الفصل الخامس

امتصاص العناصر الغذائية

امتصاص العناصر الغذائية
Absorption of Mineral Elements

مقدمة

لأجل دراسة هذا الموضوع يجب أولاً استعراض بعض خصائص التربة وهي:

١- علاقة العناصر المعدنية بالتربة: معظم العناصر الغذائية الداخلة في تركيب النباتات تأتي من التربة والتي توجد بحالة ايونية في محلول التربة أو ملتصقة بدقائق التربة (adsorbed lons) باستثناء الكربون والهيدروجين والاوكسجين التي يحصل عليهما النبات من الجو.

٢- ان الخواص الفيزياوية والكيمياوية الرئيسية للتربة ناتجة من غرويات التربة (Soil colloids) وهذه الغرويات تتكون من دقائق الطين (Micelles of Clay) وكذلك المادة العضوية.

٣- تتألف معظم دقائق الطين الغروية من مركبات الالومنيوم والسيليكون وموجودة بتراكيب متبلورة منتظمة ومشحونة بشحنة كهربائية سالبة ولذلك تجذب الأيونات الموجبة الشحنة (Cations) والتي قد تتركز على سطح دقائق الطين أو داخله في فراغات الـ Crystal lattice. تشمل الأيونات الموجبة الـ Ca^{++}, Mg^{++}, K^{+}, Na^{+} وكذلك الـ H^{+}.

٤- ان تبادل الأيونات الموجبة Cation exchange يحدث عندما يحل ايون موجب محل أيون موجب آخر داخل أو ملتصق على دقائق الطين الغروية فمثلا عند غسل التربة المتعادلة أو القلوية بكلوريد البوتاسيوم فان أيونات البوتاسيوم تحل محل أيونات الكالسيوم بطريقة متكافئة كما في المعادلة التالية:

$$Clay = K^{+} + Ca^{++} + 2Cl^{-} \rightleftharpoons Clay = Ca^{++} + 2K^{+} + 2Cl^{-} \quad ....(١-٥)$$

وعادة تحتوي كل واحدة من دقائق الطين الغروية على عدة أنواع من الأيونات الموجبة المتشابهة والمختلفة.

هذا وتعتبر أيونات الكالسيوم هي الأيونات الموجبة السائدة في الترب المتعادلة والواطئة القلوية في حين تعتبر أيونات الهيدروجين هي الايونات الرئيسية القابلة للتبادل في التربة الحامضية أما في الترب العالية القلوية فتعتبر أيونات الصوديوم هي الأيونات الرئيسية القابلة للتبادل.

ميكانيكية امتصاص العناصر الغذائية:

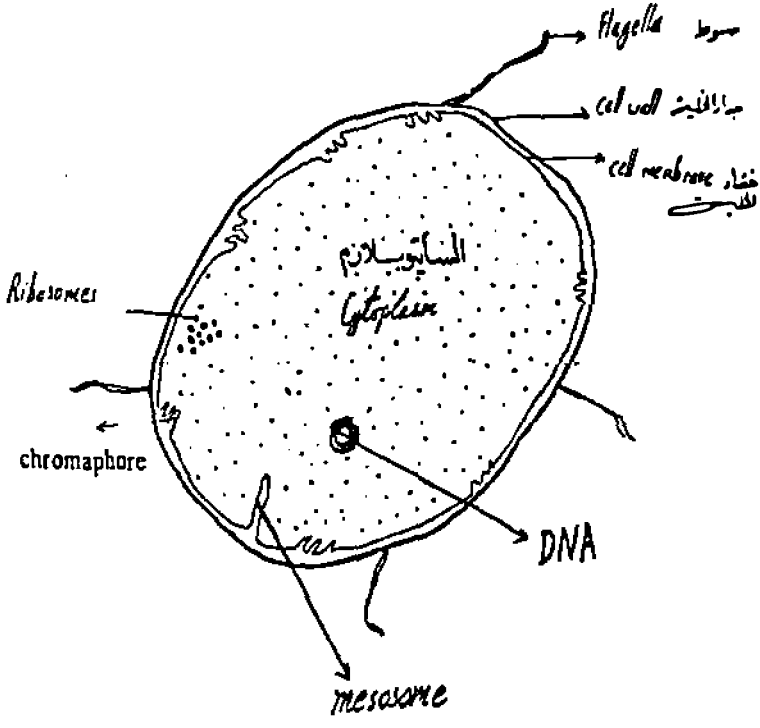
Mechanism of Nutrients Absorption

الأغشية الخلوية النباتية:

لأجل تفهم موضوع امتصاص العناصر الغذائية من قبل النبات يجب مراجعة تركيب الخلية وخاصة أنظمة أغشية الخلايا (Membranes systems) وعند دراسة الخلايا المختلفة يستنتج بوجود مجموعتين رئيسيتين من الخلايا التي تؤلف الكائنات الحية عموما فالنوع الأول من الخلايا ذات النواة البدائية Procaryotic Cells وفيها تقوم أغشية الخلايا أو membranes Plasma) والتراكيب النامية منها بانجاز معظم الوظائف الحيوية دون تجزأه هذه الوظائف إلى مجاميع صغرى فقد وجد أن التنفس أو التركيب الضوئي كما في البكتريا المسماة Photosynthetic bacteria تجرى في أغشية نامية من الغشاء الخلوي (Plasma membrane) كما ان مادة الوراثة المسؤولة عن خزن المعلومات الوراثية ونقلها من جيل لآخر تتمثل بالحامض النووي المسمى Deoxy (DNA) ribonucleic acid الموزع في سايتوبلازم الخلية المسمى Nucleoplasm نظراً لعدم وجود نواة حقيقية كما هو الحال في البكتريا والاشنات الخضراء الزرقاء شكل رقم (٥-١) وبعبارة أخرى أن أجزاء الخلية Procaryotic Cell غير مفصولة بعضها عن بعض بنظام غشائي كما يعتبر هذا النوع من الخلايا ذو تركيب بسيط.

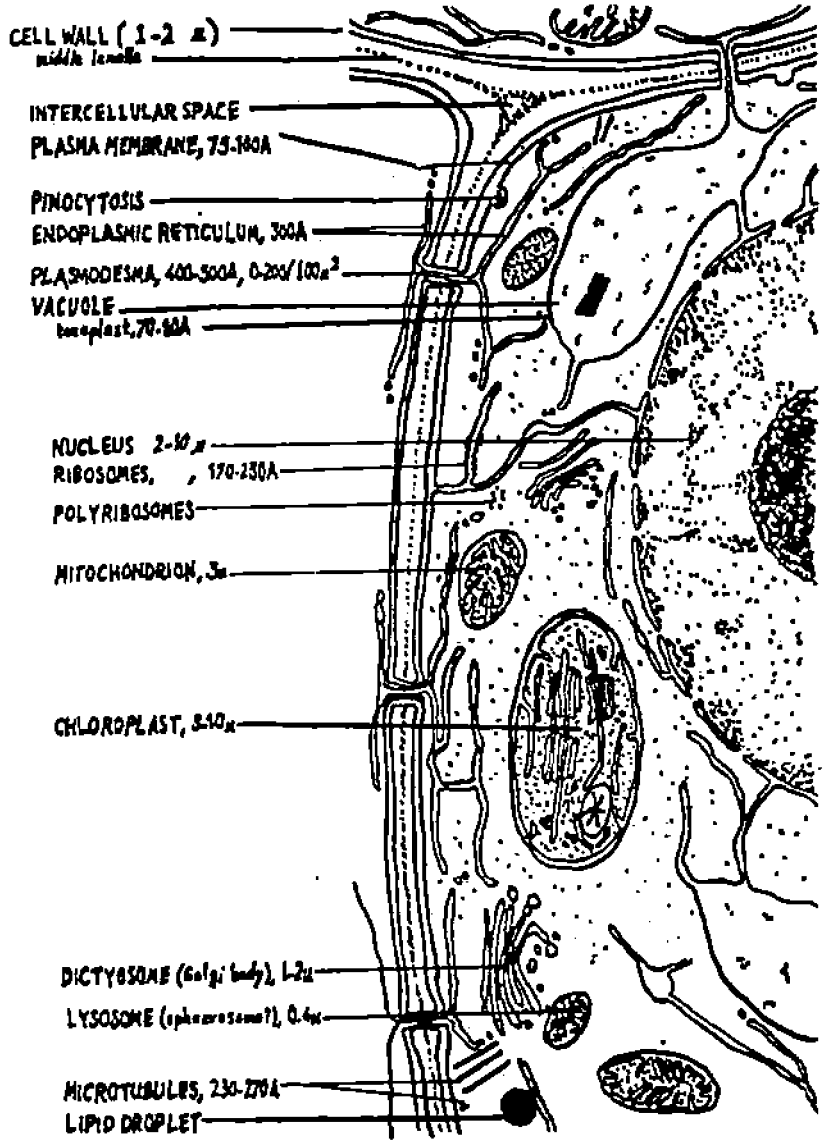
أما النوع الثاني من الخلايا فيدعى ذات النواة الحقيقية eucaryotic Cells شكل رقم (٥-٢) وفيها تترتب وتنتظم أقسام الخلية الثانوية بواسطة أنظمة غشائية ويختص كل قسم بوظيفة حيوية معينة وتجرى هذه الوظائف الحيوية داخل جسيمات بروتوبلازمية (Cell organelles) كل واحدة منظمة العمل ومتكاملة مع بقية الأجزاء وعلى سبيل المثال تجرى عملية التركيب الضوئي في جسيمات

عضوية تسمى البلاستيدات الخضراء Chloroplast والتنفس الهوائي يحدث في جسيمات أخرى تسمى Mitocondria والنظام الوراثي يتركز في النواة Nucleus وتخزن نواتج التفاعلات الحيوية وغيرها من المواد في الفجوات Vacuoles والمهم في هذا الاستعراض هو ان السايتوبلازم او الجسيمات العضوية السابحة فيه محاطة بأغشية (Membranes) مثل غشاء الخلية Plasma membrane المحيط بالسايتوبلازم وغشاء Tonoplast المحيط بالفجوة وغيرها من الأغشية.



شكل رقم (٥-١): رسم تخطيطي للخلية عديمة النواة Procaroytic Cell وتمثل هنا البكتريا الحرة Photosynthetic bacteria

عن: Dahmus, 1971

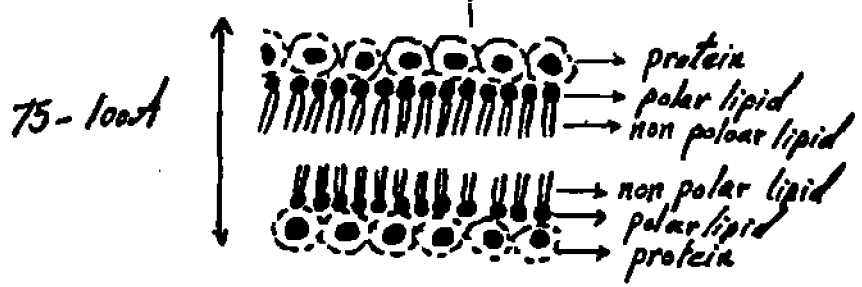


شكل رقم (٥-٢): رسم تخطيطي للخلية النباتية ذات النواة (Eucaryotic Cell) عن: Spurr, 1972

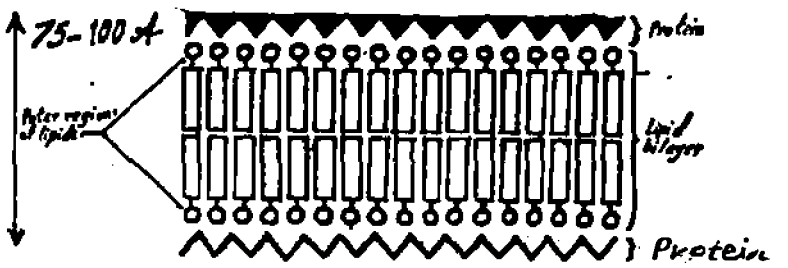
ومما تجدر الاشارة إليه ان الخلية الناضجة تمتلك Tonoplast منفرد يفصل السايتوبلازم عن الفجوة المركزية الكبيرة في الخلية كما ويوجد بداخل الفجوة محلول مائي حاويا على ايونات غير عضوية مثل ايونات البوتاسيوم والصوديوم والكلور وغيرها وكذلك توجد في الفجوة مركبات عضوية ذائبة مثل السكريات والاحماض الامينية وبعض الأنزيمات (هذا وتوجد عدة مصادر عن تركيب الخلية النباتية نذكر قسم منها على سبيل المثال: (Jensen and Park, 1968; Kennedy, 1965) .(Loewy and Siekevitz, 1969)

أما طبيعة هذه الأغشية التي تنظم مرور المواد من وإلى الخلية كما تعتبر مكانا لحدوث التفاعلات الحيوية في النبات فهي لازالت مدار أبحاث مركزة ومتشعبة وذات نتائج متناقضة وباختصار فقد اتفق معظم العلماء على ان تركيب الأغشية من بروتينات – زيوت – بروتينات الا أنهم لم يتفق على نوعية الموديل الممكن للغشاء فقد أطلق كل من Daninelli and Davson سنة ١٩٣٥ وكذلك Robertson سنة ١٩٦٠ على موديل اسموه (Unit Membrane) كما في شكل رقم (٥-٣) أو ب.

أ



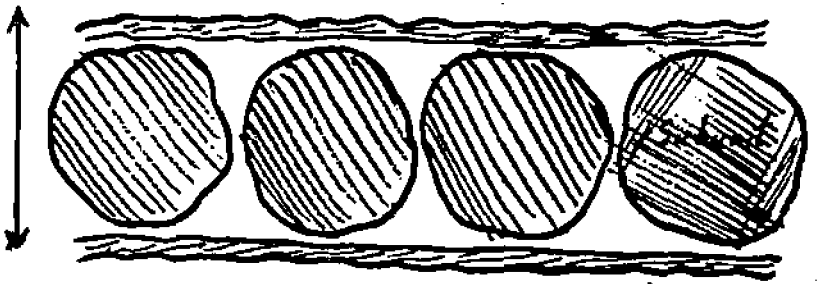
ب



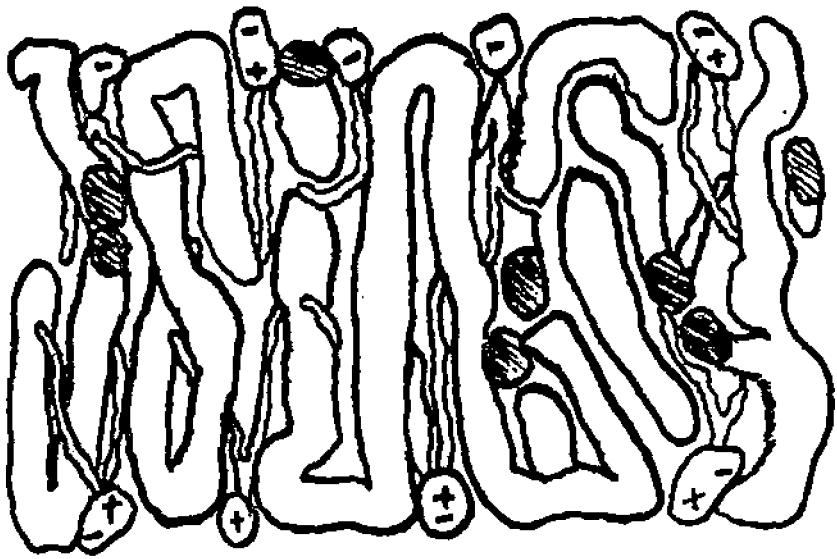
شكل رقم (٢-٤) : رسم تخطيطي للـ (Unit Membrane) ومجموع سمك الغشاء ٧٥-١٠٠ انكستروم (A)

أ- تخطيط للغشاء (Unit Membrane) المقترح من قبل ielli and Davson , 1935

ب- تخطيط للغشاء (Unit Membrane) المقترح من قبل Robertson, 1960



رسم رقم (٥-٤): رسم تخطيطي لما يسمى Sub unint membrane ومجموع سمك الغلاف ١٠٠ انكستروك (A) تحوير عن: Grecn et al, 1967

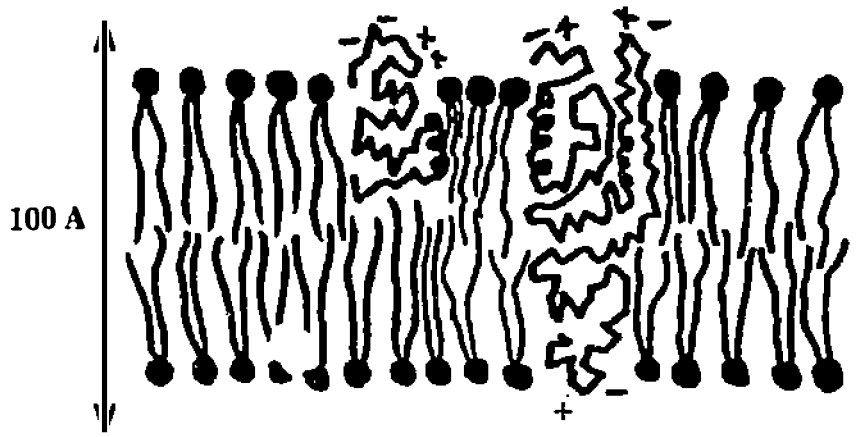


رسم رقم (٥-٥): رسم تخطيطي للغشاء (Membrane) يوضح فيه ترتيب جزيئات الشحوم (Lipids) والبروتينات Proteins ان الرؤوس المشحونة بشحنات كهربائية (Polar Heads) تابعة للشحوم وموجودة مابين لسطح أو أوجه الغشاء. أما البروتين فهو متداخلا بين الشحوم في الغشاء.

