

الإجهاد المائي

• المقدمة • النباتات الجفافية • التغيرات الشكلية

الناجمة عن الإجهاد المائي • الاستجابات

الفسيولوجية للإجهاد المائي

(٧-١) المقدمة

يعتمد نمو أي نبات نموا طبيعيا على حالة الاتزان بين ما يمتصه ذلك النبات من الماء وبين ما يفقده، وهي حالة قلما تكون مثالية لأي نبات وفي كل أطوار حياته. وحتى نباتات المحاصيل التي تعتمد مباشرة على الري فعدم الاتزان هذا يحدث بها كثيرا، وقد يكون عدم الاتزان ضئيلا أي أن ما يمتصه النبات من الماء بالكاد يكفي لتغطية ما يفقده، وبذا فإن خلايا وأنسجة ذلك النبات لا تكون في حالة امتلاء كاملة. إن مثل هذه الحالة لا يمكن مشاهدتها أو مشاهدة أثرها بل من الممكن قياس ذلك بالأجهزة والطرق الخاصة التي سبق الحديث عنها في المواضع السابقة. أما الحالة الأخرى فقد يكون عدم الاتزان كبيرا فتظهر آثاره على هيئة ذبول مؤقت كما يشاهد في الحقول عندما تكون الحرارة مرتفعة والشمس مشرقة وسط النهار حتى وإن كانت التربة في سعتها الحقلية. أما إذا كانت كمية الماء المفقودة من النبات تفوق ما يستطيع النبات امتصاصه وعلى درجة كبيرة، فإن

أعراض الذبول الدائم تبدو واضحة وغالبا ما ينتهي الأمر بموت النبات نتيجة لجفافه. تنعكس كل الحالات السابقة على جهد الماء داخل النبات، أي أن قياس جهد الماء في النبات يعتبر مؤشرا لحالة الاتزان من عدمه، وعلى العموم فإن جهد ماء النبات طوال فترة حياته بل وعلى مدار اليوم يمر في سلسلة من التغيرات من ارتفاع وانخفاض وقد تصل أحيانا إلى حد حرج بالنسبة لنمو النبات. وبالطبع يتبع هذا التغير في الجهد تغير في العمليات الفسيولوجية لذلك النبات بصفة عامة حيث إن فقد النبات لجزء من محتواه المائي يتبعه انخفاض في الجهد الأسموزي في خلايا وأنسجة النبات مؤديا بذلك إلى فقد ضغط الامتلاء وإغلاق الثغور وتثبيط للنمو وانخفاض في عملية البناء الضوئي وما إلى ذلك من تأثير في معظم العمليات الحيوية الأخرى. لذا فإنه يمكن القول بأن الإجهاد المائي المستمر ينتج عنه بصفة عامة تحور وتأقلم في التركيب والوظيفة يساعد بعض النباتات على مواسم البيئة التي تنمو فيها.

لذا فهذا الفصل سيقسم إلى موضوعين أساسيين كما سيرد وذلك من أجل إيضاح أثر نقص الماء في الحياة النباتية وكيف أن بعضها يكيف نفسه بطريقة أو بأخرى للحياة تحت هذه الظروف. والإجهاد المائي مبدأ فسيولوجي (Levitt, 1980) ولذا يجب أن يقترن كغيره من فروع فسيولوجيا النبات بعلم الفيزياء والكيمياء من حيث المصطلحات والقوانين والمعادلات. وعلى سبيل المثال وإيضاح القصد ما ذكر في الفصول السابقة من تركيز على استخدام جهد الماء طبقا لقوانين الديناميكا الحرارية، ولكن الأمر بالنسبة للإجهاد المائي ليس بهذه السهولة حيث لازال الوضع في هذا الفرع من الدراسة في مستهله والمصطلح خاضع كغيره من عوامل الإجهاد (كالحرارة والملوحة) لكثير من الآراء حول تعريفه ليس هذا مجالها نظرا لأن الإجهاد في العلوم الطبيعية يعني القوة المطبقة على وحدة المساحة والتي ينشأ منها شد (strain)، أما في

علوم الحياة فإن الإجهاد يعني ، في الغالب ، تأثير أي عامل يخل بالوظيفة المعتادة للكائن الحي والتعريف الأخير بالطبع غير دقيق.

يقترن الإجهاد (Stress) بمصطلح بيئي وهو الجفاف (Drought) الذي يدل على ظاهرة مناخية وهي قلة الأمطار التي بالتالي تؤدي إلى الإجهاد لكن الإجهاد نفسه قد يحدث حتى ولو لم يكن هناك جفاف مثل حالة عدم الاتزان سابقة الذكر حيث تكون كمية الماء المفقودة عن طريق النتح تفوق ولو قليلا كمية الماء الممتصة من التربة بواسطة الجذور ، أو قد يحدث بسبب تثبيط لامتناس الماء من التربة نتيجة لانخفاض درجة حرارة التربة أو زيادة في المواد الذائبة كالأملح أو نقص في التهوية في منطقة الجذور أو إصابة الجذور بأية وسيلة أو آفة.

(٧-٢) النباتات الجفافية

ومثلما أن هناك العديد من النباتات المختلفة التي تستوطن مناطق متغايرة من العالم فهناك الكثير من الوسائل التي تستطيع بها النباتات التأقلم للنمو والبقاء في هذه البيئات ، وطبقا للمصطلحات المتعارف عليها من حيث تصنيف النباتات حسب احتياجاتها للماء والتي جرى التنويه عنها في مقدمة الكتاب ، فالمجموعة المهمة في هذا المقام هي النباتات الجفافية والتي تنمو في بيئات جافة لقلة الأمطار ، وبالمثل فهذه المجموعة وسائل مختلفة مكنتها من النمو والبقاء في البيئات الجافة ، وحسب ما قدمه العالم شانتز (H. L. Shantz) في مستهل القرن العشرين الميلادي من تقسيم لها ، فهناك نباتات هاربة من الجفاف (Escape drought) مثل النباتات الحولية في الصحاري حيث تقاوم الجفاف على هيئة بذور لا تنمو إلا في وجود كمية من الماء تكفي في الأقل لتكوين بعض البذور ، ومع أن هذه المجموعة من النباتات لا تتعرض في نموها إلى انخفاض في جهد ماء التربة لأنها سريعة النمو والإزهار وتكوين البذور قبل

تعرضها لذلك أي أنها تقاوم الجفاف بالهرب منه. وهناك مجموعة من النباتات تقاوم الجفاف عن طريق تخزين كمية من الماء في أنسجتها وهي ما عرف بالنباتات العصيرية (Succulent plants) وما لها من آلية فتح الثغور أثناء الليل للحصول على ثاني أكسيد الكربون حيث تقوم بثبته في أحماض عضوية وفي النهار تغلق ثغورها لتفادي تبخر الماء وتحرر ثاني أكسيد الكربون من الأحماض العضوية لتثبته في عملية البناء الضوئي. وهذه النباتات مثلها مثل النباتات الهاربة من الجفاف لا تتعرض أنسجتها إلى جهد ماء منخفض. والمجموعة الثالثة من النباتات التي تنمو في البيئات الجافة، نباتات تتحاشى الجفاف (Avoid the drought) عن طريق تحورات تشريحية في تركيبها وهي، في الغالب، نباتات معمرة، ومن أكثر هذه التحورات كفاءة هي وجود مجموع جذري عميق قد يصل إلى مستوى الماء الأرضي إن وجد وبالتالي فهي تحصل على احتياجاتها المائية ولا تتعرض إلى انخفاض في جهد الماء الذي تتصل به جذورها. ومن التحورات الأخرى صغر في الخلايا وصغر في الأوراق أو وجود ثغور غائرة أو زيادة في الشعيرات لزيادة سمك الطبقة المحيطة بالورقة وبالتالي الزيادة في قيمة (r_a) التي سبق ذكرها وهذا بدوره يقلل من النتح، وكل هذه تحورات لا تكفي عادة لمقاومة الجفاف الشديد. أما المجموعة الأخيرة من النباتات فهي تلك النباتات التي تتحمل الجفاف (Endure the drought) عن طريق تحملها لفقد كميات كبيرة من الماء تفوق معدل ما تحصل عليه عن طريق الجذور وبالتالي فهي تتعرض لجهد ماء منخفض جدا دون أن تجف أنسجتها أو تبدو عليها أعراض الذبول مثل نبات (*Larrea divaricata*) الذي قد يصل محتواه المائي إلى ٣٠٪ من الوزن الرطب دون أن يموت النبات. وهذه المجموعة من النباتات هي ما تعرف بالنباتات الجفافية الحقيقية وهي تشارك المجموعة التي تتحاشى الجفاف في وجود تحورات بها إلا أنها تتميز عنها في كون السيتوبلازم لا

خلايا النبات يتحمل الجفاف.

على أية حال، هناك أجناس نباتية تتحمل الجفاف والتجفيف مثلها مثل بعض الأنسجة النباتية (حبوب اللقاح والبذور) وتشكل مجموعة نباتية متميزة سميت "نباتات الإفاقة" Resurrection Plants. لمزيد من التفاصيل انظر (Al-Whaibi, 2004). باختصار تتميز هذه المجموعة بأن المجموعتين الخضري والجذري يتحملان التجفيف الهوائي وينخفض المحتوى المائي في المتوسط من ٤ إلى ٨٪ من الوزن الجاف. يستغرق التجفيف من ٣ إلى ٧ أيام بعد المطر وتشربها من ١٢ إلى ٢٤ ساعة. تبقى الأوراق المجففة هوائياً من ٢ إلى ٥ أعوام وليس هناك حدود لعدد دورات التجفيف والتشرب. تستخدم هذه النباتات السكريات للمحافظة على ثبات الإنزيمات والتراكيب الخلوية في غياب الماء. من ناحية أخرى، تساهم الدهون وكذلك الهرمونات النباتية خاصة حمض الأبسيسيك ABA في إعطاء الإشارة أو الاستحثاث لتعبير المورثات المتعلقة بالمسارات الأيضية لتحمل الجفاف.

(٧-٣) التغيرات الشكلية الناتجة عن الإجهاد المائي

يقترن الإجهاد المائي عادة بارتفاع في درجة حرارة البيئة الطبيعية التي تنمو فيها النباتات كما هو معروف عن التوزيع الجغرافي للمناطق القاحلة وشبه القاحلة، لذا فإن التغيرات الشكلية في النبات سيبرد ذكرها ليست نتيجة للإجهاد المائي بصورة مطلقة، وأن درجة الحرارة مُثَلَّى، بل يجب التنويه أن التغير الشكلي النهائي ما هو إلا نتيجة لتفاعل هذين العاملين (أي الإجهاد المائي كعامل وارتفاع درجة حرارة البيئة الطبيعية كعامل آخر) إلا أن مدى مشاركة كل عامل في إحداث التغير قد تكون نسبة ولا يمكن تغطية تفاعل هذين العاملين بصورة وافية في هذه العجالة. والإجهاد المائي الذي لا يحدث أضراراً أولاً يؤدي إلى موت النبات يتسبب في إبراز بعض الخصائص

والمميزات في الشكل لأعضاء النبات الرئيسية ولكن أكثر هذه الأعضاء تأثراً بالإجهاد المائي هو الأوراق حيث يمكن مشاهدة ظهور تلك المميزات بصورة سريعة وواضحة، وقد لقيت الأوراق دراسة أكثر في هذا المجال للسبب السابق ولكون الأوراق، في الغالب، هي الأعضاء المسؤولة بصورة أساسية عن إمداد النبات بالغذاء، ومن ناحية أخرى فأعضاء النبات الأخرى (السيقان والجذور) تبدي تغيرات في الشكل نتيجة للإجهاد المائي ولكن هذه التغيرات ليست بالوضوح المشاهد على الأوراق وقد يعود ذلك إلى طبيعة نمو كل عضو. والتغيرات الشكلية على أعضاء النبات تسمى أحيانا بالتركيبات أو الخصائص أو التشكيلات الجفافية.

تظهر تلك الخصائص الجفافية على كثير من النباتات عند إنباتها تحت الإضاءة الشديدة نظرا لأن الإضاءة الشديدة تعمل على زيادة النتح أو نتيجة لنمو النباتات في ظروف بيئية جافة وقد أدرج العالم والتر ١٩٤٩م (Walter, 1949) عددا من خصائص الورقة الشكلية مثل:

- ١- زيادة سمك العرق الوسطى إذا نسب إلى سطح الورقة.
 - ٢- زيادة عدد الثغور لكل وحدة مساحة سطحية للورقة.
 - ٣- صغر حجم الثغور.
 - ٤- صغر حجم خلايا البشرة وكذلك خلايا النسيج الوسطى.
 - ٥- زيادة عدد الشعيرات مع صغرها.
 - ٦- زيادة في سمك جدر خلايا البشرة وزيادة سمك الأدمة.
- وهذه التغيرات على النباتات النامية تحت هذه الظروف ما هي إلا وسيلة للتأقلم لظروف الإضاءة الشديدة التي يصاحبها معدل نتح كبير، وفي مسح عام للظواهر الشكلية المصاحبة للإجهاد المائي ذكر العالم أوبنهايمر ١٩٦٠م (Openheimer, 1960) ما

يقارب عشرين صفة تعتبر وسيلة تأقلم للنباتات الجفافية وغالبية هذه الصفات تظهر على الورقة، فبعض النباتات تعمل على إسقاط أوراقها عند الجفاف في بداية أو منتصف الصيف كما ذكره سفيشنيكوف و زالنسكي ١٩٥٦ م (Sveshnikova and Zalensky, 1956) عن بعض الأجناس النباتية التي تنمو في أواسط آسيا مثل (*Calligonum, Ephedra, Kichia, Artemisia, Salsola and Chondrilla*) أما البعض الآخر من النباتات وخاصة في منطقة حوض البحر الأبيض المتوسط مثل (*Thymus capitatus*) و (*Salvia triloba*) فتحمل نوعين من الأوراق، أوراق كبيرة في فصل الأمطار وأوراق صغيرة في فصل الصيف (Openheimer, 1960).

