هذه الحالة يفترض أن تمثل المحلول الذي جهده المائي يساوي الجهد المائي في النسيج.

للطرق السابقة (طرق الاتزان مع السوائل) بعض الأخطاء التي تحد من

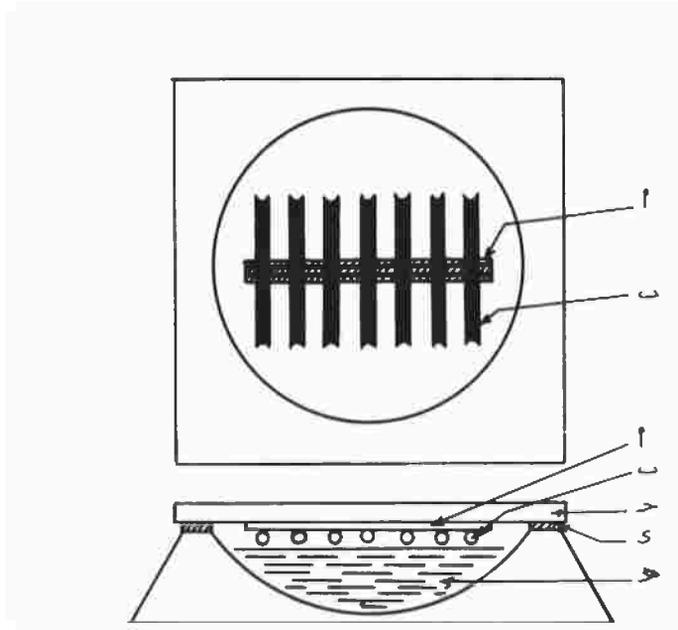
الاعتماد عليها كلية وهي كما سبق الافتراض بأن المذاب لا ينفذ إلى داخل الخلايا وتأثير القطع على النسيج ودخول المحلول إلى المسافات البينية في النسيج علاوة على ما لكل طريقة معينة من أخطاء أثناء العمل فمثلا طريقة التجفيف قبل الوزن في الطريقة الوزنية تختلف من شخص لآخر ومن تجربة لأخرى. وتجدر الإشارة إلى أن استعمال السكروز كمحلول في هذه الطرق قد ظهرت له بعض الدلائل من أنه يدخل إلى داخل النسيج ولذا يستعمل الآن المانيتول أو مادة أفضل منه مثل كاربوواكس (Carbowax).

ب) طرق الاتزان البخاري

يتطلب كثير من الطرق التي تعتمد على الاتزان البخاري معرفة دقيقة لبعض القياسات الكهربائية ولذا فقد بقيت هذه الطرق غريبة عن الكثير من علماء فسيولوجيا النبات رغم أن هذه الطرق قد عرفت في فروع أخرى كالطب وقياس الجهد الأسموزي في العقد الثالث من القرن العشرين الميلادي. وهنا قد يعزى سبب ذلك أيضا إلى عدم وجود مصطلحات قياسية كما سبق التنويه عنه. على أية حال يستحسن استعراض الطرق المختلفة بصورة موجزة ومن ثم إيضاح بعض الاحتياطات اللازمة اتخاذها لتلافي حدوث أخطاء في القياس.

ب- ١) طرق التعادل البسيطة

من أبسط الطرق طريقة اقترحت في البداية لقياس الجهد الأسموزي للعصير الخلوي أو الجهد الكلي للماء في عينة التربة والشكل رقم (٤-٢٦) يوضح مكونات الطريقة حيث يلاحظ أنها تتكون من عدة أنابيب شعرية (قطرها نحو ٠.٣ مم وبطول ٦ مم) ملتصقة على غطاء شريحة الذي يوضع

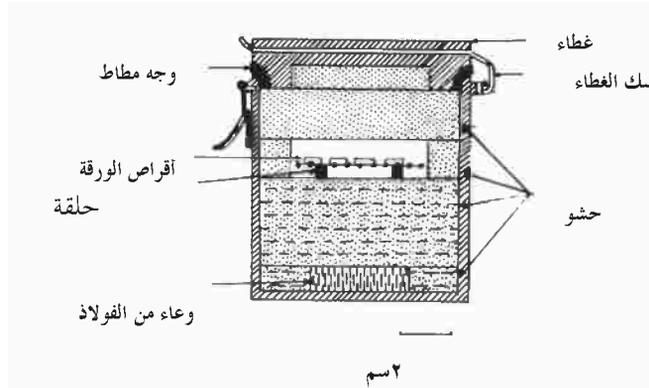


الشكل رقم (٤-٢٦). رسم تخطيطي لطريقة تعيين الجهد الكلي بالتغير في حجم المحلول حيث (أ) مادة لاصقة و (ب) أنبوبة شعرية بما المحلول المعروف جهده الأسموزي و (ج) غطاء الشريحة الزجاجي و (د) مادة فازلين لإحكام الغطاء و (هـ) العينة أو في هذه الحالة العصير الخلوي أو محلول التربة وهو في تجويف صغير في الشريحة الزجاجية.
المصدر: (Crafts et. al., 1949).

بدوره فوق المحلول أو العينة كقطعة ورقة المراد قياس جهده مائه أو جهده مائها ويكون بينهما كما هو واضح من الشكل مسافة بحيث لا يحدث تلامس، وغالبا تستعمل شريحة مقعرة لوضع المحلول أو العينة. وباستعمال مادة الفازلين يحكم الغطاء حيث يمكن استعمال عدسة عينية لمراقبة تغير حجم المحلول بعد فترة من الزمن والمحلول الذي لا يتغير حجمه يعادل جهده الجهد الكلي للعينة. ولتفادي

تأثير التغير في درجة الحرارة يفضل وضع الشريحة وما بها في حمام مائي، ونظرا لدقة الأدوات والزمن المطلوب فقد تمت قياسات قليلة بهذه الطريقة.

والطريقة الثانية هي طريقة قياس التغير في وزن العينة وهي تحويل بسيط للطريقة الوزنية في الطور السائل وتتفادى عملية التجفيف وتدفق المحلول في المسافات البينية في تلك الطريقة ولكن هذه الطريقة تتطلب تحكماً كبيراً في تقلبات درجة الحرارة لذا فقد استعملت مجففات صغيرة كان آخر تطوير لها ما هو موضح في الشكل رقم (٤-٢٧). حيث يتبين الشكل العام لها، وهذه المجففات توضع في حمام مائي لا تزيد تغيرات درجة حرارته عن $\pm 0.001^\circ \text{C}$. ومن عيوب هذه الطريقة أنها تتطلب وقتاً طويلاً قد يصل إلى ٤٨ ساعة وهذا في حد ذاته قد يسبب زيادة في الخطأ نتيجة لأيض الخلايا وتغير ظروفها الطبيعية بعد هذه الفترة الزمنية.



الشكل رقم (٤-٢٧). رسم تخطيطي لمقطع في غرفة الاتزان للطريقة الوزنية في الطور البخاري لتقدير جهد الماء.

المصدر: (Barrs, 1968).

أما الطريقة الأخيرة في هذه المجموعة فهي قياس التغير في وزن السائل وهي طريقة أيضاً تحتاج إلى فترة طويلة للتعاادل وهي كالطريقة السابقة

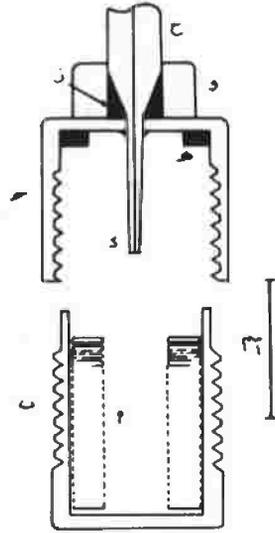
استخدم فيها عينات من أوراق النبات لقياس جهد مائها الكلي وتعتمد الطريقة على قياس معدل اختلاف وزن محاليل متدرجة في التركيز حيث توضع في أواني صغيرة ملتصقة بالعينة مع التغير في الرطوبة النسبية للنظام ومن ثم رسم العلاقة بينهما، من العلاقة يتبين المحلول الذي في حالة اتزان مع الورقة حيث يمثل جهده الجهد الكلي للماء في الورقة، وقد كانت هذه الطريقة بدائية في أول الأمر إلا أنها حظيت بشيء من التطوير حيث توضع العينة في حيز شفاف ومن ثم يقاس مقدار ثاني أكسيد الكربون اللازم إدخاله في ذلك الحيز وكذلك كمية بخار الماء التي يجب سحبها من ذلك الحيز للحصول على ضغط جوي ثابت داخل ذلك الحيز وهنا يجب أن تكون الإضاءة ثابتة.

ب-٢) قياس ضغط البخار أو الرطوبة النسبية في الطور البخاري

تستعمل في هذه الطرق حجيرات صغيرة محكمة الإغلاق لوضع العينة بها وبعد التعادل تقاس الرطوبة النسبية أو ضغط البخار.

والطريقة الأولى تستخدم فيها قطرة معلقة في حجيرة التعادل (الشكل رقم ٤-٢٨) والعينة عبارة عن حلقات من نسيج الورقة، وتعمل هذه الحلقات بأخذ أقراص من الورقة بالثاقب الفليني بنصف قطر يقارب ٠.٩٥ سم ومن ثم استخدام ثاقب فليني (٠.٥ سم) لإزالة جزء من النسيج في مركز القرص، وتوضع هذه الحلقات في الحجيرة وتغطى بإحكام ومن ثم توضع في حمام مائي درجة حرارته ثابتة، وبعد ساعتين تقريباً تستخدم الماصة في دفع قطرة الماء التي بداخل الماصة المدرجة إلى داخل الحجيرة بحيث تبقى معلقة عند الطرف ولمدة خمس دقائق ومن ثم تسحب إلى داخل الماصة ويسجل ارتفاع الماء داخل الماصة ثم تدفع مرة أخرى لكي تبقى معلقة لمدة عشر دقائق ويعاد

سحبها ويسجل الحجم ثانية وتكرار العملية مع الزمن يحسب مقدار ما يتبخر منها في زمن قدره عشر دقائق ويحسب معدل التبخر ويقارن بمعدل تبخر مثل هذه القطرة تحت الظروف نفسها مع محلول معروف جهده الكلي ويستعاض عن العينة بلققات من أوراق الترشيح مبللة بمحاليل مختلفة من كلوريد الصوديوم (انظر الملحق رقم ٣ الجدول رقم ١).



الشكل رقم (٤-٢٨). رسم تخطيطي لمقطع في حجيرة قياس جهد ماء الورقة، حيث (أ) موقع أعناق الورقة و (ب) قاعدة الحجيرة و (ج) غطاء الحجيرة و (د) طرف الماصة و (هـ) حلقة مطاطية و (ز) مادة إيبوكسي و (ح) الماصة.

المصدر: (Macklon and Weatherley, 1965).

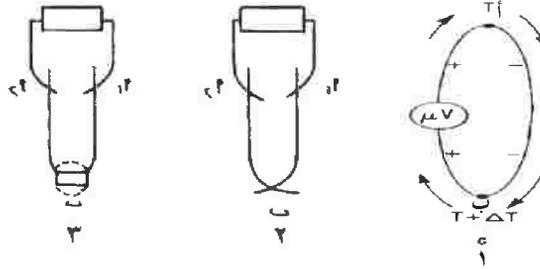
أما الطريقة الثانية فيستخدم فيها سيكروميتر لقياس الضغط البخاري النسبي للهواء المحيط بالعينة بعد الاتزان نظرا للعلاقة الموجودة بين الضغط

البخاري النسبي والجهد الكلي للماء كما ذكر في معادلة سابقة وهي :

$$\Psi_w = \frac{RT \ln e/e^\circ}{V}$$

وهناك نوعان من السيكروميترات المستخدمة في هذا المجال أحدهما يستخدم المزدوجات الحرارية (Thermocouples) والآخر يستخدم ثرمستور (Thermister). ولو أن النوع الأول هو الأكثر شيوعاً.

إن طريقة القياس باستعمال المزدوجات الحرارية بدأ باستعمالها من قبل علماء الطب الإحيائي في العقد الثالث من القرن العشرين الميلادي وتستغل ظاهرة سيبيك (Seebeck effect) وهي أنه عند توصيل طرفي سلكين معدنيين مختلفين ووضعهما في حيز ذي درجة حرارة معينة ومن ثم ربط الطرفين الآخرين ووضعهما في حيز مختلف في درجة الحرارة فإن تياراً كهربائياً يسري في الأسلاك (الشكل رقم ٤-٢٩-١) لكي يعادل الفرق في درجة الحرارة. من ناحية أخرى فإنه عند تثبيت درجة حرارة الوصلتين وتمير تيار كهربائي فإن إحدى الوصلتين تبرد والأخرى تسخن واتجاه التيار يحدد ذلك وهذه هي ظاهرة بلتيه المذكورة سابقاً في موضوع قياس جهد ماء التربة. من المزدوجات الحرارية والمستخدمه في قياسات جهد الماء مزدوج سبائر الحراري وأساسه موضح في الشكل رقم (٤-٢٩-٢) والمزدوج الحراري الذي طوره العالمان ريتشاردز وأوقاتا ١٩٥٨ (Richards and Ogata, 1958) وأساسه موضح في الشكل رقم (٤-٢٩-٣) حيث يختلف في إضافة بسيطة وهي حلقة من معدن الفضة، أما الأسلاك فأحدها سبيكة

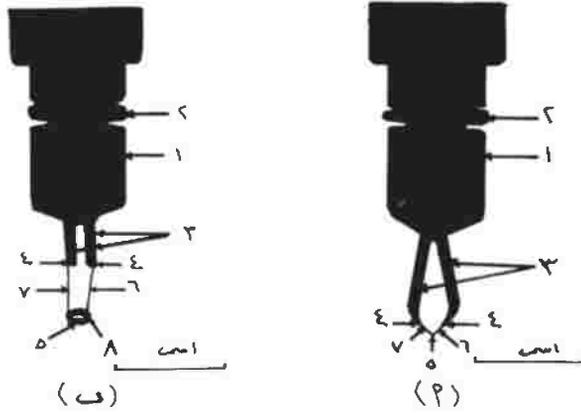


الشكل رقم (٤-٢٩). ظاهرة الازدواج الحراري. ١- ظاهرة سيبيك حيث يسري التيار نتيجة لفرق درجة الحرارة بين الوصلتين أ و ب. دائرة سيكروميتر سبائر. ٣- دائرة سيكروميتر ريتشاردز وأوقاتا.