عن: Benson, 1968

كما كون جماعة (Green et al) في ١٩٦٧ موديلا آخراً لسموه Subunit membrane شكل (٥-٤).

كذلك ابتكر Benson سنة ١٩٦٨ موديلا آخر للغشاء (شكل ٥-٥) يوضح الترتيب الجزيئي للبروتينات والشحوم الداخلة في الغشاء ولُخيراً وليس آخراً جاء Singer and Nicolson سنة ١٩٧٢ بنموذج موديل جديد ومقارب لموديل Benson وأطلقوا عليه (Fluid Mosaic Model) شكل رقم (٥-٦).



شكل رقم (٥-٦): رسم تخطيطي لما يسمى Fluid Mosaic membrane كما أن مجموع السمك هو ١٠٠ انكستروم (A).

محور عن: Singer and Nicolson

ومما هو جدير بالذكر ان التأمل في تركيب الخلية يوحي بأن على الايونات الموجودة خارج الخلية ولأجل ان تصل إلى الفجوة الخلوية يجب أن تلاقي عدة حواجز مبتدئة من جدار الخلية Cell Wall ثم الغشاء الخلوي Plasmalemma or Cell Membrane وبعد ذلك تمر خلال السايتوبلازم نفسه وأخيراً تعبر غشاء الـ Tonoplast لتدخل إلى الفجوة الرئيسية في الخلية.

ومن المعروف ان غشاء الخلية البروتوبلازمي Plasma membrane أو Cell membrane يتصف بأنه غشاء نصف ناضح يمتلك نوعاً خاصاً من الفتحات (Pores) التي عن طريقها تمر المواد النافذة من وإلى الخلية.

الامتصاص الحر او غير الحيوي
Passive Absorption

لقد وضع Briggs and Robertson, 1957 وكذلك Kramer, 1969 وغيرهم نظرية تتعلق بكيفية امتصاص المواد الغذائية من التربة فسيولوجياً واطلق عليها (Passive Absorption) أي الامتصاص الحر وتتميز هذه العملية بأنها لا تحتاج إلى طاقة وكذلك تصل الايونات في النهاية إلى حالة توازن ديناميكي أي أنها لا تتبع دالة المعادلة من الدرجة الاولى وتتميز كذلك بأن الامتصاص فيها غير متخصص جداً بالنسبة للأيونات المارة وان تبادل هذه الايونات يحدث في ما يسمى الفراغ الحر Outer Space or Free Space والفراغ الحر يشمل جدران الخلايا والمسافات البينية بين الخلايا والأوعية والقصيبات الخشبية وقد أحتسب الفراغ الحر بمعادلة وضعها Epstein في سنة ١٩٥٥ كالآتي:-

$$Fs = \frac{A}{C} \qquad .....(٢-٥)$$

حيث أن Fs هو الفراغ الحر Free Space بوحدة ml / g. Fresh weight أي سم^{٣}/ بالغرام الواحد في الوزن الطازج.

وأن A تركيز الأيونات المنتشرة أو النافذة بوحدة micro mole / g. Fresh weight.

وأن C هو تركيز المحلول الخارجي بوحدة micro mole / ml.

والتعبير عن الحجم بالنسبة المئوية نسبة إلى الحجم الكلي للنسيج يستعمل المصطلح الفراغ الحر الظاهري Apparent Free Space كالآتي:-

$$A F S = \frac{100\, FS}{V_t} \qquad .....(٣-٥)$$

حيث أن A F S هو الفراغ الحر الظاهري ويقاس بالنسبة المئوية.

وأن V_t هو الحجم الكلي للنسيج بالسم^{٣}.

وبالاستعاضة عن FS بالمعادلة ( ) نحصل على مايأتي:-

$$AFS = \frac{100\ A}{V_t C} \qquad \text{.....(٤-٥)}$$

ان معظم البحوث تشير إلى أن A F S يعادل ٧ - ١٠ % في الحجم الكلي للنسيج.

كما توجد علاقة وطيدة بين معدل النفاذية وقابلية الذوبان في الشحوم أو الدهون فكلما وجدت المجاميع المسماة (Polar Groups) مثل الهيدروكسيل Carbony 1 (CO) (OH) الكاربوكسيل (COOH) Amine, (NH_2) وAmide ($CONH_2$) في وسط البيئة المحيطة بالخلايا كلما ازدادت الـ (Polarity) وقلت قابلية الذوبان في الشحوم وانخفض معدل النفاذية ولهذا يمكن التوقع بأن نفاذية السكريات والأحماض الأمينية قليلة.

وكذلك توجد علاقة ايجابية أخرى بين معدل النفاذية وحجم الجزيئة ضمن حدود معينة فلقد وجد بأن المواد التي لا تمتص أو تنتقل بطريقة حيوية وتقع أوزانها الجزيئية ضمن حدود ٦٠- ٤٨٠ تمتلك معدلات عالية في النفاذية وقد خمن معدل النفاذية (Rate of Permeability) كما يلي:-

$$\text{Rate of Permeability} = \frac{K^{1-3}}{MW^{1-3}} \qquad \text{.....(٤-٥)}$$

حيث ان K هو ثابت الانتشار ويساوي.

$$K = \frac{\text{Conc. of Substance in Oil (M/L)}\ \text{تركيز المادة في الدهون}}{\text{Conc. of Substance in Water (M/L)}\ \text{تركيز المادة في الماء}} \qquad \text{..(٥-٥)}$$

وأن MW هو الوزن الجزيئي للمادة.

وطبيعي توجد لهذه القاعدة بعض الشواذ فلقد وجد ان الماء والكحول المثيلي (CH_3OH) ينفذان بسرعة أكثر مما هو متوقع في القانون السابق.

ان الامتصاص الحر Passive Absorption قد يحدث بعدة طرق منها.

١) الانتشار Diffusion وهو مرور المواد الغذائية من الوسط الأكثر تركيزا إلى الأقل تركيزا. فقد وجد ان أخذ الأيونات يكون سريعا في البداية ثم يبطء الامتصاص تدريجيا مشيرا إلى حدوث التوازن في الفراغ الحر او احتمال وجود تنظيم أو سيطرة حيوية كما في الشكل (٥-٧) هذا واعتبرت في البداية هذه الطريقة هي وسيلة امتصاص المواد غير الالكتروليتية فاذا تصورنا نظاما ذو درجة حرارة متشابهة ومكونة من غرفة خارجية (O) كمحلول التربة وغرفة داخلية (i) كالخلية وهذا النظام مفصول بواسطة غشاء (membrane) فان معدلة انتشار المادة غير الالكتروليتية إلى داخل الخلية كما يأتي (Slatyer, 1967).

$$\frac{dn^i_s}{dt} = K_s A\,(C^o_s - C^i_s) \qquad .....(٦-٥)$$

حيث أن n^i_s هي عدد الـ moles للمادة المذابة والداخلة إلى الخلية.

t هو الوقت بالثواني.

K_s هو معامل الانتشار او النفوذ بالـ سم / ثانية.

A هو مساحة المقطع العرضي للغشاء التي عبرت خلاله المادة بالـ سم^2.

$C^o_s - C^i_s$ هو فرق تركيز المادة المارة بـ mole / cm^3 والذي يسبب القوة الدافعة الكيمياوية لحركة المادة المذابة إلى داخل الخلية.

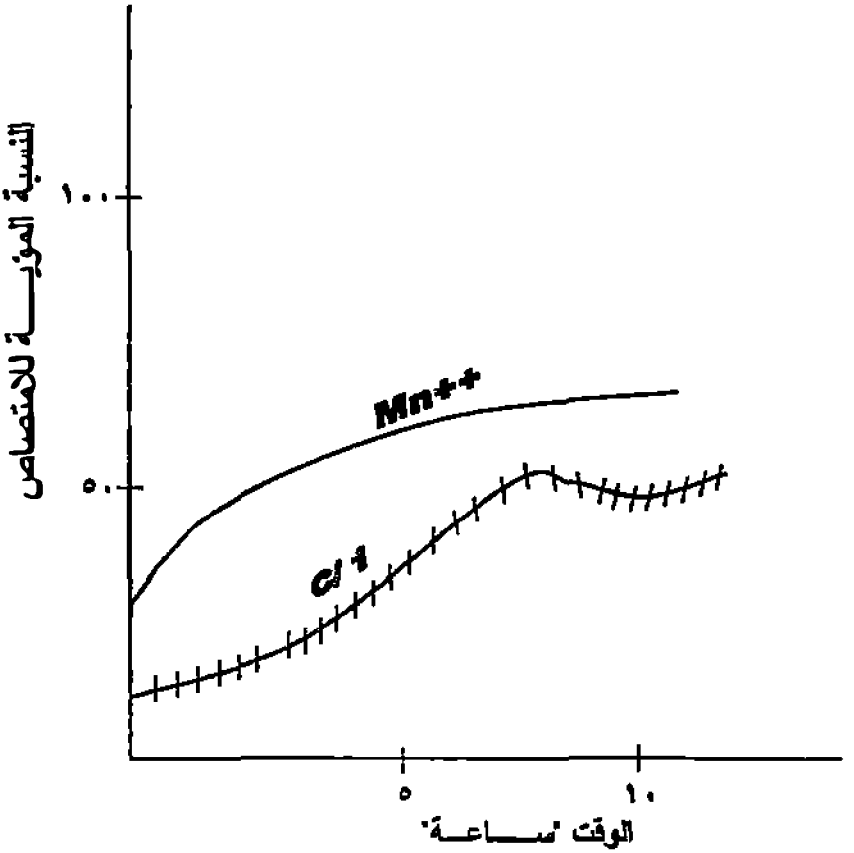
ان نقل الجزيئات حرا اوحيويا قد يحدث في نفس الخلية او من خلية لاخرى فالسكروز المصنوع داخل البلاستيدات الخضراء بعملية التركيب الضوئي ينتقل حرا إلى السايتوبلازم المجاور (في نفس الخلية) عندما يكون تركيزه أو طاقته الكيمياوية الكامنة في البلاستيدات الخضراء أعلى مما في السايتوبلازم.

وقد يحدث نفس الشيء عندما ينقل السكروز من خلية لأخرى كنقله من خلية حشوية مجاورة للانبوب المنخلي إلى خلية الأنبوب المنخلي نفسها.

أما في حالة حركة الايونات (وليس الجزيئات) عبر الاغشية فان القوة الدافعة لا تمثل فرق القوة الكيمياوية فقط بل تدعى بـ Electrochemical

Potential Gradient وهي مكونة من فرق القوة الكيمياوية الكامنة مضافة لفرق القوة الكهربائية الكامنة.

ومما يجدر ملاحظته أنه بالرغم من أن ايون ملح ما كالبوتاسيوم (K^+) يتحرك عبر غشاء الخلية مع ايون معاكس له في الشحنة (Cl^-) فان معدل الانتشار لكل منهما يكون مختلفا.



شكل رقم (٥-٧): امتصاص ايونات المنغنيز والكلور بواسطة جذور نبات الجزر (Parsnip) من محلول ($MnCl_2$) بتركيز 0.001 M.

ويلاحظ أن الامتصاص يكون سريعا في البداية ثم يبطء مشيرا إلى حدوث التوازن في الفراغ الحر passive أو الاحتمال وجود تنظيم حيوى فى عملية الامتصاص عن: Ress, 1949

وسواء أكانت حركة الايون حرة أو حيوية فذلك يعتمد على فرق القوة الكيمياوية الكامنة مع القوة الكهربائية الكامنة وعندما يحدث التوازن بالنسبة للأيونات فان الحركة الخارجية (Efflux) تعادل الحركة الداخلية (Influx) وان الطاقة الكهربائية للكيمياوية للأيونات تكون متعادلة على جهتي غشاء الخلية أي أن:

$$Ui = Ue \qquad .....(٧-٥)$$

حيث أن Ui هي القوة الكهربائية الكيمياوية للايونات في داخل الغشاء (داخل الخلية). Ue هي القوة الكهربائية الكيمياوية للايونات في خارج الغشاء (خارج الخلية) ومن هذه الحقيقة فقد اشتقت المعادلة التالية التى تربط الفرق في فعالية الايونات (التركيز الفعال) بفرق الطاقة الكيربائية الكيمياوية عبر غشاء الخلية في حالة التوازن. حسب معادلة Nernst كالآتي:-

$$\Delta E = \frac{2.3RT}{ZF}\log\frac{\overline{Ai}}{Ao} = 2.3\frac{RT}{ZF}\log\frac{cat^{+}o}{cat^{+}i} \qquad ....(٨-٥)$$

حيث أن:

ΔE هي فرق القوة الكهربائية الكيمياوية للايونات بوحدة (Millivolt).

R هو معامل الغاز الثابت ويساوي 1987 Cal / mol. Degree.

T هي درجة الحرارة المطلقة.

Z هو حاصل الشحنة على الايون.

F هو ثابت فراداي ويساوي 23000 cal / vol.

$\frac{Al^{-}}{A^{-}o}$ نسبة فعالية الايونات السالبة بين داخل وخارج غشاء الخلية.

$\frac{cat^{+}o}{cat^{+}i}$ نسبة فعالية الايونات الموجبة بين خارج وداخل غشاء الخلية.

وتسمى هذه المعادلة Nernst equation ومما يجدر ذكره أن الفسيولوجين النباتين يستعملون هذه المعادلة لتوضيح فيما اذا كانت حركة أو امتصاص الايونات حرا أو حيويا في بعض الحالات. وسوف نتطرق للامتصاص الحيوي في الموضوع

القادم فلقد حصل Higinbotham et al سنة ١٩٦٧ على معلومات من جذور البزاليا والشوفان (جدول رقم ٥-١) فبعد قطع الجذور وضعت مباشرة في محاليل غذائية متوازنة وذات تراكيز معلومة للايونات ولمدة ٤٨ ساعة ثم استخلصت الايونات بعملية (Root Extraction) وحدد تركيز هذه الايونات بطرق كيمياوية.