من التراكيب المميزة لبعض نباتات البيئات الجافة وجود الشعيرات على السيقان والأوراق والتي يعتقد بأنها تخفض من معدل النتح وذلك عن طريق زيادة سمك الطبقة الهوائية المحيطة بالورقة وبالتالي زيادة المقاومة لانتشار بخار الماء (r_a) السابق ذكرها، والشعيرات أيضا تزيد من المساحة الكلية للإشعاع السطحي للورقة دون زيادة تذكر للسطح المستقبل للإشعاع ولذا فهي بطريقة غير مباشرة تعمل على تبريد الورقة، والوظيفة الأخرى للشعيرات هي المساعدة في الحماية من بعض الحشرات.

يتم النتح كما سبق بصفة أساسية عبر الثغور، وهذا ما جعل عملية غلق الثغور في النباتات الجفافية هدفا للدراسة في محاولة لإيجاد علاقة بين الجفاف وفتحة الثغر في مثل هذه النباتات، وقد أدت الدراسة إلى المعرفة بأن النباتات المقاومة للجفاف لا تغلق ثغورها بسرعة النباتات غير المقاومة عند تعرضها للجفاف، ولكن هناك الكثير من العقبات التي تحول دون التوصل إلى نتيجة مقنعة في مثل هذه الدراسات نظرا لأن غلق الثغور في بعض النباتات العشبية لا يحمي النبات من الجفاف الذي يؤدي إلى موته نظرا لارتفاع معدل النتح عبر البشرة في تلك النباتات ومن ناحية أخرى فتركيب الثغور

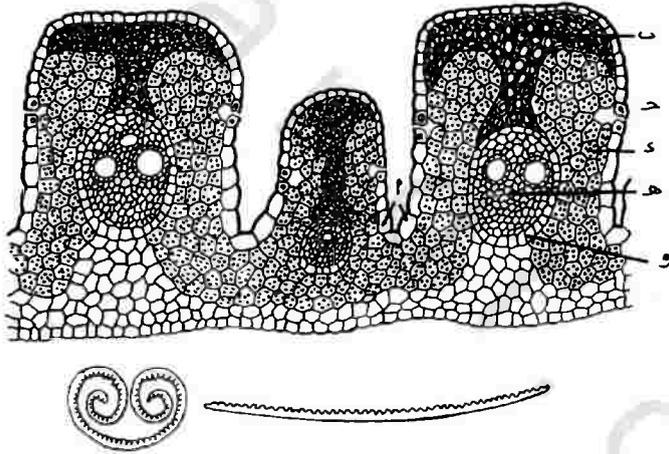
وموقعها في بعض النباتات من الصعوبة بمكان بحيث لا يمكن إجراء دراسات روتينية عليها دون الإخلال بواقع فتحة الثغر إلى غير ذلك من العقبات، وعلى أية حال فالعالم مكسيموف ١٩٢٩م (Maximov, 1929) توصل إلى أن عملية غلق الثغور أثناء الفترة التي يكون فيها النبات عرضة للجفاف ليست كاملة مع أن غلقها جزئياً يساعد كثيراً من الأنواع النباتية على البقاء حية لفترات أطول.

أما ظاهرة وجود أدمة سميكة في النباتات الجفافية فهي بلا شك تساعد على حماية النبات في الإقلال من عملية فقد الماء ولكن الأمر ليس بهذه البساطة نظراً لأن الأدمة تعد من التعقيد بمكان حيث يختلف تركيبها الدقيق من نوع لآخر وكذلك مكوناتها الكيميائية وبالتالي فالفعالية مختلفة رغم التشابه في السمك، وعندما تجف الأدمة فإن الجفاف يعمل على تقلص القنوات الدقيقة الموجودة في الأدمة وبالتالي فإن كمية الماء المفقودة عن طريقها تكون أقل مما يساعد على حفظ التوازن المائي للنبات، ومهما يكن فإن الأدمة والطبقة الشمعية التي تفرز على سطح الورقة بواسطة خلايا البشرة وكذلك المواد الراتنجية التي تتميز بها بعض النباتات تعتبر تحورات لها دورها في الإقلال من فقد الماء ولكن كما استنتج موريلو ١٩٥٦م (Morello, 1956) من دراسته للنبات الصحراوي (*Larrea*) في الأرجنتين بأن إقلال فقد الماء بصورة فعالة يكون عن طريق إغلاق الثغور بصفة أساسية.

يؤثر الجفاف في الأوراق بصورة عامة سواء أكان التعرض للجفاف في الوقت الذي تتكشف فيه الأوراق أو بعد اكتمال تكشفها، فالتأثير في بداية تكشف الأوراق يكون عن طريق تأثير الجفاف في معدل انقسام الخلايا وكذلك كبر حجم الخلايا وبالتالي مساحة سطح الورقة ولو أن الأخير كما يعتقد الكثيرون أكثر حساسية للظروف الجفافية. وعملية تأثير الجفاف في تكشف الأوراق غير عكسية فيما لو

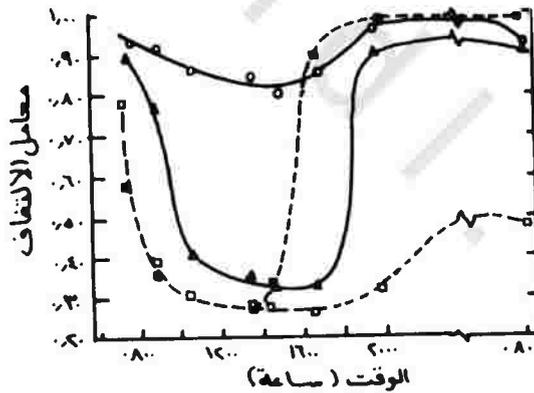
تحسنت الظروف بتوافر الماء ولمزيد من المناقشات راجع بيج وترنر ١٩٧٦م (Begg and Turner, 1976). أما تأثير الجفاف في الأوراق بعد اكتمال تكشفها فهو يؤدي إلى موت الورقة أو معاكسة التأثير بإحدى الآليات. ومن الآليات الأساسية للتأقلم مع الظروف الجفافية أن تغير الورقة زاويتها مع الساق بحركة نشطة (أي تحرك الورقة عن طريق بذل طاقة من النبات) لتفادي سقوط الإشعاع رأسيا على الورقة حيث إن سقوط الإشعاع رأسيا على الورقة يتطلب زيادة معدل النتح للعمل على تبريد الورقة واستهلاك الطاقة الساقطة التي تزيد من درجة حرارة الورقة إذا لم تبدد بهذه الوسيلة، وتتخصص آلية تغيير الزاوية بتغيير ضغط الامتلاء لبعض الخلايا في قاعدة الورقة عن طريق صبغة الفيتوكروم التي تشتمل على حركة أيون البوتاسيوم من خلية لأخرى بعملية تشبه عملية فتح الثغور وغلقها لراجع بيج و تورسل ١٩٧٤م (Begg and Torrsell, 1974) بالنسبة لهذه الآلية في أحد نباتات المحاصيل من الفصيلة البقولية، و وينرايت ١٩٧٧م (Wainwright, 1977) بالنسبة للنبات الصحراوي *Lupinus arizonicus*. أما النباتات الصحراوية التي تنمو في ظروف جفافية مستمرة لفترات طويلة فإن غالبية الأوراق بها تكون في وضع ثابت بالنسبة لزاوية سقوط الإشعاع الشمسي وأوراق مثل هذه النباتات لا تتحرك بحركة نشطة كما في المثالين السابقين بل تكون أوراقها في وضع رأسي، وكمثال لذلك ما يعرف باسم نبات البترول أو الهاهوبا (Jojoba) واسمه العلمي (*Simmondsia chinensis* Link) [Scheneid.] والذي يتوقع له دور اقتصادي كبير مستقبلا، حيث يتميز هذا النبات بأوراق متقابلة متصالبة ولكنها ذات وضع رأسي حيث إن هذا الاتجاه يشكل ما بين ١٠-١٥٪ تقريبا من مساحة الورقة المستقبلية للضوء في منتصف النهار عندما تكون الإضاءة على أشدها، ويشكل وضع الأوراق هذا ما بين ٢٥-٣٠٪ من مساحة

الورقة المستقبلية للضوء عند شروق الشمس أو غروبها وهو الزمن الذي ترتفع به كفاءة استخدام الماء وتقل الحاجة إلى التبخير (Rawson et. al., 1978).
على أن هناك خاصية أخرى تقترب بالجفاف وتشاهد في بعض النباتات الصحراوية وهي ظاهرة التفاف أو انطواء الورقة كما هو مشاهد في نبات قصب الرمال (*Ammophila arenaria*) نظرا لوجود خلايا متخصصة في ثنيات الورقة حيث توجد الثغور وعندما تمتلئ بالماء فإنها تعمل على انبساط الورقة وفقد الماء من هذه الخلايا يؤدي إلى التفاف الورقة كما في الشكل رقم (٧-١).



الشكل رقم (٧-١). رسم تخطيطي لقطاع في ورقة نبات قصب الرمال (*Ammophila arenaria*)، حيث الرسم العلوي يمثل جزءا مكبّرا معلّم عليه أ-خلايا حركية، وب-خلايا كولنشيمية، وج-ثغر، ود-خلايا كلورنشيمية، وه-نسيج الخزّمة، وو-غلاف الخزّمة. والرسم السفلي على اليمين يمثل الورقة مفتوحة بعد امتلاء الخلايا الحركية بينما الرسم السفلي على اليسار يمثل الورقة وهي ملتفة.
المصدر: (Coulter, et. al., 1911).

وقد تشابه هذه الظاهرة في نبات قصب الرمال مع الآلية السابقة في التحكم في اتجاه الورقة ولكن ليس من دليل لعدم دراستها، إن هذا المثل يوضح التناسق في التركيب مع الوظيفة لنبات ينمو في ظروف جفافية من الأساس، أما بالنسبة للنباتات الأخرى التي تنمو في ظروف مؤقتة من الجفاف فإن أوراقها قد تلتفت بدرجات متفاوتة ويقاس مقدار الالتفاف كما يعرف بتقدير معامل الالتفاف (Rolling Index, RI) حيث يمثل نسبة عرض الورقة المعرضة للإضاءة تحت ظروف جفافية إلى عرض الورقة الكلي، وقد قام العالم بيچ ١٩٨٠م (Begg, 1980) بدراسة معامل الالتفاف لأحد نباتات المحاصيل (*Sorghum bicolor cv. 100M*) وتوصل إلى وجود دورية في معامل الالتفاف وأن هذا المعامل مقياس دقيق لبداية ونهاية الإجهاد كما هو موضح في الشكل رقم (٧-٢). وفوق ذلك قاس العالم المذكور تغير جهد ماء الورقة مع معامل الالتفاف ووجد بينهما العلاقة الموضحة في الشكل التالي رقم (٧-٣).



الشكل رقم (٧-٢). التغيرات اليومية في معامل الالتفاف لأوراق نبات الشعير المروية (○—○) أو غير المروية (△—△) أو المعرضة للجفاف الشديد (□—□) أو بعد ريها في الساعة ١٣، ١٥ (■—■).

المصدر: (Begg, 1980).

أما الجذور فلها من الخصائص المتعلقة بمقاومة الجفاف والمساعدة على إبقاء النبات حيا في فترات الجفاف مثل توقف نمو قممها مع خزن الماء في بعض الأنسجة وخاصة القشرة أو أن تقوم جذور النبات باختراق مسافات طويلة في التربة بحثا عن الماء. إن قمم الجذور في كثير من النباتات عند تعرضها للجفاف مؤقتا أو لفترة طويلة تموت في الغالب أو قد تتكون أحيانا بين الجذر والقمة طبقة من السوبرين وعند توافر الماء تتكون جذور جانبية لتحل محل القمة السابقة نظرا لما تتميز به الجذور من خاصية تكوين الجذور الجانبية. ومن الأمثلة على عملية تخزين الماء في الجذور في النباتات الصحراوية ما عرف عن نبات الخنظل (*Citrullus colocynthis*) في تكوين جذور قد تصل إلى سمك ٧ سم تحوي كميات من الماء تفي بحاجة النبات لاستمرار النتح الذي يعد أساسا لبقاء النبات حيث إنه يحول دون رفع درجة حرارة الأوراق في فترات الإضاءة الشديدة إلى درجات حرارة مميتة (Stocker, 1974) وعملية تخزين الماء في الجذور شائعة نسبيا في المناطق القاحلة وليست محدودة على أنواع معينة من النباتات ولكن قد تكون هذه الظاهرة أكثر شيوعا في بعض الفصائل. وعلى أية حال، فإن عملية خزن الماء وتكوين مادة السوبرين في الطبقات الخارجية من الجذور قد تدل على عملية تأقلم للنباتات الجفافية إلا أن هذه العمليات لا تقارن بنمط الحياة في بعض النباتات حيث إنها تقوم بتكوين جذور عميقة للوصول إلى الماء في طبقات التربة السفلى أو أبعد من ذلك لدرجة أن نبات (*Artemisia tridentata*) يعتبر مؤشرا على وجود الماء في الطبقات السفلى من التربة التي سطحها جاف تقريبا، ولكن المشكلة التي لم تعرف بعد بالنسبة لهذا النوع من النباتات هو كيفية تكوين البادرات وإنباتها في مثل هذه الظروف حيث التربة الجافة. يعتقد والتر (Walter, 1949) بأن تكوين مثل هذه البادرات يتم في ظروف معينة من توافر الماء، ويضيف العالم

وينت ١٩٤٩ م (Went, 1949) بأن هذه العمليات تتحكم فيها هرمونات النمو. علاوة على ذلك، فقد وجد باركر ١٩٦٨ م (Parker, 1968) أن بادرات مثل هذه النباتات تموت عندما يتوافر الماء طوال السنين أو عندما تنمى في المناطق غير الجافة. ويبدو أن هذا النبات يتطلب فترات من الجفاف لتكوين النبات الكامل مثل تلك السائدة في المناطق القاحلة وشبه القاحلة. وعن عمق الجذور في الأراضي شبه القاحلة فإن العالم أوبنهايمر ١٩٦٠ م (Openheimer, 1960) يورد أن بعض أنواع من نبات السنط (*Acacia*) في صحراء النقب في فلسطين تتميز بنشاط مستمر للمنطقة الإنشائية (الكامبيوم) طوال فترة الجفاف ويعزو ذلك إلى عمق جذورها التي قد تصل إلى نحو ٣٠ متراً، على أن الاعتقاد السائد أن الإجهاد المائي المتدرج يعمل على زيادة نمو الجذور بصورة عامة وبالتالي زيادة نسبة المجموع الجذري إلى المجموع الخضري.