المصدر: (Richards, 1965a) بتصريف.

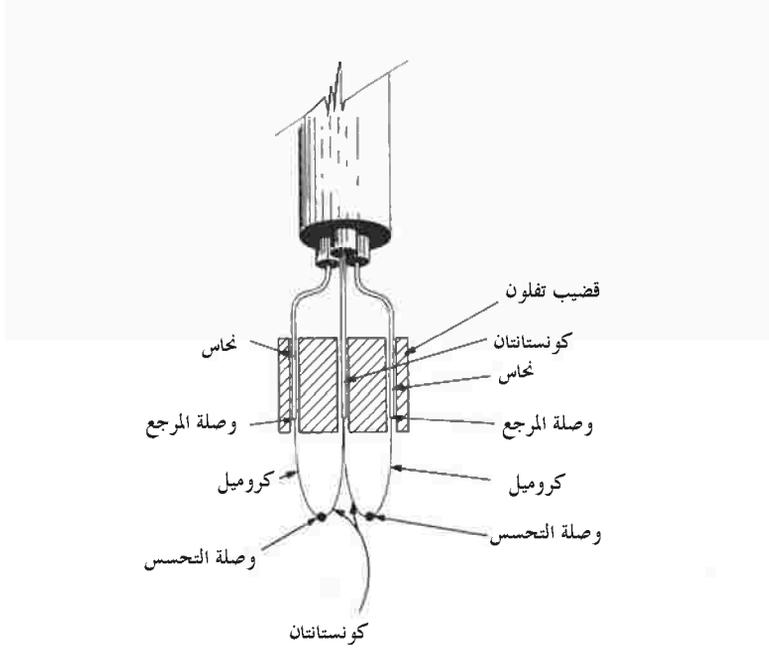
(Constantan) والآخر سبيكة من (Chromel-p) بينما استخدم سبائر لمزدوجه الحراري معدن البزموث والسلك الآخر سبيكة معدن البزموث مع ٥٪ قصدير. وقد حدثت عدة تعديلات وبحوث لزيادة كفاءة القراءات بمثل هذه المزدوجات الحرارية. تتم القراءة في النوع الأول (مزدوج سبائر الحراري) بتمرير تيار كهربائي لتبريد الوصلة داخل الحجيرة التي بها العينة فيتكاثف جزء من بخار الماء على الوصلة، وبعد قطع التيار فإن الماء المتكاثف على الوصلة يبدأ في التبخر ثانية، عندها يقاس التيار الناتج عن تبريد الوصلة أيضا، ويتم القياس بواسطة جلفانوميتر. أما النوع الثاني من المزدوجات الحرارية (ريتشاردز وأوقاتا) فإن القياس يتم بوضع قطرة ماء على حلقة معدن الفضة وعندما تثبت عملية التبخر منها تؤخذ القراءة (ثبات مؤشر الجلفانوميتر يدل على ثبات عملية التبخر). وفي كلا النوعين تعابير القراءات بواسطة محاليل متدرجة في التركيز وأحيانا تستعمل قطع من أوراق الترشيح وتبلل بتلك المحاليل والتي ضغطها البخاري معروف. إن هذا النوع من القياسات يستخدم لقياس جهد الماء في الأوراق

وعينات محلول التربة مع أن هناك محاولات لاستعمال مثل هذه الأجهزة في الحقل. ومن الأمور التي يجب مراعاتها كما ذكر سابقا هي التحكم في تغيرات درجات الحرارة. والشكل رقم (٤-٣٠) صورة ظلّية لأهم أجزاء تلك المزدوجات الحرارية. أما الشكل رقم (٤-٣١) فيوضح تفاصيل سيكروميتر المزدوج الحراري ثنائي الوصلة المعادلة للحرارة.



الشكل رقم (٤-٣٠). صورة ظلّية لكل من سيكروميترات (أ) سبارز و (ب) رتشاردز وأوقاتا، والأرقام تدل على ١- قاعدة من نحاس أصفر و ٢- حلقة مطاطية و ٣- عمود مزدوج و ٤- مكان توصيل أسلاك المزدوج و ٥- ملتقى السلكين (العقدة) و ٦- سلك سبيكة كروم ب (قطرها نحو ٠,٢٥٤ مم) و ٧- سلك سبيكة الكونستانتان القطر في ٦ نفسه) و ٨- حلقة الفضة.

المصدر: (Barrs, 1965a).



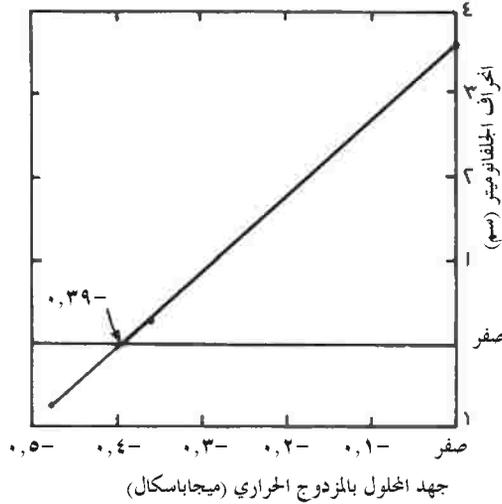
الشكل رقم (٤-٣١) رسم تخطيطي لتفاصيل سيكروميتر مزدوج الحراري ثنائي الوصلة المعادلة للحرارة.
المصدر: (Brown and Van Haveren, 1972).

على أية حال نتيجة لتحسين تصميم مثل هذه السيكروميترات وتقدم الأجهزة الإلكترونية المساعدة في أداء هذه السيكروميترات جعلت الاستعمال لا يقتصر على المعمل كما تدل على ذلك البحوث التي قدمت في المؤتمر الذي عقد عن السيكروميترات في ربيع ١٩٧١ لراجع براون وفان هيفرين ١٩٧٢م
[.(Brown and van Haveren, 1972).

ومن التعديلات التي تستحق الذكر هي إمكانية قياس الجهد الكلي لماء العينة تقريبا من الماء النقي إلى الماء المتبقي بعد التجفيف في الفرن عند درجة حرارة ١٠٠م° في بذور القمح وذلك بتحويل في طريقة قراءة الهيجروميتر

التجاري (يتبع طريقة مزدوج سبانر الحراري) بحيث تتم القراءة في خطوتين على التوالي كما ذكرها العالم ويب ١٩٨١ م (Wiebe, 1981).

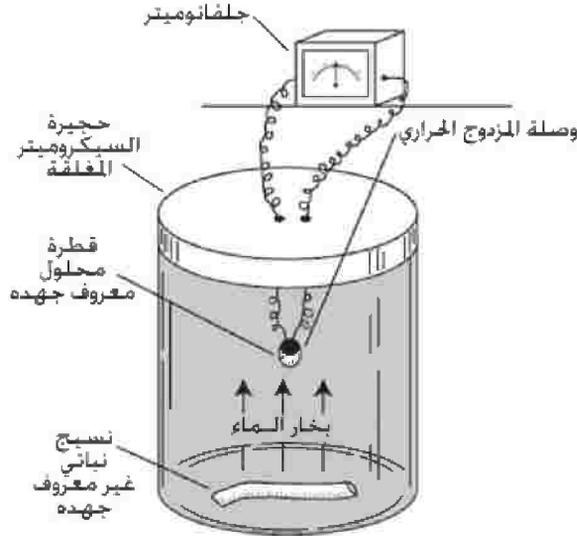
بالنسبة لمعايرة هذه الأجهزة للحصول على منحنى قياس يفضل استخدام ثلاثة محاليل في الأقل بحيث تكون إحدى القراءات قريبة من نقطة تقاطع المنحنى مع الأحداث الأفقي كما في الشكل رقم (٤-٣٢) ولو أن البعض استخدم محلولين فقط.



الشكل رقم (٤-٣٢). العلاقة بين جهد المحلول قياسا بالمزدوج الحراري وانحراف الجلفانوميتر (الانحراف) = $0.1 \text{ سم} / \text{ميجاباسكال}$ لمحلول عادي ذي جهد أسموزي يساوي 0.39 ميجاباسكال). المصدر (Boyer and Knippling, 1965).

من تقنيات السيكروميترات طريقة سيكروميترية لتحديد نقطة التعادل isopiestic point الموضح تخطيطا لها في الشكل رقم (٤-٣٣) وتصلح لقياس

الجهد الكلي للنسيج، وطريقة المعايرة والنواحي النظرية كما أوردتها بوير ونبلينج ١٩٦٥ (Boyer and Knipling 1965).



الشكل رقم (٤-٣٣). رسم تخطيطي لاستخدام الطريقة السيكرومترية لتحديد نقطة التعادل لقياس جهد الماء الكلي للنسيج.

المصدر: بتصريف مقتبسة من (Taiz and Zeige, 2006).

أما النوع الثاني من السيكرومترات فهو ما يعرف باسم الثرمستور (Thermistor) وهو محاولة لتفادي أحد العوائق الرئيسية في استعمال المزدوجات الحرارية وهي ضالة التيار الكهربائي وتطلب أجهزة دقيقة لقياس ذلك (يجب أن تكون حساسية الجهاز المستخدم في القياس لدرجة قياس جهد كهربائي في حدود ٠.٠١ ميكروفلت). والقاعدة الأساسية التي يعمل بها الثرمستور هي ما هو معروف من أن كثيراً من المعادن لها معامل حراري موجب بينما القليل ذو قيمة تقارب الصفر ومن ناحية أخرى فإن بعض

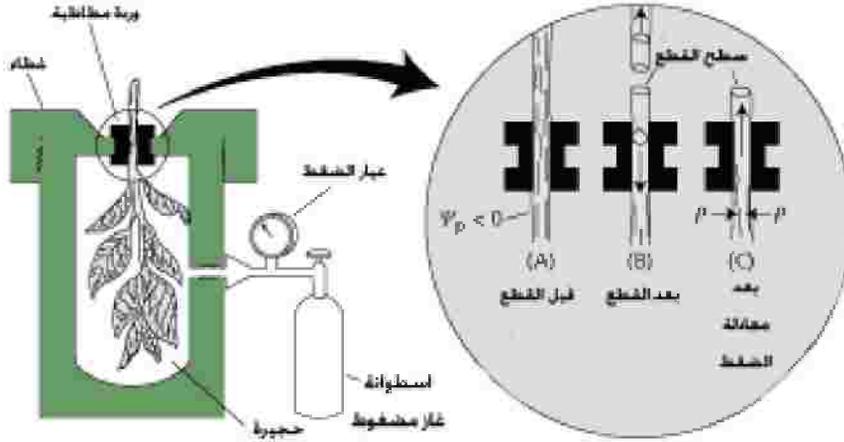
الأنواع من المواد شبه الموصلة ذات معامل حراري سالب مما يجعل للظاهرة الأخيرة تطبيقات كثيرة في قياس درجات الحرارة وبدقة فائقة تصل إلى 0.002°C . وقد اشتق اسم الثرمستور من الدلالة على مقاومات التغير الحراري (Thermo-variable resistor) وأعلى درجة حرارة يمكن قياسها بهذا النوع هي 300°C ، أما من حيث التركيب فالبعض من هذه السيكروميترات عبارة عن سبيكة من أكاسيد عناصر النيكل والمنجنيز والكوبالت بحيث تشكل كأقراص أو شرائح أو كريات صغيرة تربط بموصل جيد حسب الحاجة. في إحدى التجارب يمثل هذا النوع قام العالم كريب ١٩٦٥م (Kreeb, 1965) وفي محاولة للتغلب على الصعوبة في تسجيل قراءات المزدوجات الحرارية، باستعمال دائرة كهربائية على هيئة قنطرة أحد ذراعيها عبارة عن طرف ثرمستور في الهواء الجاف يقيس درجة حرارة الحجيرة وبعد القراءة يمكن إنزال غلاف نحاسي بحيث يحيط بطرف الثرمستور ويمنع التبخر من الحيز المحيط بالطرف بواسطة هذا الغلاف لذا فالقراءة تمثل قراءة درجة الحرارة الرطبة في الحجيرة، والفرق بين القراءتين يدل على الرطوبة المطلوبة في المعادلة وقد استعمل جهاز تسجيل ورقي لتسجيل إشارة عدم الاتزان المعروفة في القنطرة بعد تكبيرها. أما العالم ريتشاردز ١٩٦٥م (Richards, 1965a) فقد قام بقياس الجهد الكلي لمحلل التربة بطريقة مشابهة نوعاً ما ولكن بتحويل بسيط، هو استعمال اثنين من الثرمستورات أحدهما طرفه جاف والآخر طرفه مبلل في ذراعي قنطرة هويتستون (Wheatstone bridge) وقد كانت تدل على انحراف بسيط ولكنه ثابت مع الزمن نتيجة لتغير حجم الطرف الرطب، لذا فمنحنى المعايرة يمد إلى نقطة الصفر.

بعد هذا الشرح المختصر لبعض طرق قياس الجهد الكلي للماء بطرق الاتزان البخاري يتضح أن هذه الطرق ما هي إلا محاولة لتفادي بعض الأخطاء الموجودة في طرق الاتزان مع السوائل مثل ملامسة المحلول للعينة ودخول ذلك المحلول إلى المسافات البينية وغير ذلك كما ذكر سابقاً، وهي أيضاً محاولة للحصول على قيم أدق ومع ذلك فيجب الإدراك أن هذه الطرق في القياس (طرق الاتزان البخاري) لا تخلو من الأخطاء التي قد تكون كبيرة، ومن أهم هذه الأخطاء تلك المتصلة بوجود مملات مستمرة (Persistent gradient) في درجات الحرارة والضغط في حالة الاتزان بين العينة والبخار المحيط بها في حجيرة الاتزان، وكذلك احتمال الخطأ في طرق الاتزان مع السوائل لا يزال هنا قائماً فمثلاً عند فصل العينة من النبات فإن ما تتعرض له هذه العينة من اتزان مع الشد السالب في الخشب قبل الفصل يختل وبالتالي قد يؤثر هذا الاختلال في الجهد الكلي (للورقة مثلاً). هذا بالإضافة إلى أن هذه الطرق في بعض الحالات تتطلب فترة زمنية طويلة للاتزان (بعكس المتوقع) وقد يكون سبب ذلك تلوث الأنسجة إما من الأملاح والأتربة المتراكمة على تلك العينة وإما من تلوث الحجيرة نفسها. في بعض العينات هناك مصدر للخطأ آخر وهو أن العينة نفسها تستمر في النمو أثناء التجربة (مثل ورقة نبات الخروع) مما ينتج عنه انخفاض في أحد مكونات الجهد وهو جهد الضغط. أما المدى الذي قد تصل إليه مثل هذه المصادر في الخطأ فإن الحرارة الناجمة عن تنفس طبقة واحدة من قطعة من ورقة نبات قد تسبب خطأ في القراءة للجهد قد تصل إلى أكثر من ١٥٪.