لقد تبين بان كل الايونات تقريبا تتجمع داخل الخلايا لكلي النباتين لان نسب $\frac{Ai}{Ae}$ كانت أكثر من واحد. فقد كانت النسبة ٧٨ للبوتاسيوم في جذور البزاليا كما ان جذور البزاليا جمعت السلفات أكثر مما في جذور الشوفان مما يدل على وجود اختلافات بين النباتات في قابليتها لامتصاص الايونات.

كما وجد أن ΔE في خلايا البازاليا تعادل (110 millivolts –).

جدول رقم (٥-١) استعمال معادلة Nernst لتوقع ما اذا كان امتصاص الايونات حرا أو حيويا في ٢٠°م. عن: Salisbury and Ross, 1969

تراكيز الايونات في الانسجة

Micro equ. / g. water content

الايونات	التراكيز المتوقعة	جذور البزاليا التراكيز المقاسة	التراكيز المتوقعة	جذور الشوفان التراكيز المقاسة
K^+	٧٤	٧٥	٢٧	٦٦
Na^+	٧٤	٨	٢٧	٣
Mg^{++}	٢٧٠٠	٣	٣٥٠	١٧
Ca^{++}	١٠٨٠٠	٢	١٤٠٠	٣
NO_3^-	٠,٠٢٧٢	٢٨	٠,٠٧٥٦	٥٦
Cl^-	٠,٠١٣٦	٧	٠,٠٣٧٨	٣
$H_2PO_4^-$	٠,٠١٣٦	٢١	٠,٠٣٧٨	١٧
$SO4^=$	٠,٠٠٠٩٤	١٩	٠,٠٠٠٧١	٤

سبة إلى خارجها للشوفان (84 millivolts -).

هـــذا وان القـيم المتوقعة حصلت نتيجة افتراض حصول توازن في الطاقة الكهربائية الكيمياوية ثم استعمال معادلة (Nernst).

لحساب نسبة $\frac{Ai}{Ae}$ واذا طبقنا هذه المعادلة كالآتي:-

$$\log \frac{Ai}{Ae} = \frac{(0.11 \text{ volts})(10)(23000 \text{ cal/volt})}{(2.3)(1.987)(298)}$$

$$= 1.68$$

$$\frac{Ai}{Ae} = 78$$

اذن

وبما أن Ae للبوتاسيوم هو 1.0 micro mole / ml.

وهذا يعادل 1.0 micro equ. / g.

اذن Ali = 78 micro equ. / g.

وعند مقارنة نسب التراكيز الفعالة مع تلك المقاسة بمعادلة (Nernst) وجد ان البوتاسيوم يعطي نتائج متشابهة فقط أما بالنسبة لنسب الايونات الموجبة الاخرى فكانت مختلفة مما يشير إلى أن تراكيزها داخل وخارج الغشاء غير متوازنة وكذلك احتمال حركتها بصورة حرة (Passive) أما الايونات السالبة فكانت كلها تتجمع داخل الخلية وكذلك تتحرك ضد فرق القوة الكهربائية الكامنة واستنتج على هذا الاساس بان الأيونات السالبة تتحرك حيوياً والموجبة تتحرك بصورة حرة.

وطبيعي ان حقل تغذية النبات بحاجة لمزيد من البحوث لغرض تعميم فرضية امتصاص الايونات السالبة بصورة حيوية والموجبة بصورة حرة ونحتاج لمعلومات أخرى حول تجمع أيونات العناصر المغذية التي يحتاجها النبات بكميات قليلة جداً (micronutrient) كالزنك والنحاس والمنغنيز والحديد. وأول دراسة

اجريت لتحديد ما اذا كان تجمع هذه الايونات حراً او حيوياً تلك التي استعملت فيها أيونات الزنك وجذور الشعير ودلت النتائج على ان ايونات الزنك تتجمع داخل الخلية بعملية exchange absorption ثم تكون مركبات ثابتة داخل الخلية الامر الذي يقلل من القوة الكيمياوية الكامنة للزنك في داخل الخلية وبذلك افترض بأن الزنك ينتشر حراً إلى داخل الجذور.

٢) تبادل الأيونات بطريقة الامتصاص والالتصاق Ion Exchange Absorption and Adsorption

وتشمل هذه بدورها عدة وسائل:

أ- الايونات السالبة والموجبة الموجودة في محلول التربة تمر إلى داخل الخلايا او ما بين الخلايا وتحل محل ايونات موجبة وسالبة اخرى بصورة متكافئة (وقد ذكر هذا الموضوع سابقاً).

ب- في نهايات الجذور النامية والتي تعتبر مركزاً نشطاً للافعال الحيوية يتجمع ثاني اوكسيد الكربون الناتج من التنفس ويذوب في الماء مكوناً حامض الكربونيك H_2CO_3 ثم يتأين حامض الكربونيك حسب المعادلة التالية:

$$H^+ + HCO_3^- \times H_2CO_3 \rightleftharpoons$$

وعندئذ تتجمع أيونات الهيدروجين على سطح الجذور والتي باستطاعتها التبادل مع أيونات العناصر الغذائية الموجبة الموجودة في محلول التربة (شكل رقم ٥-٨ أ).

جـ- وظهر أيضاً أن تبادل الايونات الموجبة بين جذور النباتات ودقائق الطين الغروية قد يحدث مباشرة دون الحاجة إلى محلول التربة كوسط لحصول التبادل وقد سمي هذا النوع من التبادل بالتبادل التماسي contact exchange حيث ان الأيونات الموجبة الملتصقة على سطح الطين الغروي أو الجذور هي في حالة تذبذب ضمن نطاق محدود مما يؤدي إلى حصول التبادل المباشر، شكل رقم (٥-٨ ب).

د- ان الايونات الموجبة الملتصقة على سطح الجذور التي التصقت بالتبادل التماسي او عن طريق محلول التربة قد تندفع إلى داخل الخلايا وخلال جدار الخلية وربما بتبادلها مع أيونات الهيدروجين وحالما تتماس هذه الأيونات مع غلاف البروتوبلازم (Plasma membrane) فقد تتحرك إلى داخل البروتوبلازم بعملية حيوية (Active transport) أما بالنسبة لتثبيت الايونات السالبة داخل الخلية فقد أوضح دونان (Donnan) بنظريته المسماة اتزان دونان (Equilibrium Donnan) والتي مغزاها: اذا كانت بعض الايونات السالبة قد ثبتت في الخلية وعند انتشار أعداد متكافئة من أيونات سالبة وموجبة إلى داخل الخلية عبر غشاء الخلية اذا يكون توزيع الايونات على جانبي الغشاء غير متساوياً بسبب:

١- عند نقطة الاتزان يكون تركيز الايونات الموجبة الشحنة مساويا لتركيز الايونات السالبة الشحنة في كل جانبي الغشاء سواء كانت الايونات قابلة الانتشار أو غير قابلة للانتشار (مثبتة) أي:

أ. خارج الخلية:

$$X^+ = Y^- \quad .....(٩-٥)$$

حيث أن X^+ هو مجموع تراكيز الايونات الموجبة الشحنة.

وأن Y^- هو مجموع تراكيز الايونات السالبة الشحنة.

ب. داخل الخلية:

$$X^+ = Y^- + Z^- \quad .....(١٠-٥)$$

حيث ان X^+, Y^- هما التراكيز المتكافئة للايونات الموجبة والسالبة والمنتشرة إلى داخل الخلية. Z^- هي تركيز الايونات السالبة الشحنة والمثبتة داخل الخلية.

٢- عند نقطة الاتزان يجب أن يكون حاصل ضرب كل تركيز الايونات القابلة للانتشار الموجبة × تركيز الايونات القابلة للانتشار السالبة على جانب من

للغشاء مساوياً لحاصل ضرب تركيز الايونات القابلة للانتشار الموجبة × تركيز الايونات القابلة للانتشار السالبة على الجانب الآخر من الغشاء أي:

$$(X^{+})\ (Y^{-}) = (X^{+})\ (Y^{-}) \quad \text{.....(٥-١١)}$$

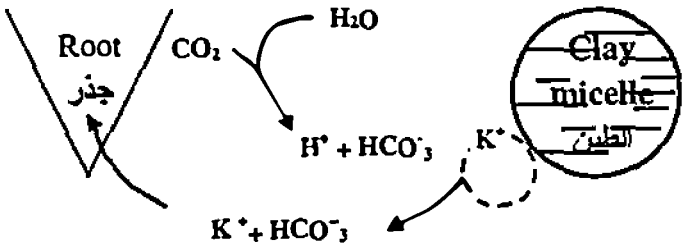
داخل الخلية خارج الخلية

ونتيجة لذلك يكون تركيز الايونات السالبة داخل الخلية أكثر من خارجها. ولأجل أن يتم التوازن الكهربائي لذلك يجب أن تمر أيونات موجبة اضافية عبر غشاء الخلية لمعادلة الايونات السالبة المثبتة في داخل الغشاء وهذا يؤدي إلى ان يكون تركيز الايونات الموجبة في الخلية أكثر من خارجها بعكس تركيز الايونات السالبة. شكل رقم (٥-٩).

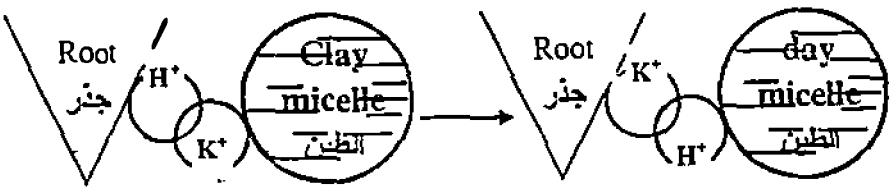
كما أن فرضية Donnan قد تفسر سبب تجمع الايونات السالبة في الخلية اكثر مما في خارجها في حالة وجود أيونات موجبة مثبتة مسبقاً في الخلية (شكل ٥-١٠).

ومما تجدر الاشارة اليه ان فكرة Donnan تأخذ بنظر الاعتبار تجمع الايونات السالبة ضد التدرج التركيزى للمحلول (Concentration Gradient) دون الحاجة إلى طاقة حيوية لحدوث ذلك التدرج او الفرق في تركيز الايونات.

أ



ب



شكل رقم (٥-٨): رسم تخطيطي لحدوث تبادل الايونات:

أ- التبادل بواسطة حامض الكاربونيك H_2CO_3.

ب- التبادل التماسي المباشر عن: Contact Exchange Devlin, 1966

النفاذية والتفاضل في الامتصاص Permeability and Selective Absorption

بالرغم من ان جدار الخلية لا يشكل أي عقبة في نفوذ ايونات العناصر الغذائية الا ان غشاء الخلية Plasma memberane يعتبر غشاء نصف ناضج differentially Permeable أي له القابلية على تمييز الايونات المختلفة فيسمح لنفوذ بعضها ويمنع مرور الأخرى بشرط توازن الايونات الموجبة والسالبة داخل الخلية كهربائيا وبعبارة أخرى للنبات قابلية اختيار معدل امتصاص ايونات العناصر الغذائية وكذلك نوعيتها فالامتصاص لا يتناسب طرديا مع كمية العناصر المتوفرة في محلول التربة.

وقد توفرت بعض المعلومات التالية المتعلقة بالنفاذية منها:

١- ان معدل مرور الايونات المختلفة إلى داخل الخلية يعتمد نسبيا على الشحنة الكهربائية فمثلا تمر الأيونات الأحادية الشحنة Monovalent كالنترات NO^-_3، الكلوريد Cl^- البوتاسيوم K^+، الصوديوم Na^+، الامونيوم NH_4^+ أسرع من الأيونات الثنائية الشحنة كالكبريتات SO_4^-، الكالسيوم Ca^{++} أو الثلاثية كالحديد Fe^{+++} كذلك وجد ان بعض الايونات تؤثر على معدل امتصاص الايونات الأخرى فمعدل امتصاص ايونات البوتاسيوم يزداد بوجود ايونات الكالسيوم Ca^{++} والمغنيسيوم Mg^{++} والحديد Fe^{+++}.

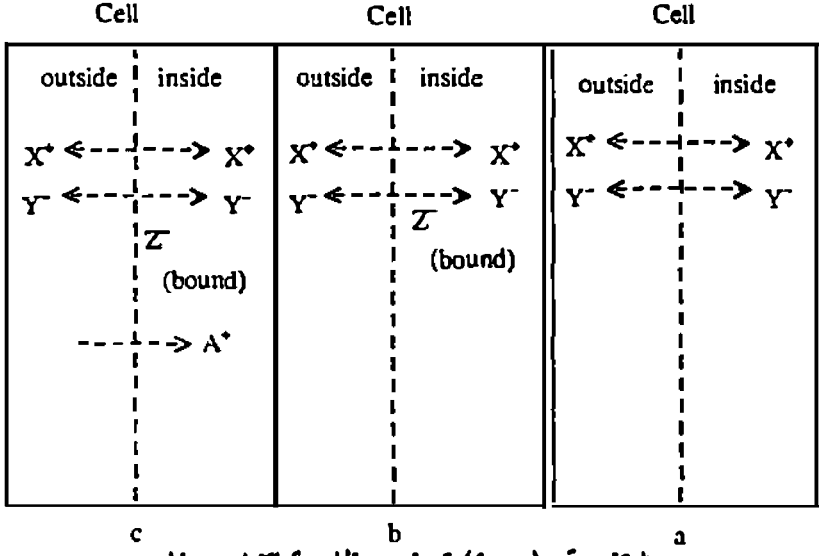
ومما تجدر الاشارة اليه انه عند امتصاص أيون ما فان توفر ايون مشابه له في الشحنة في نفس الوقت يؤدي إلى بطء عملية امتصاص الايون الأول أو قد تزيد من امتصاص الايون الأول، وفي حالات أخرى قد لا يؤثر على أيون آخر في عملية الامتصاص.

أما تأثير الايونات المتعاكسة في الشحنة فقد وضحته تجارب (Epstein et al, 1963) وكذلك (Luttge and Laties, 1966) بان انتقال ايونات البوتاسيوم حيويا لا يتعلق بانتقال ايونات الكلور السالبة.

والمهم في هذه التجارب انها تؤيد الفكرة القائلة بان امتصاص ايونات البوتاسيوم يعتمد على وجود مركب حامل خاص به (Carrier) كما ان الامتصاص يكون حيويا (Active Transport) وعلى كل حال فان امتصاص الايونات السالبة والموجبة لملح ما بمعدلات مختلفة يتطلب طاقة حيوية مع تحويرات في بعض الاعمال الحيوية فمثلا عند وضع جذور النبات في محلول K_2SO_4 وكان معدل امتصاص ايونات البوتاسيوم اسرع مما في حالة امتصاص ايونات الكبريتات فإن ذلك يجعل النبات يكون بعض الحوامض العضوية فى حالة ايونية سالبة مثل حامض الستريك Citric acid او الاوكزاليك Oxalic acid أو الماليك Malic acid وذلك لمعادلة تأثير زيادة ايونات البوتاسيوم وقد اثبت تجارب(Ulrich, 1941; 1942) هذه الحالة المذكورة.