(٧-٤) الاستجابات الفسيولوجية للإجهاد المائي

تميز العقدان السادس والسابع من القرن العشرين الميلادي بزيادة ملحوظة في البحوث في مجال استجابة النباتات الفسيولوجية للإجهاد المائي وخاصة الاستجابات التي تؤهل النباتات للتأقلم لمثل هذا العامل الأساسي وأثر هذا العامل في تلك العمليات من إنبات بذور وامتصاص أيونات ونقل ونتح وبناء ضوئي وتنفس ونمو. وقد تبين على وجه العموم أن الظاهرة المميزة للإجهاد المائي العالي هي الزيادة الكبيرة والعامية في معدل الأيض الهدمي للنبات مما يؤدي إلى زيادة مستوى بعض المركبات في النبات وبالتالي تغيير في التكوين الكيميائي العام لسيتوبلازم ذلك النبات. ومع أن جميع النباتات الراقية تتحمل ظروفًا جفافية عالية في الأقل في أحد أطوار حياتها وهو طور البذرة إلا أن الأهمية في الموضوع تعود إلى المدى الذي تستطيع هذه النباتات تحمله في

الأطوار الأخرى. وهذا ما يميز بعض النباتات في كونها تؤقلم وتكيف عملياتها الفسيولوجية للظروف الجديدة أي الاستجابة للإجهاد المائي. إن هذه النباتات قد تنجح في هذا التأقلم حسب الإجهاد ولذا فهي تستعمر تلك البقعة من الأرض ولو أن النجاح في بعض الأحيان يكون على حساب صفة أخرى (الإنتاجية مثلا) أو أن النبات لا ينجح ولذا فهو لا يوجد في ذلك المكان، ومهما يكن فإن التأقلم الحقيقي يكمن في مقدرة الخلايا الحية على الاستمرار في الحياة تحت ظروف قاسية من الجفاف ومن ثم معاودة النشاط مرة أخرى عند تحسن الظروف.

والماء في النبات يتميز بجهد سالب تعتمد قيمته على الفرق بين معدل النتح والامتصاص، وفي الطبيعة لا بد للنبات من مواكبة جهد الماء السالب في التربة التي ينمو فيها، وجهد ماء التربة تختلف قيمته من موقع لآخر طبقا للمواد الذائبة فيه. وقد سجلت قيما لجهد الماء في بعض النباتات، وعلى سبيل المثال لا الحصر فقد سجل في الأشجار قيما لجهد الماء ما بين -٢ إلى -٢.٥ ميجاباسكال وفي نباتات المحاصيل ما بين -١.٦ إلى -٢.٥ ميجاباسكال، ولكن النباتات الصحراوية التي تنمو في بيئات جافة قد يصل جهد الماء بها إلى -٨ ميجاباسكال أو أكثر، بينما النباتات المائية التي تنمو في المياه العذبة فيتراوح جهد الماء بها من -٠.٥ إلى -١.٥ ميجاباسكال، أما النباتات التي تنمو معتمدة على ماء البحر مثل نبات ابن سينا فجهد الماء بها مرتفع وقد يصل إلى -٤ ميجاباسكال بينما جهد ماء البحر نحو -٢.٥ ميجاباسكال. ونظرا لما للمجموعة الأخيرة من النباتات من أهمية علمية قد تؤدي إلى أهمية اقتصادية للبشر فقد حظيت بدراسة أكثر حيث عرف أن الماء في أوعية خشبها عبارة عن ماء عذب تقريبا ولكن المكون الآخر لجهد الماء وهو جهد الضغط والنتاج عن الشد العالي في أوعية الخشب على عمود الماء ويتراوح ما بين -٢.٥ إلى -٥ ميجاباسكال (Scholander, 1968)،

وبوضع هذه النباتات في بيئات صناعية بها مواد تزيد من قيمة الجهد الأسموزي وجد أن قيمة الشد قد ارتفعت وقد تصل إلى نحو -٧ ميجاباسكال ، وهذا يبرز مقدرة النباتات على تحلية ماء البحر المالح ، لذا فقد استعمل وعاء الضغط بحيث وضعت الجذور في ماء مالح داخل الوعاء وزيد الضغط على الجذور وحُلل السائل الخارج من مقطع الجذر بعد إزالة المجموع الخضري فوجد أنه ماء نقي تقريبا ، وبذا فإن جذور هذه النباتات تعمل على تحلية الماء بمعامل انعكاس للأملاح يساوي ٠,٩٥ . وهذه العملية هي في الحقيقة تلك العملية التجارية المعروفة بالتناضح (عكس الأسموزية) حيث تستخدم أغشية صناعية وضغط موجب لتحلية المياه المالحة.

من هنا فإن جميع النباتات تتعرض للإجهاد المائي ولكن بدرجات متفاوتة ولذا فالنباتات تتفاوت في مقاومتها لهذا الإجهاد وخاصة إذا كان جهد ماء بيئتها التي تنمو فيها يقارب تلك القيم المسجلة لجهد الماء بداخلها أو دون ذلك (أي أكثر سلبية) وهو أمر طبيعي ويحدث في كثير من الأحوال ، وعند حدوث ذلك فإن العمليات الفسيولوجية تتأثر بهذا الإجهاد نظرا لأن الماء مهم لتلك العمليات بطريقة أو بأخرى. هنا تبرز نظرية الامتلاء الأمثل (Optimum turgidity) والتي تفترض أن جميع العمليات الحيوية في النبات تتطلب ضغط امتلاء معين ولذا فإنها (أي العمليات الحيوية) تتأثر بالزيادة أو النقص في ضغط الامتلاء ، وزيادة ضغط الامتلاء تكون عندما يتوقف النتح أما النقص فيكون بتعرض النبات للإجهاد المائي بطريقة أو بأخرى. ومما قد يؤيد هذه النظرية هو أنه في الحقيقة عند وضع النباتات بصورة دائمة في جو رطب (١٠٠٪ رطوبة نسبية) فإن بعضها يبدي شذوذا في النمو ، هذا من ناحية ومن ناحية أخرى فإن جهد ماء النبات يتأثر بجهد الماء في التربة حيث تدل الدراسات أن الماء يكون متاحا للنبات عندما يكون محتوى التربة المائي ما بين السعة الحقلية والنسبة المثوية للذبول الدائم ،

وقد وجد بالنسبة لبعض النباتات (الطماطم) أن نموها يكون أفضل عندما تكون التربة قرب سعتها الحقلية منه عندما تقترب من النسبة المثوية للذبول الدائم. وعلى أية حال، فهناك العديد من الدراسات التي تمت حول تأثير جهد الماء وانخفاضه في الكثير من العمليات الفسيولوجية كما سيرد، وهناك نقطة ذات علاقة هي أنه من الممكن تحديد أنسب نقطة لنمو النبات بين هاتين القيمتين (السعة الحقلية والنسبة المثوية للذبول الدائم) عن طريق قياس الفرق بين جهد الماء في النبات وجهد الماء في التربة وكلما كان الفرق ضئيلا كلما كان ذلك دليلا على ملاءمة تلك التربة لنمو النبات. على أن هناك طريقة أخرى لتحديد أنسب نقطة لنمو النبات وهي قياس ما يعرف باسم نقص الماء (Water deficit) عن طريق أخذ ورقة مثلا ووزنها (الوزن الرطب) ثم وضع عنق الورقة في الماء وبقيتها في جو مشبع حتى يثبت الوزن (الوزن في جو مشبع) ومن ثم تجفيف الورقة في الفرن ووزنها (الوزن الجاف) وتطبيق المعادلة التالية لتقدير نقص الماء:

$$\text{نقص الماء} = \frac{\text{الوزن في جو مشبع} - \text{الوزن الرطب}}{\text{الوزن في جو مشبع} - \text{الوزن الجاف}} \times 100$$

وهذه الطريقة شائعة الاستعمال في تقدير قيم الإجهاد لمقارنة النباتات مع بعضها البعض ولمعرفة مدى تحملها للإجهاد.

بقي ذكر بعض الأمثلة للدراسات الكثيرة على علاقة الإجهاد بالعمليات الفسيولوجية ولمزيد من التفاصيل يرجع إلى المقالات أو البحوث المذكورة لاحقا أو المراجع بها.

إن أول اتصال للنبات بالماء يحدث والنبات في طور البذرة لذا فإن المحتوى المائي للتربة التي وضعت بها البذور يعتبر مهما لإنباتها. وبالطبع تختلف النباتات في كمية الماء اللازمة لإنبات بذورها ولكن الجزء المهم في ماء التربة هو جهد المادة أكثر من الجهد الأسموزي حسب دراسة كوليس - جورج وساندز ١٩٦٢م (Collis-George and Sands, 1962) حيث أن جهد المادة يتساوى في تخفيض نسبة الإنبات مع الجهد الأسموزي عندما تكون قيمة الجهد الأسموزي عشرة أضعاف جهد المادة. على أن هناك نقطة أخرى ذات أهمية وهي نوعية المواد الذائبة في التربة حيث إن ذلك يؤثر في إنبات مختلف الأنواع النباتية وخاصة عندما يكون لتلك المادة الذائبة في محلول التربة أثر سمي في النبات.

أما بالنسبة للتغذية المعدنية فتظهر أهمية توافر الماء في امتصاص عناصر التغذية في كونه المذيب ، والنبات لا يستطيع امتصاص إلا ما يلامس أسطح الامتصاص (الشعيرة الجذرية مثلا) والماء يعمل على نقل تلك الأيونات من التربة إلى مناطق الجذر ، ولكن عندما يكون هناك إجهاد مائي فإن حركة الماء من التربة إلى مناطق الجذر ستقل أو تتوقف طبقا لحدة الإجهاد وبالتالي فالنبات يعتمد على ظاهرة الانتشار من المناطق القريبة من الجذر في الحصول على أيونات العناصر المهمة في التغذية ، وبالطبع ظاهرة الانتشار لا تفي بحاجة النبات مما يجعل النقص في العناصر يظهر بصورة سريعة إذا لم يكن هناك حركة للماء داخل التربة. ومن الدراسات المهمة عن دور العناصر في مقاومة الجفاف ما نشره العالم بوزهنكو ١٩٦٥م (Bozhenko, 1965) حيث وجد أن عناصر التغذية الصغرى تؤثر في بناء ونقل المواد النشوية وتزيد من لزوجة السيتوبلازم مما يؤدي إلى انخفاض في نفاذيته ، وأن هذه العناصر تزيد من مستوى حمض الأسكوربيك (أحد الفيتامينات) ، وقد قام العالم المذكور ، أيضا ، بمعاملة بذور نبات

تباع الشمس لمدة عشرين ساعة وجففها في الهواء قبل زراعتها، وأثناء الزراعة عرض النباتات إلى ظروف متغيرة من الجفاف والحرارة وقد اشتملت معاملة البذور على ٠.٢ جم / لتر من كل من نترات الألمنيوم والكوبالت وكبريتات الزنك والنحاس وحمض البوريك كل على حده، حيث أدت المعاملات المشتملة على كل من الألمنيوم والبورون والكوبالت إلى زيادة في مستوى ثلاثي فوسفات الأدينوزين إلى ٩٣٪ في المناطق النامية و ٩٨٪ في المجموع الجذري.

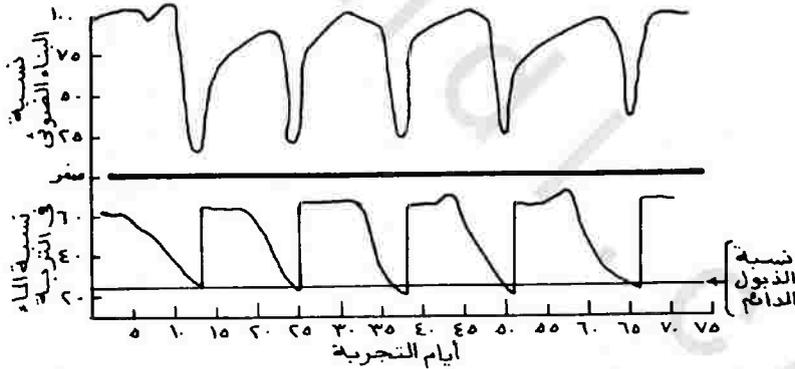
أما النقل كعملية فسيولوجية تظهر أهميتها في توزيع المواد الغذائية عبر اللحاء وتوزيع العناصر الممتصة بواسطة الجذور إلى أعضاء النبات الأخرى عبر الخشب فإن عملية النقل هذه تتأثر بالإجهاد المائي حيث إن توزيع العناصر وليس امتصاصها مرتبط بعملية النتح التي بدونها تكون عملية التوزيع ظاهرة انتشار بسيط لا تفي بحاجة النبات ومن هنا فكون جهد الماء في النبات سالب القيمة نتيجة للنتح بصورة أساسية له أهميته في عملية توزيع العناصر، أما بالنسبة لتوزيع المواد الغذائية في اللحاء فنقص الماء يزيد من تركيز المواد وهذا يؤدي إلى انخفاض في سرعة تدفق المحاليل، وقد وجد أن فرق - ١٥ ضغط جوي من نقص الماء (أي - ١.٥ ميجاباسكال) في بعض النباتات الذابلة يخفض سرعة التدفق في اللحاء إلى الثلث تقريبا.