ج) طرق الاتزان مع الضغط

في العقد السادس من القرن العشرين الميلادي بدأ استعمال أجهزة الضغط لقياس الجهد الكلي للنسيج حيث تبدو طريقة القياس أكثر دقة من طرق الاتزان مع السائل سابقة الذكر، ويعود ذلك الاستعمال إلى ابتكار العالم شولاندر وزملائه ١٩٦٥م (Scholander, et al., 1965) لشكل جديد من أجهزة الضغط التي حاول العالم ديكسون في بداية ذلك القرن استعمالها للغرض نفسه ولكن بعض المصاعب التقنية حالت دون إتمام الهدف وقد أطلق ديكسون على جهازه اسم (خزانة الضغط الهوائي Air pressure chamber) أما شولاندر وزملائه فقد أطلقوا عليه اسم (وعاء الضغط Pressure bomb). لمزيد من المعلومات التاريخية عن هذا الموضوع يراجع تايري وهامل ١٩٧٢م (Tyree and Hammel, 1972). ويوضح الشكل رقم (٤-٣٤) يوضح مقطعا في ذلك الوعاء وبعض الوصلات الضرورية.

ويستعمل وعاء الضغط لقياس عدد من العلاقات المائية كما سيرد لاحقا، ولقياس الجهد الكلي في أوعية الخشب يؤخذ فرع ورقي مناسب ويزال جزء من القلف واللحاء عند الطرف ثم يوضع في الوعاء بحيث يبرز جزء صغير من الساق للخارج بعدها يرفع الضغط داخل الوعاء عن طريق فتح مفتاح غاز النيتروجين ويراقب المقطع بواسطة عدسة عينية حتى يعود السائل الموجود في الخشب إلى سطح المقطع، عندها تسجل قراءة عداد الضغط وهي تساوي قيمة الجهد الكلي تقريبا لهذا الفرع قبل قطعه والإشارة سالبة.

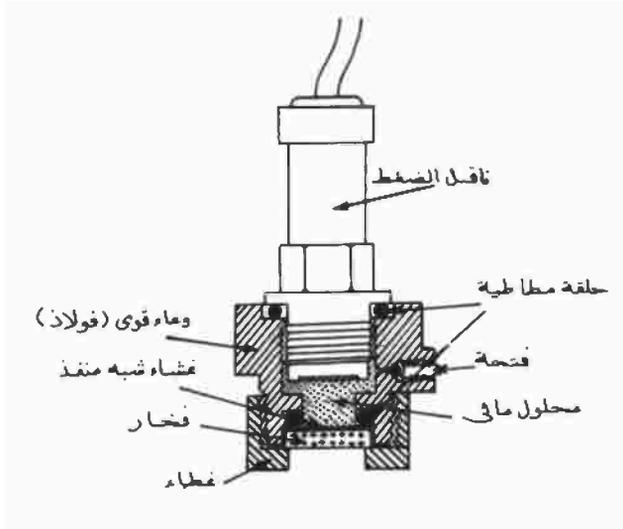


الشكل رقم (٤-٣٤). رسم تخطيطي لإيضاح مكونات وعاء الضغط ووصلاته الأساسية مثل خزان النيتروجين ومقياس الضغط، والرسم إلى اليسار يمثل قطاعاً طويلاً في الوعاء الذي لا يقل سمكه عن ٧ مم وعادة يستخدم الفولاذ رقم ٣٠٣ والغطاء من رقم ٣٢١ وكلها غير قابلة للصدأ. يوضح الرسم على اليمين تمثيلاً لعمود الماء داخل الخشب قبل قطع العينة (A) ومستوى العمود بعد القطع (B) ومستوى عمود الماء بعد ضغطه بالغاز ليصل إلى مستوى القطع حيث قيمة الضغط تؤخذ لتمثل جهد الماء قبل القطع والإشارة سالبة.

المصدر: مقتبس من (Taiz and Zeige, 2006).

هناك طريقة استخدمها العالمان بيك ورابيج ١٩٦٦ م (Peck and Rabbidge, 1966) لقياس الجهد الكلي لمحلول التربة أو جهد المادة بواسطة جهاز يعمل كعمل الأسموميتر. يوضح الشكل رقم (٤-٣٥) مقطعاً في ذلك الجهاز حيث المحلول المستخدم كسائل يتزن مع العينة المراد قياس جهدها الكلي والسائل عبارة عن مادة (كربوواكس رقم ٢٠٠٠٠) وهي مادة جهدها الأسموزي أقل من جهد العينة. عند بدء القياس يكون جهد ضغط السائل يساوي الصفر ثم بعد وضع العينة يبدأ الضغط في الارتفاع حيث ينتقل الماء

من العينة إلى السائل حتى يحدث الاتزان لأن حيز السائل محدود. ينقل جهد الضغط الناتج ناقل الضغط (Pressure transducer) لتسجيله وبإضافة قيمة الجهد الأسموزي للسائل (كربوواكس) ينتج الجهد الكلي للعينة. هذه الطريقة يمكن استخدامها لقياس الجهد الكلي في عينات نباتية.



الشكل رقم (٤-٣٥). رسم تخطيطي يوضح أجزاء جهاز ناقل الضغط المستخدم لتقدير جهد الماء الكلي. المصدر: (Peck and Rabbidge, 1966).

هناك بعض الاحتياطات الواجب اتخاذها عند استعمال وعاء الضغط وهي المحافظة على الفرع لكي لا يفقد جزء من محتواه المائي بين القطع وأخذ القراءة وكذلك عدم غلق الثغور في الأوراق نظراً لأن الضغط الناتج داخل الوعاء قد يسحق خلايا الورقة (الأوراق) ويمكن تثقيب الورقة أحياناً إذا تطلبت ظروف التجربة ذلك للسماح للغاز بالدخول بين نسيج الورقة. أما الطريقة الثانية فليس هناك ما يدل على استخدامها لعينات نباتية.

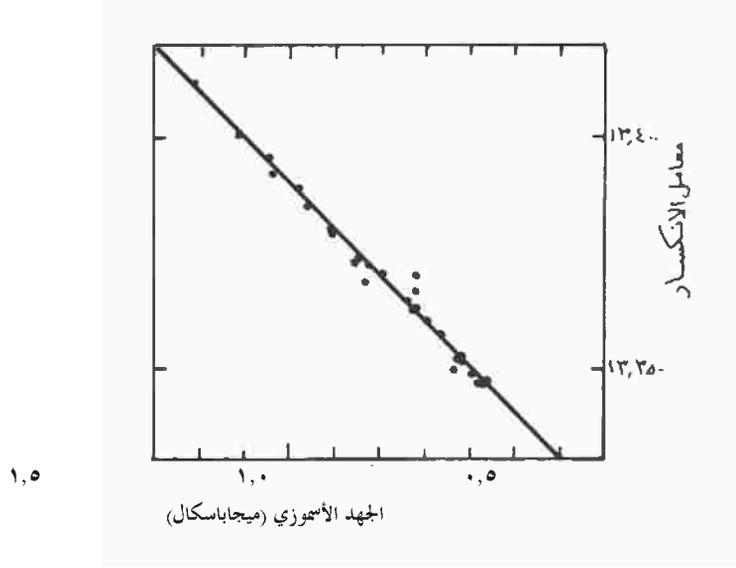
٢- طرق قياس الجهد الأسموزي

معظم الطرق المستخدمة لقياس الجهد الأسموزي طرق غير مباشرة حيث تقيس الجهد الأسموزي للعصير الخلوي بعد استخلاصه من النبات أو تقيس الجهد الأسموزي التقريبي تحت ظروف مختلفة لقطع من النسيج أو أجزاء من النبات كما يلي :

أ) طرق قياس الجهد الأسموزي للعصير الخلوي

من أبسط الطرق وأسرعها ولكن ليس أدقها طريقة قياس معامل الانكسار (Refractive index) حيث يستخلص العصير الخلوي ويكفي منه كمية بسيطة (حوالي ٠,٠٢ مل) توضع على مؤشر جهاز معامل الانكسار ومن ثم تسجيل القراءة التي يمكن تحويلها إلى جهد أسموزي عن طريق مراجعة بعض الجداول التي تبين علاقة معامل الانكسار مع الجهد الأسموزي عند درجة ٢٠م°. وهذه الطريقة في الغالب تعطي قيمة أقل للجهد الأسموزي لذا يلجأ أحيانا إلى وضع منحنيات للعلاقة بين الجهد الأسموزي لنبات ما ومعامل الانكسار حيث يقاس الجهد الأسموزي أولا بطريقة الانخفاض في درجة تجمد المحلول (كما سيرد)، ويبين الشكل رقم (٤-٣٦) تلك العلاقة، وللعلماء الروس في العقد السادس من القرن العشرين الميلادي تجارب كثيرة على هذه الطريقة وتمحيصها ووضع طرق محددة لجمع العينات لكي تكون طريقة حقلية لقياس الجهد الأسموزي ولكن القيم التقريبية (أي الدقة) التي تنتج في هذه الطريقة لا تستحق الجهد المبذول لإتمامها.

أما الطريقة التي شاعت ولا زالت وتعد من أكثر الطرق استعمالاً فهي طريقة قياس نقطة التجمد للمحلول (العصير الخلوي) والتي تعرف غالباً



الشكل رقم (٤-٣٦). العلاقة بين معامل الانكسار والجهد الأسموزي لعصير نبات *Nicotiana sandersae*.

المصدر: (Slavik, 1963).

بالطريقة الكريوسكوبية (Cryoscopic method) ولا يخلو، تقريباً، أي كتاب عام في الفسيولوجيا من وصفها. وقد يرجع سبب استعمالها لأنها تبدو سهلة ودقيقة النتائج لحد ما وخاصة عندما تعدل قيم الجهد الأسموزي إلى درجة حرارة النبات المأخوذة منه العينة. وهذه الطريقة تعتمد على القاعدة المعروفة من أن المواد الذائبة تخفض قيمة الضغط البخاري للمذيب، لذا فوجود مادة ذائبة في الماء تخفض من ضغط بخار الماء مما يتسبب في عدم تكوين الثلج عند درجة تجمد الماء وهذا في حد ذاته اتزان في الضغط البخاري بين الماء السائل والصلب عند نقطة تجمد المحلول ككل. إن انخفاض الضغط البخاري يتناسب مع الكسر الجزيئي للمذاب حسب قانون راؤولت، ومن ناحية أخرى

فإن علاقة الضغط البخاري مع درجة الحرارة للمادة المذابة توازي التغير في الضغط البخاري مع درجة الحرارة للماء النقي. من الناحية النظرية فالجهد الأسموزي لواحد جزئي وزني من محلول غير متأين عند درجة الصفر تساوي -٢.٢٧ ميجاباسكال ودرجة تجمده تساوي -١.٨٦°م كما ذكر سابقاً، لذا فالجهد الأسموزي لمحلول مخفف يمكن تقديره من درجة تجمده كالتالي :

$$\frac{\Psi_s}{\Delta f} = \frac{-2.27}{-1.8}$$

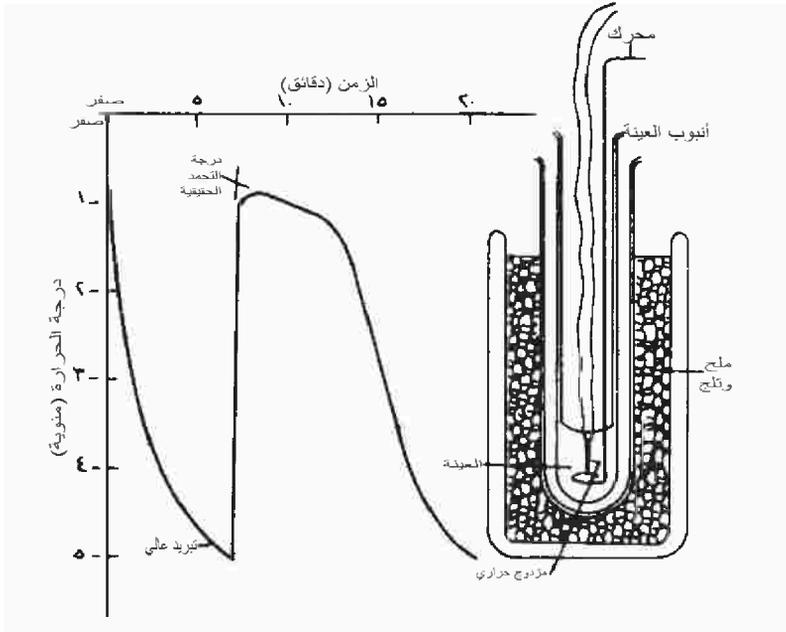
أي أن :

$$\Psi_s = 1.22 \Delta f \text{ (MPas)}$$

حيث : (Δf) هي درجة تجمد المحلول (أي مقدار الانخفاض عن الصفر المتوي).

والطريقة التقليدية هي استخدام ثرموميتر حساس (ثرموميتر بكمان) حيث يوضع طرفه في العينة (العصير الخلوي) وقد جرت عدة تحسينات على هذه الطريقة لزيادة كفاءتها كاستعمال الثرمستور بدلا من الثرموميتر أو استبدال الأخير بمزدوج حراري كما في الشكل رقم (٤-٣٧).

