

أساسيات فسلجة النبات

فسلجة النبات Plant Physiology

هو احد فروع علوم الحياة والذي يهتم بدراسة ظواهر حياة النبات. وظواهر حياة النبات هي عبارة عن مجموعة من العمليات الفيزيائية والكيميائية التي تحدث أثناء حياة النبات فمثلاً انتشار غاز ثاني اوكسيد الكربون عن طريق الثغور تعد عملية فيزيائية كما ان امتصاص الايونات عن طريق محلول التربة بواسطة الجذور هي مثال لعملية فيزيائية. إضافة الى ذلك فان تحويل ثنائي اوكسيد الكربون الى كاربوهيدرات وبناء الدهون والبروتينات تعد أمثلة لعمليات كيميائية.

علاقة علم فسلجة النبات بالعلوم الزراعية

تعد دراسة علم فسلجة النبات أساسية وضرورية لكل المشتغلين بفروع الإنتاج النباتي ولايستطيع أي باحث في أي من هذه الفروع ان يستغني عن دراسة هذا العلم فهو يوجه أبحاثنا في مجال الإنتاج النباتي توجيهها صحيحاً. وقد كان لهذا العلم مساهمة كبيرة في تقدم العلوم الزراعية حيث أدى هذا العلم الى الارتقاء بمعرفتنا بمعظم العمليات التي تحدث خلال حياة النبات والحصول على أعلى حاصل وأفضل نوعية.

الفصل الأول

The plant cell الخلية النباتية

تعد الخلية النباتية وحدة بناء الكائن الحي وبصورة عامة يوجد نوعان مميزان من الخلايا التي تؤلف الكائنات النباتية وهما:

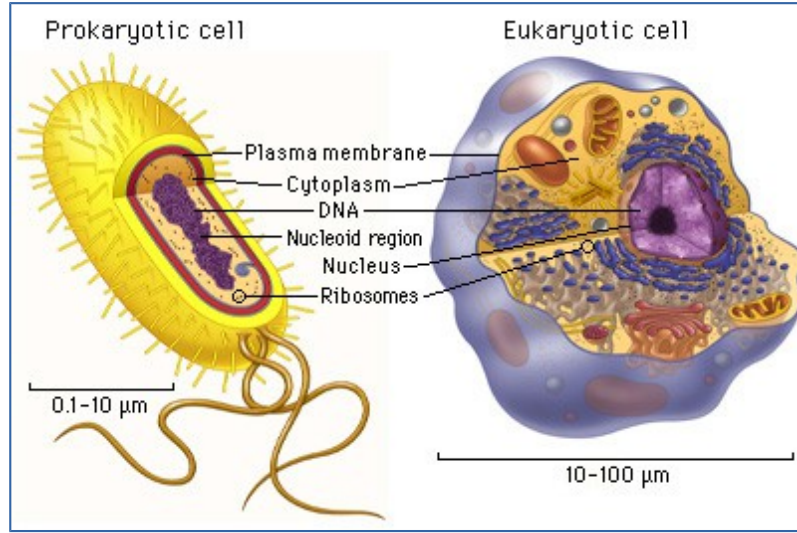
1. **الخلايا بدائية النواة Prokaryotic cell** أو تسمى البدائيات وهي عبارة عن خلايا ذات تركيب بسيط وتقوم باستغلال الأغشية البلازمية والتراكيب النامية منها وذلك لانجاز وظائفها المختلفة دون تجزئة هذه الوظائف الى عمليات صغرى, فمثلا العمليات الحيوية المتعلقة بالتنفس والبناء الضوئي تجري في أغشية متصلة بالغشاء الخلوي كما ان المادة الوراثية والتمثلة بالحامض النووي الـ DNA تكون موزعة في بروتوبلازم الخلية وعادة يكون شكل الـ DNA في البدائيات دائري وفي الكائنات الحقيقية يكون مزدوج.

ومن أمثلة الكائنات بدائية النواة هي البكتريا والطحالب الخضراء Blue green Algae وحجم هذه البدائيات من 1-10 µm.

2. **الخلايا حقيقية النواة Eukaryotic cells**

يعد هذا النوع من الخلايا أكثر تعقيدا من البدائيات حيث ان الوظائف التي تقوم بها هذه الخلية تكون موزعة في أماكن معينة تسمى العضيات حيث نجد ان عملية البناء الضوئي تحدث في عضيات خاصة التي هي البلاستيدات الخضراء كما ان عملية التنفس تحدث في عضيات خاصة في الماييتوكونديريا. أمثلتها النباتات الراقية والإنسان إضافة الى ذلك هناك تعاون وتنسيق بين مكونات الخلية حقيقية النواة. أما بالنسبة للمادة النووية (الوراثية) والتي نعني بها DNA وهي تكون موجودة في مكان أمين وهو النواة. إضافة الى ذلك فان

DNA يكون شكله حلزون مزدوج، كما ان حجم هذه الخلايا يتراوح من 10-100 μm ويوضح الشكل (1) تركيب الخلايا البدائية والحقيقية النواة.



شكل (1) تركيب الخلايا بدائية النواة Prokaryotic cell والخلايا حقيقية النواة Eukaryotic cells

هذا وتعد الخلية بحق وحدة حيوية كاملة ذات كفاءة عالية جدا ومكيفة للنمو والتطور. ومن الجدير بالذكر ان شكل وحجم النبات يعتمد بصورة رئيسية على عدد وشكل وترتيب خلايا ذلك النبات.

هذا وتختلف الخلية النباتية عن الخلية الحيوانية بعدة فروق رئيسية هي:-

1. تحتوي الخلية النباتية عن جدار سليلوزي بخلاف الخلية الحيوانية على الرغم من بعض الخلايا النباتية لا تمتلك الجدار الخلوي مثل الجامينات.
2. تمتلك الخلية النباتية البلاستيدات الخضراء التي تقوم بعملية البناء الضوئي.
3. تمتلك الخلية النباتية فجوة كبيرة Vacuole التي تعد ضرورية لانتفاخ الخلية ونموها.
4. تمتاز الخلية النباتية بقدرتها على التجدد وتكوين نبات جديد وتسمى هذه الظاهرة بالقدرة الكامنة الخلوية Totipotency والتي تعني ان الخلايا النباتية تحوي كافة المعلومات الضرورية لتكوين نبات كامل حيث بالإمكان اخذ خلية أو نسيج برنكيمي وهذا النسيج بالإمكان تحوله الى نبات كامل عن طريق إضافة تراكيز معينة من الهرمونات والمغذيات وهذه الظاهرة غير موجودة في الأنسجة الحيوانية وإنما الموجود هو الكلونة Cloning والتي نعني بها الاستنساخ في الوراثة.

الخلية النباتية حقيقية النواة Eukaryotic plant cell

يمكن تقسيم الخلية النباتية حقيقية النواة الى جزئين رئيسيين هما:-

أ- جدار الخلية Cell wall.

ب- البروتوبلازم أو مكونات المادة الحية في الخلية.

أ- جدار الخلية Cell wall:

وهو الغلاف الصلب المحيط ببروتوبلاست الخلية النباتية وسمك جدار الخلية يتراوح من 1-3 µm. وبصورة عامة يقسم جدار الخلية الى الأقسام الآتية:-

1. **الصفیحة الوسطی Middle lamella:** وهو الجدار الذي يفصل بين الخلايا المتجاورة وتتكون من أملاح بكتات الكالسيوم والمغنيسيوم وهي تساعد لربط الخلايا المتجاورة مع بعضها البعض.
2. **الجدار الأولی primary wall:** وهو جدار رقيق ومرن يتكون من السليلوز cellulose والبكتين وبعض المواد الأخرى. ويكون قابلا للتمدد والنمو تبعا لازدياد حجم الخلية. والجدار الأولي يفرزه الساييتوبلازم على الصفیحة الوسطی. وقد يتكون الجدار الخلوي في بعض الخلايا كالخلايا البرنكيميية من الجدار الأولي فقط وقد يفرز بروتوبلازم هذه الخلايا على الجدار الأولي مواد تمنع نفاذية الماء خلاله كالسوبرين Suberin والكيوتين Cutin.
3. **الجدار الثانوي Secondary wall:** هذا الجدار يقوم بإفرازه الساييتوبلازم على الجدار الأولي في بعض أنواع الخلايا التي تحتاج الى قوة وصلابة ومتانة كالألياف والأوعية الخشبية والقصبيات ويكون السليلوز الجزء الأكبر في تركيبة الجدار الثانوي وعند اكتمال تكوين جدار الخلية الثانوي فان الخلية سوف يكتمل ويتوقف وتتجه الخلية نحو الوظيفة والتخصص.

وظائف جدار الخلية

1. مساندة الخلية ميكانيكيا بإعطائها الصلابة والمتانة
2. يعد الجدار الخلوي واسطة لتبادل الأيونات بين الخلية ومحلول التربة
3. حفظ مكونات الخلية من المحيط الخارجي
4. المساعدة في نمو الخلية عن طريق مرونة جدار الخلية الأولي.

ب- البروتوبلازم Protoplasm:

وهي المادة الحية الموجودة بشكل مادة هلامية متجانسة وهي تتكون من محلول غروي متجانس نسبيا يعرف بالساييتوبلازم Cytoplasm(cytosol)

وبالنسبة لبروتوبلازم الخلية حقيقية النواة هناك مع الساييتوبلازم توجد عضيات أكثر كثافة من الساييتوبلازم كالنواة والبلاستيدات الخضراء والميتوكوندريا والرايبوسومات والأجسام الدقيقة وغير ذلك. والبروتوبلازم يتكون أساسا من الماء والبروتينات والأحماض النووية والدهون والكاربوهيدرات والأملاح وبعض المواد العضوية الأخرى. والبروتوبلازم يشغل الخلايا الفتية بأكملها أما الخلايا البالغة mature cells فان البروتوبلازم يكون شريط يحيط بجدار الخلية من الداخل تتوسطه فجوة عصارية كبيرة جدا 80-90% من cell volume

وظائف البروتوبلازم

1. القيام بالعمليات الحيوية البنائية كالبناء الضوئي.
 2. القيام بالعمليات الحيوية الهدمية كالنتفس.
 3. القيام بعملية النمو.
 4. القيام بعملية التكاثر.
- (الأيض Metabolism هي كافة عمليات الهدم والبناء التي تحدث في الخلية)

البناء catabolic والهدم anabolic)

المكونات البروتوبلازمية Protoplasmic Components

ان معظم العضيات الخلوية موجودة داخل البروتوبلازم الذي يتكون من الساييتوبلازم وعادة نواة واحدة, التي تحتوي على الأقل على نوية واحدة الوظيفة الرئيسية لها هي بناء الحامض النووي RNA داخل النواة. يوجد الـ DNA وهو المادة الوراثية المسؤولة عن السيطرة على جميع مظاهر الوراثة للكائن الحي وذلك عن طريق مقدرته بالمساعدة على تكوين عدة أنواع من RNA هي mRNA و tRNA و rRNA بعملية تسمى النسخ Transcription. داخل الساييتوبلازم هناك الرايبوسومات التي تتكون جزئيا من rRNA الذي يتكون في النوية. وتعد الرايبوسومات Ribosomes أماكن بناء البروتين أي تستجيب الى mRNA القادم من النواة والى الـ RNA الناقل tRNA. ان mRNA ينقل المعلومات الوراثية من الجينات DNA في حين ان tRNA يقوم بنقل الأحماض الامينية المكونة للبروتين وهذه العملية تسمى الترجمة Translation. ويوجد في الساييتوبلازم أيضا الماييتوكوندريا التي تحدث فيها عملية التنفس الخلوي, إذ ان الوظيفة الرئيسية للماييتوكوندريا هي إنتاج ATP الذي يعد مصدر الطاقة للعديد من العمليات التي تحدث في الخلية.

ATP



Energy

كما توجد داخل الساييتوبلازم شبكة متداخلة من الأغشية تسمى بالشبكة الاندوبلازمية endoplasmic reticulum (ER) وهي نوعين الأولى تعرف بالشبكة الاندوبلازمية الخشنة Rough ER وسميت بهذا الاسم لارتباطها بالرايبوسومات وفي حالة عدم ارتباطها بالرايبوسومات تعرف بالشبكة الاندوبلازمية الناعمة Smooth ER.

بعض الفعاليات الايضية للخلية مرتبطة بالانزيمات الموجودة على أغشية الشبكة الاندوبلازمية. كما ان هذه الأغشية أيضا لها دور في عمليات النقل داخل الخلية. وهناك أيضا أجسام كولجي Golgi bodies التي لها علاقة بعملية بناء جدار الخلية وكذلك بعض الوظائف الأخرى المهمة. وهناك أيضا النبيبات الدقيقة Micro tubules التي تكون موجودة في ساييتوبلازم جميع الخلايا تقريبا هي تساهم في عملية انفصال الكروموسومات خلال الانقسام الخيطي وكذلك تكوين جدار الخلية و لربما عمليات أخرى.

والخلايا النباتية تحتوي على الأجسام الدقيقة Microbodies وهي نوعان:-

1. **Peroxisome** هذا النوع له علاقة بالتخلص من الجذور الحرة (وهي مركبات كيميائية فاقدة إلكترون) بالإضافة الى ذلك لها وظيفة أخرى هي القيام بعملية التنفس الضوئي Photospiration وهو نوع خاص من التنفس يحدث في الضوء فقط لا يؤدي الى إنتاج الطاقة وبذلك يعد خسارة للنباتات التي يحدث فيها.
2. **Glyoxysome** وهذا النوع يحدث فيه عملية تحول الدهون الى كاربوهيدرات خصوصا في الأجزاء النباتية الغنية بالدهون.