تظهر أهمية النتح في كونه يتسبب في حركة الماء في الخشب مما يؤدي إلى توزيع العناصر الغذائية وكذلك في كون فتح الثغور يؤدي إلى دخول ثاني أكسيد الكربون إلى النبات لكي تتم عملية البناء الضوئي وخروج غاز الأكسجين كنتاج ثانوي، وعندما ينتح النبات فإن ذلك يتسبب في انخفاض جهد الماء في خلايا النسيج الوسطى للورقة وهذا التأثير ينتقل إلى أن يصل في النهاية إلى الجذر لكي يتم تعويض الماء المفقود من الورقة، وعملية التعويض هذه تتحكم فيها أعلى مقاومة في أية منطقة وهي كما سبق

ذكره في المنطقة ما بين جدر خلايا النسيج الوسطى للورقة إلى الهواء الخارجي عبر الثغور ولذا فإن النبات يتحكم لا النتح عن طريق غلق الثغور وفتحها، وقد قام جارفس وجارفس ١٩٦٣م (Jarvis and Jarvis, 1963) بدراسة حساسية بادرات بعض الأشجار للجهد الأسموزي في محلول التغذية وعلاقة النتح بذلك، أي علاقة النتح بالإجهاد المائي، وقد وجد أن تلك البادرات تبدي اختلافات فيما بينها والتعليل لهذه الاختلافات هو أنها قد تعود إلى فروق في جهد الماء في جذور تلك البادرات أو طول الجذر بالنسبة لحجم التربة أو محلول التغذية.

من المعروف أن انخفاض جهد الماء في الورقة يؤدي إلى انخفاض في عملية البناء الضوئي ويعود ذلك إلى غلق الثغور نتيجة لانخفاض جهد الماء مما يوقف انتشار المادة الأساسية للبناء الضوئي وهي ثاني أكسيد الكربون بالإضافة إلى تأثير جهد الماء في كل من النشاط الإنزيمي ونفاذية الأغشية المختلفة. وتعد دراسة العلاقة بين الإجهاد المائي والبناء الضوئي من الصعوبة بمكان، نظرا لوجود عوامل مختلفة تؤثر على العمليتين معا، ومن هذه العوامل عملية غلق الثغور وفتحها وعملية تقدير جهد الماء كما سبق التنويه إلى ذلك عند ذكر طرق قياس جهد الماء، أضيف إلى ذلك أن بعض النسيج تستخدم الماء المخزون في النبات أو الماء الموجود في الأجزاء الأخرى، كما وضح ذلك ملبرن ١٩٧٩م (Milburn, 1979) عندما أخذ فرعا من المجموع الخضري لنبات (*Pelargonium*) بطول ٠.٢٥ م وعلّقه في زاوية من المعمل بعيدا عن الإضاءة الشديدة ولاحظ بعد مضي شهرين تقريبا تكون أوراق جديدة في براعم ذلك الفرع مع موت بعض الأوراق الكبيرة وبعد ذلك بدأ الساق في التجعد حتى أزهق الفرع ومات بعد نحواً من ستة أشهر، وهذه المشاهدات تدل بوضوح على مقدرة الثغور في التحكم في النتح علاوة على مقدرة القمة النامية على النمو ولو على حساب الماء من الأنسجة الأخرى.

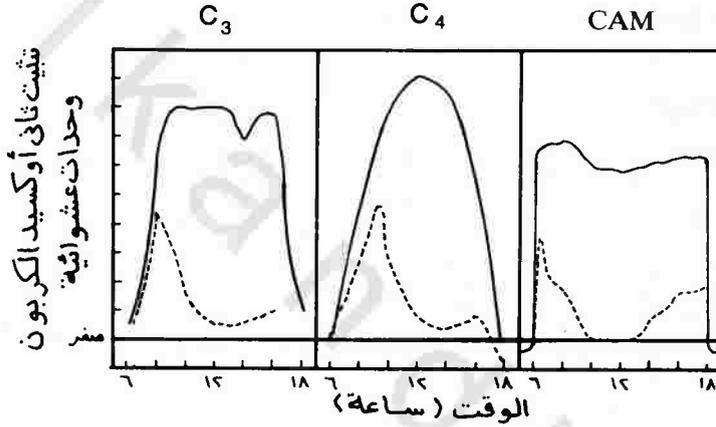
ورغم الصعوبة في دراسة العلاقة بين جهد الماء (وبالتالي الإجهاد المائي) والبناء الضوئي للأسباب السابقة، فقد درس أشتون ١٩٥٦م (Ashton, 1956) العلاقة بين البناء الضوئي ومحتوى التربة من الماء في نبات قصب السكر وتوصل إلى العلاقة المبينة في الشكل رقم (٧-٤) حيث تدل على انخفاض عملية البناء الضوئي مع انخفاض محتوى التربة من الماء ما بين السعة الحقلية ونسبة الذبول الدائم. ومما يلفت النظر في العلاقة المذكورة هو بقاء معدل البناء الضوئي عالياً حتى وصل محتوى التربة من الماء إلى حد معين عنده انخفض معدل البناء الضوئي انخفاضاً شديداً ولم يعد إلى معدله السابق إلا بعد ري التربة. هذه النتيجة ما هي إلا مثل لتأثير هذا العامل في البناء الضوئي الذي قد يتأثر تحت هذه الظروف بعدة عوامل أخرى قد تكون من الشدة في التأثير بحيث تحد من عملية البناء الضوئي والتي يدخل ضمنها المواد المصنعة وانخفاض



الشكل رقم (٧-٤). معدل البناء الضوئي في نبات قصب السكر والنسبة المئوية لمحتوى التربة المائي خلال خمس دورات من الجفاف استغرقت ٧٥ يوماً.

المصدر: (Ashton, 1956).

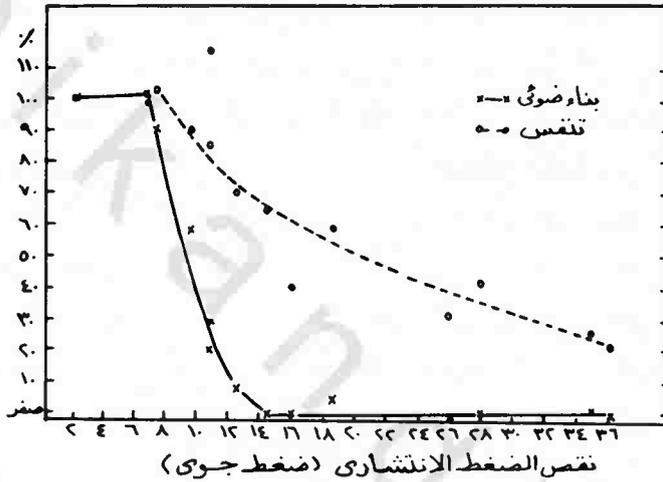
معدل نقلها كما سبق وأعمار الأوراق والرطوبة النسبية في الجو والمجموع الجذري للنبات إلى غير ذلك من المؤثرات التي ليس هذا مجال مناقشتها. في دراسات أخرى تمت المقارنة بين نباتات من مجاميع نباتية مختلفة في مساراتها الأيضية مثل النباتات ثلاثية الكربون (C_3 plants) والنباتات رباعية الكربون (C_4 plants) والنباتات العصيرية (CAM) من حيث علاقة البناء الضوئي والإجهاد المائي، والنتيجة كما جمعها أزموند وآخرون ١٩٨٠م (Osmond et. al., 1980) موضحة في الشكل رقم (٧-٥).



الشكل رقم (٧-٥). مسار التغير اليومي للبناء الضوئي في المجاميع النباتية كما يتأثر بجهد الماء في الورقة عندما يكون مرتفعا (المنحنى المتصل) وعندما يكون منخفضا نتيجة للإجهاد بوجود ٤٠٠ مليجزيي من كلوريد الصوديوم مع المحلول المغذي (المنحنى المنقطع) وذلك في النباتات ثلاثية الكربون (C_3 plants) ويمثلها نبات (*Glycine max*) حيث جهد الماء قبل شروق الشمس كان يساوي - ٢,٠ ميغاباسكال للنباتات في المحلول المغذي و - ١,١ ميغاباسكال للنباتات المجهددة، والنباتات رباعية الكربون (C_4 plants) ويمثلها نبات (*Hammada secparia*) بجهد ماء قبل شروق الشمس يساوي - ٤,٤ ميغاباسكال للنباتات في المحلول المغذي و - ٤,٢ ميغاباسكال للنباتات المجهددة، والنباتات العصيرية ذات الأيض الكراشيولي (CAM) ويمثلها نبات (*Mesembryanthemum crystallinum*).

المصدر: (Osmond, et. Al., 1980).

هناك العديد من البحوث المتعلقة بتأثير الإجهاد المائي في معدل التنفس قد يطول شرحها لذا يكفي ذكر بعض الأمثلة ومنها دراسة العالم بريكس ١٩٦٢م (Brix, 1962) على نبات الطماطم وبادرات أحد الصنوبريات نظراً لاشتمالها على تأثير الإجهاد المائي على كل من البناء الضوئي والتنفس والنتح.

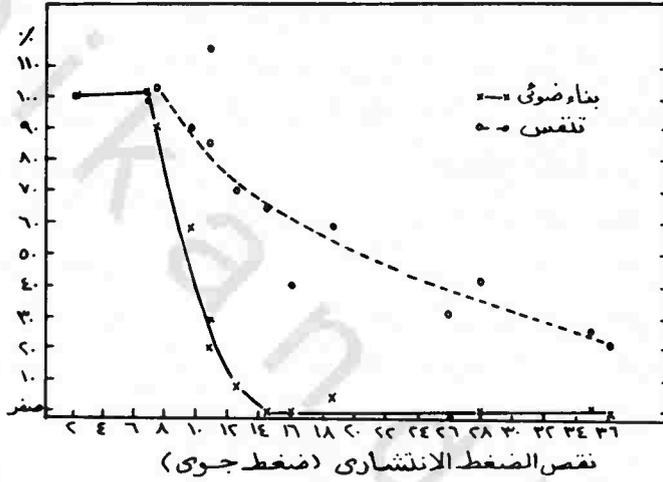


الشكل رقم (٧-٦). تأثير الإجهاد المائي في النسبة المئوية لمعدل البناء الضوئي والتنفس لأحد أنواع الصنوبريات عند السعة الحقلية.

المصدر: (Brix, 1962).

يوضح الشكل رقم (٧-٦) تأثير الإجهاد المائي في عمليتي البناء الضوئي والتنفس في الصنوبر. يتضح من الشكل المذكور التأثير في البناء الضوئي أولاً قبل التأثير في التنفس والذي يبدو في هذا النوع من النباتات أكثر تعقيداً نظراً لانخفاض معدل العملية ثم ارتفاعها وبعد ذلك تبدأ في الانخفاض مرة أخرى، وقد علل الباحث ذلك بأن الانخفاض الأول في التنفس يعود إلى نقص في مادة التفاعل لانخفاض معدل البناء

الضوئي ولكن الزيادة في التنفس بعد نقطة معينة من الإجهاد المائي قد تعود إلى توافر مادة التفاعل نتيجة لبدء عملية تميؤ، النشا إلى سكر وهو مادة التفاعل. أما الانخفاض الآخر في التنفس فقد يمثل تأثير نسبة الذبول الدائم وبداية الهرم. أما نتيجة الدراسة على نبات الطماطم فموضحة في الشكل رقم (٧-٧) حيث انخفض معدل التنفس



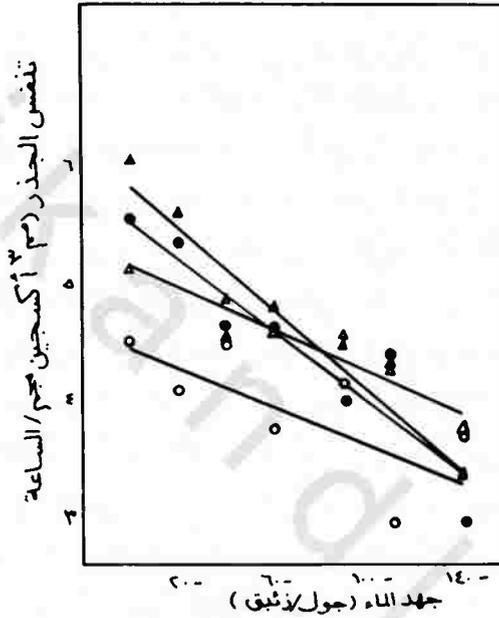
الشكل رقم (٧-٧). تأثير الإجهاد المائي في النسبة المئوية لمعدل البناء الضوئي والتنفس في نبات الطماطم عند السعة الحقلية.

المصدر: (Brix, 1962).