٢- ظاهرة التضاد Antagonism

وهو ازالة التأثير السام لايونات بعض العناصر الغذائية بوجود عنصر آخر فقد وجد أن الانسجة النباتية تنمو جيداً في محاليل غذائية حاوية على ايونات ذات شحنة واحدة أو شحنتين بينما يقل النمو

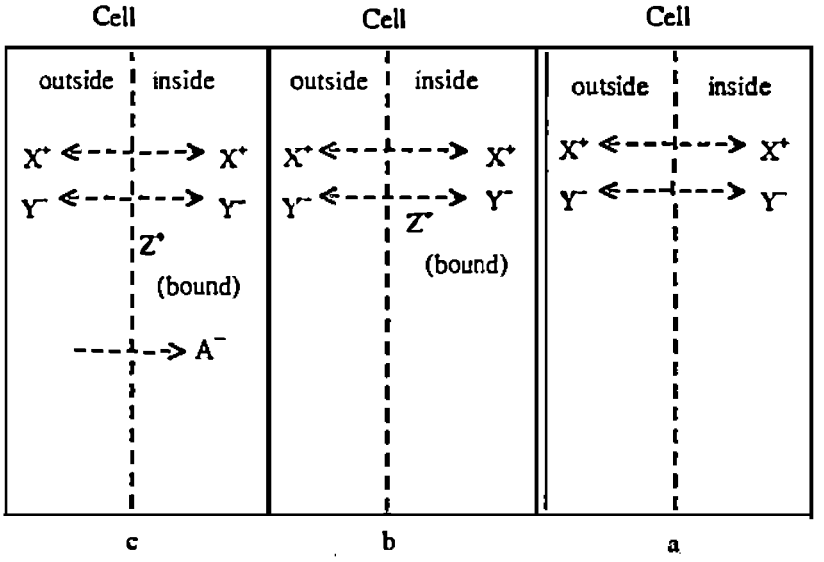


شكل رقم (٥-٩) توضيح ظاهرة اتزان دونان.

a- توازن الايونات على جانبي الغشاء وعدم وجود أيونات مثبتة.

b- وجود الايونات السالبة المثبتة داخل الخلية ($\bar{z}$)والنتيجة ان مجموع الايونات السالبة داخل الخلية اكثر من خارجها.

c- بعد الانتشار وحدوث اتزان دونان فان مجموع الايونات الموجبة في الخلية اكثر من خارجها (تجمع الايونات الموجبة).



شكل رقم (٥-١٠) توضيح ظاهرة اتزان دونان.

a- توازن الايونات على جانبي الغشاء وعدم وجود ايونات مثبتة.

b- وجود الايونات الموجبة المثبتة داخل الخلية (z^+) والنتيجة ان مجموع الايونات الموجبة داخل الخلية اكثر من خارجها.

c- بعد الانتشار وحدوث اتزان دونان فان مجموع الايونات السالبة داخل الخلية اكثر من خارجها (تجمع الايونات السالبة).

في المحاليل الحاوية على ايونات ذات نوع واحد من الشحنة فمثلا ان البادرات المزروعة في محاليل مخففة من كلوريد البوتاسيوم تظهر عليها علامات التسمم بسرعة ولكن اذا اضيفت كمية قليلة من كلوريد الكالسيوم إلى محلول كلوريد البوتاسيوم فان علامات التسمم تقل لان ايونات الكالسيوم تزيل تأثير ايونات البوتاسيوم السامة.

وفي سنوات سابقة كانت الدراسة مركزة حول هذا البحث وتجمعت كثيراً من المعلومات التي يصعب تأويلها في الوقت الحاضر فلقد وجد بأن ايونات العناصر المتباعدة نسبيا في الجدول الدوري هي اكثر تأثيرا في عملية التضاد (Antagonism) ولهذا فالصوديوم والبوتاسيوم لا يتنافسان بشدة كما لو تنافس الصوديوم والكالسيوم أو البوتاسيوم والباريوم. كما تبين ايضا بأن كميات قليلة جدا من ايونات العناصر المتنافسة تكفي لاظهار تأثير التضاد فاذا وجد ثلاثة ايونات موجبة في المحلول فانه من الصعب جداً معرفة من هو العنصر المنافس أو السام والحقيقة ان التفسير الفسيولوجي لهذه العناصر غير معروف لحد الآن.

الامتصاص أو النفوذ الحيوي Active Transport

تعتبر هذه العملية من الافعال الحيوية الفسيولوجية المهمة التي تجرى في أغشية الخلايا النباتية وأهم الأغشية ذات العلاقة هو الغشاء الخلوي Plasma memberane وغشاء الفجوة المسمى Tonoplast هذا وتعتبر فجوة الخلية (Vacuole) المحل المهم الذي تتجمع فيه الايونات المختلفة السالبة والموجبة وبكميات متكافئة كهربائيا.

وتعتبر عملية تجمع هذه الايونات في الخلايا مستمرة حتى ولو كان تركيز الايونات في الخلايا أكثر مما هو في محلول التربة فمثلاً قد يصبح تركيز ايونات البوتاسيوم في الخلايا عشرة أمثال أو أكثر مما هو في محلول التربة ولهذا سمى هذا النوع من النفوذ بالـ Active Transport (Macdonld et al, 1960) ولوحظ ايضا عند نقل نبات نامي في Hoagland Solution إلى الماء المقطر فقط فان ايونات العناصر الغذائية الموجودة في النبات لا تفقد كثيراً وتمر إلى الماء وقد استدل على ذلك عند زراعة بعض النباتات في محاليل غذائية حاوية على مواد مشعة (Radioactive labeled ions) مثل P_{32} ثم نقلها إلى محاليل غذائية عديمة الايونات المشعة ووجد أن كمية الاشعاع Radioactivity في انسجة هذه النباتات لا تختلف كثيراً بعد النقل (Epstein and Leggett, 1954) وبالرغم من أن أيونات البوتاسيوم وبعض الايونات الأخرى قد تتجمع داخل الخلية النباتية الا ان بعض الايونات الاخرى لا تتجمع. فالصوديوم عادة لا يتجمع في فجوات الخلايا النباتية

وفي بعض الاحيان لا يتجمع الكالسيوم كذلك (Salisbury and Ross, 1969). والجدول رقم (٥-٢) يوضح نتائج تعين تراكيز بعض الايونات الاحادية الشحنة كالصوديوم والبوتاسيوم والكلور الموجودة في مياه البحار وكذلك في فجوات الاشنات النامية في هذه المياه ويلاحظ ان احدى الاشنات تجمع الصوديوم قليلاً بينما يكون تركيز الصوديوم في الاشنة الأخرى أقل مما في ماء البحر. ولكن كلا النوعين من الاشنات تجمع البوتاسيوم بكثرة. كما أن احدى الاشنات تجمع ايونات الكلور بقلة في حين تجمعه الثانية بكثرة. ولذلك يستنتج بأن تجمع الايونات المختلفة في فجوات الخلايا يختلف باختلاف الانواع النباتية وهذا يصح ايضا على جذور النباتات الراقية والاكثر من هذا ان بعض العناصر غير الضرورية لنمو النباتات قد تتجمع بكثرة في خلايا النباتات وهذا خلاف ما ذكر مسبقاً. فلقد حصل Wallace, 1966 على ادلة تبين ان ايونات الصوديوم تتجمع بكثرة داخل فجوات خلايا الجذور ولكنها لا تستطيع الخروج من الفجوات بسهولة أي أن للفجوات تمثل المخزن الرئيسي لبعض الايونات كالصوديوم.

جدول رقم (٥-٢) تراكيز بعض الايونات الرئيسية الموجودة في مياه البحار مقارنة بتراكيز هذه الايونات الموجودة في عصير فجوات بعض الاشنات. عن: Salisbury and Ross, 1969

الايون	الأشنة Nitella obtuse		الأشنة Halicystis ovalis	
	تركيز الايون في الفجوة	تركيز الايون في ماء البحر رقم (١)	تركيز الايون في الفجوة	تركيز الايون في ماء البحر رقم (٢)
	mM	mM	mM	mM
Na^+	٥٤	٣٠	٢٥٧	٤٨٨
K^+	١١٣	٠,٦٥	٢٣٧	١٢
Cl^-	٢٠٦	٣٥	٥٤٣	٥٢٣

هذا وتتميز عملية الـ Active Transport بالخصائص التالية:

١- تحدث في الجزء الداخلي في الخلية inner space أي في الأغشية الخلوية مثل غشاء البلازما وغشاء الفجوة Tonoplast والسايتوبلازم. وتعتبر الفجوة المحل المهم الذي تتجمع فيه الأيونات السالبة والموجبة بكميات متكافئة كهربائياً.

٢- تمتاز بتجمع الايونات في الخلية اكثر مما في خارج الخلية أي عدم الوصول في النهاية إلى حالة التوازن الديناميكي بين داخل وخارج الخلية.

مثال (٥-١):

ان الطاقة الكهربائية الكيمياوية بين الجذر والوسط الغذائي هو 100 mv - وتاني تركيز البوتاسيوم في الوسط الغذائي هو 50 u mole / ml في درجة ٢٠°م. احسب تركيز البوتاسيوم في الجذر وبين نوعية الامتصاص.

الحـــل

باستعمال معادلة Nernst (٥-٨):

$$\Delta E = \frac{RT}{ZF} . \ln \frac{cat_o^t}{cat_i^t}$$

والتي تختصر إلى ماياتي:

$$\Delta E = \frac{26}{Z} \times 2.3 \log \frac{cat_o^t}{cat_i^t}$$

$$-100 = \frac{26}{1} \times 2.3 \log \frac{cat_o^t}{cat_i^t}$$

$$+100 = 26 \times 2.3 \log \frac{cat_i^t}{cat_o^t}$$

$$\log \frac{cat_i^t}{cat_o^t} = \frac{100}{26 \times 2.3}$$

$$\log \frac{cat_i^t}{cat_o^t} = 1.67$$

$$\frac{cat_i^t}{cat_o^t} = \text{antilog } 1.67$$

$$\frac{cat_i^t}{cat_o^t} = 46$$

$$\frac{cat_i^t}{50} = 46$$

$$cat_i^t = 50 \times 46 = 2300 \text{ u mole / ml.}$$

وهو تركيز البوتاسيوم في داخل الخلية وبذلك يتجمع البوتاسيوم في الخلية اكثر في خارجها والامتصاص هو نشط active.

٣- تتطلب صرف طاقة حيوية لغرض ضخ الايونات إلى داخل الخلية والتي تتجمع بكثرة في الخلية وأن كمية الطاقة المصروفة يمكن تقديرها كالآتي:-

$$\Delta G = RT \ln \frac{C_2}{C_1} \qquad \text{.....(٩-٥)}$$

حيث أن ΔG هي الطاقة الحرة Free energy المصروفة بوحدة cal / mole وأن R هو معامل الغاز الثابت بوحدة 1.987 cal / mole. degree.

وأن T هي درجة الحرارة المطلقة (C + 273).

وأن C_2 هو تركيز الايونات داخل الخلية بوحدة m mole / ml.

وأن C_1 هو تركيز الايونات خارج الخلية بوحدة m mole / ml.

وأن ln هو اللوغاريتم الطبيعي الذي يساوي log 2.3.

مثال (٥-٢):-

ان نسبة تركيز احد الايونات بين داخل وخارج الخلية هو 10000 في درجة حرارة 20 م°. ماهى كمية الطاقة المصروفة لحفظ الايونات داخل الخلية.

الحـــل

$$\Delta G = RT \ln \frac{C_2}{C_1}$$

$$\Delta G = (1.987)(293)(2.3) \log \frac{10000}{1}$$

$$\Delta G = 1.987 \times 293 \times 2.3 \times 4$$

$$\Delta G = 5356.1 \text{ cal / mole.}$$

٤- بما أن الامتصاص بالنشط عملية حيوية لذلك تعتمد على توفر الاوكسجين Hoagland, 1944 بالاضافة إلى أنها حساسة جداً لوجود المواد المثبطة الحيوية أو السامة (Ordin and Jacobson, 1955) فقد وجد ان معدل" active transport" يقل أو يتوقف برجود المواد السامة مثل أيونات السايند(CN^-) المانعة للتنفس.

٥- ان الامتصاص النشط يتأثر بانخفاض درجة الحرارة (Macrobbie, 1962) كما أنها تنخفض عند حلول الظلام (Lookeren Compagne, 1957).

٦- لقد تبين أن هذه الايونات المارة بعملية الـ Active Transport عبر أغشية الخلايا (Plasma memberane) التي تتصف بانها لا تسمح الا بدرجة قليلة جدا لمرور هذه الايونات إلى داخل الخلايا بعملية النفوذ العادية السابقة (Arisz, 1964).

٧- وغالبا ما تطلق على هذه العملية بالـ Carrier Hypothesis أي فرضية المركب الحامل وهي تفترض أن الايونات أو الجزيئات المنقولة بمساعدة الطاقة تتحد مع المركب الحامل الذي هو احدى مكونات غشاء الخلية وتكون مركبات معقدة التي تمر عبر غشاء الخلية إلى داخل الخلية ثم تتحلل المركبات المعقدة لتترك الايونات او الجزيئات داخل الخلايا وبعد ذلك يجب اعادة

المركب الحامل إلى هيئته الأولى إلى خارج غشاء الخلية وتزوده بالطاقة الحيوية ليكون جاهزا للدور الثاني وهلم جرى.

هذا وان الايونات بعد نفوذها إلى داخل الخلية تصبح غير حرة في الرجوع إلى خارج الخلية لان غشاء الخلية لا يسمح بنفوذها للخارج.

أ- أنها تحتاج مباشرة إلى طاقة حيوية لدفع الايونات إلى داخل الخلية ولهذا تعتمد هذه العملية على توفر الاوكسجين (Hoagland, 1944) بالاضافة إلى انها حساسة جداً عند وجود المواد المثبطة الحيوية والسامة (Metabolic Inhibitor or Poisions) كما ثبت بذلك التجارب (Ordin and Jacobson, 1955).

فقد وجد ان معدل الـ (Active Transport) يقل أو يتوقف بوجود المواد السامة مثل أيونات السايند CN^- المانعة للتنفس.

ب- ان العملية تتأثر بانخفاض درجة الحرارة (Macrobbie, 1962) كما انها تنخفض عند حلول الظلام (Lookeren campagne, 1957).

مضخة الصوديوم (Sodium Pump)

ان نقل ايونات الصوديوم من الجذور إلى الاوراق يحدث في بعض النباتات فمثلا في احدى أصناف البنجر السكري يكثر تركيز الصوديوم في الأوراق وكذلك الحال في بعض النباتات الصحراوية وبعض النباتات التي تعيش في المناطق المالحة (Halophytes) كالنبات (Atriplex halogeton). مما تقدم يستنتج بأن بعض النباتات الراقية والاشنات المختلفة تمتلك ميكانيكية معينة للمحافظة على التركيز الواطيء للصوديوم في سايتوبلازم الخلايا وذلك بضخ ايونات الصوديوم حيويا من السايتوبلازم إلى الفجوات كلما امتصت ايونات الصوديوم بصورة حرة (Passive) من خارج الخلية إلى داخليا.

ان هذه الميكانيكية تدعى (Sodium Pump) وهي حيوية وتعتمد على توفر الطاقة بشكل ATP أو (Adenosine Triphosphate) المجهزة بعملية التنفس أو بعمليات حيوية أخرى ويعتقد بأن قذف ايونات الصوديوم بواسطة حامل خاص

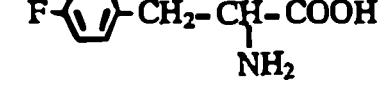
(carrier) في هذا النظام (Sodium Pump) مرتبط بأخذ أيونات البوتاسيوم على الرغم من ان أيونات البوتاسيوم قد تؤخذ بميكانيكية أخرى. فقد لوحظ في تجارب امتصاص الصوديوم والبوتاسيوم بأنه عند تجمع الصوديوم في الخلية فان البوتاسيوم ينضح منها وبعدئذ لوحظ نضوح الصوديوم وتجمع البوتاسيوم مرة أخرى في الخلية لهذا يعتقد البعض بأن البوتاسيوم لا يدخل إلى الخلية بعملية حيوية (active transport) ولكن الصوديوم يقذف خارج سايتوبلازم الخلية بالعملية الحيوية المذكورة (Sodium Pump) مما تسبب حدوث زيادة في تركيز الأيونات الموجبة خارج الخلية وبالتالي نفوذ البوتاسيوم للخلية بعملية حرة passive.

امتصاص المركبات العضوية

ان المعلومات المتعلقة بامتصاص المركبات العضوية بصورة حرة أو حيوية لا تزال قليلة. فلقد وجد ان امتصاص الأحماض الامينية قد يكون حيويا في بعض الكائنات الحية الدقيقة بسبب أن التركيز الداخلي لهذه الجزيئات يفوق تركيزها في الوسط الخارجي عندما تتنفس هذه الكائنات الحية بصورة طبيعية.