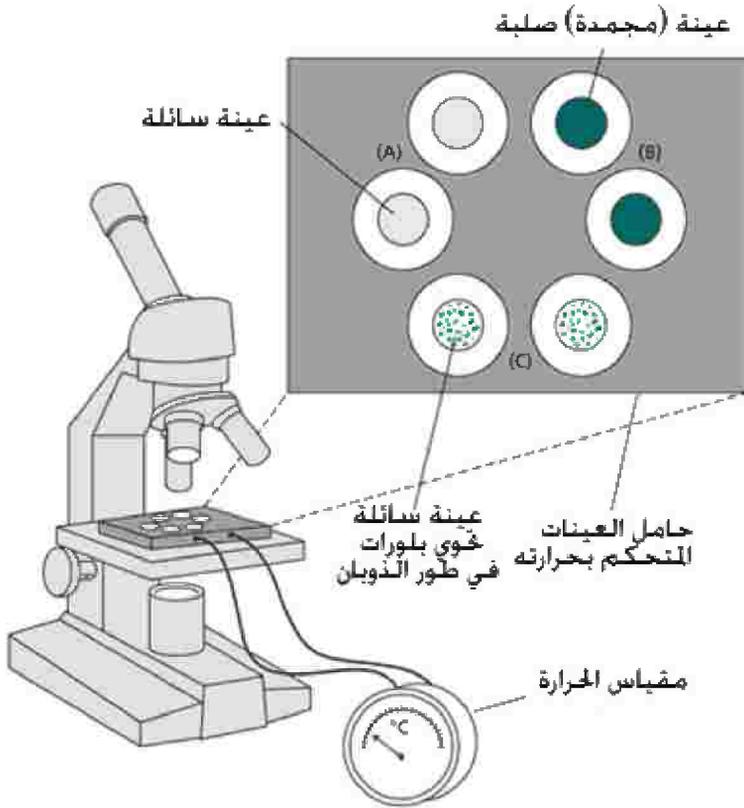
ويلاحظ من الشكل أن الوعاء ما هو إلا للعزل الحراري عن الوسط. أما الرسم البياني بجانب الشكل فهو تسجيل لقراءة المزدوج الحراري التي تقارن بقراءة المذيب (في هذه الحالة الماء النقي). للحصول على الفرق (Δf) للتعويض في المعادلة. ومهما يكن من استعمال أو تقنية في هذه الطريقة فهناك أجهزة تصنع تجاريا ليس هذا مجال ذكرها أو المفاضلة بينها بل هناك كتيبات تهتم بتجميعها مثل ويب وآخرين ١٩٧١م (Wiebe et. al., 1971).



الشكل رقم (٤-٣٧). رسم تخطيطي يوضح طريقة تقدير الانخفاض في درجة تجمد السائل.

المصدر: (Salisbury and Ross, 1978).

من التطوير لهذه الطريقة لقياس انخفاض درجة التجمد استخدام ما يعرف بأسموميتر الانخفاض في درجة التجمد cryoscopic osmometer الموضح في الشكل رقم ٤-٣٦ ب) حيث يقاس الانخفاض لحجم صغير لعصير خلية واحدة (١٠^{-٩} لتر) (Malone and Tomos, 1992). كما هو موضح في الشكل رقم (٤-٣٨) يوضح تخطيطاً لمكونات الأسموميتر.



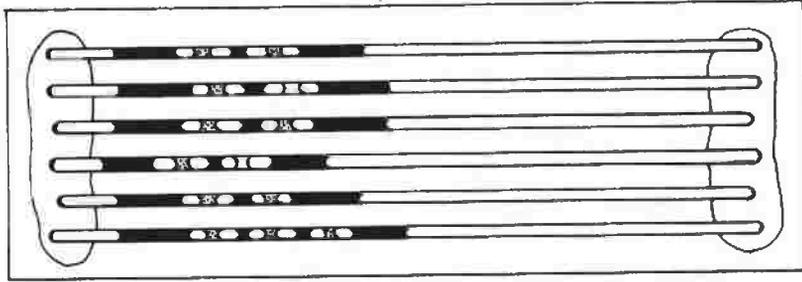
الشكل رقم (٤-٣٨). أسنوميتر الإنخفاض في درجة التجمد (A) عينات سائلة صغيرة الحجم توضع في موقعها على منصة المجهر، (B) بخفض الحرارة تبدأ العينات في الوصول إلى درجات تجمد عالية ثم تتجمد، (C) تسخين المنصة التدريجي يسبب ذوبان العينات. ودرجة الحرارة التي تذوب عندها آخر بلورة تعد قياس لدرجة ذوبان العينات.

المصدر: مقتبسة من (Taiz and Zeige. 2006).

هناك طرق أخرى لقياس الجهد الأسموزي للعصير الخلوي سبقت الإشارة لها عند ذكر طرق قياس الجهد الكلي عن طريق الاتزان مع الطور البخاري، وتجدد الإشارة أن الأساس النظري واحد مثل طريقة ضغط

البخار، والأفضل في هذه الطريقة أن يقاس الجهد الكلي للعينة النباتية ثم تجمد عند درجة -٣٠م° أو تغمس مباشرة في النيتروجين السائل ثم تعاد لحجيرة الضغط وبعد انصهار العينة فإن جهد الضغط يساوي الصفر لذا فالقياس يمثل الجهد الأسموزي بعد الاتزان مع الضغط البخاري في الحجيرة.

من الطرق المستخدمة سابقاً طريقة أسموميتر بارجر- هالكت (Barger-Halket osmometer) الموضحة في الرسم التخطيطي أدناه الشكل رقم (٤-٣٩).

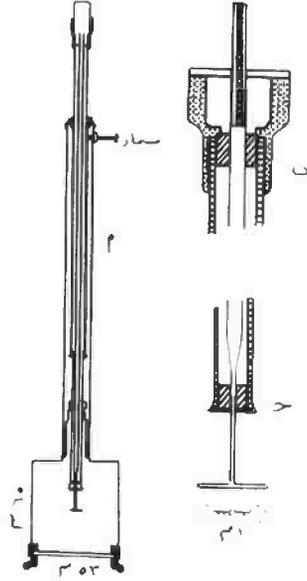


الشكل رقم (٤-٣٩). طريقة بارجر-هالكت في تقدير الجهد الأسموزي للعصير الخلوي. يلاحظ أن الأنابيب تحوي محاليل سكروز (لون أسود) بينما العصير الخلوي يمثل الأجزاء المنقطعة وبينهما الفقاعات الهوائية (بيضاء). كل أنبوبة بها تركيز من السكروز واحد.

المصدر: (Levitt, 1964).

وكما قد يستدل من الشكل فإن هذه الطريقة تعتمد على إيجاد المحلول المتعادل مع العصير الخلوي حيث يقاس طول قطرة العصير الخلوي الموجودة في الأنبوبة الشعرية فإن ازداد طولها دل ذلك على امتصاص كمية من بخار الماء الموجود في الفقاعة الهوائية والتي تتزن مع السائل بجانبها، وإن قصر طول

القطرة دل ذلك على فقد الماء أما القطرة التي لا يتغير طولها فإن جهدها الأسموزي يعد مساويا للجهد الأسموزي للمحلول المفصول عنها بالفقاعة. ويتطلب عادة نحو ٢٤ ساعة لحصول الاتزان ويقاس التغير في طول القطرة بواسطة مجهر وميكروميتر حيث الأنايب مثبتة على شريحة زجاجية. وللتقليل من تأثير تقلبات درجة الحرارة أثناء فترة الاتزان يستحسن وضع الشريحة في طبق بتري أو حمام مائي ثابت درجة الحرارة. وهذه الطريقة تصلح لقياس الجهد الكلي أيضاً.



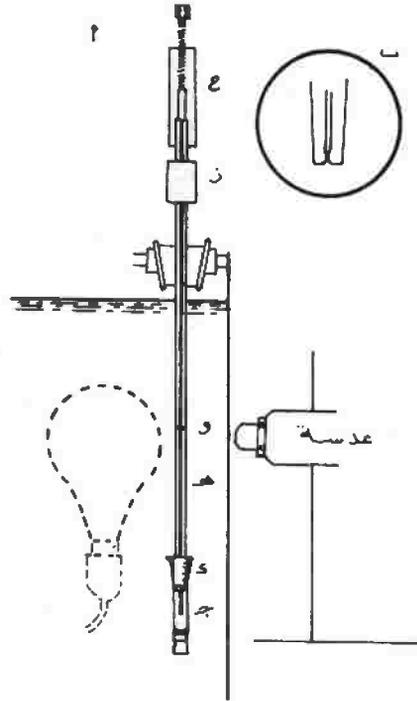
الشكل رقم (٤-٤٠). أسموميتر فان أندل. أ-مقطع في الأسموميتر بين الغرفة الرطبة بأبعادها والغطاء السفلي حيث تدل إليها العينة والمسمار المثبت لرفع وتحفيض المزدوج الحراري في الغرفة. ب-مقطع مكبر من قمة الأسموميتر. ج- مقطع مكبر في منطقة المزدوج الحراري والخط المتقطع يمثل سلك الكونستانتين والمتصل سلك المنجنيز.

المصدر: (Van Andel, 1952).

يعد أسموميتر فان اندل (Van Andel osmometer) أول نوع من السيكروميترات الرطبة التفاضلية لقياس الجهد الأسموزي للعصير الخلوي حيث يتكون وكما في الشكل رقم (٤-٤٠) من مزدوج حراري ذي عقدتين في حجيرة رطبة مبطنه بطبقة من ورق الترشيح المبلل بمحلول معروف جهده الأسموزي وتوضع قطرة من المحلول المراد قياس جهده الأسموزي على إحدى العقد بينما توضع على العقدة الأخرى نقطة من المحلول المعروف جهده الأسموزي والذي بللت به ورقة الترشيح، وحسب طبيعة كل محلول على هاتين العقدتين فإن الماء سيتبخّر أو يتكاثف من المحلول المجهول حسب فرق الجهد بينه وبين المحلول المعروف جهده الأسموزي الذي يبلل ورقة الترشيح، وهذه الظاهرة تتسبب في برودة أو تسخين العقدة التي عليها المحلول المراد قياس جهده الأسموزي، أما العقدة الأخرى فتبقى ثابتة درجة الحرارة لأنه لا يحصل عليها تكثيف ولا يحدث منها تبخر بالنسبة إلى سطح ورقة الترشيح، والفرق في درجة حرارة العقدتين يعتمد على الفرق في الجهد بين المحلولين. تتم القراءة للفرق بواسطة جلفانوميتر عاكس أما معايرة الجهاز فيستعمل حمض البوريك، وعادة، يوضع الجهاز في حمام مائي لا يتعدى التغيير فيه لدرجة الحرارة عن 0.02°C . إن هذا الجهاز كغيره من الأجهزة في الغالب أدخل عليه بعض التعديل كاستخدام الثرمستور بدلا من المزدوجات الحرارية وهناك أنواع تجارية مشابهة تستخدم الأساس النظري نفسه.

من أنواع السيكروميترات المستخدمة في هذا المضمار "السيكروميترات الرطبة البسيطة" حيث سبقت الإشارة لها عند ذكر طرق قياس الجهد الكلي مثل سيكروميتر سبانر وسيكروميتر ريتشاردز وأوقاتا ويدخل ضمنها أيضاً

سيكروميتر الثرمستور والطريقة لا تختلف في قياس الجهد الأسموزي عن قياس الجهد الكلي سوى أن الحجيرة التي توضع فيها العينة تغلف بلغافة الألومنيوم وتجمد بواسطة ثلج جاف (ثاني أكسيد الكربون) أو إضافة كحول أو أسيتون مع الثلج الجاف للوصول إلى درجة تجمد تقارب. -40°C وبعد ذوبان العينة يتم القياس.



الشكل رقم (٤-٤١). أ- الأسموميتر ويثري. أ- الأسموميتر في الوضع الرأسي في الحمام المائي. ب- طرف الماصة مكبر. ج- الأنبوبة وبها السائل. د- منطقة التحام الماصة بالأنبوبة. و- نقطة متحركة للقياس. ز- مطاط. ح- جهاز تغيير الضغط.

المصدر: (Weatherley, 1960).

هناك طرق للقياس تتم باستخدام الأسموميتر وقد سبق ذكر أسموميتر ويثري الدقيق لقياس الجهد الكلي ويمكن استخدامه أيضا لقياس الجهد الأسموزي بتحويل بسيط في طريقة المعايرة والعمل. وبين الشكل رقم (٤) - (٤١) رسماً تخطيطياً لمقطع في ذلك الأسموميتر.

هناك أسموميتر آخر عرف باسم أسموميتر فان دين هونرت (Van Den Honert) لا يختلف كثيرا من الناحية النظرية عن أسموميتر ويثري ما عدا أن السائل المستخدم هو كلوريد الكالسيوم وكذلك تحويل بسيط لجعل الاتزان بين السائل المستخدم والعينة في الحيز الصغير دائم ويتحاشى عملية سحب نقطة السائل وإعادة تعليقها كما في أسموميتر ويثري ومع ذلك فهذا الأسموميتر نادر الاستعمال. لقد استغلت هذه الظواهر أو إحداهما في إنتاج أسموميترات الضغط البخاري التجارية والتي أورد مثال لها ويب وآخرون ١٩٧١ م (Wiebe *et. al.*, 1971).

(ب) طرق قياس الجهد الأسموزي للنسيج

تعد طريقة البلزمة الحديثة (Limiting plasmolysis) من أقدم الطرق المستخدمة لقياس الجهد الأسموزي للنسيج حيث قد استعملها العالم فيفر وغيره في القرن التاسع عشر الميلادي الماضي، وقد كثر استعمالها بعد ذلك حتى وقت قريب حيث قل استعمالها. وتعتمد هذه الطريقة أساساً على تعيين النقطة التي عندها يبدأ سيتوبلازم الخلية في الابتعاد عن الجدار الخلوي وهو ما يعرف بالبلزمة المؤقتة (Incipient plasmolysis) وتظهر البلزمة على خلايا النسيج عند وضعها في محاليل ذات جهد أسموزي أقل من الجهد الأسموزي في الخلايا، وعملياً تستخدم محاليل متدرجة في التركيز، والافتراض الأساسي

هنا هو أن الجهد الأسموزي للنسيج عند البلزمة المؤقتة يساوي الجهد الأسموزي للمحلول الخارجي ، أي أن ضغط الامتلاء يساوي الصفر. من الناحية التطبيقية تستخدم مجموعة من قطع النسيج المتجانس (لا يزيد سمك القطعة عن أربع خلايا) مثل الأعضاء التخزينية (كجذور الجزر أو درنات البطاطس) أو حتى سلخات من البشرة لورقة البصل حيث توضع في محلول معروف جهده الأسموزي لمدة ٣٠ دقيقة ويمكن إقلال تلك المدة (مدة التعادل) بتعريض النسيج والمحلول إلى ضغط سالب بواسطة مضخة لتعجيل عملية دخول المحلول إلى النسيج ، بعد التعادل يتم فحص النسيج بالمجهر الضوئي وتحسب نسبة الخلايا المبلزمة وتكرر العملية لعدة محاليل متدرجة في التركيز يمكن الحصول على قراءات ترسم بيانيا ومن الرسم تؤخذ القيمة المقابلة لنسبة ٥٠٪ من الخلايا المبلزمة كقيمة للجهد الأسموزي لخلايا ذلك النسيج عند البلزمة المؤقتة كما في الشكل رقم (٤-٤٢).