مقترن بالانخفاض في عملية البناء الضوئي مع الزيادة في الإجهاد المائي. أما جارفس وجارفس (Jarvis and Jarvis, 1965) م ١٩٦٥ فقد وجدوا علاقة بين تنفس أطراف جذور بادرات بعض الأشجار والجهد الأسموزي لمحلول التغذية الخارجي باستعمال مادة تحفّض الجهد الأسموزي ولا تؤثر في الجذور وهي كاربواكس ١٥٤٠ (Carbowax 1540) وهذه العلاقة هي أن الانخفاض في الجهد الأسموزي للمحلول يصاحبه انخفاض

في التنفس كما يستدل على ذلك من الشكل (٧-٨).

من الأمور التي لا تكاد تخفى على أحد أن النباتات عموماً لا تنمو إلا حيث يوجد ماء ونمو النبات دلالة واضحة على وجود الماء وهذا أمر بديهي تعرف عليه



الشكل رقم (٧-٨). علاقة التنفس (امتصاص الأكسجين) والجهد الأسموزي لخلول الوسط الموضوعة فيه قطع بطول ١-٢ سم من جذور نباتات الصنوبر (▲) والراتنجية (△) و البتولا (●) و الحور (○).

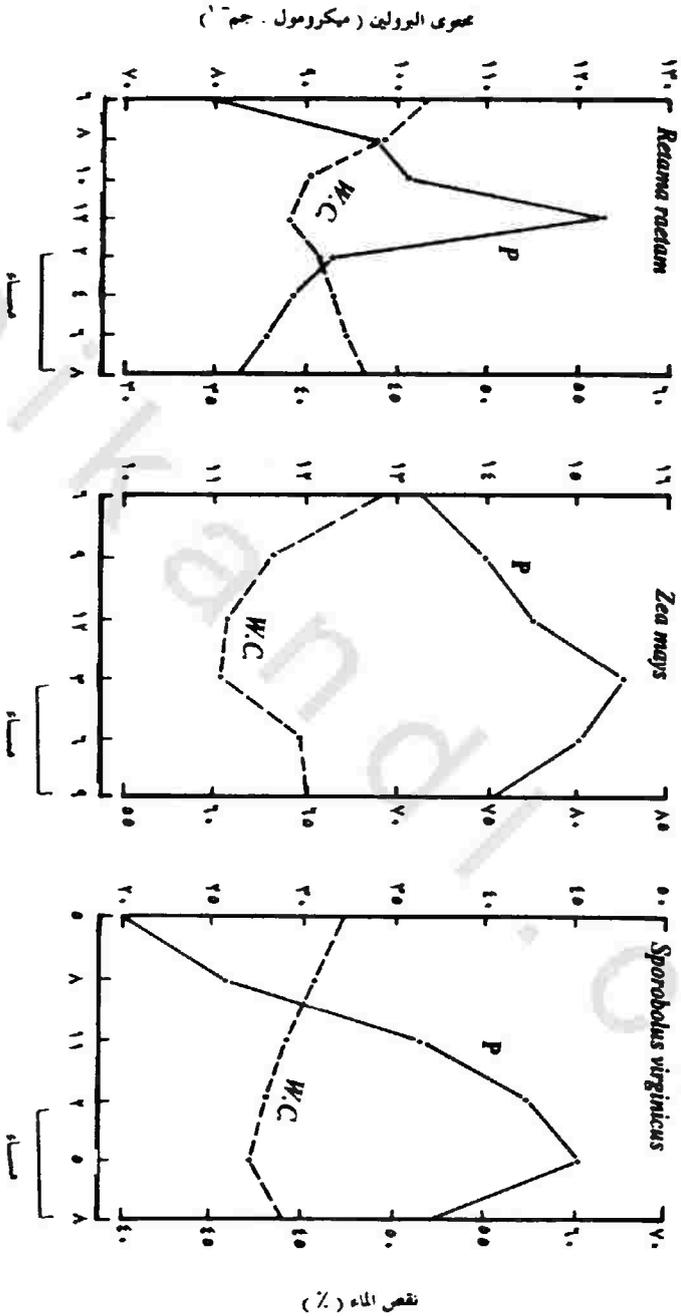
المصدر: (Jarvis and Jarvis, 1965).

الاقدمون ومنه طورت الزراعة بالري منذ عدة آلاف من السنين، وقد أدى هذا التطوير إلى وجود أصناف زراعية وأصناف برية تضم ضمن ما تضم النباتات الصحراوية التي

تأقلمت للجفاف ومقاومته لفترات متغايرة ولذا يلاحظ أن نمو النباتات الصحراوية محدود بوجود الماء وإن كان يسيرا. على أية حال ، فعملية النمو من وجهة نظر العلاقات المائية للخلية في النبات أو أحد أجزائه غير المفصولة عنه لم تدرس بعد (Nonami, 1998). وقد درس ، في الماضي ، تأثير ظاهرة الإجهاد المائي على النمو وتبين أن العلاقة في غاية التعقيد نظرا لارتباط النمو بالعمليات الفسيولوجية الأخرى التي سبق ذكر بعض منها مثل البناء الضوئي والتنفس والنتح إلى غير ذلك مما تطرق إليه فاديا وآخرون ١٩٦١م (Vaadia, et. al., 1961) حيث ذكروا أيضا اختلاف المجموع الجذري بين النباتات واختلاف تركيب التربة. ومن الأمثلة على خصائص النمو التي درس تأثيرها بالإجهاد المائي ما قام به العالمان جنجرش ورسل ١٩٥٦م (Gingrich and Russell, 1956) بالنسبة لنبات الذرة حيث وجدا انخفاضًا في استطالة الجذير والوزن الرطب والوزن الجاف ودرجة تميؤ البادرات عندما تتعرض تلك البادرات إلى إجهاد مائي متدرج من ٠.١ إلى ١.٢ ميجاباسكال ، ولكن البادرات تبدي حساسية للتغير في الإجهاد أكثر ما بين ٠.١ و ٠.٣ ميجاباسكال.

وأخيرا فالإجهاد المائي يؤثر في محتوى النبات من المواد كما وكيفا كعملية تحويل المخزون النشوي إلى سكاكر وزيادة المحتوى النيتروجيني مع تثبيط بناء البروتينات إلى غير ذلك من العمليات التي تؤدي في النهاية إلى إبراز تغير في مكونات النبات. لقد وجد في دراسة لتأثير الإجهاد المائي (-٢ ميجاباسكال) على مكونات عصير اللحاء في نبات البرسيم (Girousse, et.al., 1996) ازديادا في المحتوى من الحمض الأميني البرولين مع الانخفاض في جهد ماء الورقة ، لكن التغير في الأحماض الأمينية الأخرى كان ضئيلا. في دراسة مقارنة (Batanouny, et. al., 1985) على تراكم البرولين في مجاميع بيئية مختلفة نتيجة لنقص الماء ، اتضح أن الاتجاه العام لتراكم البرولين في هذه النباتات واحد (الشكل رقم ٧-٩)

الإجهاد المائي



الشكل رقم (٧-٩). التغير اليومي لختوى البرولين (P) و الختوى المائى (W.C) في ثلاثة نباتات مختلفة جامعة بيئية مختلفة
 المصدر: (Batatouny, et. al., 1985).

نتيجة لتغير ضحتها للإجهاد المائى.

رغم اختلاف القيم العددية للمحتوى البروليبي، وكان التراكم يبدأ مع شروق الشمس وحتى غروبها بأعلى قيمة له في منتصف النهار تقريبا ، وهذا يتفق مع نقص التشبع المائي. لعله من المفيد الإشارة إلي عامل آخر وهو التعرض المباشر لأشعة الشمس وتراكم البرولين ، فقد كان محتوى البرولين في النباتات المعرضة للشمس أكبر من ذلك في نباتات الظل وكلاهما من النوع النباتي نفسه (Batanouny, et.al., 1984).

من ناحية أخرى ، فقد درس دخول الفوسفور المشع (^{32}P) في الأجزاء المختلفة من الأحماض النووية في نبات كف مريم الصحراوي (*Anastatica hierochuntica* L) تحت ظروف الإجهاد المائي ، ووجد انخفاضاً في ذلك خلال ٢٤ ساعة بعد إيقاف الري ، ثم يعود بناء الأحماض النووية خلال ١٢ ساعة من الري . لقد كان الاستنتاج هو أن العلاقة بين الإجهاد المائي ومحتوى النبات من الهرمونات النباتية وبناء الأحماض النووية ما هي إلا علاقة عرضية (Hartung, 1974).

تقل كمية بعض الأحماض مثل حمضي السكسينيك والفيوماريك بشكل كبير أثناء الجفاف ، إلا أن محتوى النبات من حمضي السيترك والماليك ينخفض أيضا ولكن بصورة أقل. هناك علاقة بين محتوى جذور بعض النباتات من الأحماض العضوية وعمر تلك الجذور ، فالجذور الحديثة تتميز بوجود حمضي السكسينيك والفيوماريك بينما الجذور المسنة تتميز بوجود تركيزات عالية من حمض الماليك وهذا ما حدا ببعض العلماء إلى الاستنتاج أن الإجهاد المائي يؤدي إلى تغير في الأيض يشابه ذلك التغير المصاحب للتقدم في السن. أما زيادة المحتوى النيتروجيني فيعود إلى استمرار بناء الأحماض الأمينية مع تثبيط لعملية بناء البروتينات التي تستخدم الأحماض الأمينية كوحدات أساسية. ومن أبرز الظواهر في الإجهاد المائي بالنسبة للأحماض الأمينية الزيادة الملحوظة في مستوى البرولين وإلى حد ما الاسباراجين أثناء الجفاف ، ويصاحب ذلك انخفاض في مستوى الفالين

وحمض الجلوتاميك لأن البرولين يتكون من حمض الجلوتاميك كما عرف عنه في أحد النجيليات (Bennett and Naylor, 1966). وفي النباتات المعرضة للإجهاد المائي مثل نبات الشعير فإنه سيرد ذكر ذلك لاحقاً.

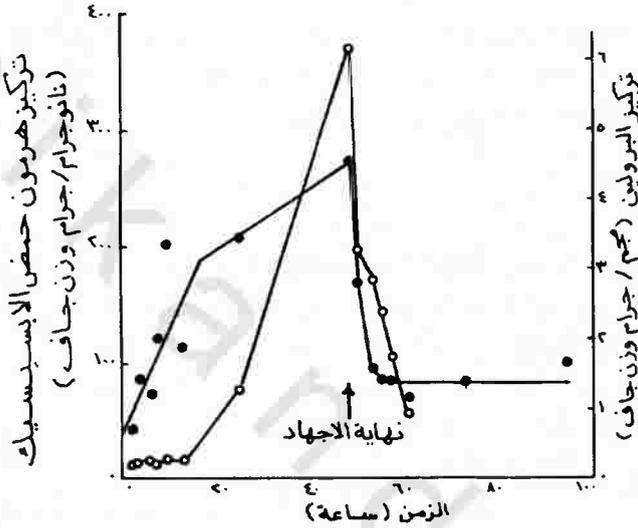
أما الهرمونات فقد عرف تغير مستوياتها في النبات نتيجة للإجهاد المائي حيث إن تركيز هرمون حمض الأبسيسيك يزداد في الأوراق المفصولة عند فقدانها جزءاً من مائها (Milborrow, 1974)، أما النبات الكامل والمعرض للإجهاد مثل الذرة فالجدول (٧-١) يبين فروق تركيز هذا الهرمون.

الجدول رقم (٧-١). علاقة جهد الماء في ورقة نبات الذرة (*Zea mays cv. Iocheif*) وتركيز هرمون حمض الأبسيسيك غير المرتبط بعد ٢٤ يوماً من الإنبات والأيام في الجدول بعد الري.

| اليوم الثامن من الري | | اليوم الثاني من الري | | المتغير |
|--|-------|----------------------|-------|----------------------------------|
| غير مروية | مروية | غير مروية | مروية | |
| ١.٨ - | ٠.٥ - | ٠.٨ - | ٠.٤ - | جهد الماء في الورقة (ميجاباسكال) |
| تركيز حمض الأبسيسيك (نانوجرام/جم وزن رطب في: | | | | |
| ٧٠٠ | ١٠٠ | ١٤٠ | ٤٠ | الورقة رقم ٣ |
| ٨١٠ | ٧٠ | ٥٥٠ | ٤٠ | النورة العليا |
| ٦٣٠ | ١٤٠ | ١٨٠ | ٨٠ | النورة الإبضية في السلامة ٧ |
| ١١٥٠ | ٣٤٠ | ٤١٠ | ٨٠ | النورة الإبضية في السلامة ٥ و ٦ |
| ٧٣٠ | ٣٤٠ | ١٦٠ | ٧٠ | النورة الإبضية في السلامة ٣ و ٤ |

المصدر: (Dampney, et. al., 1978).

إن الزيادة في تركيز هذا الهرمون أثناء الإجهاد تقل عند ري النبات أو إزالة المسبب للإجهاد كما يتضح ذلك من نتائج الدراسة على نبات الشعير الموضحة في الشكل رقم (٧-١٠). والشكل المذكور يبين أيضا علاقة تركيز البرولين بالإجهاد المائي والتي نوه عنها عند ذكر الأحماض الأمينية أعلاه.



الشكل رقم (٧-١٠). العلاقة بين تركيز هرمون حمض الأبسيسيك (●) والبرولين (○) في نبات الشعير (*Hordeum vulgare cv. Prior*) كما تتأثر بالإجهاد المائي وهو إضافة مادة [Polyethylene glycol (PEG)] لخفض الجهد الأسموزي لمحلل التغذية إلى ١-ميغاباسكال وبعد ٤٨ ساعة نقلت النباتات إلى محلول تغذية فقط. المصدر: (Aspinali, 1980).