لقد اجريت تجارب عديدة على امتصاص جزيئات متشابهة كيمياويا للأحماض الأمينية الموجودة بصورة طبيعية في النباتات ولوحظ حدوث عملية (التثبيط التنافسي Competitive inhibition). لامتصاص هذه الجزيئات وقد لا يكون التنافسي بالضرورة على حامل معين (Carrier) بل على عدة حوامل مختلفة. كما وجد في بحوث أخرى ان أحد الحوامض الأمينية قد يمنع امتصاص أحماض أمينية أخرى تختلف عنه في الصيغ التركيبية. أما في حالة توفر عدة أنواع مختلفة من الحوامل (Carriers) فمن الصعب فهم لماذا نوع معين من الحوامض الأمينية يمنع أو يثبط امتصاص النوع الآخر؟

لقد حصلت نفس النتائج عندما بحث تأثير المركب P– Fluorophenylalanine



(وهو مركب مانع inhibitor) في عملية تكوين البروتينات) على امتصاص الحوامض الأمينية الموجودة بصورة طبيعية مثل Glycine وPhenylalanine و leucine من قبل قطع من أوراق النبات المسمى الحسك(Xanthium strumarium) فلقد قل امتصاص الحامض الاميني Phenylalanine وهو مشابه لتركيب الـ Inhibitor وكذلك منع أخذ الأحماض الامينية الأخرى المختلفة في تركيبها عن تركيب الـ Inhibitor.

- ومما يجدر ذكره ان الحامض الأميني Phenylalanine لا يؤثر في امتصاص المركب المانع (P – Fluorophenylalanine) ولهذا أقترح بأنه اذا كانت عدة حوامل (carriers) مشتركة في امتصاص الأحماض الأمينية فان هذه الحوامل تمتلك ما يسمى (Poor Specificities) اتجاه هذه الحوامض الأمينية أو قد تتغير خواص هذه الحوامل بسهولة جدا لدرجة تأثيرها على حمل ونقل هذه الحوامض الأمينية.

أما بالنسبة لنقل السكريات كالكلكوز والفركتوز والسكروز وكذلك Sugar Phosphate فقد تحدث في الخلايا النباتية ويحتمل حركتها بواسطة الحوامل carriers وكذلك يعتقد بأن السكريات تتحول موقتا إلى Sugar Phosphates عند عبورها الغشاء ومن ثم تتحرر السكريات الحرة داخل الخلايا. كما وجد حدوث تغير في نوعية السكر عند نقله في اللحاء فمن المعلوم ان السكروز هو السكر الذي تكونه خلايا الورقة الا أن بعض النباتات تحول السكروز إلى السكر Stachyose (سكر ذو ٢٤ ذرة كربون) الذي ينقل إلى أجزاء النباتات الأخرى.

عملية الالتهام الحوصلي (Pinocytosis)

يعتقد بأن الجزيئات الضخمة كالفايرس (Virus) والبروتينات والحوامض النووية قد تخترق الأغشية الخلوية وربما تنتقل من جزء لآخر في النبات. كما ان هذه الجزيئات قد تمتص من قبل الخلايا وبالامكان كشف وجودها داخل الخلايا الحية.

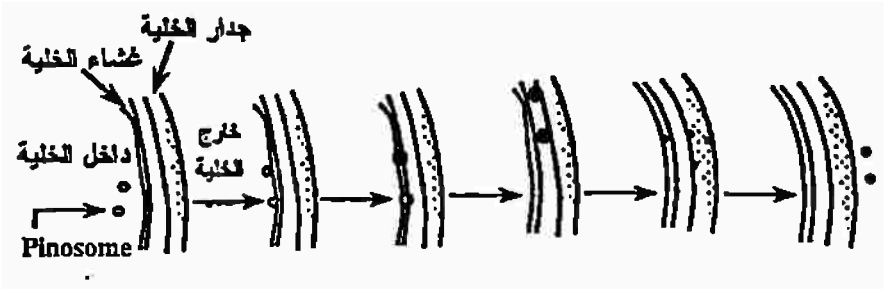
لقد وجد ان عدة أنزيمات تفرزها الاعضاء النباتية المختلفة وخاصة الجذور كما أن افراز الانزيمات يكون شائعاً في بعض الاحياء المجهرية وخاصة الاحياء الرمية (Saprophytic) والمرضية (Pathogenic) لكي يتسنى لها امتصاص الغذاء.

ويمكن أن تحدث حركة هذه الجزيئات الضخمة من خلية نباتية لاخرى خلال ما يسمى (Plasmalemma). وفي تلك الحالة لا يشترط أن تمر هذه الجزئيات خلال الأغشية الخلوية (Plasmodesmata). بيد ان التجارب دلت على امكانية امتصاص مثل هذه المواد خلال سايتوبلازم خلايا الجذور او الاعضاء النباتية الاخرى من خارج جسم النبات. والسؤال المهم هو كيف تستطيع هذه الجزيئات الضخمة اختراق غشاء الخلية (Plasmalemma) ؟ لذلك افترض وجود عملية حيوية اطلق عليها (Pinocytosis) وبواسطتها يمكن للأغشية أن تمتص المواد ذات الأوزان الجزيئية العالية. ان هذه العملية لوحظت في بعض الحيوانات الدنيا مثل (Amoeba) لأن الـ (Plasmalemma) لتلك الكائنات الحية الدقيقة يكون غير متجانس وفيه تجعدات كثيرة. كما شوهد بالمكرسكوب اندماج حويصلات دقيقة دعيت(Pinosomes) باحدى جهات الغشاء ثم انسلاخها من الجهة الاخرى للغشاء. ويحتمل ان تكون الـ (Pinosomes) حاملة المواد مختلفة ضرورية لتغذية الكائن الحي. شكل رقم (٥-١١).

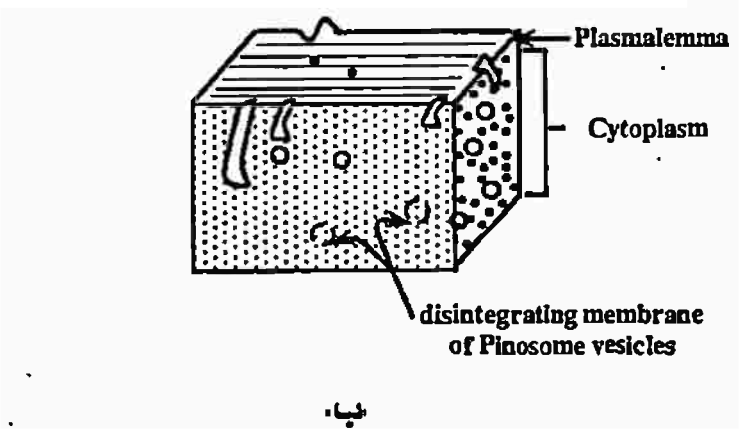
هذا ويظهر ان عملية الـ (Pinocytosis) مهمة في بعض الحيوانات ولذلك اتجهت أنظار الفسيولوجيين النباتيين إلى امكانية اعتبار الـ (Pinocytosis) ميكانيكية لامتصاص الجزيئات الضخمة.

لقد دلت نتائج المكرسكوب الالكتروني بأن الـ (Plasmalemma) في بعض الخلايا النباتية ليست متجانسة بل فيها انبعاجات مختلفة وهذا ما يدل على امكانية حدوث عملية الـ (Pinocytosis) في هذه الخلايا.

ومن الجدير ذكره انه بالرغم من ان الـ(Pinocytosis) تعتبر عملية حيوية وتعتمد على توفر الطاقة بشكل ATP (Adenosine Triphosphate) الا انه ليس من الضروري ان يحدث الامتصاص الحيوي ضد تدرج الطاقة الكيمياوية الكهربائية الكامنة كما ان عملية الـ (Pinocytosis) ليست عامة في كل النباتات.



أ.



ب.

شكل رقم (٥-١١):

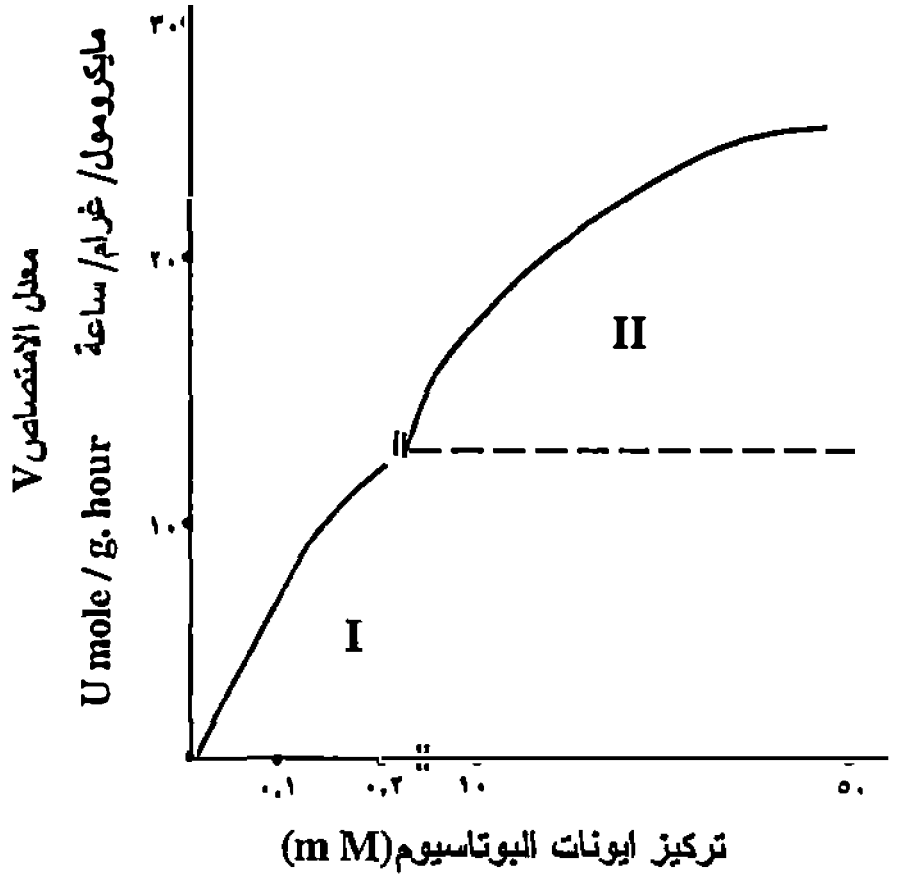
أ- رسم تخطيطي يوضح عملية الـ (Pinocytosis) والتي قد تكون احدى عمليات الـ (Active Transport) وهنا تظهر الحويصلات المسماة (Pinosomes) المتكونة في السايتوبلازم ثم تقترب من غشاء الخلية وتندمج معه ثم تندفع إلى خارج الغشاء وأخيراً تخرج من الخلية.

ب- توضيح أصل تكوين الحويصلات (Pinosomes) من السايتوبلازم والغشاء الخلوي (Plasmalemma) ثم كيفية هدمها.

الطريقتان الميكانيكيتان للامتصاص الحيوي
The Dual Mechanisms of Active Transport

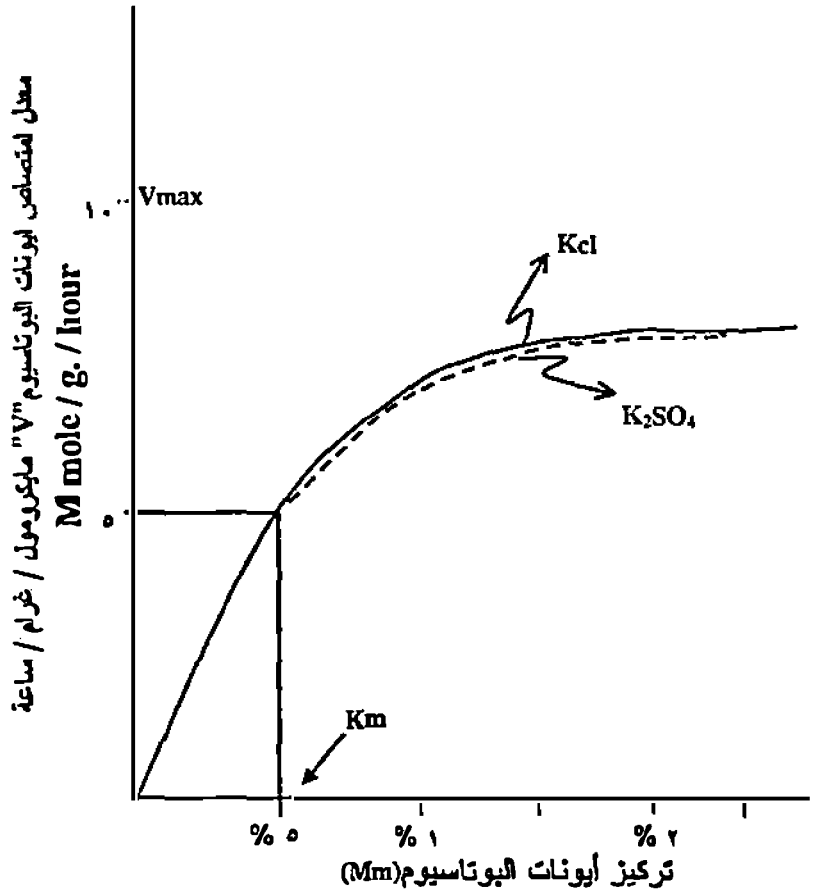
لقد أوضحت تجارب Epstein et al, 1963 وجود طريقتين ميكانيكيتين للامتصاص الحيوي ففي الميكانيكية الاولى ظهر انها تعمل في التراكيز الواطئة للايونات وتمتاز بتخصصها للبوتاسيوم وهذه الميكانيكية تحدث بحدود تركيز (0.2 m M). كما ان معدل الامتصاص يشابه (v) او سرعة التفاعل الحيوي في معادلة التفاعل الانزيمي وتأثير تركيز المادة المتفاعلة على معدل او سرعة التفاعل في نظام Michaelis Menten Kinetics.

غير انه عند زيادة تركيز المحلول الخارجي وفي مدى يتراوح تركيز أيونات البوتاسيوم(1 – 50 m M) تحدث ميكانيكية ثانية لامتصاص ايونات البوتاسيوم كما في شكل (٥-١٢) كما انها غير متخصصة لأيونات البوتاسيوم فقد وجد ان أيونات الصوديوم او الأيونات الموجبة الاخرى تنافس أيونات البوتاسيوم (Bowen, 1968; Rains and Epstein, 1967) كما ان طريقتي العمل تختلفان بالنسبة لتأثير الايونات المضادة ففي الميكانيكية الاولى يلاحظ ان امتصاص ايونات البوتاسيوم لا يتأثر كثيراً عند تعويض الكبريتات للكلوريد كأيونات سالبة كما في شكل (٥-١٣) بينما في الميكانيكية الثانية وجد ان معدل امتصاص البوتاسيوم يقل كثيراً عند وجود الكبريتات كأيونات سالبة (Lu) وأشار Epstein, 1966 ان كل من الميكانيكيتين قد تحدث في أنسجة الجذر والورقة والانسجة الخازنة الاخرى.



شكل رقم (٥-١٢): معدل امتصاص ايونات البوتاسيوم بواسطة جذور الشعير كدالة لتركيز ايونات البوتاسيوم وفيها يبين ان الميكانيكية الاولى تعمل في التراكيز الواطئ للبوتاسيوم والميكانيكية الثانية تعمل في التركيز العالي.