أما الجهد الأسموزي لخلايا النسيج عندما تكون ممتلئة فيجب تعديل القيمة المذكورة لحساب تأثير تغير حجم الخلية مع ضغط الامتلاء. وكحساب تقريبي لإدخال ذلك المعامل تطبق المعادلة التالية :

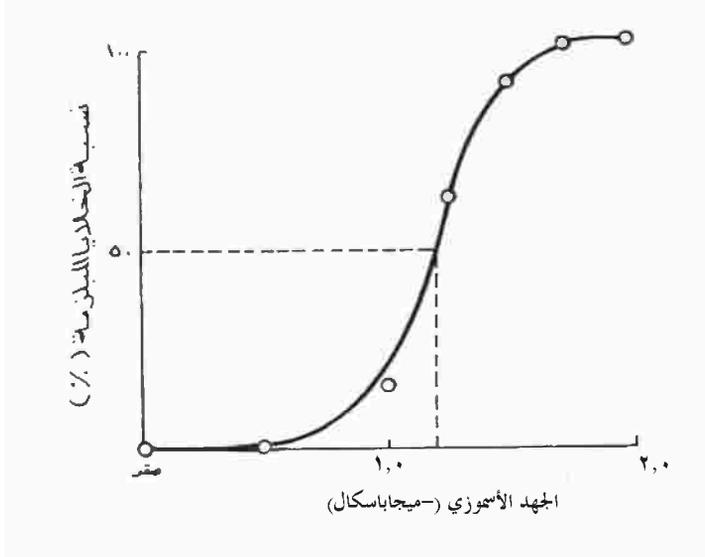
$$\Psi_{s(t)} = \Psi_{s(ip)} (V_{(ip)}/V_{(t)})$$

حيث : $\Psi_{s(t)}$ الجهد الأسموزي عند ضغط الامتلاء.

و $\Psi_{s(ip)}$ الجهد الأسموزي عند البلزمة المؤقتة.

و $V_{(ip)}$ حجم الخلية عند البلزمة المؤقتة.

و $V_{(t)}$ حجم الخلية عند ضغط الامتلاء.



الشكل رقم (٤-٢). تقدير متوسط الجهد الأسموزي للعصير الخلوي بطريقة البلزمة المؤقتة، وهو في هذه الحالة الجهد الذي يبلزم ٥٠% من الخلايا كما يدل على ذلك الخط المتقطع في الرسم.

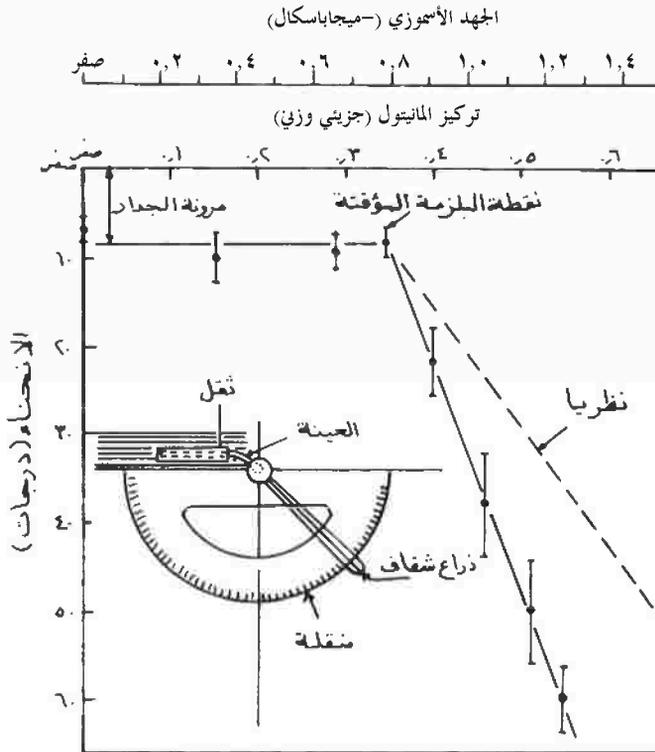
المصدر: (Sutcliffe, 1968).

ويمكن حساب جزء المعادلة $(V_{(ip)}/V_{(i)})$ عن طريق تقدير حجم النسيج أو وزنه في المحلول المسبب لبلزمة ٥٠% من الخلايا) مع حجم النسيج أو وزنه في الماء النقي. وقد أورد ستكليف ١٩٦٨م (Sutcliffe, 1968) تلك النسبة لخلايا جذور البنجر الأحمر بأنها تقارب ٩٥٪.

أما طريقة البلزمة فقط لتحديد الجهد الأسموزي فهي تشبه الطريقة السابقة من حيث الأساس النظري ولكنها لا تصلح إلا على خلايا أسطوانية الشكل ولذا فإن استخدامها على أنسجة خلاياها غير تلك تعطي قيما تقريبية لا تصل إلى دقة الطريقة الأولى لعدم انتظام الخلايا الأمر الذي يخالف الشرط الأساسي لهذه الطريقة.

هناك طرق تستغل خاصية النسيج الميكانيكية المتعلقة بضغط الامتلاء، فمثلا ضغط الامتلاء يتغير بتغير الجهد الأسموزي للمحلول الخارجي المحيط بالنسيج وبالتالي فإن مرونة جدر الخلايا تتغير بتغير الضغط، لذا فقياس هذه المرونة كإحناء قطعة من الساق الذي ليس به تغلظ ثانوي نتيجة لوجود وزن معين وتغيير التركيز في المحلول الخارجي المحيط بالنسيج يوصل إلى معرفة قيمة الصفر لضغط الامتلاء وهي نقطة البلزمة المؤقتة. وبالتالي فالجهد الأسموزي للمحلول الخارجي عند هذه النقطة يساوي الجهد الأسموزي لخلايا ذلك النسيج. من هذه الطرق طريقة دي فريز عندما أخذ قطعاً من ساق نبات البازلاء وقسمها طولياً ووضعها في محاليل متدرجة في التركيز لمشاهدة مقدار الانحناء نتيجة للشد الناتج من النسيج طبقا لدخول أو خروج الماء فيه على بشرة ذلك النسيج. أما تازاوا (Tazawa, 1957) فقد استعمل ما يشبه الميزان وأسماه ميزان الضغط لمعرفة متى تكون قيمة ضغط الامتلاء صفراً، بعد ذلك قام لوكهارت (Lockhart, 1959) م ١٩٥٩م بقياس زاوية الانحناء باستعمال منقلة ووزن ثابت على طرف النسيج (قطعة الساق) وطرف النسيج الآخر مرتبط بذراع شفاف لقياس الزاوية كما في الرسم التخطيطي الشكل رقم (٤-٤٣). ويلاحظ في الشكل، أيضاً، رسم بياني للعلاقة بين الجهد الأسموزي للمحلول الخارجي وزاوية الانحناء ومنه تظهر نقطة البلزمة المؤقتة. في طريقة لقياس ضغط الامتلاء ويمكن استخدامها لتقدير الضغط الأسموزي قام العالم فيرجن (Virgin, 1955) م ١٩٥٥م بإيجاد العلاقة بين تذبذب الطنين (Resonance frequency) وضغط الامتلاء لقطعة من نسيج نباتي ووجد أن التذبذب ثابت بعد نقطة البلزمة المؤقتة كما في الشكل رقم (٤-٤٤). والشكل

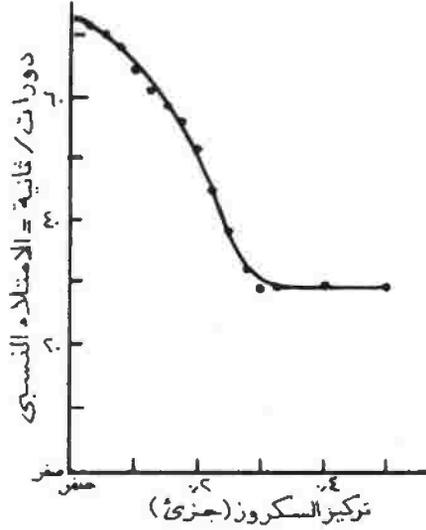
المذكور يمثل العلاقة بين تذبذب الطنين وتركيز المحلول المحيط بجذور نبات القمح، ويلاحظ أنه قد وجد نتائج مماثلة لتقدير البلزمة المؤقتة في نسيج درنة البطاطس وأوراق نبات اللبلاب (Ivy). من هنا يمكن تقدير الجهد الأسموزي للنسيج ولكن هذه الطريقة تتطلب أجهزة متقدمة مما يجعلها غير ملائمة للاستعمالات العادية.



الشكل رقم (٤-٤٣). رسم تخطيطي ومنحنى بياني يوضح طريقة لوكهارت لتحديد نقطة البلزمة المؤقتة. المصدر: (Lockhart, 1959).

يكون حجم النسيج عند البلزمة المؤقتة أقل ما يمكن، لذا فقد استغلت هذه الظاهرة أيضاً في قياس الجهد الأسموزي وغالباً ما تستخدم طريقة الوزن

أو قياس الطول بدلا من الحجم ولكن من الصعب جدا تحديد أقل حجم نظرا لأن استجابة النسيج ليست سريعة ولذا فالقيم الناتجة عن هذه الطريقة تقريبية جدا (كأن تكون القيمة بين ٠.٤ و ٠.٦ جزئي و زني من المانيتول).



الشكل رقم (٤-٤٤). تقدير الجهد الأسموزي للنسيج بطريقة تذبذب الطين.

المصدر: (Virgin, 1955).

إن الطرق السابقة ليست هي المحاولات الوحيدة لإيجاد طريقة سهلة ودقيقة لقياس الجهد الأسموزي، بل هناك محاولات أخرى بعضها محدود الاستعمال على نسيج معين والآخر لم ينتج عنه زيادة في الدقة أو سهولة في الاستعمال نظرا لما تنطوي عليه هذه الطرق من صعوبة في الاستخدام أو كثرة في الافتراضات ومن هذه الطرق مثلا طريقة قياس التغير في حجم المسافات البينية أو طريقة استخدام وعاء الضغط أو طريقة تحديد الجهد الأسموزي لشعيرات الورقة أو طريقة مراقبة نقطة الانصهار بعد التجمد وغيرها. من هنا

يتضح أن أكثر الطرق استخداماً رغم قدمها هي طريقة البلزمة المؤقتة وكذلك طريقة تعيين الانخفاض في درجة التجمد.

إن طرق قياس الجهد الأسموزي سواء باستعمال عصير خلوي أو باستعمال النسيج نفسه ليست متفقة في قيمها ولذا فإن الطريقة المناسبة تعتمد إلى حد ما على الإمكانات ونوع العينة وطبيعة التجربة، وقد ظهرت بعض الاتجاهات في تفضيل طريقة البلزمة أو طريقة الانخفاض في درجة تجمد المحلول أو غيرها يطول شرحها ولكن المعروف أن هناك مصادر للخطأ في كل الطرق. فمثلاً بالنسبة لتجارب القياس مثل البلزمة وما شابهها فإن البلزمة حالة غير طبيعية ونادراً ما تحدث في الطبيعة كما سبق ذكره لذا فإن وضع النسيج في مثل هذه المحاليل يجعل قيم الجهد لا تمثل الحقيقة خاصة لو تبين أن البلزمة في حد ذاتها تسبب أضراراً للخلية أو الخلايا كأنفصام الروابط البلازمية بينها أو تغيير شكلها قبل حدوث البلزمة، أو أن المحلول المستخدم للبلزمة ذو تأثير في نفاذية الغشاء الخلوي بأي شكل. هذا بالإضافة إلى أن الافتراض الأساسي في مثل هذه الطرق هو أن الغشاء الخلوي يعمل كغشاء شبه منفذ وهو افتراض مشكوك فيه خاصة إذا كانت فترة تعريض النسيج لمثل ذلك المحلول طويلة حيث قد ينفذ من المادة المذابة جزء ولو قليل إلى داخل الخلية أو قد يسبب أضراراً مؤقتة للغشاء الخلوي أو معامل مرونة الجدار الخلوي. أما طريقة الانخفاض في درجة تجمد العصير الخلوي فالعقبة الرئيسية هي الحصول على عصير خلوي نقي غير مشوب لأن تلوث العصير عند الاستخلاص قد يعطي قيماً للجهد الأسموزي مختلفة كما سيتبين من الأمثلة لاحقاً. أضف إلى ذلك أن العصير الخلوي قد يحدث له بعض التغير بمجرد استخلاصه وبالتالي تتغير

قيمة الجهد الأسموزي. وعلى أية حال هناك شعور عام بأن مصدر الخطأ في تقدير قيم الجهد الأسموزي للعصير الخلوي مرجعه التلوث بمواد الجدر الخلوية التي لا تساهم في الجهد الأسموزي الحقيقي للخلية أو مواد السيتوبلازم إذا كانت الدراسة محدودة على الفجوة فقط.