والتأثير الفسيولوجي لزيادة تركيز هرمون حمض الأبسيسيك داخل النبات هي أنه عندما يصل تركيزه إلى حد معين فهو يعمل على إغلاق الثغور المفتوحة ويمنع انفتاح الثغور المغلقة وقد سبق ذكر ذلك. وهذه الاستجابة قد تعلق بأنها آلية لتفادي

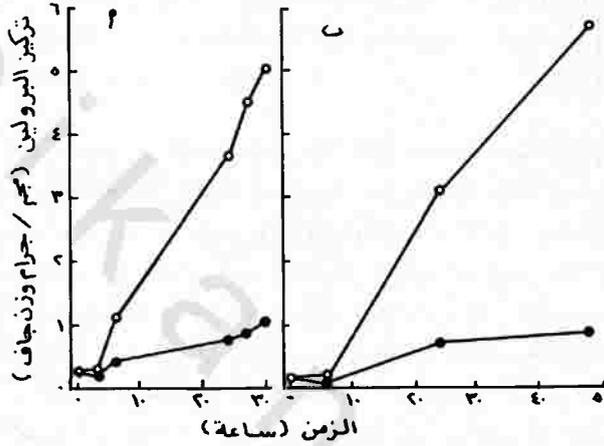
فقد الماء من النبات عن طريق إغلاق الثغور أو زيادة مقاومة الانتشار في أوراق النباتات التي لا تستجيب ثغورها لهذا الهرمون. أما بالنسبة للمجموع الجذري فتأثير زيادة تركيز هذا الهرمون تتلخص فيما اقترحه العالمان كرام وبيتمان (Cram and Pitman, 1972) نتيجة لدراستهما وهي أن هذا الهرمون قد ينظم نقل الأيونات إلى المجموع الخضري وذلك بمنع انتقال الأيونات إليه وبالتالي الحد من تراكم هذه الأيونات في الأوراق والذي لو حدث فقد يزيد من جهد مائها.

من ناحية أخرى فإن زيادة تركيز هذا الهرمون نتيجة للإجهاد المائي تعمل على تثبيط النمو عن طريق التأثير في القمم النامية كما هو معروف بالنسبة للتأثير العام لهذا الهرمون، أما بالنسبة للمجاميع الأخرى من الهرمونات فالسيتوكينينات التي تصنع بواسطة الجذور فيعتقد بأنها لا تصل إلى المجموع الخضري في النباتات المعرضة للإجهاد المائي مما يتسبب في تعجيل الهرم وسقوط الأوراق وتثبيط بناء البروتينات وهذا الاعتقاد في وفاق تام مع زيادة تركيز هرمون حمض الأبسيسيك وتأثيراته سابقة الذكر وكذلك مع المعاملة بالأدينين كما سبق، أضف إلى ذلك ما وجد من أن إضافة السيتوكينينات إلى الأنسجة المعرضة للإجهاد المائي تعمل على عدم زيادة تركيز هرمون حمض الأبسيسيك والبرولين كما يوضح ذلك الشكل رقم (٧-١١).

ورغم كل ما سبق فإن الدليل القاطع على عدم وصول السيتوكينينات إلى المجموع الخضري لا يزال تحت البحث. أما هرمون الإيثيلين فقد وجد أن تركيزه داخل النبات يزداد مع الإجهاد المائي ولكن قد يكون ذلك ناتجا بطريقة غير مباشرة لأن وجود حمض الأبسيسيك يستحث زيادة تركيز الإيثيلين. أما الهرمونات الأخرى فليس هناك من دراسة وافية عنها وعن علاقتها بالإجهاد المائي.

من الظواهر المعروفة في مقاومة الجفاف أن مستوى الأحماض النووية (DNA)

و(RNA) في النباتات المقاومة للجفاف يكون عاليا مما يعمل على استحاث بناء البروتينات وتثبيط تحللها، وقد سبق ذكر أثر الجفاف في بناء البروتينات وتثبيطه لذلك وحيث إن الأدينين معروف بتأثيره في رفع مستوى الأحماض النووية في النباتات،



الشكل رقم (٧-١١). تأثير الكاينتين (من السيتوكينينات) في تراكم البرولين في الأوراق المفصولة من نبات الشعير (*Hordeum vulgare* cv. *Prior*) كاستجابة للإجهاد المائي (أ) الذي هو ٢-ميغاباسكال جهد أسموزي بإضافة مادة [Polyethylene glycol, (○) أو في وجود ٥ ميكروجرام /مل من الكاينتين (●)، أو (ب) كاستجابة لوجود ٥ ميكروجزيئي/مل فقط من هرمون حمض الأبسيسيك (○) أو التركيز نفسه مع ٥ ميكروجزيئي/مل من الكاينتين (●).

المصدر: (Aspinali, 1980).

لذا فإن معاملة بعض البذور عن طريق نقعها في محلول الأدينين لمدة يومين ومن ثم تجفيفها في الهواء قبل بذرها يعمل على زيادة المقاومة للجفاف والحرارة، حيث إن النباتات الناتجة من هذه البذور المعاملة بهذه الطريقة تتميز بزيادة في لزوجة ومرونة

السيتوبلازم علاوة على زيادة كمية الماء المرتبط وبالتالي فإن عملية بناء البروتينات في مثل هذه النباتات لا تتأثر كثيرا بالجفاف.

مما لا شك فيه أن الإجهاد المائي يؤثر في النباتات بحيث تؤقلم عمليات الأيض وبذا تحافظ على الاتزان الأسموزي اللازم لبقائها حية تحت هذه الظروف الجديدة. ولكن الأمر ليس بهذه السهولة لأن عواقب الإجهاد المائي وخاصة الفيزيائية والكيميائية والفسيولوجية لم تتضح بصورة كاملة بعد ولا يعرف أي من هذه العواقب به الأهمية الكبرى في تحديد إنتاجية النبات وبقائه ولا زالت مجال بحث خصص وقد يمضي وقت طويل قبل الوصول إلى نتائج تجمع بين هذه المترابطات وتعطي إجابة مقنعة لكثير من النقاط المهمة مثل كيف يحافظ النبات على الاتزان الأسموزي أي كيف تنظم الأسموزية في خلايا النبات وهل التغيرات المسجلة في محتوى النبات الكيميائي تساهم في مقدرة النبات على النمو في المناطق الجافة إلى غير ذلك. على أنه يمكن الاستنتاج مما سبق ذكره من أنه مادام النبات مكتمل النمو قد نتج من خلايا الجنين في البذرة وأن هذا الجنين قد تحمل من الجفاف درجة كبيرة ومع ذلك حافظ على حياته فإنه لا بد وأن يكون لدى الجنين المقدرة الوراثية التي مكنته من ذلك وقد تكون هذه المقدرة الوراثية موجودة في خلايا النبات مكتمل النمو إلا أنه لم يعبر عنها في جميع النباتات، وقد يكون التعبير عن هذه المقدرة متدرج، لذا فإن إدراك هذا الاستنتاج في البحوث القادمة والمتعلقة بالإجهاد المائي قد تعطي نتائج ذات جدوى أكبر من أي افتراض آخر.

oboeikendi.com

المراجع

- Abd El-Rahman, A.A., Batanouny, K. H. and Zayed, K.M.** (1974). "Water Relations of *Glycyrrhiza glabra* L. under Desert Conditions". *Flora, Bd.* 163, S. 143-155 .
- Al-Whaibi, M. H.** (1988). "Leaf-CO₂-assimilation and Conductance of Two Date Palm Cultivars". *Date Palm J.* 6: 355-370.
- Al-Whaibi, M.H.** 2004. Resurrection Plants. *S. Boil. J.* 11 (2) : 11-23, (a review, In Arabic) .
- Anderson, W. P.** (1976). Transport through roots. *In: Lüttge, U. and M. G. Pitman* (Eds.). "Transport in Plants II part B. Tissues and Organs". *Encyclopedia of Plant Physiology, New Series, V. 2* Springer-Verlag, Berlin.
- Arnett, Jr., R. H. and Braungart, D. C.** (1970) *An Introduction to Plant Biology*, 3rd. Ed. The C. V. Mosloy Co. St. Louis.
- Ashton, F.** (1956). "Effects of a Series of Cycles of Alternating Low and High Soil Water Contents on the Rate of Apparent Photosynthesis in Sugar Cane". *Plant Physiol. Lancaster*, 31:266-274.
- Aslyng, H. C.** (1963). *Soil Physics Terminology*. Int. Soc. Soil Soc. Bull. 23:1-4.
- Aspinali, D.** (1980). Role of Abscisic Acid and Other Hormones in Adaptation to Water Stress. *In: Turner N. C. and Kramer, P. J.* (Eds.) "Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress." Lohn Wiley & Sons Inc., New York.
- Baker, J.M. and van Bavel, C.H.M.** (1987). "Measurement of Mass Flow of Water in the Stem of Herbaceous Plants". *Plant, Cell and Environ.* 10: 777-782.
- Bakke, A. L. and Noecker, N. L.** (1933). "The relation of Moisture to Respiration and Heating in Stored Oats. *Iowa Agric. Exp. Sta. Res. Bull.* 165.
- Bange, G. G. J.** (1953). "On the Quantitative Explanation of Stomatal Transpiration." *Acta Bot. Neer.*2:255-297.

- Baron, W. M. M.** (1967). *Water and Plant Life*. Helnemann. London.
- Barrs, H. D.** (1965). "Comparison of Water Potentials in Leaves as Measured by Two Types of Thermocouple Psychrometer." *Australian J. Biol. Sc.* 18:36.
- Barrs, H. D.** (1968). Determination of Water Deficits in Plant Tissues. In: **T. T. Kozlowski**, (Ed). *Water Deficits and Plant Growth*. Vol. 1 pp. 235-367.
- Batanouny, K.H.** (1974). "Eco-physiological Studies on Desert Plants . IX-Types of Transpiration Curves of *Zill spinosa* Prantl, under Natural Conditions". *Flora, Bd.* 163. s. 1-6 .
- Batanouny, K.H., Hassan, A.H. and Abu Sitta, Y.M.** (1984). "Water Conditions and Proline Content in Shade and Sun Plants". *Qater Univ. Sci. Bull.* 4: 57-66 .
- Batanouny, K.H., Hassan, A.H. and Zayed, K.M.** (1985). "Proline Accumulation in Plants of Different Ecological Groups as a Response to Water Deficit". *Qater Univ. Sci. Bull.* 5: 131- 141 .
- Begg, J. E.** (1980). Morphological Adaptations of Leaves to Water Stress. In: **Turner N. C. and Kramer, P. J.** (Eds.) "Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress." Lohn Wiley & Sons Inc., New York.
- Begg, J. E. and Torrsell, B. W. R.** (1974). In: **R. L. Bieleski, A. R. Ferguson, and M.M. Creswell.** (Eds). "Mechanisms of Regulation of Plant Growth." *Bulletin* 12, Royal Society of New Zealand, Wellington, p. 277.
- Begg, J. E. and Turner, N. C.** (1976). "Crop Water Deficits". *Adv. Agron.* 28:161-217.
- Bennet-Clark, T. A.** (1959). Water Relations of Cells In: **F. C. Steward** (ed.) "*Plant Physiology*". Vol. 2: 105-191. Academic Press Inc. New York.
- Bernal, J. D.** (1965). "The Structure of Water and its Biological Implications". *Symp. Coc Exp. Biol.* 19: 17-32. Cambridge Univ. Press, New York.
- Bernett, N. M. and Naylor, A. W.** (1966). "Amino Acids and Protein Metabolism in Bermuda Grass during Water Stress." *Plant Physiol.* 41:1222.
- Biddulph, O., Nakayama, F. S. and Cory, R.** (1961). Transpiration and ascension of Calcium. *Plant Physiol. Lancaster* 36:429-436.
- Boyer, J. S. and Knipling, E. B.** (1965). "Isopiestic Technique for Measuring Leaf Water Potential with a Thermocouple Psychrometer". *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 54:1044.
- Bozhenko, V. P.** (1965). The Influence of Microelements on ATP Content in Plants in the Presence of Water Deficit and Under the Influence of High Temperature. In: **B. Slavik** (ed.). *Water Stress in Plants. Proc. Symp. Prague, 1963.* Czech. Acad. Sci. ,Prague.