عن: Epstein et al, 1963



شكل رقم (٥-١٣): معدل امتصاص ايونات البوتاسيوم (v) بواسطة جذور الشعير كدالة التركيز البوتاسيوم المتمثل بـ (KCl) أو (K_2SO_4) ويلاحظ ان معدل امتصاص ايونات البوتاسيوم لا يتأثر بنوعية الايونات السالبة ($SO_4^{=}$) أو (Cl^-) عن : Epstein, 1972

أماكن عمل الطريقتين الميكانيكيتين للامتصاص الحيوي

ان الاعتراف بوجود طريقتين ميكانيكيتين مختلفين لأمتصاص الايونات يجعل المرء يتساءل عن مكان عملها بالنسبة لأغشية الخلية المختلفة، فلقد وجد ان الميكانيكية الاولى تعمل في غشاء الخلية Plasmalemma أو Plasma membrane بدليل ان الميكانيكية الاولى تتميز بوجود الفة شديدة للايونات الممتصة والموجودة بتركيز ولطيء في محلول التربة كأيونات البوتاسيوم والتي يجب على هذه الايونات تلاقي اولا غشاء الخلية لأجل ان تصل إلى السايتوبلازم.

والدليل الأخر هو زيادة معدل امتصاص الايونات في الميكانيكية الاولى عند وجود الكالسيوم في المحلول الخارجي، هذا وقد وجد (Epstein, 1965) ان الكالسيوم يزيد من امتصاص البوتاسيوم وعند قلة الكالسيوم في المحلول الخارجي فتحدث عرقلة التخصص في الامتصاص Selectivity أما الميكانيكية الثانية فهي لازالت مدار جدل ونقاش فبينما يفترض Epstein et al, 1963 بوجودها في غشاء الخلية Plasmalemma وتعمل بالتعاون والتكامل مع الميكانيكية الاولى نرى ان Osmond and Laties, 1968 يفترضون انها واقعة في غشاء الفجوة Tonoplast.

لذلك يستنتج أما ان تكون الطريقتين الميكانيكتين تعملان بالتوازي (Parallel) أو بالتعاقب (Series) شكل رقم (٥-١٤).

فاذا افترضنا أنهم يعملان بالتوازي فهذا يعني ان أماكن عمل الطريقتين الميكانيكيتين هو في غشاء الخلية (Plasmalemma) وفي حالة التراكيز الواطئة للايونات في وسط البيئة المحيطة بالخلايا تكون الميكانيكية الاولى هي العاملة أما في حالة التراكيز العالية فان الميكانيكية الثانية تعمل بالتكامل مع الاولى (القسم الأعلى من شكل رقم (٥-١٤).

أما اذا افترضنا ان الميكانيكية الثانية تعمل في غشاء الفجوة (Tonoplast) فهذا يعني ان الطريقتين الميكانيكيتين تعملان بالتعاقب (Series) (القسم الأسفل من شكل رقم ٥-١٤) ومما يجدر ذكره اذا كان معدل امتصاص الايونات محدداً بالميكانيكية الاولى لذلك لا يصل المعدل النهائي للامتصاص إلى معدل الامتصاص

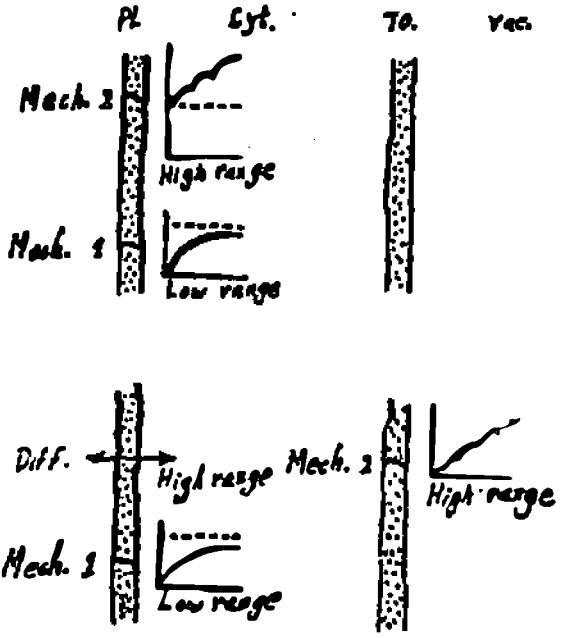
المسموح به في الميكانيكية الاولى أي بعبارة أخرى لا يمكن ان تحدث تراكيز عالية للايونات في الخلية وهذا وهو خلاف الواقع ولأجل التغلب على هذه الصعوبة في عمل الميكانيكيتين بالتعاقب (Series) اقترح Laties وجماعته بأنه في حالة وجود التراكيز العالية من الايونات فيكون مجال عمل الميكانيكية الثانية بأن تنتشر الايونات (Diffustion) بعملية حرة Passive خلال غشاء الخليةPlasmalemma وبمعدل أعلى من المسموح به في الميكانيكية الاولى ثم يأتي عمل الميكانيكية الثانية الواقعة في غشاء الفجوة وكان الدليل لفرضية Laties هو من تجارب Torii and Leties حيث قاسوا معدل امتصاص ايونات الكلور (Cl^-) والروبيديوم (Rb^+) بواسطة الجذور الطرفية للذرة (The Apical 2 mm) وكذلك بواسطة أنسجة جذرية متباعدة نسبيا ولنفس النبات وهذه الانسجة مكونة من خلايا ذات فجوات ناضجة أو موحدة فوجد ان كل من الطريقتين الميكانيكيتين تعملان كما لوحظ في جذور الشعير من قبل (Epstein and Rains, 1965, Elzam et al, 1964).

ففي حالة التركيز الواطيء شوهد عمل الميكانيكية الاولى ولكن في التركيز العالي وجد ان معدل الامتصاص يتعلق بتركيز الايونات في المحلول الخارجي كعلاقة الخط المستقيم شبيها بعملية الانتشار (Diffusien) وقد افترض Laties وجماعته ان خلايا الجذر الطرفية المرستيمية تكون عديمة الفجوات ولهذا استنتج هؤلاء بعدم وجود أغشية للفجوات (Tonoplasts) وعدم وجود للميكانيكية الثانية.

بيد أن Epstein وجماعته يدحضون ذلك بقولهم ان الخلايا المرستيمية تمتلك فجوات صغيرة جداً وان المجموع الكلي لمساحة الـ (Tonoplasts) تساوي ان لم تزد على مساحة الـ (Tonoplast) في الخلية الناضجة لذلك يعتقد Epstein وجماعته بأن المعدل الكلي للامتصاص ناتج عن عمل الميكانيكية بالتوازي(Parallel).

وفي احدى التجارب التي استخدموها في جذور الشعير عندما يكون تركيز ايونات البوتاسيوم(10 mM) في المحلول الخارجي فان معدل الامتصاص يكون مساويا للمجموع الكلي لمعدلات الامتصاص بطريق الميكانيكية الاولى والثانية اذا كانتا تعملان بالتوازي فتبين للباحثين ان تركيز البوتاسيوم يقارب (10 Mm) وان تركيز الصوديوم يتراوح من الصفر إلى (50 mM) ومما يجدر ذكره ان

ميكانيكية الثابتة غير متخصصة بالنسبة لايونات البوتاسيوم (شكل رقم ٥-١٥) كما قدم Welch and Epstein, 1968: 1969



شكل رقم (٥-١٤): رسم تخطيطي لتوضيح العمل بالتوازي (Parallel) في القسم العلوي من الشكل أو بالتعاقب (Series) في القسم السفلي من الشكل.

التابع للطرقتين الميكانيكيتين لامتصاص الايونات. ان الخطوط المتموجة في الأغشية تمثل ميكانيكية لمتصاص الايونات حيويا أما الخطوط المستقيمة فتمثل الامتصاص الحر (Diffusion).

Pl. (Plasmalemma) او غشاء البلازمة او غشاء الخلية.

Cyt. (Cytoplasm) أو السايتوبلازم.

To. (Tonoplast) أو غشاء الفجوة.

Diff. (Diffusion) أو الانتشار.

عن: Epstein, 1972.

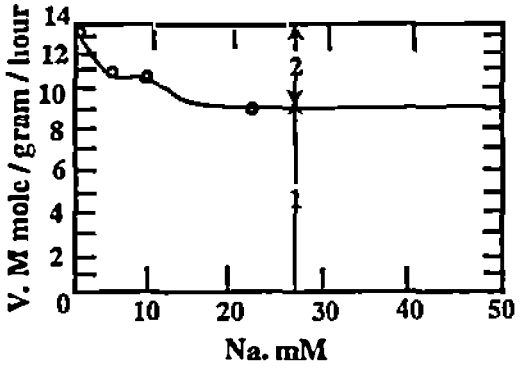
دليلا آخر على أن الطريقتين الميكانيكيتين تعملان بالتوازي وهو عدم وجود عملية انتشار الايونات خلال الـ Plasmalemma كما اقترح من قبل Laties وجماعته. كما قدم شخص آخر وهو Kannan, 1971 دليلاً أخر إلى فرضية Epstein فقد لاحظ عمل الطريقتين الميكانيكيتين في امتصاص الروبيديوم (Rb^+) بواسطة الأنسات الخضراء الوحيدة الخلية التي لا تحتوي على فجوة Chlorolla pyrenoidosa وبما ان غشاء الفجوة (Tonoplast) يكون معدوما في هذا النبات لذلك نستنتج ان اماكن عمل الطريقتين الميكانيكيتين هو الـ (Plasmalemma) والحقيقة أن طريقة الامتصاص في النبات الواطئة تختلف عنها في النباتات الراقية لذلك يكون الدليل الأخير غير دقيق جداً.

كذلك يظهر ان الباحث المشهور Epstein يأخذ فقط بنظر الأعتبار عملية الامتصاص بطريقة حيوية Active Transport وقد توجد بعض الحالات التي يكون الامتصاص فيها حرا Passive Absorption لذلك نحتاج إلى بحوث أخرى مركزة للتأكد من أماكن وكيفية حدوث الامتصاص الحيوي.

طبيعة المركب الحامل The Nature of Carrier

ان هذا المركب الحامل (Carrier) قد شبه بالانزيم (Permease) او نوع خاص من البروتين (Epstein and Hagen, 1952) والذي يحتوي على العديد من أماكن الالتقاط النشطة Binding sites أو(actives sites) التي تحتل من قبل أيونات العناصر الغذائية (Petterson, 1966, persson, 1969) شكل رقم (٥-١٦).

كما ان مدى احتلال او اشغال الاماكن النشطة يعتمد على تركيز الايونات فاذا ما عمل منحني بياني



شكل رقم (٥-١٥): معدل امتصاص ايونات البوتاسيوم (V) بواسطة جذور الشعير كدالة لتركيز (NaCl) ان تركيز (KCl) هو (10 mM) وتركيز ($CaSO_4$) هو (0.5 mM).

عن: Welch and Epstein, 1968

ووضع معدل امتصاص الايونات كايونات البوتاسيوم على المحور العمودي وتركيز ايونات البوتاسيوم على المحور الافقي يحصل على ما يشبه النظام (Michaelis Menten Kinetics) شكل رقم (٥-١٧) ومن الجدير ذكره ان معادلة Michaelis – Menten.

$$v = \frac{Vmax \times (S)}{Km + (S)} \quad .....(٥-١٠)$$

حيث ان v هي سرعة التفاعل الحيوي او معدل الامتصاص يقاس مايكرومول/ غرام/ ساعة.

أو Micro mole / gram / hour

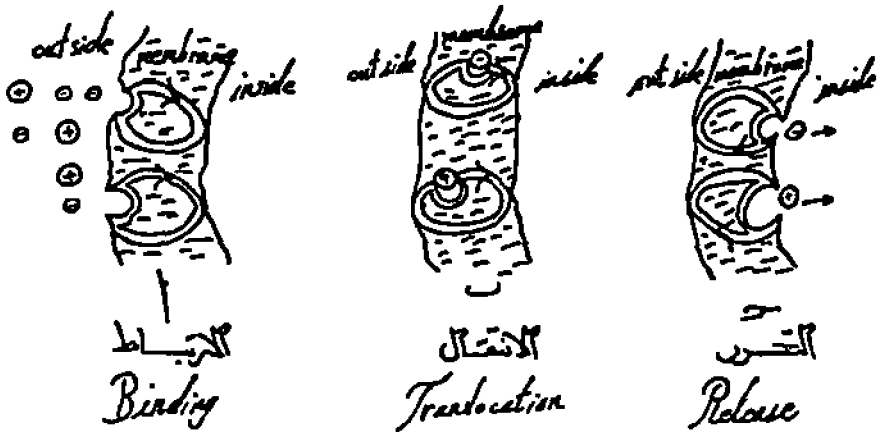
وVmax هي السرعة القصوى او أعلى معدل للامتصاص وبنفس الوحدات السابقة.

و(S) هي تركيز للمادة المتفاعلة او تركيز الايونات الممتصة بوحدة ملي مول (mM).

وKm هو معامل ثابت Michaelis وهوتركيز المادة او الايونات الممتصة اللازمة لتكوين نصف السرعة القصوى من التفاعل او الامتصاص أو $\left(\frac{1}{2} Vmax\right)$

وبعبارة أخرى لنفرض ان (S) هو تركيز الايونات لحدوث التفاعل او معدل الامتصاص بما مقداره $\left(\frac{1}{2} Vmax\right)$ لذلك تكون

$$\frac{1}{2} Vmax = \frac{Vmax.\ (S)}{Km + (S)} \qquad .....(١١-٥)$$



شكل رقم (٥-١٦): رسم تخطيطي لنموذج يوضح فكرة الحامل (Carrier).

أ- حالة الارتباط بين الأيونات الموجبة او السالبة مع الحوامل المتخصصة لكل منها في الجهة الخارجية من الغشاء الخلوي.

ب- حالة تكوين المركب المعقد والانتقال إلى الجهة الداخلية من الغشاء الخلوي.

جـ- حالة تحرر الأيونات من الحامل واندفاعها إلى داخل الخلية.

محور عن: Loewy and Siekevitz, 1969.

اذن
$$Km + (S) = 2\ (S)$$

$$Km = (S) \quad Km \qquad (١٢-٥)$$

وهـذا يعني ان Km هو تركيز المادة او الايونات اللازمة لحدوث نصف السرعة القصوى من التفاعل الحيوي او نصف معدل الامتصاص.

ومما تجدر الاشارة إليه ان معادلة Michaelis – Menten قد ترتب بعدة أشكال من المنحنيات البيانية غير أن أكثرها شيوعاً هو شكل رقم (٥-١٧) الذي يبين انه في حالة تركيز الايونات (S) الواطيء تكون علاقة معدل الامتصاص او

سرعة التفاعل (v) وتركيز ايونات البوتاسيوم (S) كعلاقة الخط المستقيم وهذا مايسمى في الكيمياء الفيزيائية Physical Chemistry بنظام (Andrews, 1970) (First Order Kinetics).

حيث ان

$$\frac{d(S)}{dt} = K(S) \quad .....(٥-١٣)$$

وبما ان $\frac{d(S)}{dt}$ هو بمثابة معدل الامتصاص (v) لذلك يكون:

$$V = K(S) \quad .....(٥-١٤)$$

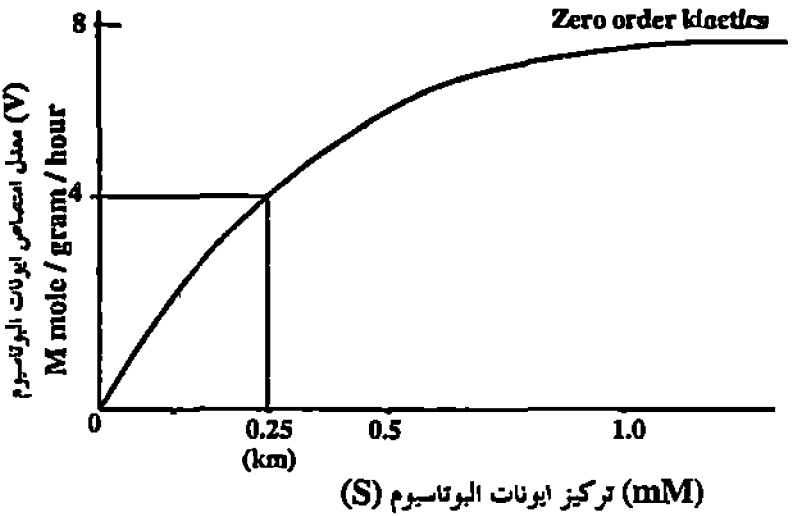
أي ان معدل الامتصاص (V) يساوي كمية ثابتة (K) مضروباً في تركيز الايونات(S) الا انه عندما يصبح تركيز الايونات عالياً جداً فعندئذ ينعدم تأثير التركيز ويصبح

$$\frac{d(S)}{dt} = K \quad .....(٥-١٥)$$

أو

$$V = K \quad .....(٥-١٦)$$

أي ان معدل الامتصاص (v) يصبح غير معتمد على تركيز الايونات ويسمى هذا النوع من النظام الحيوي Zero Order Kinetics.