٣- طرق قياس ضغط الامتلاء

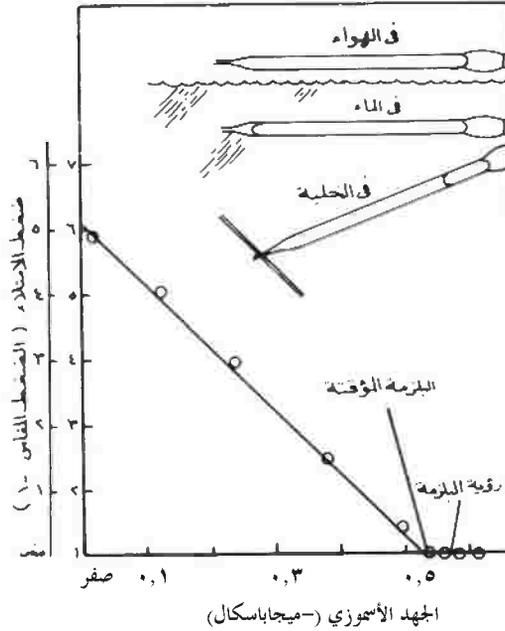
يعد قياس ضغط الامتلاء للخلية في النباتات الراقية من أحد الأمور الحاسمة لدراسة العلاقات المائية للنبات وبالتالي تقييم المقترحات الخاصة بانتقال الماء في النبات، ولكن هذا المعامل المهم يعتبر إلى حد قريب من أصعب المعاملات قياساً في العلاقات المائية. ومن الناحية النظرية يمكن قياس ضغط الامتلاء بطريقة مباشرة على أنه ضغط هيدروستاتيكي حقيقي عن طريق استعمال مقياس للضغط يتناسب وحجم النباتات، ولكن من الناحية التطبيقية القصور في التقنية - كما يعزى - حال دون ذلك في النصف الأول من القرن العشرين الميلادي.

وكانت الطريقة الشائعة هي استخدام العلاقة بين الجهد الكلي والجهد الأسموزي وجهد الضغط حيث عند قياس المعاملين الأولين يمكن استنتاج الأخير، ولكن هذا النهج يكون صحيحاً لو كانت القياسات دقيقة وغير تقريبية للمعاملين الأولين كما سبق عند ذكر بعض مصادر الأخطاء في طرق قياس الجهد الكلي والجهد الأسموزي. على أية حال فإن هذا النهج أدى إلى حصول بعض الباحثين على قيم سالبة لضغط الامتلاء وبالطبع تمثل القيم السالبة حالة ذبول وليست حالة امتلاء، ومن القيم التي نشرت ما يستدل منه على أن الخلية لا يمكن أن تتحمل مثل هذه الضغوط لمثل ما نشره تيورين ١٩٥٧م (Tyurine, 1957) عن

وجود ضغط امتلاء في نبات (*Artemisia sp.*) يتراوح ما بين -١٠ إلى -١٥ ميغاباسكال، ولذا فإن هذا النهج يجب أن لا يتبع خاصة عند الحصول على قيم سالبة. وقد توصل العالم تايري ١٩٧٦م (Tyree, 1976) من تحليله لنتائج تجاربه باستخدام وعاء الضغط بأنه ليس هناك من دليل على وجود ضغط امتلاء سالب في الخلايا النباتية وأن ما يبدو من قيم سالبة ما هو إلا نتيجة لأخطاء في التجارب، أما أوعية الخشب فقد يتكون فيها ضغط سالب.

من المحاولات التي تمت لتقدير ضغط الامتلاء محاولة قياس حجم الخلية وتغيره، ومن علاقة الحجم بالضغط تقدر قيمة ضغط الامتلاء ولكن القيم التي توافرت تعتبر تقريبية نظرا للصعوبة في قياس حجم الخلية حيث ينعكس ذلك على قلة البحوث في هذا المضمار. هناك محاولة جادة وجديدة في معالجتها للمشكلة وهي ما قام به العالم فيرجن ١٩٥٥م (Virgin, 1955) باستعمال تذبذب الطنين والتي سبقت الإشارة إليها في طرق قياس الجهد الأسموزي، ولكن تبين أن العلاقة بين تذبذب الطنين وضغط الامتلاء غير تناسبية لذا فإن التقدير لضغط الامتلاء بهذه الطريقة تقريبي، أيضاً.

بدأت محاولة قياس جهد الامتلاء مباشرة على خلايا كبيرة كطحلب نايتلا (*Nitella*) بواسطة العالمين جرين وستانتون ١٩٦٧م (Green and Stanton, 1967) باستخدام أنبوبة شعرية دقيقة (قطرها نحو ٤٥ ميكرومتر) وهذه الأنبوبة مغلقة من طرف ومفتوحة من الطرف الآخر الذي يكون مستدقا وبذا فهذه الأنبوبة تعمل عمل المانوميتر الذي يراقب بواسطة مجهر ضوئي، وعند غمر الأنبوبة في الماء تدخل كمية قليلة من الماء نتيجة للتوتر السطحي مع الطرف المستدق الذي عند غمره في الخلية يعمل ضغط الامتلاء على إزاحة هذه



الشكل رقم (٤-٤٥). طريقة جرين وستانتون لقياس ضغط الامتلاء في خلايا الطحلب نايتلا، ويساوي في هذه الحالة - ٠,٥١ ميجاباسكال. يمثل الرسم البياني العلاقة بين ضغط الامتلاء والجهد الأسموزي للمحلول الخارجي حيث البلزمة المؤقتة عند - ٠,٥٣ بينما رؤية البلزمة بالمجهر عند - ٠,٥٧ ميجاباسكال.

(المصدر: Green and Stanton, 1967)

الكمية داخل الأنبوبة حيث ضغط على الهواء الداخلي في الأنبوبة ويقاس الحجم النهائي ومن ثم ينسب هذا الحجم إلى الحجم الأصلي للاستدلال على مقدار ضغط الامتلاء ويبين الشكل رقم (٤-٤٥) رسماً تخطيطياً لهذه الطريقة النتائج مبينة على رسم بياني كنسبة إلى جهد الضغط. إن نقطة الضعف في مثل هذه الطريقة هي أنه بزيادة الضغط على فقاعة الهواء في المانوميتر فإن جزءاً

من الغاز المضغوط يذوب في السائل وبالتالي يزيد من نسبة الخطأ علاوة على أن هذه الطريقة لا تنطبق على خلايا النباتات الراقية نظرا لصغر حجمها (القطر نحو ٢٠-٢٥ ميكرومتر).

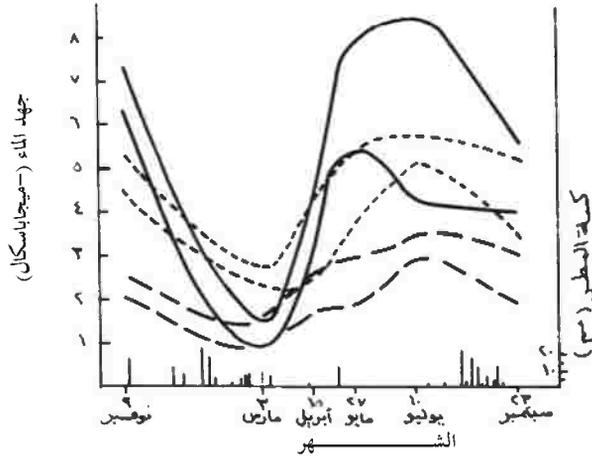
من هنا فإن مسبر الضغط لخلايا الطحالب الكبير، الذي سبق ذكره في قياس النفاذية يعتبر خطوة في الطريق الصحيح للوصول إلى طريقة مباشرة لقياس ضغط الامتلاء. وفعلا عمل مسبر الضغط ٢ (Hüsken, et al., 1978). يمكن قياس الضغط الهيدروستاتيكي لخلايا النباتات الراقية مباشرة بهذه الطريقة ويمكن تتبع أثر التغير في الضغط آليا (بتعديل موقع الزيت في الأنبوبة الشعرية الدقيقة كما سبق شرحه) وتأثير هذا التغير في بعض العوامل الأخرى مثل مرونة الجدار والنفاذية ومعدل تدفق الماء. ارجع للشكل رقم (٤-١٣) حيث تبين أجزاء هذا المسبر في الرسم التخطيطي. يلاحظ أنه من الممكن متابعة أو تسجيل الضغط لفترات طويلة (٥ ساعات) بدقة تتراوح ما بين 3×10^{-3} إلى 5×10^{-1} ميغاباسكال. لقد انتشر استعمال هذا الجهاز في كثير من الدراسات (انظر الفقرة ٤-٧ حول بعض الأمثلة لجهد الماء ومكوناته) في فترة وجيزة مما يدل على أن المحاولة تستحق الاهتمام وأن هذا العامل مهم في مجال العلاقات المائية.

هناك اقتراح أخير نشره أخيرا زيرمان، في هسكن وآخرين ١٩٧٨م (Hüsken, et al., 1978) لقياس جهد الضغط أو ضغط الامتلاء بواسطة قياس التغير في حجم فقاعة هوائية يتم إدخالها إلى الخلية النباتية ولكن الطريقة لازالت في طور الاقتراح والصعوبات التقنية تبدو كبيرة ويتطلب تداولها واستعمالها دقة فنية كبيرة كما ذكر صاحب الاقتراح.

(٤-٨) أمثلة لمدى جهد الماء في النبات

في الجزء السابق من هذا الفصل ذكرت بعض طرق قياس جهد الماء ومكوناته وكذلك بعض المعاملات ذات العلاقة بالجهد أو أحد مكوناته دون إعطاء أمثلة للمدى الذي قد تصل إليه هذه القيم إلا نادرا، وفي هذا الجزء محاولة لذكر بعض القيم إلا أنه تجدر الإشارة إلى أن القيم المنشورة ليست متفاوتة والفروق بالطبع أساسية بين الأنواع النباتية إلا أنه في الوقت نفسه تعتبر هذه الفروق انعكاسا للظروف البيئية والتي يجب تحديدها تحديدا دقيقا ما أمكن ذلك وخاصة عند مقارنة الأنواع النباتية أو أي عامل آخر.

بما أن جهد الماء في النبات يعد مقياسا للحالة الانتقالية للماء في النبات في طريقه من التربة إلى الهواء لذا فإن جهد الماء غير ثابت بل هو في حالة مستمرة من التغير نتيجة لتأثير بعض العوامل والتي من أبرزها العوامل البيئية. فمثلا في يوم صاف يتغير جهد الماء من أكبر قيمة له قبل شروق الشمس إلى أصغر قيمة له بعد الظهر ثم يعود إلى قيمته العالية أثناء الليل وهذا بالطبع يتظاهر مع المسار الزمني للنتح. ويتأثر الجهد الكلي بعوامل أخرى كالإجهاد المائي ودرجة الحرارة ومحتوى التربة من الماء والتغيرات الداخلية للجهد الأسموزي وموقع أخذ العينة من النبات إلى غير ذلك. ومع ذلك فيمكن التعميم بأن التغيرات الدورية لفتح الثغور وغلقها تحت ظروف بيئية ثابتة تنطبق أيضا على تغير جهد الماء ولذا فإن أي عامل قد يؤثر في دورة فتح الثغور وغلقها قد يكون له تأثير مشابه في جهد الماء. لقد أورد العالمان هالفورسن وباتن ١٩٧٤م (Halvorson and Patton, 1974) تغيرات موسمية لجهد الماء لبعض النباتات الصحراوية كما قيست بوعاء الضغط (الشكل رقم ٤-٤٦).



الشكل رقم (٤-٤). منحنيات أدنى وأعلى قيمة سنوية (١٩٦٨-١٩٦٩م) لجهد الماء الكلي لبعض الشجيرات الصحراوية في أريزونا مقارنة بكمية المطر الساقطة (الخطوط الراسية على الأحداث الأفقي). و (Larrea.....) و (Franseria _____) و (Cercidium -----).

المصدر: (Halvorson and Patton, 1974)

إن جهد الماء الكلي لأي نبات يختلف في قيمته، فقد يتراوح من أعلى قيمة له- وقد تقارب الصفر ولكن المحتمل أن لا تكون صفرا حتى في حالة الإدماع- إلى أدنى قيمة له وقد تكون أقل من- ١٠ ميجاباسكال والنباتات الصحراوية في الغالب هي السائدة في كون أدنى قيمة لجهد الماء توجد بها. تتميز الصحراء، عموما، بكثرة النباتات الحولية ولكنها لم تدرس كثيرا، إلا أن العالم إهليرنجر وآخرين (١٩٧٩م Ehleringer et. al., 1979) أوردوا أن جهد الماء للنبات الحولي (*Camissonia calviformis*) يساوي- ١ ميجاباسكال.

وكأمثلة لقيم الجهد الكلي فالجدول التالي (الجدول رقم ٤-٥) يبين

أدنى قيمة سجلت لجهد الماء في بعض النباتات الصحراوية إما بطريقة وعاء الضغط وإما ببيكروميتر المزدوج الحراري ما لم يذكر خلاف ذلك.

الجدول رقم (٤-٥). أدنى قيمة لجهد الماء في بعض النباتات الصحراوية.

اسم النبات العلمي	الموقع	جهد الماء (-ميجاباسكال)
<i>Artemisia herba-alba</i>	صحراء النقب (فلسطين)	١٦,٣
<i>Ceratoides (Eurotia) lantana</i>	صحراء الحوض الكبير (واشنطن)	١٢,٠
<i>Atriplex cor, fert. folia</i>	صحراء الحوض الكبير (واشنطن)	١١,٤
<i>Reaumura negerensis</i>	صحراء النقب (فلسطين)	١٠,٨
<i>Atriplex corrugata</i>	صحراء الحوض الكبير (واشنطن)	١٠,٧
<i>Atriplex nuttallii</i>	صحراء الحوض الكبير (واشنطن)	١٠,٣
<i>Zygophyllum dumosum</i>	صحراء النقب (فلسطين)	٨,٨
<i>Franseria deltoidea</i>	صحراء سونورا	٨,٥
<i>Chrysothamnus greenii</i>	صحراء الحوض الكبير (واشنطن)	٨,٤
<i>Larrea divaricata</i>	كاليفورنيا	٨,٢
<i>Hammada scoparia</i>	صحراء النقب (فلسطين)	٨,٠
<i>Atriplex (Grayia) spinosa</i>	صحراء الحوض الكبير (واشنطن)	٧,٩
<i>Suaeda depressa</i>	صحراء الحوض الكبير (واشنطن)	٧,٨
<i>Eriogonum fasciculatum</i>	صحراء سونورا	٧,٦

تابع - الجدول رقم (٤ - ٥).