- Briggs, L. J. and Shantz, H. L.** (1912). "The Relative Wilting Coefficients for Different Plants. *Bot. Gaz.* 53:229-235.
- Brix, H.** (1962). "The Effect of Water Stress on the Rates of Photosynthesis and Respiration in Tomato Plants and Loblolly Pine Seedlings". *Physio. Plantarum* 15:10-20.
- Brouwer, R.** (1954). "Water Absorption by the Roots of *Vicia faba* at Various Transpiration Strengths. I. Analysis of the Uptake and the Factors Determining it." *Proc. K. Aed. Akad. Wet.* C56:106-115.
- Brown, R. W. and Van Haveren, B. P.** (eds). (1972). Psychrometry in Water Relations Research. Proc. Symp. On Thermocouple Psychrometers. Utah State Univ. March, 17-19, 1971. *Utah Agric. Exp. St.*, Utah, U.S.A.
- Buckingham, E. A.** (1907). "Studies of the Movement of Soil Moisture". *U. S. Dept. Agric. Bull.* 38.
- Buswell, A. M. and Rodebush, W. H.** (1956a). "Water". *Sci. Amer.* 194(4):77-89.
- Buswell, A. M. and Rodebush, W. H.** (1956b). "Water". *Sci. Amer.* 202:1-10.
- Campbell, G. S.** (1975). Steady State Diffusion Porometer. In: **E. T. Kanemasu** (ed.). "Measurement of Stomatal Aperture and Diffusive Resistance". *Washington Agric. Res. Center Bull.* 809, Washington State Univ., Pullman.
- Clark, A. J.** (1956). *Investigation of the Drought Hardening of the Soy-bean Plant*. Ph. D. Thesis. Univ. of Missouri, Columbia, Mo.
- Collis-George, N. and Sands, J. E.** (1962). "Comparison of the Effects of the Physical and Chemical Components of Soil Water Energy on Seed Germination". *Aust. J. Agric. Res.* 13:575.
- Coulter, J. M., Barnes, C. R. and Cowles, H. C.** (1911). *A Textbook of Botany*, Vol. II. *Ecology*. American Book Co. New York.
- Crafts, A. S., Currier, H. B. and Stocking, C. R.** (1949). *Water in the Physiology of Plants*. Chronica Botanica Waltham, Massachusetts.
- Cram, J. and Pitman, M. A.** (1972). "The action of Abscisic Acid on Ion Uptake and Water Flow in Plant Roots". *Aust. J. Biol. Sci.* 25: 1125-1132.
- Cutler, D. F.** (1978). *Applied Plant Anatomy*. Longman, London and New York.
- Dainty, J.** (1963). "Water Relation of a Plant Cell". *Adv. Bot. Res.* 1:279-326.
- Dainty, J.** (1969). Water Relations of Plants. In: **M. B. Wilkins.** (ed.). *The Physiology of Plant and Development*. McGraw-Hill Book Co., London.
- Dainty, J.** (1976). Water Relations of Plant Cells. In: **Lüttge, U. and M. G. Pitman** (Eds.). "Transport in Plants II part A. Cells". *Encyclopedia of*

- Plant Physiology, New Series*, V. 2. Pp. 12-35. Springer-Verlag, Berlin.
- Dainty, J. and Ginzburg, B. Z. (1964).** "The Measurement of Hydraulic Conductivity (Osmotic Permeability to Water) of Internal Characean Cells by means of Transcellular Osmosis". *Biochem. Biophys. Acta*, 79:102-111.
- Dampney, H. B., Coobe, B. G. and Aspinali, D. (1978).** "Apical Dominance, Water Deficit and auxillary Inflorescence Growth in *Zea mays*: The Role of Absciscic Acid". *Ann. Bot. (London)* 42:1447-1458.
- Davis, S. D., Sperry, J. S. and Hacke, U. G. (1999).** "The Relationship between Xylem Conduit Diameter and Cavitation Caused by Freezing". *Amer. J. Bot.* 86:1367.
- Diettert, H. (1937).** "The Morphology of *Artemisia tridentata* Nutt. *Lloydia*, 1:3.
- Edlefsen, N. E. (1914).** "Some Thermodynamic aspects of the Use of Soil-moisture by Plants". *Trans. Amer. Geophys. Un.* 22:917-940.
- Ehleringer, J., Mooney, H. A. and Berry, J. A. (1979).** "Photosynthesis and Microclimate of *Camissonia claviformis* a Desert Winter Annual. *Ecology* 60: 280-286.
- Ehleringer, J. R. and Cooper, T.A. (1988).** "Correlations between Carbon Isotope Ratio and Microhabitat in Desert Plants". *Oecologia* 76: 562-566 .
- Ehrler, W. L. and Van Bavel.** (1968). "Leaf Diffusion Resistance, Illuminance and Transpiration". *Plant Physiol.* 43:208-214.
- Esau, K. (1960).** *Anatomy of Seed Plants*. John Wiley and Sons, New York.
- Evans, D. and Thames, J. L. (1980).** "Water in Desert Ecosystems". *US/IBI Synthesis Series II*. Dowden, Hutchinson and Ross, Inc. Stroudsburg, Pennsylvania.
- Ferry, J. F. (1959).** *Fundamentals of Plant Physiology*. The Macmillan Co. New York.
- Franco, C. M. and Magalhaes, A. C. (1965).** "Techniques for Measurement of Transpiration of Individual Plants". *Arid Zone Res.* 25:211-224 UNESCO, Paris.
- Frank, H. S. and Wen, W. (1957).** "Structural Aspects of Ion-solvent Interaction in Aqueous Solutions: A Suggested Picture of Water Structure". *Discuss. Faraday Soc.* 24: 133-140.
- Gaastra, P. (1959).** "Photosynthesis of Crop Plants as Influenced by Light, Carbon Dioxide, Temperature and Stomatal Diffusion Resistance". *Meded. V. d. Landbouwhogeschool., Wageningen*, 59:1-68.
- Gingrich, J. R. and Russell, M. B. (1956).** "Effect of Soil Moisture and Oxygen Concentration on the Growth of Corn Roots". *Agron. J.* 48:517.

- Girousse, C., Bournoville, R. and Bonnemain, J.** (1996). "Water Deficit-induced Changes in Concentrations in Proline and some Other Amino Acids in the Phloem Sap of Alfalfa". *Plant Physiol.* 111: 109-113.
- Glinka, Z. and Reinhold, L.** (1964). "Reversible Changes in the Hydraulic Permeability of Plant Cell Membranes. *Plant Physiol.*, Lancaster 39:1043-1050.
- Green, P. B. and Stanton, R. W.** (1967). "Turgor Pressure: Direct Manometric Measurement in Single Cells of *Nitella*". *Science.* 155:1675-1676.
- Halvorson, W. L. and Patton, D. T.** (1974). "Seasonal Water Potential Changes in Sonoran Desert Shrubs in Relation to Topography". *Ecology*, 55:173-177.
- Hartung, V.W.**, (1974). "The Effect of Water Stress on the Nucleic Acid Content in *Anastatica hierochuntica* L". *Flora, Bd.* 163.S. 156-162.
- Heath, O. V. S.** (1975). *Stomata*. Oxford U. P. London.
- Heath, O. V. S. and Russell, J.** (1954). "Investigation of the Light Responses of Wheat Stomata with the Attempted elimination of Control by the Mesophyll. Part 1. Effect of Light independent of Carbon Dioxide". *J. Exp. Bot.* 5:1-15.
- Homgren, P., Jarvis, P. G. and Jarvis, M. S.** (1965). "Resistances to Carbon Dioxide and Water Vapour Transfer in Leaves of Different Plant Species". *Physiol. Plantarum* 18:557-573.
- Hsiao, T. C.** (1976). Stomatal Ion Transport. In: **Lüttge, U. and M. G. Pitman** (Eds.). "Transport in Plants II part B. Tissues and Organs". *Encyclopedia of Plant Physiology, New Series, V. 2* 195-221. Springer-Verlag, Berlin.
- Hsieh, J. J. C., Enfield, C. G. and Ungate, E. P.** (1972). Application of Temperature-compensated Psychrometers to Measurement of Water Potential Gradients. In: **Brown, R. W. and Van Haveren, B. P.** (eds). (1972). *Psychrometry in Water Relations Research. Proc. Symp. On Thermocouple Psychrometers.* Utah State Univ. March, 17-19, 1971. *Utah Agric. Expt. St.*, Utah, U.S.A.
- Huber, B. and Schmidt, E.** (1936). "Weitere Thermo-elektrische Untersuchungen über den Transpirationsstrom der Bäume". *Tharandt. Forstl JP* 87:369-412.
- Huber, B. and Schmidt, E.** (1937). "Eine Kompensationsmethode zur Thermo-elektrische Messung Langsamer Saftströme". *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 55:514-529.
- Hüsken, D., Steudle, E. and Zimmermann, U.** (1978). "Pressure Probe Technique for Measuring Water Relations of Cells in Higher Plants". *Plant Physiol.* 61:158-163.
- Jarvis, P. G. and Jarvis, M. S.** (1963). "The Water Relations of Tree Seedlings. III. Transpiration in Relation to Osmotic Potential of the Root Medium". *Physiol. Plantarum* 16:269.

- Jarvis, P. G. and Jarvis, M. S.** (1965). The Water Relations of Tree Seedlings. V. Growth and Root respiration in Relation to Osmotic Potential of the Root Medium. *In: B. Slavik* (ed.). *Water Stress in Plants. Proc. Symp. Prague*, 1963. P. 167, Czech. Acad. Sci., Prague.
- Jarvis, P. G. and Mansfield, T. A.** (eds.). (1981). *Stomatal Physiology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Jarvis, P. G. and Slatyer, R. O.** (1966). "A Controlled Environment Chamber for Studies of Gas Exchange by Each Surface of a Leaf." *C. S. I. R. O. Aust. Div. Land Res. Tech. Paper* 29.
- Jensen, W.A. and Salisbury, F.B.** (1984). *Botany*, Second Edition. Wadsworth, Belmont, Calif.
- Kaufman, M. R.** (1968). "Water Relations of Pine Seedlings in Relation to Root and Shoot Growth". *Plant Physiol.* 43:281-288.
- Kotyk, A. and Janvacek, K.** (1977). *Membrane Transport*. Academia, Prague.
- Kramer, P. J.** (1940). "Root resistance as a Cause of Decreased Water Absorption by Plants at Low Temperatures". *Plant Physiol.* 15:63-79.
- Kramer, P. J.** (1956). "Roots as Absorbing Organs". *Encyclopedia of Plant Physiology*. Vol. 3:188-214, Springer-Verlag OHG, Berlin.
- Kramer, P. J.** (1959). Transpiration and Water Economy of Plants. *In: F. C. Steward* (ed.) "*Plant Physiology*". Vol. 2: Academic Press Inc. New York.
- Kramer, P. J.** (1969). *Plant and Soil Water Relationships. A Modern Synthesis*. McGraw-Hill Book Co. New York.
- Kramer, P. J., Knippling, E. B. and Miller, L. N.** (1965). "Terminology of Cell Water Relations". *Science* 152:889-890.
- Kreeb, K.** (1965). "Untersuchungen zu den Osmotischen Zustandsgrößen. I. Mitteilung: Ein Tragbares Electronisches Mikrokryoskop für Okophysiologische Arbeiten". *Planta* 65:269.
- Kuiper, P. J. C.** (1963). Some Considerations on Water Transport Across Living Cell Membrane. *In: I. Zelitch* (ed.). *Stomata and Water Relations in Plants*. Pp. 59-68. Connecticut Agricultural Experiment Station. New Haven, Conn. U.S.A.
- Ladefoged, K.** (1960). "A Method for Measuring the Water Consumption of Larger Intact Trees". *Physiol. Plantarum* 13:648-658.
- Lang, A. R. G.** (1967). "Osmotic Coefficients and Water Potential of Sodium Chloride Solution from 0 to 40°C". *Aust. J. Chem.* 20:2017-2023.
- Levitt, J.** (1964). *In: D. W. Newman* (ed.). *Instrumentation in Experimental Biology*. P. 405. Macmillan, New York.
- Levitt, J.** (1980). Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress: Summary and Synthesis, 1-Stress Terminology. *In: N. C. Turner and P. J. Kramer* (eds.), *Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress*: John Wiley and Sons. New York.

- Lockhart, J. A.** (1959). "A New Method for the Determination of Osmotic Pressure". *Amer. Jour. Bot.* 46:704-708.
- Lopushinsky, W.** (1964). "Effect of Water Movement on Ion Movement into Xylem of Tomato Roots". *Plant Physiol.* 39:494-501.
- Lüttge, U.** and **Noe Higinbotham.** (1979). *Transport in Plants*. Springer-Verlag, New York.
- Macklon, A. E. S.** and **Weatherley, P. E.** (1965). "A Vapour Pressure Instrument for the Measurement of Leaf and Soil Water Potential". *J. Expt. Bot.* 16:261.
- MacMahon, J. A.** and **Schimpf, D. J.** (1981). Water as a Factor in the Biokogy of North American Desert Plants. *In: Evans, D. and Thames, J. L.* (eds.). "Water in Desert Ecosystems". *US/IBI Synthesis Series 11*. Dowden, Hutchinson and Ross, Inc. Stroudsburg, Pennsylvania. U.S.A.
- Maximov, N. A.** (1929). *The Plant in Relation to Water*. Allen and Unwin, London.
- Meidner, H.** and **Mansfield, T. A.** (1968). *Physiology of Stomata*. McGraw-Hill Book Co., London.
- Meyer, B. S.** (1945). "A Critical Evaluation of the Terminology of Diffusion Phenomena". *Plant Physiol.* 20:142-164.
- Meyer, B. S.** and **Wallace, A. M.** (1941). "A Comparison of Two Methods of Determining the Diffusion Pressure Deficit of Potato Tuber Tissue". *Amer. Jour. Bot.* 28:838.
- Migahid, A.M., Abdel Wahab, A.M. and Batanouny, K.H.** (1972). "Eco-physiological Studies on Desert Plants. VII- Water Relations of *Leptadenia pyrotechnica* (Forsk.) Decne. Growing in the Egypt Desert". *Oecologia (Berl.)*.10:79-91.
- Milborrow, B. V.** (1974). "The Chemistry and Physiology of Abscisic Acid". *Ann. Rev. Plant Physiol.* 25:259.
- Milburn, J. A.** (1979). *Water Flow in Plants*. Longman Group Ltd. London.
- Morello, J.** (1955-1956). "Estudios Botánicos en las Regiones Áridas de la Argentina". *Rev. Agron. Noroeste Arg.* 1:301,305; 2:79.
- Münch, E.** (1930). *Die Stoffbewegungen in der Pflanze*. Jena: Gustav Fisher.
- Némethy, G.** and **Scheraga, H. A.** (1962). "Structure of Water and Hydrophilic bonding in Proteins 1. A Model for the Thermodynamic Properties of Liquid Water". *J. Chem. Phys.* 36:3382-3400.
- Newman, E. I.** (1966). "Relationship between Root Growth of Flax (*Linum unitatissimum*) and Soil Water Potential". *New Phytol.* 65:273-283.
- Nobel, P. S.** (1974). *Introduction to Biophysical Plant Physiology*. W. H. Freeman and Company, San Francisco.
- Nonami, H.** (1998). "Plant Water Relations and Control of Cell Elongation at Low Water Potentials". *J. Plant Res.* 111:373-383.
- Oertli, J. J.** (1966). "Active Water Transport in Plants". *Physiol. Plantarum* 19:809-817.