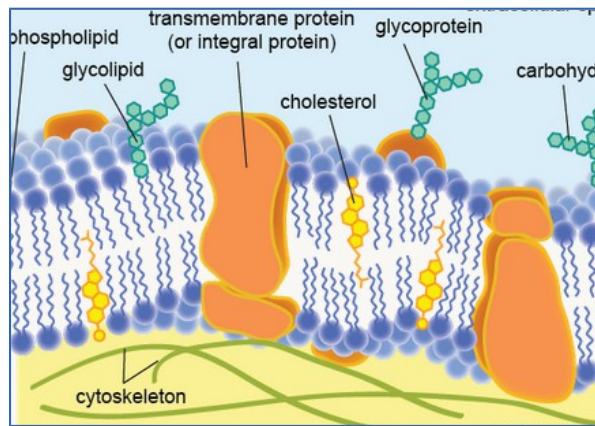
كما توجد في الساييتوبلازم أيضا البلاستيدات وهي عضيات تختلف في وظائفها حسب اللون وأكثره أهمية البلاستيدات الخضراء أو التي تعد مكان لحدوث عملية البناء الضوئي التي تعد أهم عملية تحدث على وجه الكرة الأرضية ويتوقف عليها بقاء الإنسان.

ان كلاً من المايوتوكوندرريا والبلاستيدات الخضراء تعد عضيات شبيه مستقلة بسبب احتوائها على DNA الذي هو دائري الشكل والذي يمكنها من بناء بعض وليس جميع أنواع البروتينات التي تحتاجها حيث تعتمد في ذلك على DNA النووي الموجود في النواة.

ان العضيات معظمها أو جميعها باستثناء الرايبوسومات تكون محاطة بأغشية والأغشية نوعان:

أ- الغشاء البلازمي الخارجي: plasma membranes وهو الذي يلي جدار الخلية مباشرة وهو يحيط بمكونات الخلية إحاطة تامة ويمتاز بأنه ذا نفاذية انتقائية أو اختيارية بمعنى انه يسمح بمرور بعض المواد دون الأخرى بالرغم من تشابهها في الحجم والشحنة الكهربائية.

وقد طرحت عدة فرضيات لوصف تركيبة الغشاء البلازمي إلا ان أكثر الفرضيات قبولا في الوقت الحاضر هي الفرضية التي تقول بان الغشاء البلازمي عبارة عن طبقة دهنية مزدوجة مع بروتين منغمس أو مندرس في هذه الطبقة.



شكل (2) الغشاء البلازمي الخارجي plasma membranes

وهناك عدة فرضيات طرحت لوصف الأغشية البلازمية أكثرها قبولا هو النموذج الذي يطلق عليه بالنموذج أو التصميم الموزائكي السائل Fluid mosaic model الذي طرحه Singer & Nicholson عام 1960.

والغشاء البلازمي الخارجي قطره 9 نانومتر وله العديد من الوظائف يمكن إدراجها بالاتي:-

1. الغشاء البلازمي الخارجي حاجز للنفاذية حيث انه يعمل على تنظيم وتنسيق حركة المواد من وإلى الخلية وكذلك العضيات الموجودة داخل الخلية.
2. يعد الغشاء البلازمي واسطة لتبادل المعلومات بين العديد من مكونات الخلية.
3. يعد الغشاء البلازمي هيكل خلوي تحدث عليه بعض التفاعلات الانزيمية.
4. يعد الغشاء البلازمي مكانا لبناء العديد من المركبات العملاقة التي وزنها الجزيئي عالي Macro

molecules

وكما ذكرنا سابقا فان الغشاء البلازمي الخارجي يلعب دورا مهما في تنظيم حركة المواد المختلفة من وإلى الخلية النباتية وهناك العديد من الآليات التي تستطيع من خلالها المركبات المختلفة من المرور عبر الغشاء البلازمي الخارجي وهذه الآليات ثلاثة أنواع :-

1. النقل السلبي **Passive transport** وسمي بهذا الاسم لعدم استخدام الطاقة التنفسية على هيئة ATP

لتمرير المواد وينقسم الى:

1- الانتشار البسيط Simple diffusion في هذا النوع تتحرك الجزيئات بصورة منفردة من منطقة فيها الطاقة الحرة عالية الى منطقة فيها الطاقة الحرة منخفضة الى ان تصل الى حالة الاتزان الحركي.

2- الانتشار الميسر Facilitated diffusion في هذا النوع من الانتشار فان الجزيئات لاتتحرك بصورة حرة أو منفردة وإنما هناك نواقل تقوم بنقل هذه الايونات أو الجزيئات خلال الغشاء.

2. النقل النشط أو الفعال Active transport: في هذا النوع يتم حركة المواد اعتمادا على الطاقة التنفسية على هيئة ATP وهو على نوعين:-

1- النقل النشط المباشر Direct active transport بمعنى ان ATP يستخدم بصورة مباشرة لتحريك المواد ضد المنحدرات أو منحنيات تركيزها.



2- النقل النشط غير المباشر Indirect active transport وفيه يتم استخدام ATP لتحريك مثلا البروتونات (ايون الهيدروجين) عبر الغشاء وأثناء عودتها على أساس التركيز.

3. الإدخال الخلوي أو الإخراج الخلوي Endocytosis or exocytosis هذا النوع من حركة المواد ينطبق على المواد التي هي ليست بحالة محلول حقيقي وإنما تبقى بحالة صلبة ولذلك تقوم الخلية بتكوين أكياس خاصة تقوم بالتهام هذه المواد الصلبة ثم أما تدخل الى داخل الخلية وفي هذه الحالة تسمى بالإدخال الخلوي أو يتم إخراجها خارج الخلية وفي هذه الحالة تسمى إخراج خلوي.

بالنسبة للماء الذي هو عبارة عن مركب قطبي بسبب الأصرة الهيدروجينية ونظرا لان الغشاء هو عبارة عن طبقة دهنية وان الطبقة الدهنية هي جزيئة قطبية فان الماء يتحرك عن طريق قنوات خاصة Channels تسمى الثقوب المائية Aquaporins .

ب- الغشاء البلازمي الداخلي **Tonoplast or vacular membrane**

وظيفته الرئيسية هي تنظيم الجهد المائي water potential للخلية النباتية.

نظرية التكافل الداخلي ونشوء الخلية حقيقية النواة

لقد طرحت عدة فرضيات عن نشوء الخلية حقيقية النواة أكثرها قبولا في الوقت الحاضر هي نظرية التكافل الداخلي وهذه النظرية تعتمد على الحقيقة بان هذه الخلية الحقيقية تحتوي على ثلاثة أنواع من DNA:-

1. DNA الموجود في النواة nuclear DNA
2. DNA الموجود في البلاستيدة الخضراء Chloroplast DNA
3. DNA الموجود في الماييتوكوندريا Mitochondrial DNA

هذه الحقيقة تعني ان هناك نوع من التكافل الداخلي حيث يعتقد بان الخلية حقيقية النواة في بداية تكوينها قامت بالتهام كائن بدائي النواة الذي هو نوع من البكتريا وهذه البكتريا تطورت بمرور الزمن الى ان أصبحت المايكوبلازما. كما يعتقد بان الخلية حقيقية النواة قامت بالتهام نوع من الطحالب الخضراء الزرقاء Blue green algae

Chloroplast



Cyanobacteria



Blue green algae

هذه الطحالب أيضا قامت الخلية بالتهامها وحدث بينهما نوع من التكافل والى يومنا هذا فان البلاستيدة الخضراء لاتزال تحتفظ بقدرتها على بناء أهم انزيم على وجه الكرة الأرضية وهو الانزيم الذي يحول غاز ثنائي أكسيد الكربون الى كاربوهيدرات والذي سوف نتطرق لاحقا في محاضرات البناء الضوئي. وهناك العديد من الأدلة التي تؤيد فرضية التكافل الداخلي لنشوء الخلية حقيقية النواة وهي:-

1. ان كلا من المايكوبلازما والبلاستيدات الخضراء متشابهة للبكتريا في الحجم والتركيب.
2. ان كلتا العظييتين (البلاستيدة والمايكوبلازما) محاطة بغشاء مزدوج الخارجي قد يكون قد جاء من الخلية حقيقية النواة التي قامت بالتهام هاتين العظييتين.
3. ان كلا من المايكوبلازما والبلاستيدات الخضراء تحتوي على كمية من المادة الوراثية وهي تتكاثر بالانقسام مادتها الوراثية DNA دائري يشبه الـ DNA الخاص بالبكتريا.
4. ان كلا من المايكوبلازما والبلاستيدات لها القدرة على إنتاج بعض البروتينات كما ان خطوات عملية التعبير الجيني لهما متشابهة للبكتريا.
5. ان تعاقب القواعد النيوكليوتيدية في الـ RNA يدل على ان كلا من البلاستيدات الخضراء والمايكوبلازما تعود الى البكتريا.

الفصل الثاني

البناء الضوئي Photosynthesis

مقدمة:-

الضوء هو مصدر معظم الطاقة التي تدخل عالم الأحياء وللنباتات الخضراء ولبعض أنواع البكتريا أيضا أجهزة خاصة تمتص الطاقة الضوئية وتستخدمها في شتى عمليات الحياة. أما الحيوان فيستمد غذائه ومن ثم طاقته من حياة النبات الذي يحصل على الماء والأملاح غير العضوية والمركبات النتروجينية من التربة, وعلى ثنائي أكسيد الكربون والأوكسجين من الجو ثم يخلق من هذه المواد الخام الكاربوهيدرات والدهون والبروتينات وغيرها من مكونات المادة الحية. فالنبات الأخضر هو وحدة باستثناء أنواع قليلة من البكتريا القادر على تحويل المواد غير العضوية الى مادة حية وهكذا. يتوقف وجود الإنسان بل الكائنات الحية بأسرها فوق هذا الكوكب بطريقة مباشرة على عالم النبات ويحصل النبات الأخضر على الطاقة اللازمة للتفاعلات التخليقية أو النباتية من الطاقة الشمسية التي تعد المصدر الأخير لشتى أنواع النشاط الأحياء. ويطلق على العملية كاملة التي تتكون بها الكاربوهيدرات من ثنائي أكسيد الكربون والماء في وجود الطاقة الضوئية (البناء الضوئي) وهي تمثل أهم

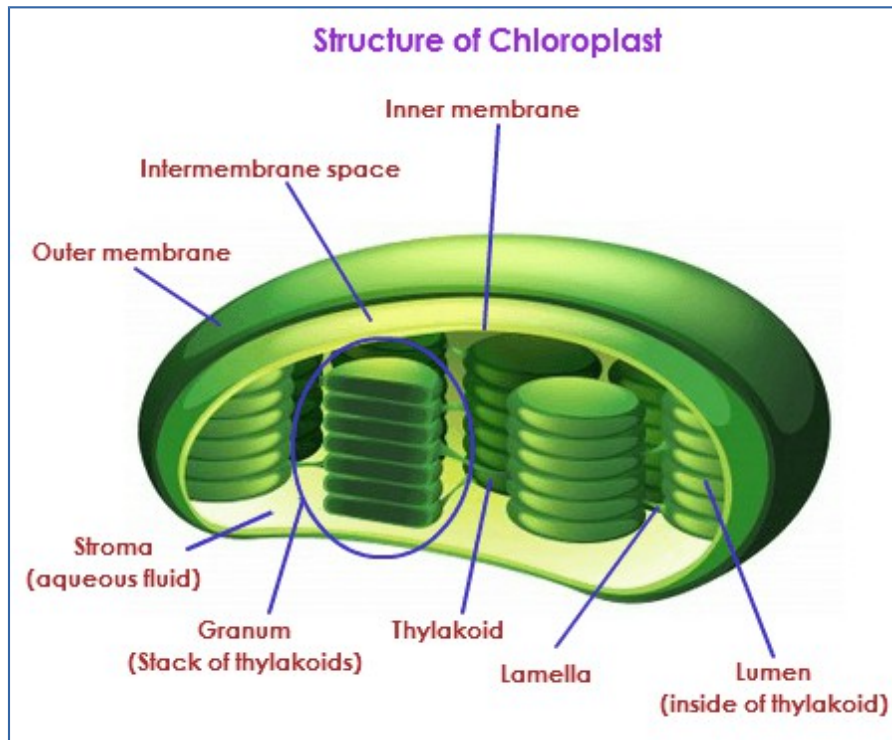
سلسلة من التفاعلات التي تحدث على سطح الأرض ويتوف عليها بقاء الإنسان. والمعادلة العامة لهذه العملية تكتب كما يلي:-



$$\Delta G = +686 \text{ kcal/mol}$$

هذا التفاعل هو من نوع التفاعلات المتطلبة للطاقة Endergonic reactions وهذه الطاقة هي الطاقة الشمسية والتي كما ذكرنا تعد مصدر كل الطاقة التي تدخل عالم الأحياء.