اسم النبات العلمي	الموقع	جهد الماء (-ميجاباسكال)
<i>Krameria grayi</i>	صحراء سونورا	٧.٤
<i>Sarcobatus vericulatus</i>	صحراء الحوض الكبير (واشنطن)	٦.٣
<i>Simmondsia chinensis</i>	صحراء سونورا	٦.٢
<i>Artemisia tridentata</i>	صحراء الحوض الكبير (واشنطن)	٧.٠ إلى ٦.٠
<i>Juniperus californica</i>	كاليفورنيا	٥.٩
<i>Atriplex polycarpa</i>	كاليفورنيا	٥.٥
<i>Suaeda fruticosa</i>	صحراء الحوض الكبير (واشنطن)	٥.٣
<i>Larrea tridentata</i>	صحراء موهيف (كاليفورنيا)	٦.٥ إلى ٥.١
<i>Ambrosia dumosa</i>	صحراء موهيف	٥.٠
<i>Tetradymia spinosa</i>	صحراء الحوض الكبير (واشنطن)	٥.٠
<i>Acacia greggii</i>	صحراء سونورا	٤.٨
<i>Krameria parvifolia</i>	صحراء موهيف (كاليفورنيا)	٧.٢ إلى ٤.٨
<i>Viguiera tomentosa</i>	صحراء باها (كاليفورنيا)	٤.٦
<i>Distichlis spicata</i>	صحراء الحوض الكبير (واشنطن)	٤.٦
<i>Prosopis juliflora</i>	صحراء كولورادو ❖❖	٤.٥
<i>Lycium pallidum</i>	صحراء موهيف (كاليفورنيا)	٥.١ إلى ٤.٤
<i>Sarcobatus vermiculatus</i>	صحراء الحوض الكبير (واشنطن)	٤.٤

تابع الجدول رقم (٤-٥).

اسم النبات العلمي	الموقع	جهد الماء (-ميجاباسكال)
<i>Atriplex hymenelytra</i>	صحراء موهيف (كاليفورنيا)	٤,٢
<i>Lycium andersonii</i>	صحراء موهيف (كاليفورنيا)	٤,١ إلى ٥,٢
<i>Cercedium microphyllum</i>	صحراء سونورا	٣,٦
<i>Tidestromia oblong.folia</i>	صحراء موهيف (كاليفورنيا)	٢,٥
<i>Fouquieria splendens</i>	كاليفورنيا	١,٩
<i>Cpuntia basilaris</i>	صحراء كولورادو	١,٨

* لمزيد من المعلومات عن ظروف التجارب يرجع للمراجع الأصلية في ريتشتر ١٩٧٦م (Ritchter, 1976) ومكماهون وشيميف ١٩٨١م (MacMahon and Schimpf, 1981).
** تم القياس بطريقة تبادل السائل (نقطة الاتزان مع السائل).

من الملاحظ أن القيم المذكورة في الجدول أعلاه وخاصة المنخفضة جدا قد لا تكون في المدى الذي يمكن الاعتماد عليه باستعمال المزدوجات الحرارية أو وعاء الضغط أي أن الدقة في القياس بهذه الأجهزة في هذا المدى قد لا تكون كافية.

أما أدنى قيمة سجلت لجهد الماء في نباتات تتعرض لفترات جفاف ملحوظة فيبين مثلا لها الجدول التالي (الجدول رقم ٤-٦).

الجدول رقم (٤-٦) أدنى قيمة لجهد الماء في النباتات التي تتعرض لفترات جفاف ملحوظة^(١).

الاسم العلمي للنبات	الطريقة	الموقع	جهد الماء (-ميجاباسكال)
<i>Juniperus phoenicea</i>	وعاء الضغط	فرنسا	٧.٠
<i>Acacia harpophylla</i>	وعاء الضغط	أستراليا	٦.٠
<i>Hippocrepis comosa</i>	وعاء الضغط (في المعمل)	ألمانيا	٥.٦
<i>Amelanchier ovalis</i>	وعاء الضغط	فرنسا	٥.٥
<i>Cornus mas</i>	وعاء الضغط	فرنسا	٥.٢
<i>Rosmarinus officinalis</i>	وعاء الضغط	فرنسا	٤.٨
<i>Astrebla lappacea</i>	وعاء الضغط (في المعمل)	كوينزلاند	٤.٨
<i>Pyrus amygdaliformis</i>	وعاء الضغط	فرنسا	٤.٥
<i>Juniperus ozycedrus</i>	وعاء الضغط	فرنسا	٤.٤
<i>Quercus coccifera</i>	وعاء الضغط	فرنسا	٤.٤
<i>Acer monspessulanum</i>	وعاء الضغط	فرنسا	٤.١
<i>Quercus douglasii</i>	وعاء الضغط (قبل شروق الشمس)	كاليفورنيا	٤.١
<i>Quercus agrifolia</i>	وعاء الضغط (قبل شروق الشمس)	كاليفورنيا	٣.٧
<i>Lavandula latifolia</i>	وعاء الضغط	فرنسا	٣.٧
<i>Buxus sempervirens</i>	وعاء الضغط	فرنسا	٣.٤
<i>Prosopis glandulosa</i>	وعاء الضغط	تكساس	٣.٢

* كما في الجدول رقم (٤-٥).

يوضح الجدولان السابقان الفروق في أدنى قيمة لجهد الماء في نباتات مختلفة طبقا لمكان نموها حيث تتعرض النباتات لانخفاض في جهد الماء في التربة. وبالمثل فالنباتات التي تنمو على شواطئ البحار فيما يعرف بنباتات مقابر الإنسان مثل نبات الشورى (أو نبات ابن سينا) تتعرض جذورها لجهود منخفضة (جهد ماء البحر يتراوح ما بين ٢,٤- إلى ٢,٦ ميجاباسكال) وقد درس العالم شولاندر ١٩٦٨ م (Scholander, 1968) قيم جهد الضغط في الخشب ونشر النتائج المدونة في الجدول رقم (٤-٧) حيث تدل على الجهد الكلي للماء.

الجدول رقم (٤-٧). أدنى قيمة لجهد ضغط الخشب (= الجهد الكلي) في نباتات مقابر الإنسان والتي تنمو على شواطئ البحار مقيسة بوعاء الضغط (Scholander, 1968).

اسم النبات العلمي	الجهد (- ميجاباسكال)
<i>Sonneratia alba</i>	٥,٧
<i>Avicennia marina</i>	٥,٤
<i>Aegialitis annulata</i>	٥,٢
<i>Aegiceras corniculatum</i>	٥,٢
<i>Cericeps tagal</i>	٥,٠
<i>Osbornia octodonta</i>	.٥,٠
<i>Lumnizera littorea</i>	٤,٨
<i>Excoecaria agallocha</i>	٣,٧

وبالمثل حظيت الأشجار والأعشاب في البيئات الرطبة بدراسة جهدها المائي. والجدول رقم (٤-٨) يبين أدنى قيم لجهد الماء في بعض الأشجار مع إيضاح لموقع أخذ العينة.

الجدول رقم (٤-٨). أدنى قيمة لجهد الماء الكلي في النباتات الخشبية التي تنمو في مناطق رطبة بطريقة وعاء الضغط ما عدا النوع الأخير فبطريقة تبادل السائل*.

اسم العلمي للنبات	ارتفاع نقطة أخذ العينة	الموقع	جهد الماء (-ميجاباسكال)
<i>Malus domestica</i>	٢٥	إنجلترا	٢,٦
<i>Sequoiadendron giganteum</i>	٢٥	النمسا	٢,٥
<i>Picea abies</i>	١٩	النمسا	٢,٢
<i>Pyrus communis</i>	٢٤	أستراليا	٢,١
<i>Taxus baccata</i>	٣	النمسا	٢,٠
<i>Prunus serotina</i>	٢٦	فرجينيا الغربية	٢,٠
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	٢٥	أوريغون	٢,٠
<i>Pinus resinosa</i>	٧	مينيسوتا	١,٩
<i>Pinus contorta</i>	٢٦	كولورادو	١,٩
<i>Betula pendula</i>	١٢	النمسا	١,٩
<i>Vitis vinifera</i>	٢٢	أستراليا	١,٩
<i>Quercus prinus</i>	٢٦	فرجينيا الغربية	١,٨
<i>Picea sitchensis</i>	٦	سكوتلاندا	١,٨
<i>Pinus sylvestris</i>	١,٥	السويد	١,٧
<i>Quercus rubra</i>	٢٦	فرجينيا الغربية	١,٦

الجدول رقم (٤-٨).

الاسم العلمي للنبات	ارتفاع نقطة أخذ العينة	الموقع	جهد الماء (-ميجاباسكال)
<i>Tsuga canadensis</i>	٠,٧	كونيتيكوت	١,٦
<i>Camellia sinensis</i>	٢	كينيا	١,٥
<i>Phoenix sylvestris</i>	٦	الهند	١,٥

❖ كما في الجدول رقم (٤-٥).

؟ إشارة الاستفهام تدل على أن القيمة تقريبية.

أما الأعشاب فقيم الجهد الكلي مينة في الجدول رقم (٤-٩) حيث يوضح الجدول، أيضا، البيئة والموقع التي نمت عليها تلك النباتات.

الجدول رقم (٤-٩). أدنى قيم للجهد الكلي لبعض النباتات العشبية*.

الاسم العلمي للنبات	الموقع أو البيئة	الطريقة	الجهد الكلي (-ميجاباسكال)
<i>Phragmites communis</i>	ماء بحيرة	وعاء الضغط	٤,٣
<i>Triticum aestivum</i>	تربة جافة	المزدوج الحراري	٣,١
<i>Hordeum vulgare</i>	محلول (- ٢ ميجاباسكال)	المزدوج الحراري	٢,٩
<i>Ambrosia trifida</i>	تربة جافة	المزدوج الحراري	٢,٧
<i>Phaseolus vulgaris</i>	محلول (- ٠,٤ ميجاباسكال)	المزدوج الحراري	٢,٦
<i>Triticum durum</i>	محلول مغذي (- ٠,٠٠٢ ميجاباسكال)	وعاء الضغط	٢,٥
<i>Zea mays</i>	تربة شبه جافة	وعاء الضغط	٢,٢

تابع الجدول رقم (٤-٩) *.

الاسم العلمي للنبات	الموقع أو البيئة	الطريقة	الجهد الكلي (-ميجاباسكال)
<i>Sorghum bicolor</i>	تربة شبه جافة	وعاء الضغط	٢,١
<i>Solanum tuberosum</i>	تربة شبه جافة	المزدوج الحراري	٢,٠
<i>Nicotiana tabacum</i>	تربة جافة	وعاء الضغط	٢,٠
<i>Lolium perenne</i>	تربة جافة	وعاء الضغط	١,٩
<i>Vicia faba</i>	تربة جافة	وعاء الضغط	١,٦
<i>Cardaria draba</i>	تربة مروية	وعاء الضغط	١,٥
<i>Beta vulgaris</i>	تربة جافة	المزدوج الحراري	١,٤

❖ كما في الجدول رقم (٤-٥).

الجداول السابقة تغطي معظم النباتات في بيئات مختلفة ويلاحظ أن أقل جهد للماء في النباتات الصحراوية أو النباتات التي تنمو على تربة تتعرض لفترات جفاف. أما النباتات التي لها آليات خاصة للحصول على الماء كوسيلة لتفادي الجفاف مثل تعمق الجذور أو سقوط الأوراق أو تكوين أنسجة عصيرية فإنها تتميز بقيم جهد عالية نسبياً، أما النباتات التي ليس لها مثل هذه الآلية فإن قيم الجهد تقارب قيم جهد الماء للنباتات الصحراوية. من هنا فإن أدنى قيم لجهد الماء في هذه الجداول تعكس ظروف نمو تلك النباتات أما الفروق بين جهود الماء للنباتات التي تنمو في مكان واحد فهي فروق تعكس العوامل الداخلية للنباتات التي تؤثر في الجهد كالارتفاع مثلاً.

أما الجهد الأسموزي فليس هناك طريقة مثالية لقياسه داخل النبات وفي الغالب كثير من المحاولات تؤدي إلى تغيير الجهد الأسموزي عن قيمته الأصلية.

ويتراوح الجهد الأسموزي عند قياسه بالطرق السابقة الذكر ما بين -٠.١ ميغاباسكال في النباتات الملحية إلى نحو -٢٠.٠ ميغاباسكال في النباتات الملحية ولو أن القيم التي تتميز بكونها ذات سالبية عالية مشكوك في أمرها لأنه قد يتلوث العصير المستخلص بالبلورات الملحية على الأوراق كما سبق التنويه عند ذكر الجهد الكلي. من هنا يمكن القول بأن الجهد الأسموزي للنباتات الملحية يتراوح ما بين -٥.٠ ميغاباسكال إلى -٨.٠ ميغاباسكال أما العصير الخلوي للنباتات الأخرى فيتراوح جهده الأسموزي ما بين -٠.٤ ميغاباسكال إلى -٢.٠ ميغاباسكال وبالطبع فالقيمة تعتمد على العوامل المؤثرة فيه، ومنها بجانب ما ذكر من عوامل تؤثر في الجهد الكلي كون النبات في حالة نمو أو سكون والأوراق الصغيرة غالبا أكثر سالبية في قيمة الجهد الأسموزي وكذلك الجذور يتغير جهد خلاياها الأسموزي بتغير محتوى التربة في الماء. على أية حال فإن الجدول رقم (٤-١٥) يوضح أدنى قيمة للجهد الأسموزي لبعض النباتات الصحراوية.

الجدول رقم (٤-١٠). أدنى قيمة للجهد الأسموزي في بعض النباتات الصحراوية *

الاسم العلمي للنبات	الجهد الأسموزي (-ميغاباسكال)
<i>Artemisia herba-alba</i>	٩,٢
<i>Zygophyllum dumosum</i>	٧,٣
<i>Larrea divaricata</i>	٥,٥
<i>Franseria deltoidea</i>	٥,٣
<i>Atriplex polycarpa</i>	٥,٣
<i>Simmondsia chinensis</i>	٤,٩

تابع - الجدول رقم (٤-١٠).

الاسم العلمي للنبات	الجهد الأسموزي (-ميغاباسكال)
<i>Prosopis juliflora</i>	٤,١
<i>Cercidium microphyllum</i>	٣,٧
<i>Fouquieria splendens</i>	٢,١
<i>Cpuntia spp.</i>	٠,٩ إلى ١,٦

❖ كما في الجدول رقم (٤-٥).