- Oppenheimer, H. R.** (1960). Adaptation to Drought: Xerophytism. *In: Plant-water Relationships in Arid and Semi-arid Conditions. Review of Research.* P.105. UNESCO, Paris.
- Osmond, C. B., Winter, K. and Powles, S. B.** (1980). Adaptive Significance of Carbon Dioxide Cycling during Photosynthesis in Water-stressed Plants. *In: Turner N. C. and Kramer, P. J.* (Eds.) "Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress." John Wiley & Sons Inc., New York.
- Parker, J.** (1968). Drought-resistance Mechanisms. *In: T. T. Kozlowski* (ed.). *Water Deficits and Plant Growth.* Vol. 1. Academic Press, New York.
- Peck, A. J. and Rabbidge, R. M.** (1966). *Australia, CSIRO, Conf. Instrumentation Plant Environment Measurements.* Aspendale. 1966, p. 20. Society of Instrument Technology, Melbourne.
- Penny, M.G. and Bowling, D.J.F.** (1974). A study of potassium gradients in the epidermis of intact leaves of *Commelina communis* L. in relation to stomatal opening. *Planta*, 119: 17-25.
- Philip, J. R.** (1957). "Evaporation and Moisture and Heat Fields in the Soil". *J. Meteorol.* 14:354-366.
- Preston, R. D. and Wardrop, A. B.** (1949). "The Sub-microscopic Organization of the Walls of Conifer Cambium". *Biochem. Biophys. Acta* 3:549-559.
- Price, C. A.** (1970). *Molecular Approach to Plant Physiology.* McGraw-Hill Book Co., New York.
- Raschke, K.** (1975). "Stomatal Action". *Ann. Rev. Plant Physiol.* 26:309-340.
- Raven, P. H., Evert, R. F. and Eichhorn, S. E.** (1999). *Biology of Plants.* 6th ed. W.H. Freeman and Company/Worth Publishers. New York.
- Rawson, H. M., Turner, N. C. and Begg, J. E.** (1978). "Agronomic and Physiological Responses of Soybean and Sorghum Crops to Water Deficits. IV. Photosynthesis, Transpiration and Water Use Efficiency of Leaves". *Aust. J. Plant Physiol.* 5:195-210.
- Richards, B. G.** (1965). *In: Moisture Equilibria and Moisture Changes in Soils Beneath Covered Areas: a Symposium in Print.* P.47 Butterwoth, Sydney.
- Richards, B. G.** (1965b). "Thermistor Hygrometer for Determining the Free Energy of Moisture in Unsaturated Soil". *Nature* 208:608-609.
- Richards, L. A., and Ogata, G.** (1958). "Thermocouple for Vapour Pressure Measurements in Biological and Soil Systems at High Humidity". *Science* 128:1089.
- Richards, L. A.** (1949). "Methods of Measuring Soil Moisture Tension". *Soil Sci.* 68:112.
- Richards, L. A.** (1965). "Physical Condition of Water in Soils". *Agronomy Monographs.* 9 Part 1, 128.

- Richter, H.** (1976). The Water Status in the Plant, Experimental Evidence. In: **Lang et. al.** (eds.). *Water and Plant Life: Problems and Modern Approaches*. Springer-Verlag, Berlin.
- Rijtema, P. E.** (1965). "Analysis of Actual Evapotranspiration". *Wageningen. Agri. Res. Rep.* 659.
- Robenson, R.A. and Stocks, R.H.** (1959). Electrolyte solutions: the measurement and interpretation of conductance, chemical potential, and diffusion in solutions of simple electrolytes. 2nd ed (revised).; Butterworths Scientific Publications: London.
- Salisbury, F. B. and Ross, C. W.** (1969). *Plant Physiology*. Wadsworth Publishing Co. Belmont, Calif.
- Salisbury, F. B. and Ross, C. W.** (1978). *Plant Physiology* 2nd. Ed. Wadsworth Publishing Co. Belmont, Calif.
- Salisbury, F.B. and Ross, C.W.** (1992). *Plant Physiology*. 4th ed. Wadsworth Publishing Co. Belmont, Calif. U.S.A.
- Scholander, P. F.** (1968). "How Mangroves Desalinate Sea Water". *Physiol. Plantarum*. 21:251-261.
- Scholander, P. F., Hammel, H. T., Bradstreet, E. D. and Hemmingsen, E. A.** (1965). "Sap Pressure in Vascular Plants". *Science* 148:339-346.
- Sheriff, D. W.** (1974). "Magnetohydrodynamic Sap Flux Meters: An Instrument for Laboratory Use and the Theory of Calibration". *J. Expt. Bot.* 25(87):675-683.
- Shimshi, D.** (1963). "Effect of Soil Moisture and Phenylmercuric Acetate upon Stomatal Aperture, Transpiration and Photosynthesis". *Plant Physiol.* 38:713-721.
- Shirk, H. G.** (1942). "Freezable Water Content and the Oxygen Respiration in Wheat and Rye Grain at Different Stages of Ripening". *Amer. J. Bot.* 29:105-109.
- Shull, C. A.** (1916). "Measurement of the Surface Forces in Soils". *Bot. Gaz.* 62:1-31.
- Slatyer, R. O.** (1962). "Methodology of a Water Balance Study Conducted on a Desert Woodland (*Acacia aneura*.F. Muell) Community in Central Australia". *Arid Zone Res.* 16:15-26. UNESCO, Paris.
- Slatyer, R. O.** (1967). *Plant-Water Relationships*. Academic Press. London.
- Slavik, B.** (1963). "Relationship between the Osmotic Potential of Cell Sap and the Water Saturation Deficit during the Wilting of Leaf Tissues". *Biol. Plantarum* 5:258.
- Squire, G. R. and Mansfield, T. A.** (1974). "The Action of Fusicoccin on Stomatal Guard Cells and Subsidiary Cells". *New Phytol.*, 73:433-440.
- Steudle, E. and Zimmermann, U.** (1974). "Determination of the Hydraulic Conductivity and Reflection Coefficients in *Nitella flexilis* by Means of Direct Cell-turgor Pressure Measurement". *Biochem. Biophys. Acta*, 332:399-412.

- Stocker, O.** (1974). "Water-and Photosynthesis-Relations of Desert Plants in the South Algerian Sahara.:III. Annual Course and Constitutional Types". *Flora (Jena)*, 163(6): 480-529.
- Sutcliffe, J.** (1968). *Plant and Water, Studies in Biology no. 14* Edward Arnold (Publishers) Ltd. London.
- Sveshnikova, M. V. and Zalensky, O. V.** (1956). Water Regime of Plants of Arid Territories in Central Asia and Kazakstan. 18th. *Inter. Geogr. Congr. Moscow*. 1956, p. 227. USSR Academy of Science, Leningrad.
- Taiz L., and Zeiger E.** (2006). A Companion to Plant Physiology, Fourth Edition online, CHAPTER 3, Topic 3.6. retrieved at:<http://4e.plantphys.net/index.php> on August, 12, 2010.
- Tal, M., Imber, D. and Gardi, I.** (1974). "Abnormal Stomatal Behavior and Hormonal Imbalance in Flacca, a Wilty Mutant of Tomato. Effect of Abscisic Acid and Auxin on Stomatal Behavior and Peroxidase Activity". *J. Expt. Bot.* 25:51-60.
- Tanford, C.** (1963). "The Structure of Water and of Aqueous solutions". In: *Temperature- its Measurement and Control in Science and Industry*. Vol. 3:123-129. Reinhold Publishing Corporation, New York.
- Taylor, S. A., Evans, D. D. and Kemper, W. D.** (1961). "Evaluating Soil Water". *Utah Agric. Expt. Sta. Bull.* 426.
- Tazawa, M.** (1957). "A New Method of Measuring the Osmotic Value of a Cell". *Protoplasma*, 48:342.
- Tomos, A. D., Steudle, E. Zimmermann, U. and Schulze, E.** (1981). "Water Relations of Leaf Epidermal Cells of *Tradescantia virginiana*". *Plant Physiol.* 68:1135-1143.
- Troughton, J. and Donaldson, L. A.** (1972). *Probing Plant Structure*. A. H. and A. W. Reed Sydney.
- Tyree, M. T.** (1976). "Negative Turgor Pressure in Plant Cells: Fact or Fallacy". *Can. J. Bot.* 54:2738-2746.
- Tyree, M. T. and Hammel, H. T.**(1972). "The Measurement of the Turgor Pressure and the Water Relations of Plants by the Pressure-bomb Technique". *J. Expt. Bot.* 23:267-282.
- Tyree, M. T. and Zimmermann, M. H.** (1971). "The Theory and Practice of Measuring Transport Coefficients and Sap Flow in the Xylem of Red maple Stem *Acer rubrum*". *J. Expt. Bot.* 22:1-18.
- Tyurine, M. M.** (1957). "The Effect of Negative Turgor Pressure on the Moisture Retaining Capacity of Leaves". *Botan. Zh.* 42:1035.
- Vaadia, Y., Raney, F. C. and Hagan, R. M.** (1961). "Plant Water Deficits and Physiological Processes". *Ann. Rev. Plant Physiol.* 12:265.
- Van Andel, O. M.** (1952). "Determination of the Osmotic Value of Exudation Sap by Means of the Thermoelctric Method of Baldes and Johnson". *Koninkl Ned Akad. Wetenschap. Proc. Ser. C* 55, 40.

- Van Bavel, C. H. M., Nakayama, F. S. and Ehler, W. L.** (1965). "Measuring Transpiration Resistance of Leaves". *Plant Physiol. Lancaster*. 40:535-540.
- Van den Honert, T. H.** (1948). "Water Transport as a catenary Process". *Faraday Soc. Discuss. No. 3*:146-153.
- Virgin, H. I. (1955).** "A New Method for the Determination of the Turgor of Plant Tissues". *Physiol. Plantarum*, 8:954.
- Virgin, H. I.** (1956). "Light Induced Stomatal Movements in Wheat Leaves Recorded as Transpiration. Experiments with the Corona Hygrometer". *Physiol. Plantarum*. 9:280-303.
- Wainwright, C. M.** (1977). "Sun-tracking and Related Leaf Movements in a Desert Lupine (*Lupinus arizonicus*)". *Amer. J. Bot.* 64:1032-1040.
- Walter, H.** (1949). "Einführung in Die Phytologie", Band 111: Grundlagen Der Pflanzen-verbreitung, Teil 1: Standortslehre. Ulmer, Stuttgart.
- Walter, H.** (1960). *Einführung in Die Phytologie*. Vol. 3 Pt. 1. Ulmer, Stuttgart.
- Waring, R. H. and Clearly, B. D. (1967).** "Plant Moisture Stress: Evaluation by Pressure Bomb". *Science*, 155:1248-1254.
- Weatherley, P. E.** (1960). "A New Micro-osmometer". *J. Expt. Bot.* 11:258.
- Went, F. W.** (1949). "Ecology of Desert Plants. 11. The Effect of Rain and Temperature on Germination and Growth". *Ecology*, 30:1.
- Whiteman, P. C. and Koller, D. (1964).** "Saturation Deficit of the Mesophyll Evaporating Surfaces in a Desert Halophyte". *Science*, 146:1320-1321.
- Wiebe, H. H.** (1981). "Measuring Water Potential (Activity) from Free Water to Oven Dryness". *Plant Physiol.* 68:1218-1221.
- Wiebe, H.H. and Kramer, P. J.** (1954). "Translocation of Radio-active Isotopes from Various Regions of Roots of Barley Seedlings". *Plant Physiol*, 29:342-348.
- Wiebe, H. H., Campbell, G. S., Gardner, W. H., Rawlins, S. L., Cary, J. W. and Brown, R. W.** (1971). "Measurement of Plant and Soil Water Status". *Utah Agricultural Experimental Station Bulletin*, 484.
- Wilson, C. C.** (1948). "The Effect of some Environmental Factors on the Movements of Guard Cells". *Plant Physiol. Lancaster*, 23:5-37.
- Woolley, J. T.** (1965). "Radial Exchange of Labeled Water in Intact Maize Roots". *Plant Physiol.* 40:711-717.
- Zimmermann, U. and Steudle, E.** (1974). "The Pressure-dependence of the Hydraulic Conductivity, the Membrane Resistance and Membrane Potential during Turgor Pressure Regulation in *Valonia urticularis*". *J. Membrane Biol.* 16:331-352.
- Zimmermann, U. and Steudle, E.** (1978). "Physical Aspects of Water Relations of Plant Cells". *Adv. Bot. Res.* 6:45-117.

- Zimmermann, U.** and **Stedle, E.** (1980). Functional Water Relations Parameters. In: **R. M. Spanswick, W. J. Lucas,** and **J. Dainty.** (eds.). *Plant Membrane Transport: Current Conceptual Issues*, pp. 113-130. Elsevier/North-Holland Biomedical Press, Amsterdam, New York, Oxford.
- Zimmermann, U., Rade, H.** and **Stedle, E.** (1969). "Kontinuierliche Druckmessung in Pflanzenzellen". *Naturwissenschaften*.56:634.