وتتم عملية البناء الضوئي داخل أعضاء خاصة من الخلية النباتية تعرف باسم البلاستيدات الخضراء وهي تراكيب بيضاوية الشكل يبلغ محورها الطولي من 3-5 مايكرومتر ويبلغ عددها بالخلية الورقية للنباتات الراقية الخضراء بضع مئات وأحيانا تكون في الطحالب واحدة فقط. وتمتص الصبغات في البلاستيدات الخضراء الطاقة الضوئية وتحولها في النهاية الى طاقة كيميائية على هيئة ATP وتتكون البلاستيدات الخضراء من مجموعة صفائح تتألف من بروتينات ودهون داخل أرضية سائلة يطلق عليها الستروما Stroma كما هو موضح في الشكل التالي:



شكل (3) تركيب البلاستيدة الخضراء

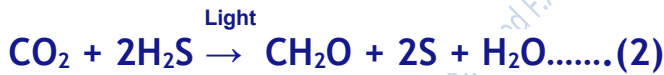
والوحدات المرفولوجية التركيبية لمجموعة الصفائح هي أغشية مزدوجة مغلقة تسمى ثايلاكويدات وThylakods وباتحاد عدد من هذه الوحدات تتكون تراكيب متباينة الأحجام يطلق عليها الحبة أو البذيرة Granum وتحتوي الحبة أو البذيرة على الصبغات النباتية وهي الكلوروفيل وكذلك الإصد باغ المساعدة مثل الكارتنويدات Carotenoids .

والصبغات النباتية خصوصا صبغة كلوروفيل أ تقوم بامتصاص الطاقة الضوئية وتحويلها الى طاقة كيميائية لذا تعد هذه الصبغة هي الصبغة الرئيسية في عملية البناء الضوئي. أما بالنسبة الى كلوروفيل ب والكاروتينات فهي تعد صبغات ثانوية وذلك لأنها تقوم بامتصاص الطاقة الضوئية ونقلها أولا بأول الى صبغة كلوروفيل أ.

وبصورة عامة فان عملية البناء الضوئي هي عبارة عن عملية أكسدة واختزال حيث تتم أكسدة جزيئات الماء كما موضح في المعادلة التالية:



هذه المعادلة العامة تحدث في النباتات الخضراء, إذ يعد الماء مصدر الهيدروجين الضروري اللازم لتحويل CO_2 الى كاربوهيدرات. ولكن في كائنات أخرى مثل بكتريا الكبريت التي تعيش تحت ظروف لاهوائية فان مصدر الهيدروجين هو عبارة عن غاز كبريتيد الهيدروجين كما هو موضح في المعادلة الآتية:



من المعادلتين رقم (1) و(2) يتضح ان الفرق هو في طبيعة معطي غاز الهيدروجين في النبات الأخضر هو الماء في حين انه في البكتريا اللاهوائية هو غاز كبريتيد الهيدروجين H_2S , كما يلاحظ من المعادلة (2) عدم تصاعد غاز الاوكسجين مما يدل على ان مصدر الاوكسجين المنطلق في عملية البناء الضوئي يأتي من الماء وليس من غاز ثنائي أوكسيد الكربون.

وبصورة عامة يمكن تقسم تفاعلات البناء الضوئي الى نوعين من التفاعلات :

النوع الأول: ويطلق عليه التفاعلات المعتمدة على الضوء وهي لاتحدث إلا بوجود الضوء وهي تفاعلات كيموضوية وتحدث في أغشية الثاييلوكويد في البلاستيدات الخضراء حيث تتواجد الصبغات النباتية التي تقوم بامتصاص الطاقة الضوئية وتحويلها الى طاقة كيميائية. كما يتواجد أيضا جهاز النقل الالكتروني المسؤول عن تسير حركة الالكترونات وتحول طاقة الالكترون الى طاقة كيميائية وداخل أغشية الثاييلوكويد. هناك مجموعتين من الإصباع التي هي عبارة عن النظام الضوئي الأول والنظام الضوئي الثاني.

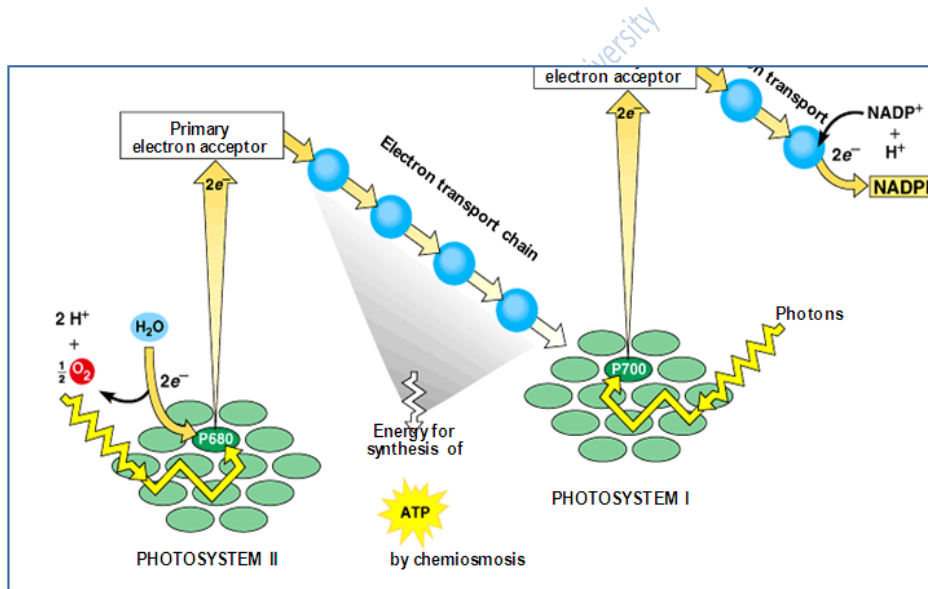
ان وظيفة النظام الضوئي الأول والثاني هي تجميع الطاقة الضوئية ثم تمريرها الى مركز التفاعل وفي مركز التفاعل (صبغة P680) فان حركة الالكترونات تبدأ بواسطة الأوكسدة الضوئية للصبغة P680 كما في الشكل (4). وعندما تحدث عملية الأوكسدة الضوئية للصبغة P680 فان هذا يؤدي الى فقدانها الى احد الالكترونات الموجودة في المدارات الخارجية للصبغة ولتعويض هذا الالكترون المفقود (انظر الشكل) تحدث

عملية أكسدة لجزيئات الماء فتحصل على الإلكترونات التي تقوم بشغل الفراغ الموجود في الصبغة حتى تستمر عملية تدفق الإلكترونات من النظام الضوئي الثاني الى النظام الضوئي الأول الى ان تصل الى النهاية هذه الإلكترونات الى المرافق الانزيمي $NADP^+$ كما في المعادلة التالية:



النتائج الآخر لعملية النقل الالكتروني هو تكوين ATP الذي يتكون اعتمادا على تركيز البروتونات التي هي الناتج الثاني للأكسدة الضوئية للماء.

ويتكون ATP في عملية يطلق عليها الفسفرة الضوئية أي إضافة مجموعة فوسفات اعتمادا على الطاقة الضوئية.



شكل (4) النقل الالكتروني في عملية البناء الضوئي electron transport in photosynthesis

الفسفرة الضوئية الدورية واللا دورية noncyclic and cyclic photophosphorylation

أثناء هبوط الإلكترونات من المجموعة الضوئية رقم (2) الى المجموعة الضوئية رقم (1) تتم فسفرة ADP الى ATP.



إذ ان الطاقة التي يتبعها مرور زوج من الالكترونات من المستقبل الالكتروني الأول للمجموعة الضوئية رقم (2) تكون كافية لتخليق جزئ واحد على الأقل وربما جزيئين من ATP وتوجد آليتان أساسيتان لتخليق ATP في البناء الضوئي في النبات الأخضر يختلف مسارهما من حيث الانسياب الالكتروني المرتبط لكل منهما.

فقد يتخذ المسار الالكتروني المؤدي للفسفرة باتجاهها واحدا (كما في الشكل,4) وذلك عندما تستخدم الالكترونات التي تنطلق من كلوروفيل المجموعة رقم (2) آخر الأمر باختزال المرافق الانزيمي $NADP^+$ وتحويله الى مرافق انزيمي مختزل $NADPH + H^+$ الذي يستخدم بعدد في تفاعلات اختزال ثنائي اوكسيد الكربون الى كاربوهيدرات. وبعبارة أخرى فان الالكترونات لا تتخذ مسارا دوريا ولكن تسحبها أولا بأول تفاعلات تثبيت الكربون في البناء الضوئي لهذا يشار لتخليق ATP بهذه الآلية من الانسياب الالكتروني فسفرة ضوئية لادورية. والمصدر الأخير للالكترونات هذه الآلية هو الماء (انظر الشكل), إذ تعمل المجموعتان الضوئيتان كمضخة الكترونية ترفع الكترونات الماء الى مستوى كافي يمكنها اختزال المستقبل الالكتروني $NADPH$.

وهناك مسار آخر بالإضافة للمسار اللادوري يمكن ان يتم عن طريق تكوين ATP في البناء الضوئي الا ان هذا المسار أو الطريق لا تشترك فيه المجموعتان الضوئيتان معا, بل هو مقصور على مجموعة رقم (1) وحدها ويسمى هذا النوع من تكوين ATP بالفسفرة الضوئية الدورية وتشترك فيه المجموعة الضوئية رقم (1) ومركز تفاعلها هو الصبغة P700.

ان التفاعلات الكيموضوئية سريعة جدا تصل سرعتها 10⁹-10⁹ من الثانية (10⁹-10⁹ S).

النوع الثاني: التفاعلات غير المعتمدة على الضوء

وهي تفاعلات بايوكيميائية تحدث بالأرضية السائلة للبلاستيدة الخضراء والتي أطلقنا عليها اسم الستروما stroma حيث تتوفر الانزيمات اللازمة لتحويل CO₂ الى مستوى الكاربوهيدرات واهم هذه الانزيمات هو الانزيم الذي يطلق عليه الرابيسكو rubisco وتحتاج هذه التفاعلات الى قوة اختزالية وهذه القوة الاختزالية يتم الحصول عليها من المرافق الانزيمي للمختزل $NADPH + H^+$ كما تحتاج التفاعلات الى ATP الذي هو المصدر الذي يوفر الطاقة اللازمة لتسيير اختزال CO₂ الى كاربوهيدرات.

وقد بات واضحا الآن ان عملية اختزال CO₂ الى مستوى الكاربوهيدرات تتم عن طريق ثلاث مسالك أو طرق تعتمد على البيئة التي ينمو فيها النبات.

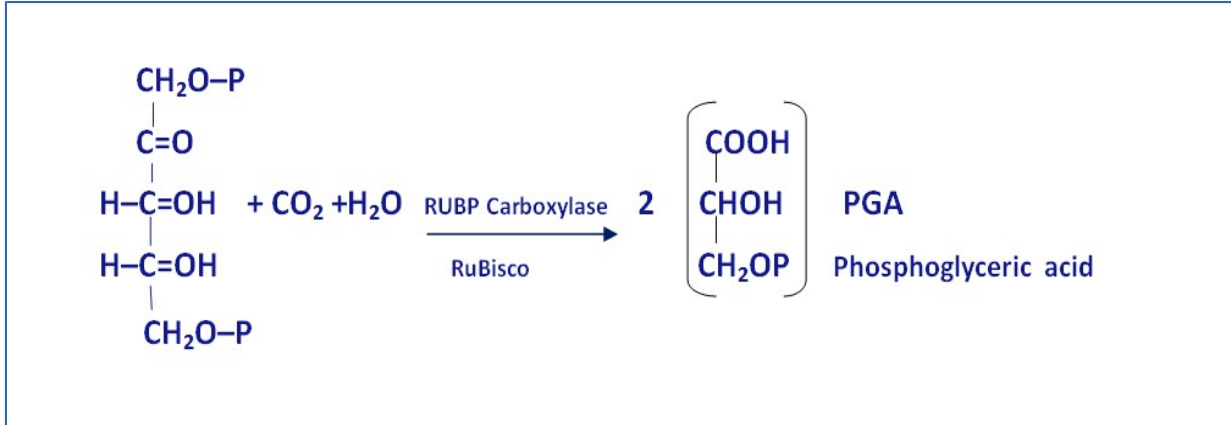
تفاعلات اختزال CO₂ الى مستوى الكاربوهيدرات

Reaction of CO₂ reduction to carbohydrates

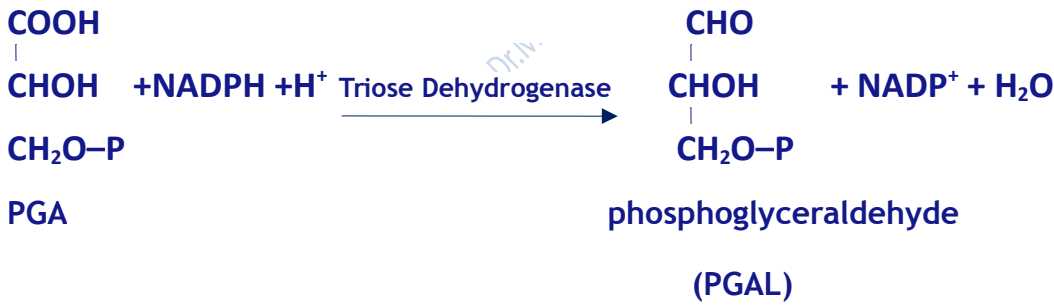
1. مسلك ثلاثي الكربون C₃-Pathway
2. مسلك رباعي الكربون C₄-Pathway
3. ايض الحامض العضوي في النباتات العصارية CAM- photosynthesis

1. المسلك الثلاثي الكربون (دورة كالفن Calvin cycle)