شكل رقم (٥-١٧): معدل امتصاص ايونات البوتاسيوم بواسطة جذور الشعير يزداد بازدياد ايونات البوتاسيوم في المحلول الغذائي

محور عن: Cann and Stumpf, 1967

أما جوهر هذا المركب الحامل فهو غير مؤكد حقيقة فقد افترضت عدة مركبات حيوية لهذا الغرض منها:-

أ- Cytochromes وهي مركبات بروتينية ذات صبغة وحاوية على الحديد وتشترك في التفاعلات الحيوية كالتنفس والتركيب الضوئي وغيرها.

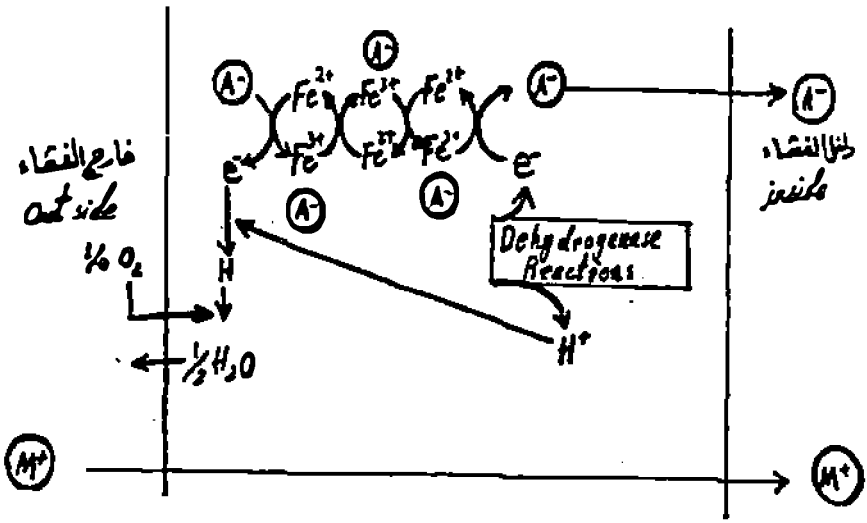
أما كيفية تعلق مركبات الـ (Cytochromes) في نقل ايونات العناصر الغذائية فقد أشيرت إليها عدة فرضيات منها الفرضية المسماة مضخة السايتوكروم Cytochrome Pump والتي رولدها Lundegardh وBurstrom سنة ١٩٣٣ والقائلة بوجود علاقة بين امتصاص الايونات السالبة وبين الفعاليات الحيوية كالتنفس فقد لوحظ ان معدل الامتصاص يزداد عند نقل نبات من الماء العذب إلى محلول ملحي ودعيت هذه الظاهرة Salt Respiration شكل رقم (٦-٢) وعلى هذا

الأساس فقد وضع Lundegardh سنة ١٩٥٠ نظرية تتعلق بامتصاص الاملاح حيويا وقد افترض:-

١- ان امتصاص الايونات السالبة لا يعتمد على امتصاص الايونات الموجبة وكل منها تحدث في ميكانيكية مختلفة.

٢- يوجد فرق بين تركيز الاوكسجين بين خارج وداخل غشاء الخلية (Plasma Memberane) مما يسهل عملية الاكسدة خارج الغشاء والاختزال داخله.

٣- ان حامل الايونات السالبة هو نظام السايتوكروم (Cytochrome System) كما في شكل رقم (٥-١٨).



شكل رقم (٥-١٨): رسم تخطيطي لما يسمى (Cytochrome Pump) المتعلقة في امتصاص الاملاح: (A^-) ايونات سالبة تمتص حيويا بواسطة مركبات الـ(M^+)(Cytochrome)(M^+) ايونات موجبة تمتص بطريقة الـ (Passive Absorption).

عن: Lundegardh, 1950.

بيد ان نظرية (Cytochrome Pump) قد انتقدت من قبل عدة باحثين مثل Robertson et al, 1951 والذين وجدوا تركيب Dinitrophenol (DNP) 2,4 كمركب فينولي Phenolic compound يثبط عملية Oxidative Phosphorylation ويقلل امتصاص الاملاح غير ان معدل التنفس قد ازداد.

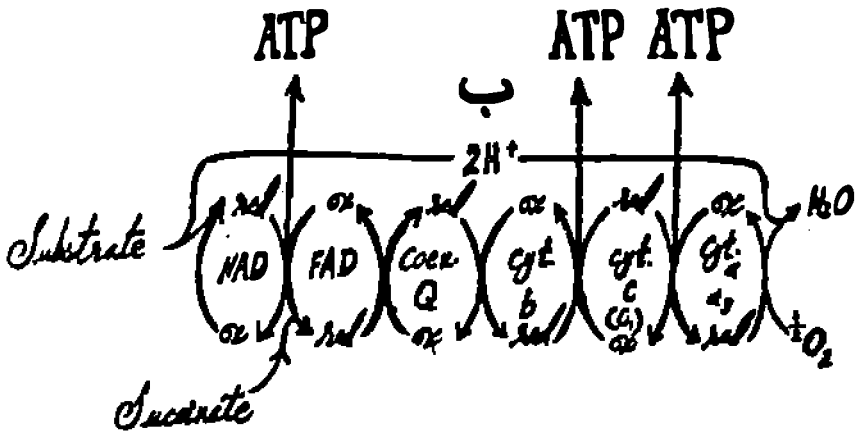
والمعروف ان عملية الـ (Oxidative Phosphorylation) والتنفس عمليتان مكملتان بعضهما البعض ويتعلقان بتكوين مركبات ذات طاقة حيوية مثل (ATP) شكل رقم (٥-١٩) كما وجه Handley and overstreet, 1955 انتقادا إلى فرضية Lundegardh فقد تبين بان امتصاص ايونات البوتاسيوم والصوديوم ينشط عملية التنفس والمعروف ان Lundegardh يفترض ان الـ (Cytochrome system) تتعلق بالايونات السالبة فقط.

هذا وقد نشر MarGoliash et al, 1970 بحثا يتضمن تعلق الـ Cytochrome بنقل الايونات بطريقة Active Transport إلى داخل جسيمات الـ Mitocondria كما في الشكل رقم (٥-٢٠).

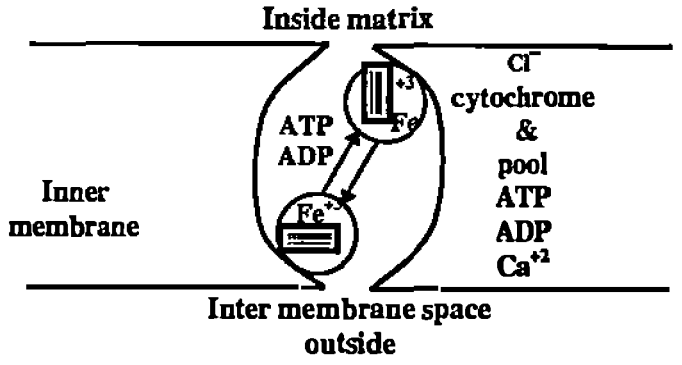
ب) Ribonucleoprotein وهي أحدى المكونات النووية وتتألف من بروتين مع مركبات RNA أو Ribonucleic acid.

جـ) Phosphorylated Energy Rich compound مثل المركب Adenosine Triphosphate (ATP).

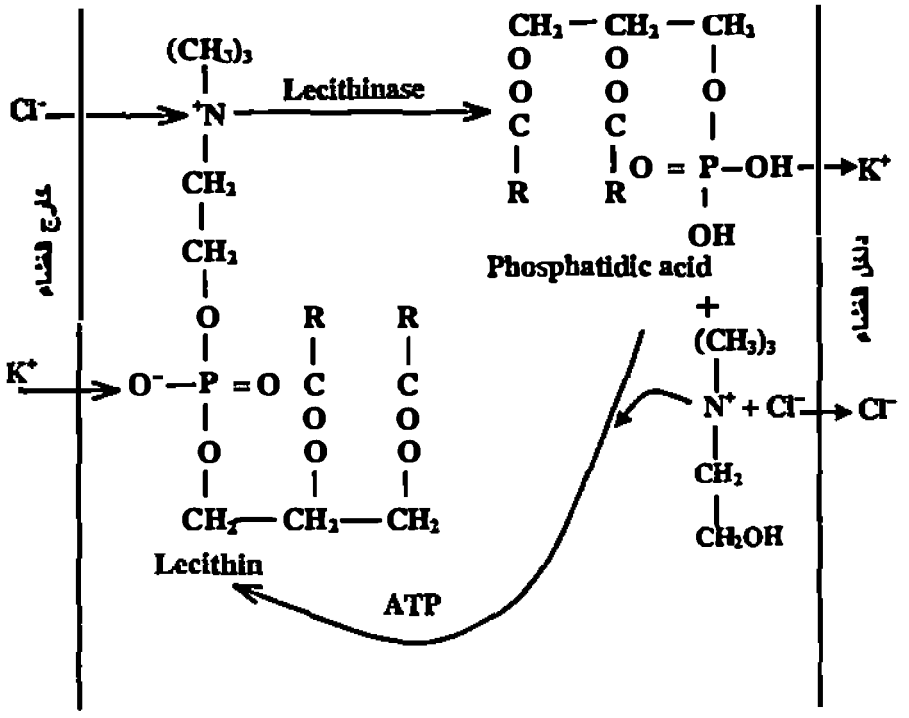
ان نتائج Robertson et al, 1951 والمتضمنة بان مادة 2,4 (DNP) Dinitrophenol المثبطة لعملية Oxidative Phosphorylation والمبطئة لعملية امتصاص الاملاح حيويا قد عزز دور (ATP) في امتصاص الأملاح بطريقة Active Transport لذلك وضع Bennet – clark, 1956 ميكانيكية لامتصاص الأملاح بواسطة المركب ATP وقد اقترح بان مركبات الـ phospholipids قد تلعب دورا لنقل الايونات عبر لنظمة الأغشية (membrane systems) كما في شكل رقم (٥-٢١).



شكل رقم (٥-١٩): تنقل الالكترونات وايونات الهيدروجين من المركبات الوسيطة المختزلة مثل. NAD_{red} و.FAD_{red} في دورة Krebs عبر سلسلة من التفاعلات الحيوية تنتهي باكسدتها بأوكسجين الهواء وتحرير الطاقة بشكل (ATP) عن: Wolfe, 1972



شكل رقم (٥-٢٠): رسم تخطيطي للموديل المتعلق بوظيفة الـ (Cytochrome) بنقل الايونات عبر غلاف جسيمات (Mitocondria) إلى داخل هذه الجسيمات عن: MarGoliash et al, 1970



شكل رقم (٥-٢١): رسم تخطيطي يمثل نقل المركب Lecithin أوPhospholipids في نقل الايونات السالبة والموجبة من خارج الغشاء(OuterSpace) إلى داخل الغشاء (Inner Space) ثم ان المركب Lecithin يعاد تكوينه بمساعدة (ATP) عن: Bennet Clark, 1956.

د) مركبات phospholipids باعتبارها احدى مكونات غشاء الخلية Plasmalemma فقد شرحت سابقا.

هـ) مركبات بروتينية حاملة للايونات (Ohnishi and Urry, 1970). هذا وقد وجد أن عملية الـ (Active Transport) هي عاملة وشاملة في أغلب خلايا النباتات وخاصة ذات الخلايا النشطة كالقمم النامية في الساق والجذر. والشكل رقم (٥-٢٢) يبين تخطيطاً عاما اقترحه Briggs et al, 1961 لعملية Active

Transport حيث ان الايونات السالبة مثل الكلور Cl^- تتحد مع المركب الحامل(x) في خارج غشاء الخلية ليتكون المركب المعقد الذي يندفع إلى داخل غشاء الخلية وعندئذ تترك الايونات السالبة اما الايونات الموجبة فقد تتحد مع حامل أخر أو تمر بطريقة الـ Passive Transport.

ممرات امتصاص ايونات العناصر الغذائية

١) الجذور: وهي الاعضاء النباتية الرئيسية التي تمتص معظم ايونات العناصر الغذائية شكل رقم (٥-٢٣).

٢) الاوراق: ان ايونات العناصر الغذائية التي تلامس سطح الورقة قد تنفذ إلى داخل الورقة ببطء عن طريق الثغور أو الكيوتكل وتستقر في المسافات البينية ومن ثم يمكن امتصاصها من قبل خلايا النسيج المتوسط(Mesophyll Cells) وبنفس الطريقة عند رش مركبات بعض العناصر الغذائية الضرورية حيث أن ايوناتها تمتص معظمها عن طريق الثغور وقد سميت هذه الطريقة الحديثة (Foliar Application).

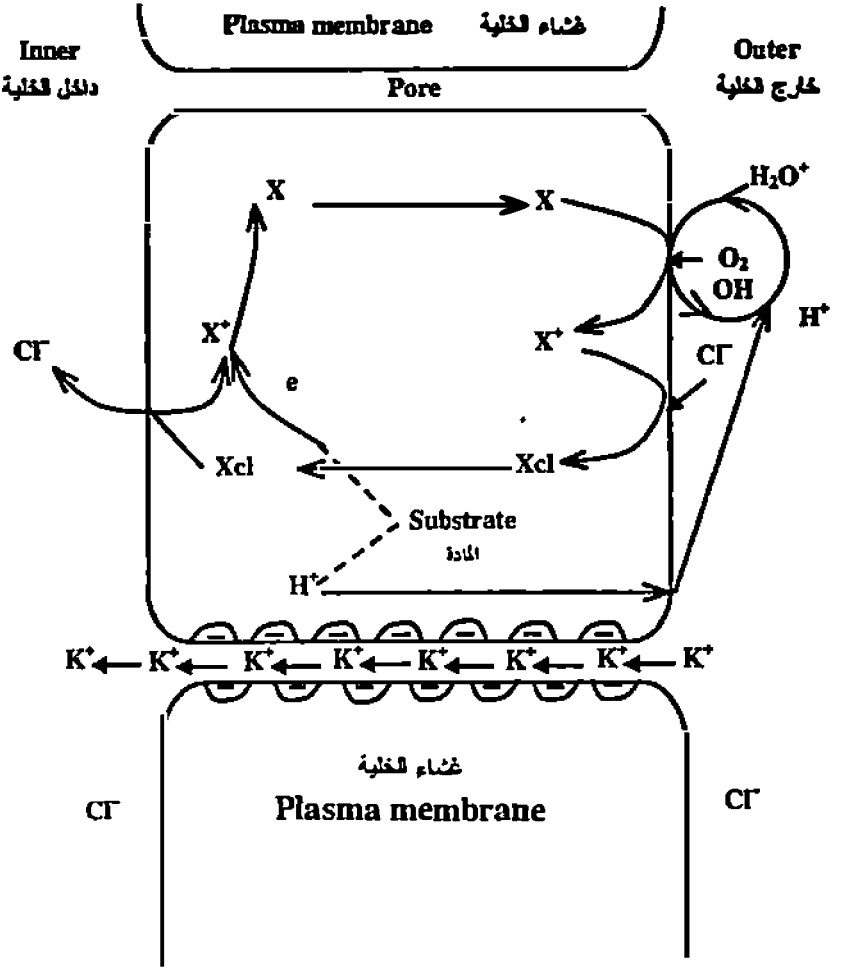
ان أهمية هذه الطريقة قد ازدات في الوقت الحاضر وخاصة في علاج نقص العناصر الغذائية الصغرى بسرعة نظرا لان مركبات هذه العناصر تكون غير قابلة للانتقال في التربة. أما ميكانيكية نفوذ المواد الخارجية بصورة عامة إلى داخل الورقة فقد بحثت من قبل عدة باحثين منهم (Wittwer et al, 1965) وكذلك بحث Hull, 1970 لمكانية اختراق ونفوذ مبيدات الافات خلال الورقة.