أما النباتات الأخرى، فهناك الكثير من القياسات المتباينة تبعا لطريقة القياس والمجال لا يسمح بذكرها جميعا فللمزيد عن هذه البيانات انظر والتر ١٩٦٠م (Walter, 1960)، والجدول التالي (الجدول رقم ٤-١١) يعطي مثالا لبعض النباتات المختلفة.

الجدول رقم (٤-١١). بعض قيم الجهد الأسموزي في نباتات مختلفة^٥.

الاسم العلمي للنبات	الجهد الأسموزي (-ميغاباسكال)
<i>Allenro,fea occidentalis</i>	٨,٩
<i>Picea pungens</i>	٥,٢
<i>Citrus reticulata</i>	٤,٨
<i>Salix babylonica</i>	٣,٦
<i>Populus deltoides</i>	٢,١
<i>Quercus alba</i>	٢,٠
<i>Helianthus annuus</i>	١,٩

تابع الجدول رقم (٤-١١).

الاسم العلمي للنبات	الجهد الأسموزي (-ميجاباسكال)
<i>Acer rubrum</i>	١,٧
<i>Nymphaea odorata</i>	١,٥
<i>Poa pratensis</i>	١,٤
<i>Taraxacum c. ficinale</i>	١,٤
<i>Stellaria media</i>	٠,٧٤
<i>Zebrina pendula</i>	٠,٤٩

❖ يرجع لساليسبوري ورس ١٩٧٨م (Salisbury and Ross, 1978) للحصول على مزيد من البيانات والمراجع.

أما جهد الضغط (ضغط الامتلاء) فذو قيمة عالية نسبياً وقد تقارب ٠,٥ ميجاباسكال في الخلايا البرنشيمية و ١,٢ ميجاباسكال في خلايا النسيج التمثيلي و ١,٥ ميجاباسكال في الأنبوبة الغربالية في اللحاء ولكن القيمة بالطبع غير ثابتة وتعتمد على علاقات الخلية المائية إجمالاً. وللمقارنة بين هذه القيم والضغط المختلفة لكثير من النظم راجع الجدول رقم (٢) من الملحق رقم (٤). إلا أنه تجدر الإشارة أن من المشكوك فيه استنتاج قيمة ضغط الامتلاء من معادلة الجهد الكلي وخاصة إذا كان هناك مصدر خطأ في تقدير الجهد الأسموزي، لذا فإن أفضل طريقة هي قياس ضغط الامتلاء مباشرة.

إن تغير ضغط الامتلاء في الخلية يقترن عادة بمعاملات نقل الماء إلى الخلية وهذه المعاملات تشتمل على التوصيلية الهيدروليكية (النفاذية) للغشاء الخلوي (L_p) ومعامل مرونة الجدار الخلوي (ϵ) ومعامل الإرجاع (الاختيارية) لكل خلية

(σ) وكذلك التوصيلية الهيدروليكية للمسافات خارج المادة الحية (Apoplast). وتتراوح قيمة (L_p) ما بين ١٠^{-٦} إلى ١٠^{-١٠} سم^{١٠} / ثانية / ميجاباسكال طبقا للطريقة المستعملة والنموذج المفترض للنقل عند حساب القيمة ، أما قيمة معامل مرونة الجدار فالجدول رقم (٤-١٢) يبين قيمته طبقا للطريقة المستخدمة سواء أكان معامل المرونة للخلية (ε) أو متوسط معامل مرونة خلايا النسيج (ε). ولمزيد من النقاش عن هذا المعامل وكثير من ظروف التجارب ومراجع أخرى يرجع إلى زيرمان وستودل ١٩٧٨ م (Zimmermann and Steudle, 1978).

الجدول رقم (٤-١٢). معامل مرونة الجدار عند مختلف الضغوط للنباتات الراقية (Zimmermann and Steudle, 1978).

الاسم العلمي للنبات	معامل المرونة (ميجاباسكال)	الضغط (ميجاباسكال)	النسيج	الطريقة
<i>Mesembryanthemum crystallinum</i>	٠,٥ ١١-٥	صفر ٠,٤-٠,٣	خلية غدية	مسبر الضغط ١
<i>Allium cepa</i>	٠,٢	كل القيم	خلية بشرة	قوة الضغط الخارجي
<i>Gossypium hirsutum</i>	١,٥ ٦,٠	٠,٢> ٠,٢<	نسيج ورقة	الطريقة السيكروميترية
<i>Lotus corniculatus</i>	٠,٦٣ ٦,٠	٠,٢> ٠,٢<	نسيج ورقة	الطريقة السيكروميترية
<i>Capsicum frutescence</i>	٠,٤٤ ٧,١	٠,٢> ٠,٢<	نسيج ورقة	الطريقة السيكروميترية
<i>Helianthus annuus</i>	١,٤ ٤,٧ ٠,٧٣	٠,٣٤> ٠,٣٤<	نسيج ورقة	الطريقة السيكروميترية

تابع الجدول رقم (٤-١٢) .

الاسم العلمي للنبات	معامل المرونة (ميجاباسكال)	الضغط (ميجاباسكال)	النسيج	الطريقة
<i>Brassica napus</i>	٠,٩٥		نسيج ورقة	الطريقة السيكروميتريية
<i>Zea mays</i>	١,٥٨		نسيج ورقة	الطريقة السيكروميتريية
<i>Lycopersicon esculentum</i>	٢,١٥		نسيج ورقة	الطريقة السيكروميتريية
<i>Gossypium barbadense</i>	٢,٩٦		نسيج ورقة	الطريقة السيكروميتريية
<i>Ligustrum lucidum</i>	٢,٦٦		نسيج ورقة	الطريقة السيكروميتريية
<i>Pennisetum typhoides</i>	٣,٣٤		نسيج ورقة	الطريقة السيكروميتريية
<i>Acacia aneura</i>	٨,٤٣		نسيج ورقة	الطريقة السيكروميتريية
<i>Ceratonia siliqua</i>	٤,٥-٣,٤ ١٣,٠-١٢,٠	منخفض القيمة عالي القيمة	نسيج ورقة	الاتزان البخاري
<i>Platanus orientalis</i>	٣,٠-٢,٢ ١٠,٥-١٠,٠	منخفض القيمة عالي القيمة	نسيج ورقة	الاتزان البخاري
<i>Atriplex halinus</i>	١,٦ ٥,٠	منخفض القيمة عالي القيمة	نسيج ورقة	الاتزان البخاري
<i>Piperodendron uv.fera</i>	٢,٠-٠,٨ ١٢,٠-١٠,٠	نحو الصفر ١,٥-٠,٨	غصن	وعاء الضغط
<i>Podocarpus nudigenus</i>	صفر ١٢,٥	نحو الصفر ١,٠	مجموع خضري	وعاء الضغط

تابع الجدول رقم (٤-١٢).

الاسم العلمي للنبات	معامل المرونة (ميجاباسكال)	الضغط (ميجاباسكال)	النسيج	الطريقة
<i>Nothofagus betuloides</i>	١,٠-٠ ٨,٠	نحو الصفر ١,٥-٠,٨	مجموع خضري	وعاء الضغط
<i>Pernettya macronata</i>	١,٠ ٣٠,٠	نحو الصفر ٢,٣	مجموع خضري	وعاء الضغط
<i>Weinmannia trichosperma</i>	٠,٨ ١٠,٠	نحو الصفر ١,٨	مجموع خضري	وعاء الضغط
<i>Abies concolor</i>	٣,٥ ٢٠,٠	نحو الصفر ١,٠-٠,٦	مجموع خضري	وعاء الضغط
<i>Picea glauca</i>	٠,٢ ٧,٥	نحو الصفر ٧,٥	مجموع خضري	وعاء الضغط
<i>Acer saccharum</i>	٠,٥ ١٥,٠-٦,٠	نحو الصفر ١,٥-٠,٨	مجموع خضري	وعاء الضغط
<i>Populus balsamifera</i>	١,٢ ١٤,٠	نحو الصفر ١,٥-١,٠	مجموع خضري	وعاء الضغط
<i>Fraxinus pennsylvanica</i>	١٧,٠	أعلى قيمة	مجموع خضري	وعاء الضغط
<i>Ginkgo biloba</i>	٢٦,٠	أعلى قيمة	مجموع خضري	وعاء الضغط
<i>Picea sitchensis</i>	صفر ٢٩,٠	صفر ٢,٠	مجموع خضري	وعاء الضغط

❖ أعيد حساب بعض القيم مرة أخرى وليست القيم التي نشرها الباحث الأصلي التي يمكن الرجوع إليها حسب القائمة في المرجع العام.

من الجدول السابق يتضح أن معامل المرونة يعتمد اعتمادا كبيرا على ضغط الامتلاء ففي المدى من صفر إلى ٠.٢ ميجاباسكال فالمعامل ذو قيمة صغيرة ولكن عند ضغط الامتلاء الكلي فإن معامل المرونة ذو قيمة تتراوح من ٥٠ إلى عدة مئات. إن هذه العلاقة بين معامل المرونة وضغط الامتلاء تستوجب الحذر في تفسير القيم المحسوبة بهذه الطرق لذا فإن القيم التي أوردتها زيرمان وستودل ١٩٨٠م (Zimmermann and Steudle, 1980) والتي يقاس فيها معامل المرونة مباشرة تبدو أقرب إلى الدقة من الطرق السابقة وهذه القيم مبينة ومقرونة بمعاملات نقل الماء إلى الخلية في الجدول التالي (الجدول رقم ٤-١٣) وقد أدرج العالمان المذكوران بعض القيم المستنتجة من هذه القياسات لكل من خلايا نباتات راقية وخلايا بعض الطحالب لغرض المقارنة.

الجدول رقم (٤-١٣) معاملات نقل الماء إلى الخلية في بعض النباتات الراقية وبعض الطحالب (Zimmermann and Steudle, 1980).

نوع الخلية	حجم الخلية (نانولتر)	ضغط الامتلاء (ثانية)	نصف الزمن لتبادل الماء (ثانية)	معامل مرونة الجدار (بار)	التوصيلية الهيدروليكية سم/ثانية/بار	الاسم العلمي للنبات
خلية	٣٠٠	صفر	٢٠٠	٥	$٦ \cdot ١٠ \times ٢$	<i>Mesembryanthemum</i>
غدية	٢٠٠	٣-٤	٢٠٠٠٠	٥٠-١١٠		<i>crystallinum</i>
خلية تمثيلية من الثمرة	١٥-٢	٠.٥ ٣.٥	١٥٠-٢٥٠	٢-٥ ٢٥-٥	$٤-٦ \cdot ١٠ \times ٦$	<i>Capsicum annuum</i>

تابع الجدول رقم (٤-١٣) .

الاسم العلمي للنبات	التوصيلية الهيدروليكية سم/ثانية/بار	معامل مرونة الجدار (بار)	نصف الزمن لتبادل الماء (ثانية)	ضغط الامتلاء (ثانية)	حجم الخلية (نانولتر)	نوع الخلية
<i>Tradescantia virginiana</i>	$٧^{-١} \times ٤^{-٠.٥}$	١٠٠ - ٤٠	٣٥٠ - ٤٠	٥ - ٤	٠.٥٣ - ٠.١٧	خلية
	-٠.٢	٨٠ - ٥٠	٣٥٠ - ٤٠	٤.٥ - ٤	٠.١٨ - ٠.٠٥	بشرة
	$٧^{-١} \times ٢.٥$	١٤ - ٩	٨٠ - ٣٠	٣ - ٢	٠.٠٨ - ٠.٠٥	خلية
	$٧^{-١} \times ٨٦^{-٤}$					مساعدة خلية تمثيلية
<i>Chenopodium rubrum</i>	$٦^{-١} \times ٢^{-١}$	٢٠ - ٩	٢٥ - ١٥	٤ - ٢	٠.٧ - ٠.٠٨	خلايا مزروعة من نسيج تمثيلي
<i>Kalanchoe daigremantiana</i>	$٦^{-١} \times ..$	٥٠ - ١٠	١٠ - ٢	٣٠ - ١٥	٠.٦ - ٠.٤	خلايا ورقة
<i>Valonia utricularis</i>	$٦^{-١} \times ٨^{-٣}$	٣٠ ٦٠٠ - ١٢٠	-٢٠٠ ٦٠٠	صفر ٤	$٦^{-١} \times ٢٥^{-١}$	طحلب بحري
<i>Nitella flexilis</i>	$٥^{-١} \times ٥$	١٠٠ - ٥٠ ٣٠٠ - ١٠٠	٤ - ٢	صفر ٤.٨	$٦^{-١} \times ١٠^{-٢}$	طحلب ماء عذب
<i>Halicystis parvula</i>	$٦^{-١} \times ٣^{-١}$	٢ - ١ ١٥ - ٥	-٢٥٠ ٣٥٠	٠.١ ٠.٩	$١^{-١} \times ٤^{-٣}$	الطور الجاميتي

تجدر الإشارة بالنسبة لجدول رقم (٤-١٣) أن التوصيلية الهيدروليكية (النفاذية) قد تم حسابها من ثابت معدل تبادل الماء (نصف الزمن لتبادل الماء) بافتراض أن خلايا النسيج تسلك مسلك الخلية المنفردة (أي أنه لا تأثير للخلايا المجاورة).

وفي محاولة لمعرفة تأثير بعض الظروف العملية في العوامل المذكورة في الجدول السابق وفي خلايا بشرة من نباتي (*Tradescantia virginiana*) و (*T. andersoniana*) قام توموز وآخرون (١٩٨١م (Tomos, et. al., 1981) بقياس التوصيلية الهيدروليكية ومعامل مرونة الجدار بمسبر الضغط لأعمار مختلفة وللورقة المفصولة عن النبات أو المتصلة به والمحتوى المائي حيث تبين عدم تغير هذه العوامل عن مداها تغيرا كبيرا أما درجة الحرارة فإن التوصيلية الهيدروليكية تزداد بمقدار ٢ إلى ٤ عند رفع درجة الحرارة ١٠ درجات مئوية. أما مثبط التنفس (KCN) فليس له تأثير يذكر عند تركيز ٠.١ مليجزيئي حجمي.