خلال هذه الدورة يدخل غاز CO_2 عن طريق الثغور حيث يتحد مع مركب خماسي الكربون هـ و ثنائي فوسفات الرايبيلوز **Ribulose-1,5-bisphosphate (RuBP)** لينشئ هـ ذا التفاعل انزيم **Carboxylase** أو الرابسكو ويتكون لدينا مركب غير ثابت وسرعان ما ينقسم الى جزيئين من مركب ثلاثي الكربون وحامض الفسفوريك كما في المعادلة الآتية:

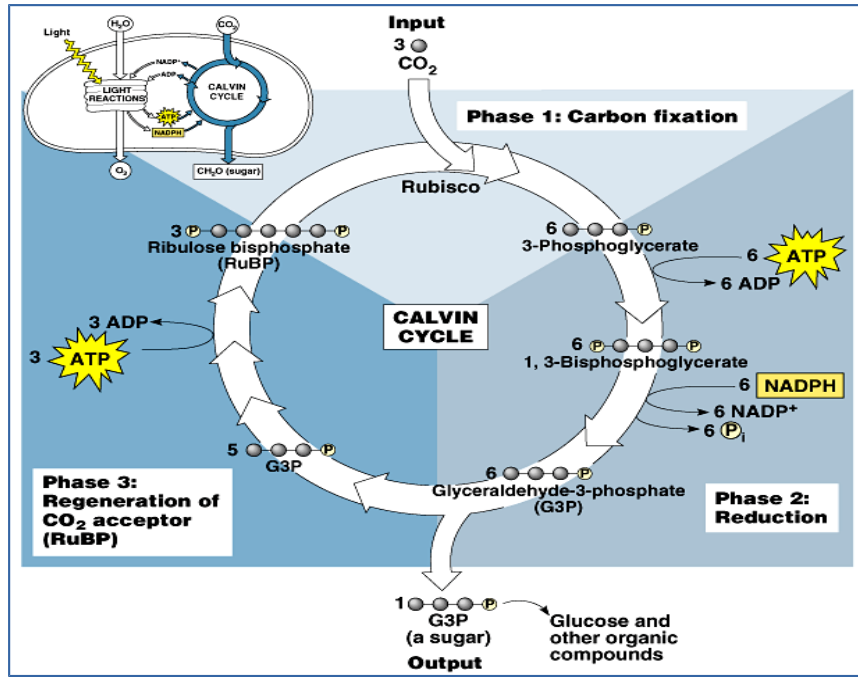


الخطوة التالية الهامة في تفاعلات اختزال ثنائي اوكسيد الكربون هي اختزال حامض الفوسفوكليسريك PGA الى مركب سكري ثلاثي الكربون وهو **phosphoglyceraldehyde (PGAL)** كما موضح في المعادلة الآتية:-



الخطوة الثالثة هي إعادة تكوين السكر الخماسي الذي هو الريبلوز ثنائي الفوسفات **RuBP** وتتضمن هذه العملية استخدام خمسة جزيئات من السكر الثلاثي المفسر للحصول على ثلاث جزيئات من السكر الخماسي وذلك لإعادة دورة كالفن مرة ثانية وثالثة واستمرار عجلة البناء الضوئي.

هذا المسلك الثلاثي يحدث في النباتات التي تستوطن البيئات الباردة حيث تكون مصادر المياه وفيرة وعادة فان هذه النباتات تستهلك كمية كبيرة من الماء لإنتاج المادة الجافة (الكاربوهيدرات).



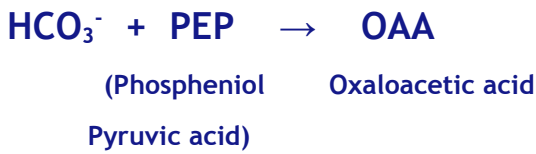
شكل (5) المسلك الثلاثي الكربون (دورة كالفن)

2. المسلك الرباعي الكربون

وهو المسلك الثاني لتفاعلات اختزال CO_2 حيث يحدث على مرحلتين كما موضح في الشكل (6) حيث يدخل CO_2 عن طريق الثغور فينوب و يتأين مكونا حامض الكربونيك كما موضح في المعادلة الآتية:

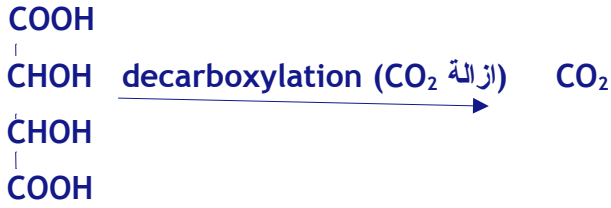


ايون البيكربونات الناتج يتحد مع مركب ثلاثي الكربون يسمى PEP



هذه التفاعلات تحدث في الجزء العلوي من الورقة بعد ذلك يتحرك هذا الحامض الرباعي من الجزء العلوي من الورقة الى منطقة غلاف أو غمد الحزمة الوعائية كما موضح في الشكل (6).

عندما يصل الحامض الى منطقة غمد الحزمة يتحد مع المرافق الانزيمي المختزل $NADPH+H^+$ ويتكون لدينا حامض رباعي هو حامض المالك Malic acid هذا الحامض الرباعي تحدث له عملية إزالة CO_2 .

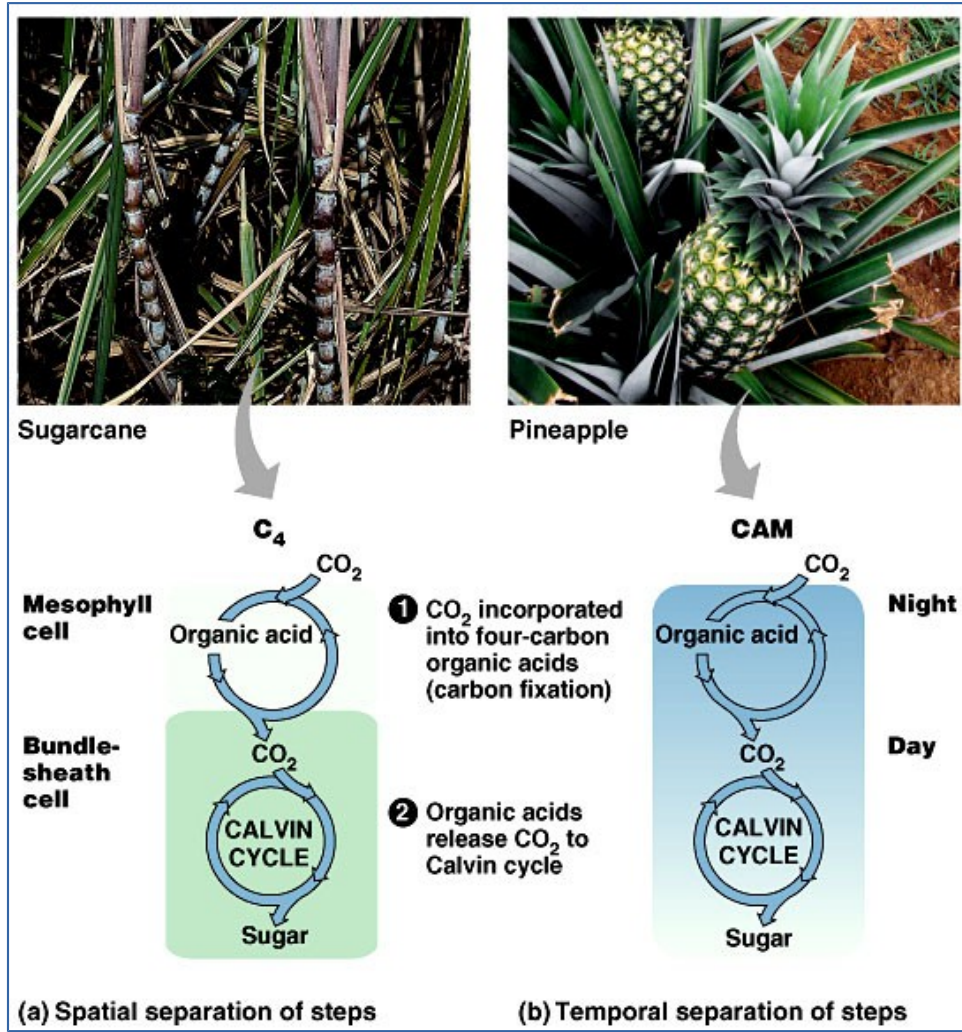


Malic acid

CO₂ الناتج من هذه العملية سوف يتحد مع السكر الخماسي (رايبوز ثنائي الفوسفات) وذلك لإعادة دورة كالفن كما سبق ذكره في النباتات ثلاثية الكربون.

إذن يلاحظ في هذه الدورة ان هناك فصل في مكان نشاط الانزيمات حيث ان انزيم الريبسكو يكون غير موجود في الجزء العلوي من الورقة ولذلك حدثت عملية تحوير في التفاعلات البايوكيميائية بحيث تمنع من حدوث ظاهرة شائعة في النباتات ثلاثية الكربون وهذه الظاهرة تسمى التنفس الضوئي **Photorespiration** والتي تحدث في النباتات ثلاثية الكربون بسبب استخدام الريبسكو الأوكسجين كمادة تفاعل بدلا من ثنائي اوكسيد الكربون الذي يؤدي عادة الى تكوين الكربوهيدرات التي هي الغاية والهدف وراء عملية البناء الضوئي.

الدورة رباعية الكربون توجد في النباتات التي تستوطن المناطق الحارة والجافة حيث ان مصادر المياه تكون قليلة ولذلك فان هذه النباتات عادة ما تفتح ثغورها لفترة محدودة خلال النهار لغرض دخول CO₂ وبنفس الوقت تقلل من فقد الماء عن طريق النتج .



شكل رقم (6) المقارنة بين نباتات رباعية الكربون و CAM

3. ايض الحامض العضوي في النباتات العصارية CAM-photosynthesis

وهو المسلك الثالث لاختزال CO₂ الى مستوى الكربوهيدرات وانه يحدث في النباتات العصارية وهذه النباتات تستوطن الصحراء (انظر الشكل 6) هذه النباتات العصارية لها من التحورات والتكيفات بحيث تتمكن من صنع غذائها وذلك عن طريق فتح الثغور ليلا فقط حيث يدخل CO₂ ليلا الى الثغور المفتوحة ثم يتحد CO₂ مع مركب ثلاثي الكربون هو حامض الاوكزاليك OAA هذا الحامض سرعان ما يتم اخذاله الى حامض الماليك الذي هو أيضا حامض رباعي وهذا الحامض يتراكم بكميات كبيرة في الفجوات التي تمتلكها هذه النباتات العصارية.

أما في النهار فتغلق الثغور وذلك درنا لخطر الجفاف وخلال ساعات النهار تحدث عملية إزالة CO₂ من الحامض الرباعي الكربون CO₂ الناتج يتحد مع السكر الخماسي الذي هو الرايبيلوز ثنائي الفوسفات وذلك لإعادة دورة كالفن كما سبق ذكره.

ان النباتات العصارية تعد ذات كفاءة عالية باستخدام الماء مقارنة بالنباتات الرباعية والنباتات الثلاثية الكربون.

النوع الأول من أنواع المسالك أو طرق تثبيت ثنائي اوكسيد الكربون يطلق عليه اسم المسلك أو الطريق ثلاثي الكربون C_3 pathway سمي بهذا الاسم لان المركب الثابت الأول في هذا الطريق هو مركب ثلاثي الكربون ويسمى أيضا هذا المسلك بدورة كالفن Calvin cycle نسبة الى العالم أو الباحث الأمريكي كالفن الذي حصل على جائزة نوبل للعلوم البايولوجية في عام 1961م لهذا الاكتشاف.

أما الطريق الآخر (الثاني) لاختزال CO_2 فيطلق عليه اصطلاح دورة الحامض الرباعي الكربون لان المركب الثابت الأول فيها هو مركب رباعي الكربون وهي تحدث في النباتات التي تنمو في بيئات حارة وملحية حيث يكون توفر الماء محدودا.

أما النوع الثالث من طريق اختزال CO_2 الى مستوى الكربوهيدرات فيطلق عليه أيضا الحامض العضوي في النباتات العصارية CAM photosynthesis وهو يحدث بالدرجة الرئيسية في النباتات التي تستوطن الصحراء حيث ان الماء شحيح لذا فان أهم هذه النباتات قد طوت طريقة صنع غذائها بحيث تتناسب مع البيئة التي تنمو فيها.

الفصل الثالث

الايض الكربوهيدراتي Carbohydrate metabolism

تتضمن التفاعلات الأيضية كلا من هدم المواد المعقدة الى جزيئات اصغر تسمى Catabolism والبناء الاحيائي لمكونات معقدة من جزيئات اصغر تسمى Anabolism والتفاعلات الهدمية هي مولدة للطاقة Exergonic reaction أما تفاعلات البناء فهي عبارة عن تفاعلات متطلبة للطاقة Endergonic reaction.

(الايضيات Metabolites تطلق على المركبات الكيميائية التي تتضمنها التفاعلات الايضية)

وتعد الكربوهيدرات الوقود الرئيسي الذي يزود معظم النظم الإحيائية بالطاقة في صورة تستطيع الخلايا الحية استعمالها, والكربوهيدرات كغيرها من كل أنواع الوقود لايد من حرقها أو أكسدتها إذا اريد للطاقة ان تتطلق منها وتؤدي عملية التأكسد عن تحول الكربوهيدرات في النهاية الى CO_2 وماء مع انطلاق ما اختزل في جزيئاتها من طاقة أثناء عملية البناء الضوئي كما موضح في المعادلة البسيطة التالية



وتمثل هذه المعادلة عملية حرق أحيائي لجزئ السكر عن طريق الخلية وهي كما تبدو صورة عكسية للمعادلة العامة للبناء الضوئي.