ويعتقد ان نفاذية المواد الخارجية إلى داخل الورقة (إلى جدران الخلايا الداخلية للورقة) هي عملية حرة (Epstein, 1972) (Passive) لذلك تكون هذه العملية عكسية ويمكن للمواد المذابة ان تخرج من جدران خلايا الورقة إلى خارج الورقة بشرط ان يكون سطح الورقة قد غسل ولذا ظهرت بعض المشاكل في طريقة استعمال رش المغذيات على اوراق النباتات منها فقدان بعض هذه المركبات المغذية بطريقة الغسل أثناء سقوط الامطار أو أثناء الري بطريقة الرش وخاصة المركبات الشديدة الذوبان كالمركبات العضوية مثل اليوريا وبعض الاحماض الامينية وغيرها من المركبات.

أما الدليل القاطع على ان امتصاص المواد عن طريق الاوراق هو حرا (Passive) ويحدث في الفراغ الحر (Outer Free Space) فيأتي من التجارب التي قام بها Crowdy and Tanton, 1970 واستعمل الرصاص بشكل مركب معقد أو مخلب مع (EDTA) أو Ethylene diamine tetraacetic acid ورش هذا المحلول على اوراق بادرات الحنطة وبعد ١٢ ساعة وضعت الاوراق في جو فيه H_2S لمدة دقيقة واحدة فترسبت مادة كبريتات الرصاص على الاوراق وبعد الفحص المايكرسكوبي تبين ان الترسب مقتصرا على جدران الخلايا.

ومما يجدر ذكره أن الفارق المهم بين الفراغ الحر في خلايا الجذور والاوراق هو ان مادة الكيوتين التي تغطي الاوراق تقلل لحد كبير معدل حصول التوازن بين المحلول الخارجي والمحلول في الفراغ الحر.

هذا وقد يحدث بعض التشقق في كيوتكل الاوراق او تنمو بعض التراكيب الخلوية المسماة Plasmodesmata في خلايا بشرة الاوراق وهذا ما يفسر مرور بعض العناصر المغذية أو بعض المواد الدهنية إلى داخل الاوراق وبغض النظر عن طرق وميكانيكية النفوذ إلى الاوراق فقد أخذ ازدياد رش بعض محاليل العناصر الغذائية على أوراق المحاصيل الزراعية في السنوات الاخيرة فمثلا استعمال رش محاليل مركبات الحديد والزنك والنحاس والمنغنيز على اوراق بعض النباتات أكثر من اضافتها إلى التربة بسبب ضئالة توفرها للنباتات في التربة كذلك استعملت الاسمدة النتروجينية مثل اليوريا بطريقة الرش على الأوراق لسهولة نفاذها إلى داخل الاوراق النباتية. وقد تستعمل أسمدة العناصر الغذائية الرئيسية الاخرى كالفسفورية وغيرها بطريقة الرش.



شكل رقم (٥-٢٢): رسم تخطيطي لعلمية الـ (Active Transport) ويرى فيه الايونات السالبة مثل (Cl^-) تتحد مع المركب الحامل (x) وتندفع إلى داخلا الخلية حيث تترك الايونات السالبة ويرجع المركب الحامل بعد شحنه بالطاقة الحيوية اللازمة لاعادة الدورة. عن: Briggs et al, 1961

دور الـ Mycorrhiza في امتصاص المغذيات

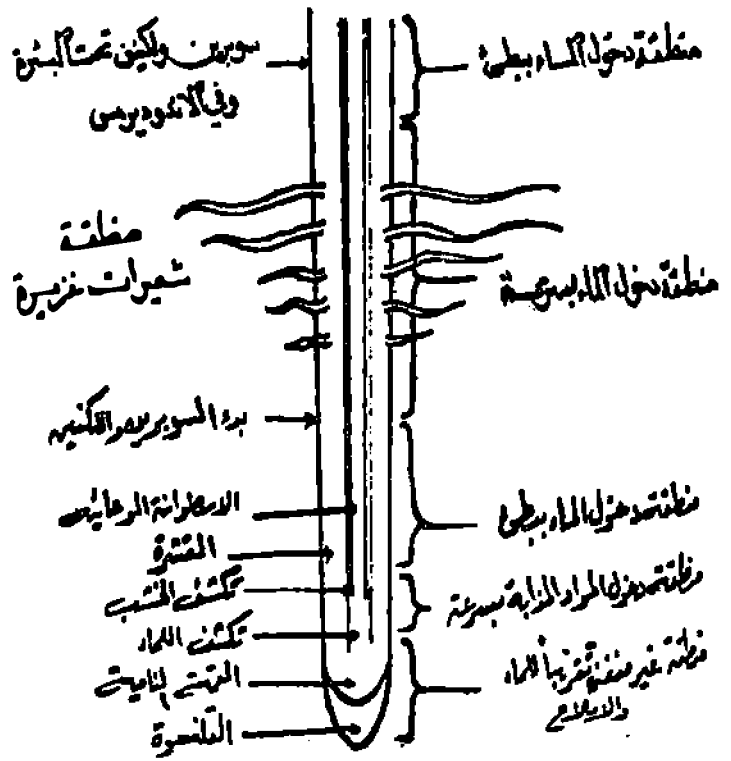
إن مصطلح الـ Mycorrhiza يشير إلى العلاقة التعايشية بين الفطريات وجذور النباتات الراقية (وخاصة الغابات) حيث تكّون خيوط الفطر ما يشبه الغمد حول الجذر وتخترق قشرة الجذر لتكون شبكة داخل أنسجة الجذر، ويعتق بأن الـ Mycorrhiza تزيد من امتصاص النبات المضيف للاملاح بدليل:

١) مقارنة امتصاص الاملاح بين النبات المصابة والنباتات غير المصابة، لقد زرعت بعض بادرات النباتات في سنادين لقحت Mycorrhiza بينما يتم تلقح المناديل الاخرى (نباتات المقارنة) ولوحظ مايأتي:

أ- إن النباتات المصابة كانت ذات لون أخضر غامق مقارنة بالنباتات غير المصابة المصفرة اللون.

ب- إن النباتات المصابة بالفطر كانت ذات وزن جاف أكثر من النباتات غير المصابة.

جـ- إن النباتات المصابة بالفطر كانت ذات نسبة اكثر من النتروجين والفسفور والبوتاسيوم.



شكل (٥-٢٣): رسم تخطيطي يوضح مناطق امتصاص الماء والمواد المذابة في الجذر.
عن: Kramer, 1949

٢) إضافة فطر الـ Mycorrhiza مباشرة إلى النباتات وذلك بزراعة بادرات الصنوبر في رمل معقم ثم جعل الاطباق الحيوية على (Mycorrhiza) تلامس البادرة ولوحظ أن خيوط الفطر قد نمت في الرمل وكونت علاقة تعايشية في الجذور. وبعد ذلك أضيفت أيونات الفوسفات والنترات والامونيوم المشعة إلى الوسط الغذائي للفطر ولوحظ انتقال الايونات المشعة إلى جذور وساق البادرة مما يشير إلى أن خيوط الفطر قد امتصت الايونات المشعة ونقلها إلى نبات الصنوبر.

العوامل المؤثرة في امتصاص العناصر الغذائية بواسطة الجذور

١) درجة الحرارة: ان معدل امتصاص العناصر الغذائية بطريقة الامتصاص الحر أو الحيوي يزداد بازدياد درجة الحرارة من الصفر المئوى حتى ٤٠°م حيث بعدها يتناقص معدل الامتصاص وهذا ما يفسر عدم استطاعة بعض النباتات من النمو في التربة الباردة (شكل رقم ٥-٢٤).

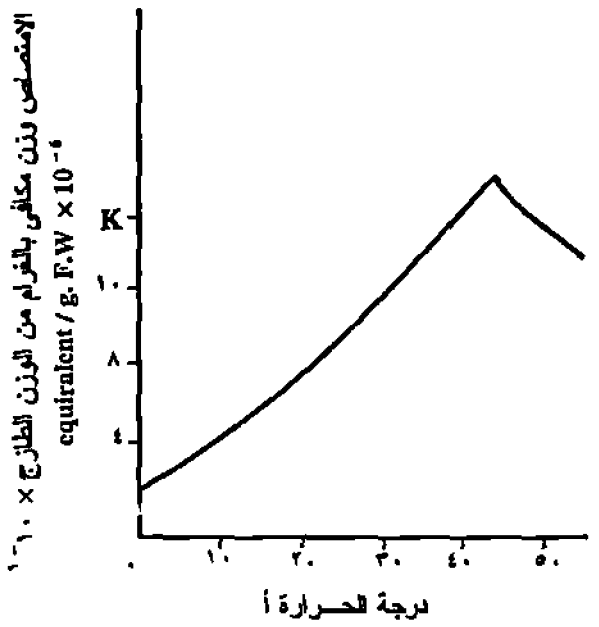
٢) الفرق في تركيز الايونات: كلما كان الفرق في تركيز الايونات بين محلول التربة والخلية عاليا كلما ازدادت عملية نفوذ ايونات العناصر الغذائية باتجاه المكان ذو التركيز الواطئ.

٣) تفاعل التربة pH من المعلوم ان نمو وتطور النباتات قد يحدث في ترب ذات تفاعل (pH 4.5 – 9) غير ان معظم النباتات تنمو جيداً عندما يكون تفاعل التربة يقع بين (pH 5 -7) وكما ذكر فان الـ pH يؤثر على امتصاص العناصر بوسائل متعددة فمثلا عندما يكون تفاعل التربة حامضيا فان ايونات الهيدروجين تقلل من امتصاص الايونات الموجبة الأخرى بينما تزيد من امتصاص الأيونات السالبة على افتراض ان ايونات الهيدروجين ستتنافس مع الأيونات الموجبة الأخرى للوصول إلى مواقع الامتصاص المهمة في الخلية.

وعندما تزداد ايونات الهيدروكسيل (OH^-) أو البيكاربونات (HCO^-_3) في حالة التربة العالية الـ pH فانها ستتنافس مع بقية الايونات السالبة كالنترات والفوسفات والكلور لنفس الغرض السابق وبصورة خاصة وجد أن الـ pH يؤثر بقوة على امتصاص ايونات الفوسفات لان في الـ pH المنخفض تكون نوعية الفوسفات السائدة هي $H_2PO^-_4$ أما في الـ pH الذي يقارب ٦,٨ فيوجد مزيج متعادل من $H_2PO^-_4$ وHPO^{-2}_4 وأخيراً تسود أيونات PO^{-3}_4 في الـ pH العالي وفيه تصبح الفوسفات غير ذائبة وغير متوفرة للنبات وهذا ما يفسر عدم استطاعة النباتات من العيش والنمو في الترب الشديدة القاعدية ووجد كذلك ان الحديد يصبح غير متوفر للنباتات في الترب القاعدية جداً.

٤) الضوء (Light): لقد وجد ان النباتات النامية في الضوء تمتص ايونات العناصر الغذائية اسرع من النباتات النامية في الظل سواء أكان الامتصاص حراً أو حيوياً وقد يكون مرد ذلك إلى عملية التركيب الضوئي التي تجهز الطاقة الحيوية المستعملة في عملية الامتصاص بيد أن للضوء تأثيراً مباشراً في امتصاص الأملاح بواسطة الأسنات وبعض النباتات المائية حيث ان هذه الكائنات الحية تحول الطاقة الضوئية إلى طاقة كيميارية حيوية بشكل (ATP) أو (Adenosine Triphosphate) التي تستعمل طاقة هذه المادة في امتصاص الأيونات دون الحاجة للطاقة المتحررة في عملية التنفس والحقيقة أن تأثير الضوء في امتصاص ايونات العناصر الغذائية يحتاج إلى معلومات أكثر دقة.

٥) الاوكسجين أو الهواء: وجد العالم Steward عام ١٩٣٢ بأن جذور النباتات تحتاج إلى الاوكسجين لأجل امتصاص الكميات المناسبة من الأملاح شكل (٥-٢٥) وقد يكون التفسير الملائم للظاهرة الفسيولوجية وهي ان أي نقص في الاوكسجين يصطحب بقلة نفاذية الجذور وكذلك قلة عملية Active Transport (الامتصاص الحيوي) وهو الامتصاص الذي يعتمد على الطاقة الحيوية. اضافة لذلك فقد يحتمل تجمع CO_2 أو HCO^-_3 في تلك التربة القليلة التهوية ويؤدي إلى تسمم خلايا الجذور لتداخله في عمليتي التنفس وامتصاص الايونات. هذا وقد عرف قديما بأن نمو النباتات في الأراضي الرطبة أو المستنقعات ذات التهوية الرديئة يكون بطيئاً وغير طبيعياً.

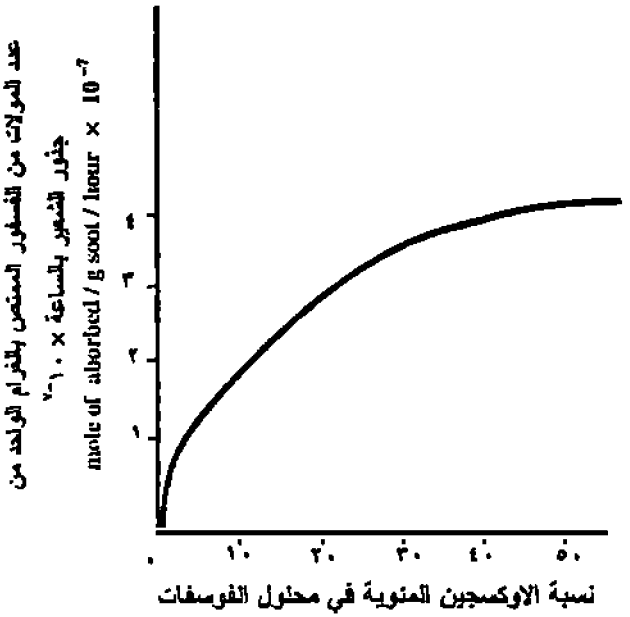


شكل رقم (٥-٢٤): تأثير درجة الحرارة على امتصاص أيونات البوتاسيوم بواسطة قطع من جذور الجزر بطريقة الامتصاص الحر أو المحيوى من الجذور عن: Sutcliffe, 1962

٦) حجم الجزيئات المارة: لقد وجد أنه كلما كبر حجم الجزيئة فانها سوف تنفذ إلى داخل الخلايا ببطء.

٧) الأضرار الميكانيكية (Injury) تزداد عادة النفاذية عند حصول الأضرار الطبيعية كشق وقطع الجذور وبذلك يكون الامتصاص الحر قد ازداد.

٨) وجود المواد الغريبة. ان الكحولات وبعض المواد الكامشة (Chelating Agents) قد تسبب تأثيرات سامة للنبات ويقل معدل الامتصاص.



شكل رقم (٥-٢٥): تأثير الاوكسجين على امتصاص الفوسفات بواسطة جذور الشعير المقطوعة والموضوعة في محلول الفوسفات بتركيز $10^{-4}M$ و PH = ٤. وقد يكون الامتصاص حرا أو حيويا عن: Hopkins,1965