وتتضمن عملية تنفس الخلايا بصفة أساسية أكسدة الكربوهيدرات وأحيانا الدهون أو أي مادة عضوية أخرى بالأوكسجين الجزيئي .



Molecular oxygen [O]

وعادة تتم أكسدة المركب العضوي بصورة كاملة حيث تكون النواتج النهائية هي ثنائي وكسيد الكربون والماء مع انطلاق كمية كبيرة من الطاقة، ففي حالة السكر السداسي الـ Hexose تكون كمية الطاقة حوالي 686- كيلو سعره بالجزء ويطلق على مثل هذا النوع من الايض اصطلاح **Aerobic respiration** (التنفس الهوائي) وعند حرمان بعض الأنسجة النباتية من الاوكسجين تنهدم مركباتها العضوية التي تتأكسد في عملية التنفس الهوائي انهداما جزيئيا فقط بحيث تكون نواتج البناء الضوئي هي ثنائي اوكسيد الكربون والكحول الايثيلي كما هو موضح في المعادلة البسيطة التالية:



$$\Delta G = -56 \text{ kcal/mol}$$

ومن المعروف ان الخميرة وبعض انواع البكتريا تستطيع ان تهدم بعض مركباتها العضوية هدمًا جزيئيا تحت ظروف لاهوائية فمثلا في حالة عمل الخميرة على الكلوكوز تكون النواتج أيضا هي ثنائي اوكسيد الكحول.

ويطلق على هذا النوع من الأيض اللاهوائي اصطلاح **Anarobic respiration** في حين يفضل البعض الآخر تسميه **fermentation** (تخمير كحولي)

وجدير بالملاحظة ان تغير الطاقة الحرة ΔG يقل كثيرا عن الأكسدة الكاملة والسبب لذلك لان جزيئا كبيرا من الطاقة الكلية للمادة يبقى مخزونا في النواتج الوسطية حيث لاسبيل للحصول عليه الا بإكمال عملية الهدم، وهكذا يتضح ان الخلايا الحية تتعدم تحت الظروف الهوائية اللاهوائية عدة أضعاف ما تؤكسده من الكلوكوز مثلا لكي تحصل على الكمية نفسها من الطاقة، فكفاءة الأيض الهوائي تفوق كثيرا كفاءة الأيض اللاهوائي.

وعلى الرغم من قدرة أجزاء نباتية كثيرة على ممارسة التخمير الكحولي في بيئة لاهوائية فان هذه العملية ليست عامة وهي أكثر وضوحا في البذور النابتة التي تنمو تحت سطح التربة.

وتحجز بعض الأوراق النباتية عن القيام بالتخمير الكحولي تحت ظروف لاهوائية. ولاتستطيع الأنسجة النباتية وبخاصة تلك التي تنمو بنشاط ان تحتمل حياة لاهوائية لفترة طويلة وذلك فيما يبدو لسببين احدهما ان الطاقة التي تتطلق تحت الظروف اللاهوائية غير كافية للعمليات الخلوية فالكثير من العمليات الفسيولوجية كالانقسام الخلوي والتخليق اللاهوائي وانتقال الأملاح تتم ببطئ شديد أو تتوقف كليا تحت مثل هذه الظروف.

اما السبب الآخر فهو تراكم بعض بعض النواتج ذات الأثر الضار بالبروتوبلازم كالكحول والاستلديهايد.

مراحل عملية التنفس الهوائي

1. مرحلة الانشطار الكلايكوني Glycolysis

يطلق اصطلاح الانشطار الكلايكوني بصفة عامة على الهدم اللاهوائي للكاربوهيدرات في الخلايا الحية. ويستعمل هذا الاصطلاح بصفة خاصة لوصف التفاعلات التي تؤدي الى تكوين حامض اللاكتيك بأنسجة الحيوانات الراقية. ومن جهة أخرى يطلق على الهدم اللاهوائي للكاربوهيدرات كما يتم في الخميرة والذي يؤدي الى تكوين الايثانول (الكحول الايثيلي، التخمر الكحولي). وعلى الرغم من الدور الأساسي الذي يقوم به الأوكسجين في التنفس الهوائي فإنه لا يرتبط مباشرة بالكاربوهيدرات أو بأي مادة عضوية أخرى من مواد التنفس منتجا ثنائي اوكسيد الكربون وماء ولكنه يشترك في مرحلة متأخرة من سلسلة تفاعلات هذه العملية وعند هذه المرحلة فقط يتكون الماء.

وتؤدي عملية الانحلال الكلايكوني الى تكوين جزيئين من حامض البايروفيك. وتتم جميع تفاعلات الانحلال الكلايكوني في الساييتوبلازم حيث تتوفر الانزيمات المسؤولة عن التفاعلات المختلفة. وعادة تقسم عملية الانحلال الكلايكوني الى اربعة مراحل وهي:

الاولى: المرحلة التمهيدية:- والتي تتم فيها فسفرة سكر الكلوكوز ثم تحويله في خطوات محددة الى الشبيه الايزمير isomer الذي هو الفركتوز ثنائي الفوسفات وخلال هذه المرحلة يتم استهلاك جزيئين من

ATP

الثانية: في هذه الخطوة يتفكك جزئ الفركتوز الى جزيئين من السكريات الثلاثية المفسفرة وهكذا يختزل حجم الجزيئات المشاركة في الخطوات اللاحقة الى النصف للسهولة في المشاركة في التفاعلات.

الثالثة: هي مرحلة عديدة الخطوات يتأكسد فيها الشكل الالديهادي للسكر الثلاثي المفسفر PGAL وخلال هذه

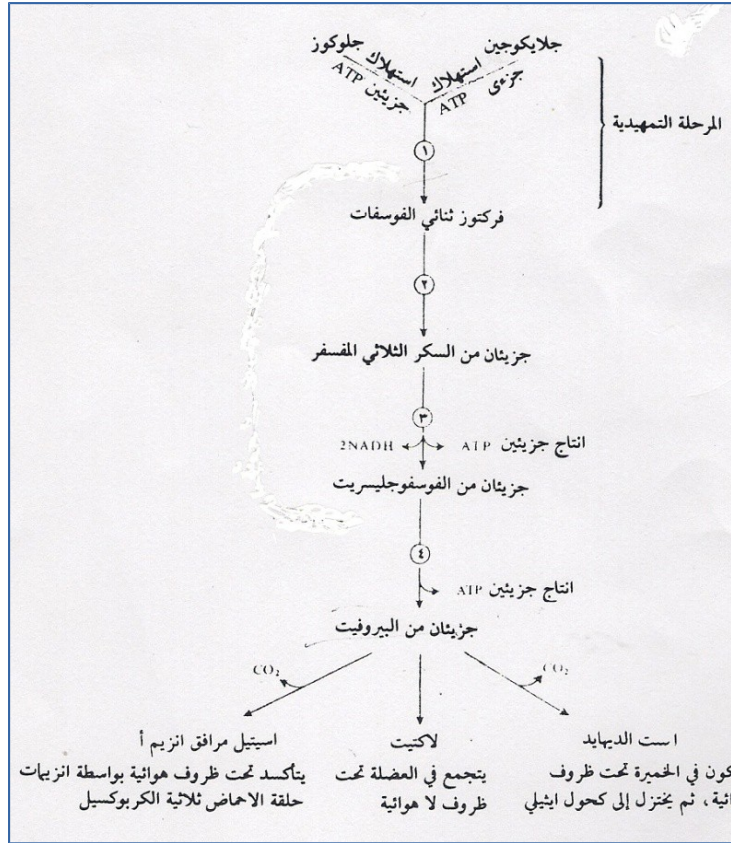
الخطوة يتم تضمين (خزن) الطاقة المتحررة في جزيئة ATP

الرابعة: في هذه الخطوة التي هي أيضا عبارة عن سلسلة من التفاعلات يتحول فيها حامض الفوسفوكليريك

PGA الى حامض البايروفيك (حامض ثلاثي الكربون) مع إنتاج مزيج من الطاقة التي يتم خزنها في

جزيئة ATP ويوضح المخطط التالي المراحل أو الخطوات الأربعة لعملية التحلل أو الانشطار

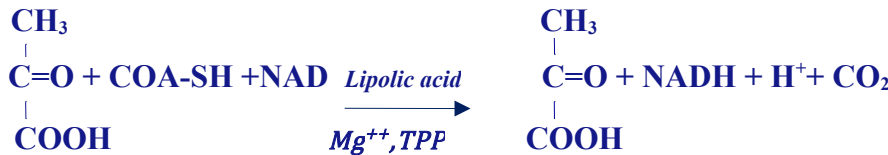
الكلايكوني.



شكل (7) المراحل الأربعة لعملية التحلل الكلايولي

2. المرحلة الانتقالية Transition stage

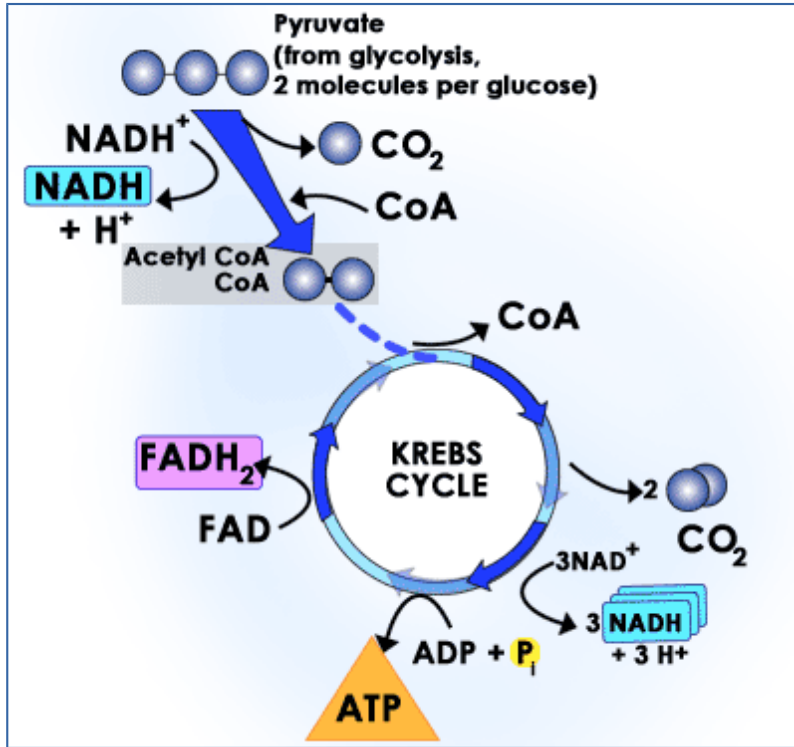
تتضمن سلسلة تفاعلات الأيض الهوائي لحمض البيروفيك مرحلة أولية تؤدي إلى إنتاج مركب الاستيل المرافق الانزيمي Acetyl COA وذلك لغرض مرور هذا المركب بعدة تفاعلات دورية أو دائرية تعرف بدورة حامض الستريك أو دورة كريس نسبة إلى مكتشفها Hans Krebs الذي حصل على جائزة نوبل للعلوم الكيميائية نتيجة لاكتشافه هذه الدورة. ويمكن توضيح تكوين مركب استيل المرافق الانزيمي أ بالمعادلة التالي:



وجدير بالذكر ان لمرحلة تحول حامض البيروفيك إلى استيل المرافق الانزيمي أ فائدة مزدوجة فهذه المرحلة بوصفها عملية تأكسد مرتبطة بجهاز النقل الالكتروني تؤدي إلى إنتاج ثلاث جزيئات من ATP لكل جزيء يتأكسد من حامض البيروفيك ومن جهة أخرى فان هذه المرحلة تؤدي إلى جعل مجموعة الاستيل في صورة نشطة يمكن ان تنتقل بسهولة إلى جزيئات أخرى.

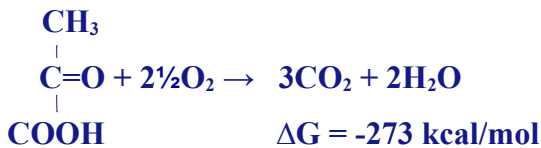
3. دورة كريس Kerbs cycle

هي عبارة عن تفاعلات دورية هامة وظيفتها الأساسية أكسدة استيل المرافق الانزيمي أسواء كان ناتجا من الكربوهيدرات او من مسار ايض الدهون او أي مسار أياضي آخر الى ثنائي اوكسيد الكربون وماء مع إنتاج عدة جزيئات من ATP. وتوجد الانزيمات المحفزة لتفاعلات هذه الدورة بصورة دائبة في المايتركونديريا أو متصلة بغشائها الداخلي ويوضح المخطط الآتي صورة مبسطة لدورة كريس :



شكل (8) دورة كريس

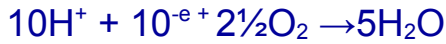
والنتيجة الخاصة لدورة كريس هي أكسدة استيل المرافق الانزيمي أ عن طريق أربعة تفاعلات تأكسدية اختزالية تؤدي الى إنتاج ثنائي اوكسيد الكربون وماء كما هو موضح في المعادلة الآتية:



ويتضمن هذا التفاعل خمس خطوات تأكسدية:

اولا قبل دخول دورة كريس وفيها يتأكسد حامض البايروفيك الى استيل المرافق الانزيمي (أ) ويتكون CO₂ والمرافق الانزيمي المختزل ثم يدخل المرافق الانزيمي (أ) دورة كريس التي تشمل أربعة خطوات تأكسدية يتكون في ثلاث منها ثلاث جزيئات من المرافق الانزيمي المختزل ونظرا لوجود انزيمات الدورة (دورة كريس) وانزيمات النقل الالكتروني في المايتركونديريا تتم عملية أكسدة جزيئات المرافق الانزيمي المختزلا لأربعة عن طريق جهاز النقل الالكتروني فيتكون لدينا 12 جزيئة ATP ثم تضاف إليها جزيئة أخرى من ATP تتكون من الفسفرة على مستوى مادة التفاعل فيصبح المجموع الكلي 15 جزيئة من ATP لكل جزيء من حامض البايروفيك تتأكسد الى ثنائي اوكسيد الكربون وماء.

وفي خطوات التأكسد الخمسة ينتزع من مواد التفاعل 5 أزواج من الإلكترونات ($10e^-$) ومثلها من البروتونات تستخدم في أكسدة 5 أزواج من الأوكسجين لتكوين 5 جزيئات من الماء.

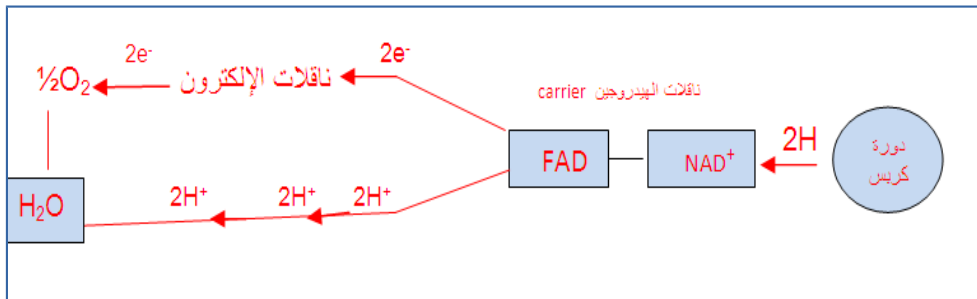


ومن جزيئات الماء الخمسة تستخدم ثلاث جزيئات في تفاعلات دورة كربس ولا يظهر سوى جزيئين اثنين ضمن النواتج النهائية للتفاعل.

أما بالنسبة إلى CO_2 فتتطلق ثلاثة جزيئات أحدهما قبل دورة كربس واثنان خلال الدورة وهي تمثل ذرات الكربون الثلاث الموجودة في جزيئة ATP لكل جزيء من الكلوكوز يتأكسد أكسدة تامة.

4. الفسفرة التأكسدية المرتبطة بالنقل الإلكتروني

يطلق على النظام الكامل لنقل الإلكترونات هوائياً في الخلية النباتية اصطلاح النقل الإلكتروني وخلال هذا النظام تتطلق أزواج ذرات الهيدوجين $2H$ المتحررة من أكسدة حامض البيروفيك خلال سلسلة من الناقلات توصلها في النهاية إلى الأوكسجين الذي يتحد معها مكوناً الماء ويمكن توضيح ذلك بالمخطط الآتي:



شكل (9) مخطط النقل الإلكتروني

معامل التنفس Respiratory ratio

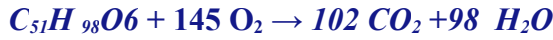
يطلق على النسبة بالحجم بين CO_2 المنطلق إلى O_2 الممتص أثناء عملية التنفس اصطلاح النسبة التنفسية respiratory ratio او معامل التنفس (R.Q) respiratory quotient وعامل التنفس يختلف باختلاف نوعية مادة التنفس، كما يختلف باختلاف نوع التنفس. فإذا كانت مادة التنفس هي سكر سداسي والأكسدة تامة، فإن معامل التنفس = 1، كما هو موضح بالمعادلة الآتية:



$$RQ = \frac{6 \text{ Molar of } CO_2}{6 \text{ Molar of } CO_2} = 1$$

طبعا هذه الحالة موجودة في البذور التي تحتزن الكربوهيدرات مثل بذور الحنطة. كما ان معامل التنفس لأوراق الكثير من النباتات والإزهار قريب من الواحد. إلا ان نسبة حجم CO_2 المنطلق إلى حجم O_2 المستهلك في عملية التنفس تختلف كثيرا عن الواحد إذا كانت المادة التنفسية هي ليست سكر سداسي، أو كانت الأكسدة

غير كاملة. ففي حالة الأنسجة النباتية التي تكون فيها المادة التنفسية هي الدهون فان قيمة R.Q تكون اقل من الواحد، والسبب يعود الى ان نسبة الأوكسجين الى الكربون في الدهون اقل منها في حالة الكربوهيدرات. فعلى سبيل المثال، في حالة الأوكسدة التامة الدهن Tripalmitin تكون قيمة R.Q هي 0.7 .

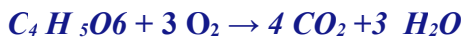


أذن:

$$RQ = \frac{102}{145} = 0.7$$

ولنفس السبب، فان معامل التنفس للأنسجة النباتية التي تخزن البروتينات هي اقل من الواحد (عادة تتراوح بين 0.8-0.9)

وعلى العكس من ذلك في حالة أوراق النباتات العصارية Succulents، حيث تكون فيها مادة التنفس هي حوامض عضوية ثنائية الكربوكسيل dicarboxylic acid، مثل حامض المالك والاكساليك والتارتريك، فان قيمة الـ R.Q تكون أكثر من الواحد، لأنه في هذه الحوامض تعد غنية بالأوكسجين بالمقارنة بالكربوهيدرات. ففي حالة حامض المالك Malic acid، نجد ان قيمة معامل التنفس هي كالتالي:



أذن:

$$RQ = \frac{4}{5} = 1.33$$

وفي حالة التنفس اللاهوائي Anaerobic respiration الذي يحدث بغياب الأوكسجين، فان هذه العملية عادة ليس لها معامل تنفس، إلا انه في الغالب وخاصة عندما يكون هناك نقص في تركيز الأوكسجين، فان كلا من عمليتي التنفس والبناء الهوائي واللاهوائي تحدث سوية في النسيج النباتي، وتحت هذه الظروف يتم إنتاج كميات كبيرة من CO₂ مقارنة بحجم الأوكسجين الممتص، وبالتالي فان قيمة معامل التنفس تكون أكثر من الواحد.

العوامل المؤثرة في معدل التنفس في الخلايا النباتية

ان معدل التنفس في الخلايا النباتية يتأثر بنوعين من العوامل:

1. **العوامل الداخلية:** ان العوامل الداخلية تشمل الآتي:
1. **العامل البروتوبلازمي**

ان سرعة التنفس تعتمد على كمية ونوعية البروتوبلازم الموجود في الخلية النباتية. فالخلايا الفتية young cells تمّاز بامتلاكها كمية اكبر من البروتوبلازم النشط أو الفعال وبالتالي فان الخلايا المرستيمية الفتية تمتلك سرعة تنفس أعلى من الخلايا الفتية التي تمتلك سرعة تنفس أعلى من الخلايا البالغة أو المسنة نظرا لوجود الفجوات الكبيرة بالإضافة لوجود كميات كبيرة من مواد الجدار الخلوي. كما ان سرعة التنفس تتأثر بنوعية الانزيمات الموجودة في البروتوبلازم كما تتأثر سرعة التنفس بعدد المايكوتونديريا الموجودة في الخلايا النباتية باعتبارها مراكز العملية التنفسية. وبصورة عامة يمكن القول ان سرعة التنفس تقل كلما تقدم البروتوبلازم بالعمر وكلما تقدم النبات بالعمر.

تركيز المادة التنفسية

ان سرعة التنفس تعتمد بدرجة كبيرة على وجود المادة التنفسية وفي حالة ثبوت العوامل الأخرى فان سرعة التنفس في النسيج النباتي تزداد بزيادة تركيز المادة التنفسية ولهذا السبب فأنا نجد ان سرعة التنفس تزداد بعد عملية البناء الضوئي نظرا لان هذه العملية توفر كمية كبيرة من المادة التنفسية.

2. العوامل الخارجية : تتأثر عملية التنفس في الخلايا النباتية بالعديد من العوامل الخارجية وهي تشمل الآتي:

1. درجة الحرارة

كما هو الحال في العمليات الفسيولوجية الأخرى فان سرعة التنفس أيضا تتأثر بدرجة الحرارة، وضمن حدود معينة فان الزيادة في سرعة التنفس نتيجة لزيادة درجة الحرارة عادة ما تتبع قاعدة فانث هوف Vant Hoff التي تقول (ان الزيادة في سرعة التنفس تتضاعف لكل ارتفاع في درجة الحرارة قدره 10 م° إذا كانت العوامل الأخرى غير محددة). وفي المدى الحراري Range من 5-45 م° فان ارتفاع درجة الحرارة عادة مايسبب زيادة في سرعة التنفس. أما درجة الحرارة المثلى لعملية التنفس فهي قريبة من 30 م°. ان الزيادة في سرعة التنفس لاتزداد بصورة ثابتة إذا تجاوزنا هذه الدرجة والسبب في ذلك يعود الى انه بمرور الزمن فان الارتفاع في درجة الحرارة تؤثر في نشاط الانزيمات حيث ان الانزيمات تفقد نشاطها. إضافة الى ذلك فان هناك أسباب أخرى للهبوط أو الانخفاض في سرعة التنفس مع زيادة درجات الحرارة التي هي أكثر من المثالية وهذه الأسباب تشمل الآتي:

1. في الدرجات الحرارية العالية جدا فان الأوكسجين لا يستطيع الدخول الى الخلايا بالسرعة الضرورية اللازمة للمحافظة على سرعة التنفس تحت هذه الدرجات الحرارية العالية.
2. ان طرح غاز CO₂ قد لا يحدث بسرعة كافية مما يؤدي الى تراكمه وبالتالي التأثير في معدل عملية التنفس.
3. ان المادة التنفسية قد تصبح هي العامل المحدد تحت الدرجات الحرارية العالية إما انخفاض درجة الحرارة فيؤدي عادة الى انخفاض سرعة التنفس بدرجة كبيرة وهذا هو السبب في استخدام الخزن المبرد لإطالة عمر ثمار الفاكهة والخضر.

2. الضوء :-

بزيادة شدة الإضاءة فان سرعة التنفس تزداد. ان تأثير الضوء في معدل عملية التنفس هو غير مباشر ويشمل النواحي الآتية:-

1. ان الضوء يؤثر في عملية فتح الثغور وبالتالي زيادة التبادل الغازي أي توفر الأوكسجين مما يرفع من معدل عملية التنفس
2. ان سرعة التنفس تزداد لان توفر الضوء يعني حدوث عملية البناء الضوئي بالتالي توفر المادة التنفسية
3. ان الضوء عادة ما يعمل على رفع درجة الحرارة للورقة مما يؤدي الى زيادة سرعة التنفس

3. تركيز الأوكسجين:

ان الأوكسجين هو احد المواد الداخلة في تفاعلات عملية التنفس الهوائي ولذلك فان وجود أو غياب الأوكسجين يبين نوع التنفس هوائي أو لاهوائي كما يحدد نواتج عملية التنفس . ولكن نظرا لان الأوكسجين الموجود بالهواء الجوي بتركيز عالية فانه لا يؤثر بسرعة التنفس بدرجة كبيرة وإذا انخفض تركيز الأوكسجين الى 1% فان سرعة التنفس تصل الى اقل قيمة لها أما إذا انخفض تركيز الأوكسجين الى اقل من 1 فسوف يحدث انطلاق كبير لغاز CO₂ وذلك نتيجة لحدوث عملية التخمر.

4. تركيز غاز CO₂:

ان تأثير تركيز CO₂ يعود بدرجة كبيرة على تركيز CO₂ ونوع النسيج النباتي وفترة التعرض لغاز CO₂ كذلك الظروف البيئية الأخرى وبصورة عامة فان تركيز غاز CO₂ تحت الظروف الطبيعية 400 ml/l عادة مايكون قليل التأثير بمعدل عملية التنفس ولكن زيادة تركيز CO₂ عن التركيز الطبيعي عادة ما يؤدي الى حدوث هبوط بمعدل عملية التنفس.

5. الماء:

بالرغم من انه تحت الظروف الطبيعية لا يعد للماء تأثير كبير في معدل عملية التنفس إلا انه نقص الماء يسبب انخفاضات في سرعة التنفس نظرا لان الماء يلعب دورا مهما في المحافظة على امتلاء الخلايا كما ان الماء يعد الوسط الذي تحدث فيه العديد من التفاعلات المتعلقة بعملية التنفس كما ان الماء يعد ضروريا للعديد من التفاعلات الانزيمية.

6. الجروح والخدوش:

تسبب الجروح والخدوش زيادة مؤقتة بمعدل عملية التنفس وقد يعزى السبب الى ان عملية التجريح تعمل على تعريض الأنسجة الى غاز الأوكسجين كما انها تسبب في إنتاج غاز الاثلين الذي يعمل على زيادة في تحول النشا الى سكر في الجزء النباتي للجروح وهذه الزيادة في السكريات يعتقد انها مسؤولة عن الزيادة في معدل عملية التنفس في الأجزاء النباتية المجروحة أو المخدوشة.

7. تأثيرات ميكانيكية:

لقد ذكر بعض الباحثين ان بعض التأثيرات الميكانيكية مثل دعك الأوراق أو ثني نصل الورقة عادة ما يسبب زيادة كبيرة في سرعة عملية التنفس تصل الى أكثر من 100% وتستمر هذه الزيادة لعدة ساعات إلا ان أسباب هذا التأثير الميكانيكي في زيادة سرعة التنفس لا تزال غامضة.

8. تأثير بعض المواد الكيميائية:

هناك العديد من المواد الكيميائية التي تؤثر في معدل عملية التنفس بعض هذه المركبات هي مثبطات الانزيمات في حين ان مركبات أخرى مثل السيانيد هذه المادة التي تؤدي الى إيقاف عملية الفسفرة وبالتالي توقف عملية التنفس، كما ان هناك بعض المواد الكيميائية هي عبارة عن مواد مخدرة مثل الكحول والإيثر والكلوروفورم وهذه جميعها تعمل على أحداث انخفاض كبير في معدل عملية التنفس.

أهمية دورة كربس في عمليات البناء

لا ريب في ان لدورة كربس في عملية البناء أهمية كبرى من حيث ربطها الناتج الوسطي لهدم السكر وهو المرافق الانزيمي Acetyl COA كمجموعة من عمليات التأكسد التي تؤدي في النهاية الى إنتاج ATP إلا ان الدورة تقوم الى جانب ذلك بدور هام في بناء عدد من المركبات التي تحتاجها الخلية. فبعض مركبات الدورة تعد مصادر كاربونية هامة لتخليق مكونات خلوية هامة وبخاصة الأحماض الامينية كما ان الاستيل والمرافق الانزيمي أ يمكن ان يدخل في تفاعلات تؤدي الى بناء أحماض دهنية بصورة عامة فان الدور العام

التي تقوم به دورة كربس هي انها تعد حلقة وصل بين أيض الكاربوهيدرات و أيض الدهون وأيضا البروتينات.

الفصل الرابع

نقل الذائبات Translocation of solutes

توجد في معظم النباتات نسبة كبيرة من الخلايا الحية التي لا تحتوي على بلاستيدات خضراء لذا تعتمد جميع هذه الخلايا على تلك التي تحتوي على الكلوروفيل لإنتاجها الكاربوهيدرات ويقع الكثير من الخلايا غير الخضراء بعيدا عن تلك التي تقوم بعملية البناء الضوئي على سبيل المثال بعض الخلايا تكون على بعد 100 متر أو أكثر من اقرب الأوراق. لذلك فان البذور تعتمد في بقائها على الكاربوهيدرات التي تنتقل إليها بطريق مباشر أو غير مباشر من خلايا الورقة، ويمثل انتقال الكاربوهيدرات الذائبة احد أنواع انتقال الذائبات التي تحدث في النباتات وتسمى حركة الذائبات العضوية أو غير العضوية في جزء النبات الى الجزء الآخر بنقل الذائبات Translocation of solutes ان هذا الاصطلاح يستعمل للدلالة على حركة الذائبات خلال أنسجة الخشب واللحاء حيث ان المساحة التي تتحركها الذائبات عادة ما تكون كبيرة. وهو لا يستخدم لوصف حركة الذائبات من خلية الى أخرى وسوف نهتم بحركة انتقال الذائبات العضوية فقط في هذه المحاضرة.

انتقال المواد العضوية

هناك العديد من الأدلة العلمية التي أوضحت ان المواد العضوية المصنعة بالأوراق تنتقل خلال نسيج

اللحاء وهذه الأدلة هي:

1. تجارب التحليق :

يقصد بالتحليق هو إزالة حلقة كاملة من الأنسجة التي هي خارج الخشب وقد لوحظ تراكم المواد المصنعة بالأوراق فوق منطقة الحلقة.

2. الدراسات الكيميائية الدقيقة:

أوضحت هذه الدراسات ان النشا يتجمع في القلف فوق منطقة الحلقة كذلك أوضحت هذه الدراسات وجود السكريات والأنابيب الغربالية.

3. التغيرات اليومية في كميات السكر:

ان التغيرات اليومية في كميات السكر في الأوراق النباتية يشابه الى حد كبير التغيرات في محتوى السكريات في القلق وهذا كان أكثر وضوحا بالنسبة للسكروز في الأنابيب الغربالية في اللحاء.

4. استخدام المواد المشعة:

عندما يسمح للنباتات بان تقوم بعملية البناء الضوئي في جو يحتوي على CO_2 الذي يحتوي على كاربون مشع لوحظ ان الكاربون المشع كان موجود باللحاء فقط وان المكونات الرئيسية للمواد المشعة

هو السكروز ومن هذه الأدلة نستنتج مايلي:

1. ان الحركة السفلية للمواد المصنعة في الأوراق تحدث في اللحاء .
2. ان التي تتحرك به الكاربوهيدرات في اللحاء هي السكروز
3. ان سرعة نقل الذائبات تختلف باختلاف نوع النبات إلا انها تتراوح بين 40-50 سم في الساعة، في حين ان سرعة الانتشار البسيط هي 0.2 مل في اليوم وعليه فان سرعة نقل

الذائبات هي أكثر من سرعة الانتشار البسيط بحوالي 160 الف مرة ولهذا السبب لا يمكن تفسير نقل الذائبات في النبات على أساس الانتشار.

لقد أظهرت الدراسات ان المواد المصنعة بالأوراق يمكن ان تتحرك باللحاء الى أعلى أو الى أسفل. فالمواد المصنعة بالأوراق قد تنتقل باتجاه سفلي نحو المجموع الجذري أو قد تتحرك نحو الأعلى باتجاه القمم النامية حيث الأزهار والثمار. أما في حالة أعضاء التخزين مثل الدرناات والأبصال فان الحركة لغرض تغذية البادرات تكون باتجاه علوي. إعادة انتقال المواد العضوية من الأوراق المسنة التي تكون عادة في الجزء السفلي من النبات الى الأوراق الحديثة تكون عادة باتجاه علوي. وقد ساعد استخدام المواد المشعة معرفة النمط العام لتوزيع الذائبات العضوية المصنعة في الأوراق وقد أوضحت هذه الدراسات ان نمط توزيع الذائبات هو كالاتي:

1. ان الأوراق القريبة من الجذور تقوم بنقل المواد الكربوهيدراتية الى الجذور بدرجة رئيسية.
2. الأوراق القريبة من القمة تقوم بنقل المواد الكربوهيدراتية باتجاه قمة الساق.
3. أما الأوراق التي تقع في وسط النبات فانها تقوم بنقل المواد لكلا الاتجاهين. لقد أثبتت معظم الدراسات ان هناك قليل من الحركة للذائبات باتجاه عرضي أي من ورقة إلى أخرى مقابلة لها.

إلا ان معظم السكريات تنتقل باتجاه طولي مع الورقة أما الى أعلى أو الى أسفل ولكن هناك انتقال عرضي من اللحاء الى الخشب عن طريق الأشعة الوعائية. ويمكن تغيير نمط انتقال السكريات وذلك ببعض المعاملات مثلا تظليل الأوراق العليا يؤدي الى انتقال الذائبات من الأوراق الموجودة في الجزء القاعدي من النبات.

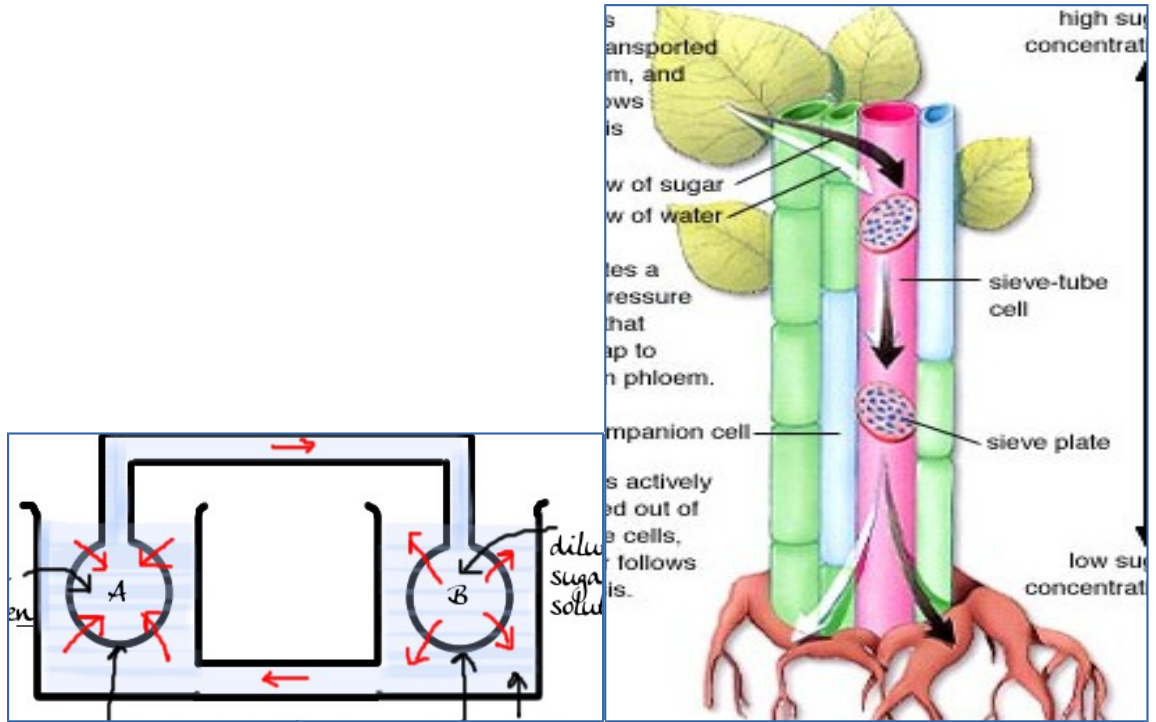
ميكانيكية نقل الذائبات

لقد طرحت عدة نظريات لتفسير ميكانيكية نقل الذائبات في اللحاء ومن هذه النظريات نذكر مايلي:

1. نظرية السريان أو التدفق الكتلي أو الضغطي (نظرية مونش (Munch mass flow hypothesis

hypothesis

ان الأساس الفسيولوجي لهذه النظرية التي وضعت من قبل العالم الالمانى (مونش) تعتمد على الفرق في الضغط الانتفاخي أو الأمتلائي بين الأنسجة المجهزة الأوراق source والأنسجة المستهلكة sink . حيث تكون هناك حركة باتجاه واحد للمحلول (الماء+ السكريات) خلال الأنابيب الغربالية للحاء. وفي هذه النظرية ينتقل السكر المتكون في عملية البناء الضوئي الى الخلايا البرنكيميية المجاورة للعناصر الغربالية انتقال فعال وعند دخوله الأنابيب الغربالية يسبب هذا السكر رفع التركيز الازموزي داخل الأنابيب الغربالية مما يؤدي الى دخول الماء إليها بالخاصية الازموزية. وهذا بدوره يزيد من قيمة الضغط الانتفاخي في الأنابيب الغربالية وعلية فان الضغط الانتفاخي الناتج عن الخاصية الازموزية هو السبب في حدوث انسياب الكتلة لكل من المواد الذائبة السكر والمذيب الماء. ويستمر هذا الانسياب من مناطق تكوين الغذاء (الأوراق) وحتى مناطق خزنه أو استهلاكه في الجذور كما هو موضح بالمخطط التالي:



شكل (10) نظرية السريان او التدفق الكتلي (نظرية مولش)

2. نظرية الانسياب الساييتوبلازمي Cytoplasmic streaming

هي أولى الفرضيات التي وضعت لتفسير نقل المواد الغذائية وقد وضعها الباحث ديفريز Devries عام 1658 لتفسير نقل المواد الغذائية والذائبات العضوية في اللحاء وتقتض هذه النظرية ان انسياب ساييتوبلازم خلايا اللحاء يفسر انتقال المواد الغذائية المذابة. فهناك انتقال دوري لساييتوبلازم الأنابيب الغربالية ناقلاً منه المواد بالانتشار خلال الروابط البلازمية التي تخترنه الصفائح الغربالية في الأنبوب الغربالي الثاني وهكذا. وقد ثبتت في التجارب ان أي عامل يثبط الساييتوبلازم انتقال المواد الغذائية إلا ان نظرية الانسياب الساييتوبلازمي لنقل الغذاء قد حُضيت بالقليل من الإسناد لان وكما هو معروف ان الأنابيب الغربالية البالغة تكون خالية من النواة وبالتالي فهي غير نشطة من ناحية الأيض وهذه النقطة تشير بشكل كبير حول قبول هذه النظرية لتفسير نقل الذائبات العضوية (الغذاء) في اللحاء وعليه فان النظرية المقبولة في الوقت الحاضر لتفسير نقل الذائبات العضوية هي نظرية انسياب أو تدفق الكتلة.

الفصل الخامس

الانتشار الغشائي أو الأزموزية Osmosis

مقدمة:

الغشاء هو حاجز من أي نوع يفصل وسطاً أو نظاماً أو حيزاً عن غيره. ويوصف الغشاء الذي يسمح لمادة معينة بالمرور خلاله بأنه منفذ لهذه المادة permeable. أما الغشاء الذي لايسمح بمرورها فهو غير منفذ

لها impermeable وهناك أنواع أخرى من الأغشية تسمح بمرور الماء ولكنها لا تسمح بمرور المواد الذائبة . وتعرف هذه الأغشية بأنها متنوعة, أو متفاوتة أو شبه منفذة semi permeable . والأغشية الخلوية تمتاز بأنها ذات نفاذية اختيارية أو انتقائية وكذلك فهي تعرف selectively permeable members حيث تسمح لمرور بعض المواد دون الأخرى رغم تشابهها في الحجم والشحنة... الخ. وقبل الدخول في موضوع الأزموزية, لابد من استعراض بعض الاصطلاحات التي هي أساسية لفهم حركة الماء من محلول التربة الى النبات أو حركة الماء من خلية الى أخرى. فمن المعروف انه لكي يتحرك أي شيء, فانه يحتاج الى طاقة . Energy والماء كما في المواد الأخرى يحتاج الى طاقة أثناء حركته. الطاقة الحرة free energy يمكن تعريفها بأنها الطاقة الجاهزة والمتاحة لانجاز شغل (بدون تغير في درجة الحرارة).

الجهد الكيميائي أو الطاقة الكيميائية Chemical potential لأي مادة تحت أي ظروف (سواء كانت نقية في المحلول أو جزء من نظام مفتوح) هي عبارة عن الطاقة الحرة في وزن جزيئي غرامي من المادة. $Chemical\ potential = free\ energy\ per\ mole$ فالجهد الكيميائي إذن هو مقياس للطاقة التي بواسطتها يمكن للمادة ان تتفاعل أو تتحرك. وعند الكلام عن العلاقات المائية للنبات, فان الجهد الكيميائي للماء يطلق عليه عبارة عن الجهد المائي water potential . وفي دراسة علاقة الماء بالنبات, لابد لنا من ننسبه الى حالته القياسية والحالة القياسية للماء هي عندما يكون بصورته النقية وتحت الضغط الجوي الاعتيادي كما في المعادلة الآتية:

$$E - E_0 = R T \ln N$$

حيث ان :-

E= طاقة الماء في المحلول

E₀= طاقة الماء عندما يكون نقياً

R= ثابت الغاز المثالي

T= درجة الحرارة المطلقة

Ln= اللوغاريتم الطبيعي

N= نسبة جزيئات الماء

أي mole fraction الكسر المولي

عدد جزيئات الماء

$$\text{Mole fraction} = \frac{\text{عدد جزيئات الماء}}{\text{عدد جزيئات الماء} + \text{عدد جزيئات المذاب}}$$

وقد اعتبرت طاقة الماء في حالته القياسية تساوي صفراً. وعندما يكون الماء في أي نظام متصل فانه يوازن نفسه. فعند وجود محلولين مختلفين في محتوى الطاقة ويفصل بينهما غشاء يسمح بنفاذ جزيئات الذائب, فان الماء سوف يتحرك من الجزء الذي تكون به طاقة كبيرة الى الجزء الذي تكون به طاقة قليلة. ان كل من الجهد المائي والجهد الكيميائي يمكن التعبير عنه بوحدات الطاقة مثل الجول, الايرك, إلا انه من المفضل في الأنظمة البيولوجية التعبير عن الجهد المائي بدورات الضغط التي هي ضغط جوي أو بار أو ميكاباسكال mega pascal .

One bar= 0.987 atm

Mega pascal= mpa

$$1 \text{ mpa} = 10 \text{ bar} = 9.87 \text{ atm}$$

$$1 \text{ bar} = 0.1 \text{ mpa}$$

ومن العوامل التي تؤدي الى زيادة قيمة الجهد المائي والضغط ودرجة الحرارة حيث ان كلاهما يؤديان الى زيادة الطاقة الحرة. أما المواد المذابة سواء كانت متأينة أو غير متأينة فانها تقلل من طاقة الماء بمقدار يتناسب مع نسبة الجزيئات المضافة ويحدث لان جزيئات المادة تقلل من الطاقة الحرة لجزيئات الماء ويرمز له

Ψ_p .

الازموزية Osmosis

عندما يتم فصل محلول من الماء النقي بواسطة غشاء ذو نفاذية اختيارية، فالذي يحدث ان هناك حركة صافي net movement للماء باتجاه المحلول، ذلك لان الجهد المائي في الماء النقي أعلى منه في المحلول. هذه الحركة الصافية للماء يطلق عليها الازموزية.

ان حركة الماء خلال الغشاء يمكن تقليلها وذلك بتسليط ضغط ميكانيكي على المحلول مما يعمل على رفع قيمة الجهد المائي في ذلك المحلول، وبذلك تقلل من الفرق في الجهد المائي بين الماء والمحلول، وعندما تصل الى حالة الاتزان، فان الضغط الإضافي الذي يسلب على المحلول يسمى بالضغط الازموزي osmotic pressure، وعلى ذلك فان الضغط الازموزي للمحلول يمكن تعريفه بأنه مقدار الضغط الإضافي الذي يجب تسليطه لغرض جعل الجهد المائي مساويا للجهد المائي للماء النقي. وحيث انه لا يتولد ضغط حقيقي ما لم يكن المحلول موضوع في ازمومتر Osmometer (جهاز قياس الضغط)، فانه من المفضل استخدام عبارة الطاقة الازموزية أو الجهد الازموزي Osmotic potential بدلا من الضغط الازموزي وعليه، فان الجهد الازموزي يعطي إشارة سالبة وهو يساوي الجهد المائي للمحلول تحت الضغط الجوي الاعتيادي. ووحداته نفس وحدات الجهد المائي.

ان الجهد الازموزي هو احد الخواص الجامعة أو المترابطة للمحاليل Colligative properties أو هو يتناسب مباشرة مع عدد المولات من المذاب في حجم معين من المذيب. وبتطبيق قانون فانت هوف

Van 't Hoff

$$\Psi_s = \frac{-nRT}{v}$$

حيث ان

Ψ_s = الجهد الازموزي

n = عدد مولات المذاب

v = حجم مولات المذاب

R, T كما في السابق

وقد وجد ان إذابة وزن جزيئي غرامي من مادة غير متأينة في لتر من الماء في درجة الصفر المئوي يقلل من جهد الماء بمقدار 22.7 بار أي حوالي -22.4 ضغط جوي (-2.27 ميكاباسكال). أما عند إضافة مادة متأينة، فان تأثيرها يعتمد على عدد الايونات. فتأينها يكون مضاعفا عندما تتأين المادة الى أيونين مثل كلوريد الصوديوم، وثلاثة أضعاف القيمة السابقة إذا تأينت الى ثلاث ايونات كما في كلوريد الكالسيوم. وفي

الواقع فان القيم الفعالية هي اقل بسبب قوة تجاذب الايونات بفعل قوة فان دير والس
. force Waals' Van der
الضغط الأمتلائي

وهو اصطلاح يستعمل للتعبير عن الضغط الحقيقي actual pressure الذي ينشأ في ازمومتر أو خلية نباتية نتيجة للازموزية أو لعملية التشرب. ووحدات الضغط الأمتلائي هي نفس وحدات الجهد المائي. وفي داخل الخلايا النباتية ينتج ضغط داخلي على جدار الخلية ويدفعه الى الخارج عندما توضع في محلول الجهد المائي للخلية، وهذا الضغط يؤدي الى انتفاخ الخلية نتيجة لضغط أغشية الخلية على الجدار الخلوي، ويسمى هذا الضغط بالضغط الانتفاخي أو الأمتلائي أو الضغط الجداري wall pressure.

العلاقة بين الجهد المائي (Ψ_w) الجهد الازموزي (Ψ_s) والضغط الأمتلائي (Ψ_p)

لتوضيح العلاقة بين هذه العبارات والتي يطلق عليها اصطلاح القيم الازموزية osmotic quantities , نفرض ان هناك لدينا كيس مغلق مصنوع من غشاء شبه منفذ semi-permeable, وهذا هو غير مرن وان هذا الكيس يحتوي على محلول سكري له جهد ازموزي معين. ولنفرض أيضا، إننا قمنا بوضع هذا الكيس في إناء يحتوي على ماء نقي. ألان الماء سوف ينقل من الإناء الى داخل الكيس على أساس الفرق في الجهد المائي water potential (الجهد الكيميائي أو الطاقة الحرة للماء chemical potential or free energy of water) ألان الماء الداخل الى الكيس يعمل على تخفيف المحلول السكري, كما انه بسبب زيادة في حجم المحلول, إلا ان هذه الزيادة سوف تلقى مقاومة من جدار الكيس ينشأ من جرائها ضغط نطلق عليه اصطلاح ضغط الامتلاء Turgor pressure .

وفي نفس الوقت الذي يضغط فيه المحلول على جدار الكيس, فان ضغطا من الجدار يقع بدوره على المحلول يتساوى كما ويختلف اتجاها مع ضغط الامتلاء, نطلق عليه اصطلاح الضغط الجداري wall pressure (حسب قانون نيوتن Newton الثالث للحركة, لكل فعل رد فعل مساوي في المقدار ومعاكس له في الاتجاه). فان النشاط الحركي لجزيئاته سوف يزداد, كما تزداد قيمة الجهد المائي لماء المحلول, كلما اكتسب المحلول مزيدا من الماء, ويستمر انتقال الماء نحو المحلول الى ان نصل حالة الاتزان الحركي dynamic equilibrium والذي عندها تكون حركة الماء متعادلة في كلا الاتجاهين، إلا ان القيم الازموزية والتركيزات تكون غير متماثلة في الجانبين.

وواضح إذن انه قبل بلوغ حالة الاتزان الحركي، فان ضغط الامتلاء الناشئ في المحلول تزداد قيمته كلما كسب المحلول مزيدا من الماء، ويبلغ الضغط الأمتلائي الأقصى بالجهد الازموزي أو الضغط الازموزي. وعليه، فان الضغط الازموزي يمكن تعريفه على انه أقصى ضغط امتلاء يمكن ان ينشأ في محلول إذا أتيح له الاتزان مع ماء نقي في جهاز الضغط الازموزي (osmometer) تحت ظروف مثالية، لذلك يطلق عليه

اصطلاح الجهد الازموزي $osmotic\ potential$ ومن الضروري عدم الخلط بين عبارتي الضغط الازموزي والضغط الأمتلائي. فبالرغم، من ان الضغط الازموزي هو حالة من حالات الامتلاء، إلا انه يمثل لنا الضغط الفعلي الذي ينشأ في المحلول الذي هو موضوع في حيز مغلقا، سواء كانت ظروف الاتزان قائمة أو غير قائمة، ومعنى ذلك ان قيمة الضغط الازموزي (الجهد الازموزي Ψ_s) للمحلول قيد الدراسة هي ثابتة ووحيدة، في حين ان قيمة الضغط الأمتلائي الذي ينشأ في المحلول هي متغيرة، حيث تتراوح بين الصفر وقيمة ضغطه الازموزي، وقد تكون له قيمة سالبة تحت ظروف محددة.

وعادة يطلق على المحلول الذي يكون ضغطه الازموزي يساوي الضغط الازموزي لمحلول آخر بانه سوي أو متساوي الازموزية $Iso\ osmotic$ أما إذا اختلف المحلولين في الضغط الازموزي، فيطلق على الضغط الازموزي الأعلى $Hyper\ osmotic$ وللآخر ناقص الازموزية $Hypo\ osmotic$.

العلاقات الازموزية للخلية النباتية $Osmotic\ relationship\ of\ a\ plant\ cell$

لغرض توضيح العلاقات الازموزية للخلية النباتية، سوف نفرض ان جدار الخلية هو منفذ تماما $fully\ permeable$ للماء والذائبات، في حين ان الغشاء البلازمي يمتلك خواص شبه منفذ $semi-permeable$ للماء والذائبات، أي انه ينفذ الماء فقط، ولا ينفذ أي ذائب في عصير الخلية.

الآن لو فرضنا ان وضعنا هذه الخلية النباتية التي تعرف بالخلية النموذجية $Typical\ plant\ cell$ ، في ماء نقي، فان ذائبات عصير فجوة الخلية سوف تبقى داخل الخلية، في حين ان الماء سوف ينقل الى داخل الخلية على أساس الفرق في الجهد المائي. هذا الماء الداخل الى الخلية النباتية سوف يعمل على إنشاء ضغط امتلاء داخل الخلية، تزايد قيمته كلما كسبت الخلية مزيدا من الماء، هذا الضغط سوف يضغط على الغشاء البلازمي، ثم ينتقل هذا الضغط الى جدار الخلية الذي يقاوم في حدود مرونته تمدد الخلية وزيادة حجمها، وفي مثل هذه الحالة توصف الخلية النباتية بانها ممتلئة $turgid$ هذا الضغط المتزايد الذي ينشأ داخل الخلية النباتية يعمل على رفع قيمة الجهد المائي للماء في العصير (المنخفض أصلا بسبب وجود الذائبات) شيئا فشيئا الى ان يتعادل مع الجهد المائي للماء النقي الذي يغمر الخلية النباتية. عندئذ تتحقق حالة اتزان حركي $dynamic\ equilibrium$ تتساوى عندها ازموزية الماء نحو الداخل مع ازموزيته نحو الخارج. وعندما تصل الخلية الى حالة اتزان مع الماء النقي المغمورة فيه، فانها سوف تصل الى أقصى حجم لها، وتوصف عندئذ بانها تامة الامتلاء $fully\ turgid$.

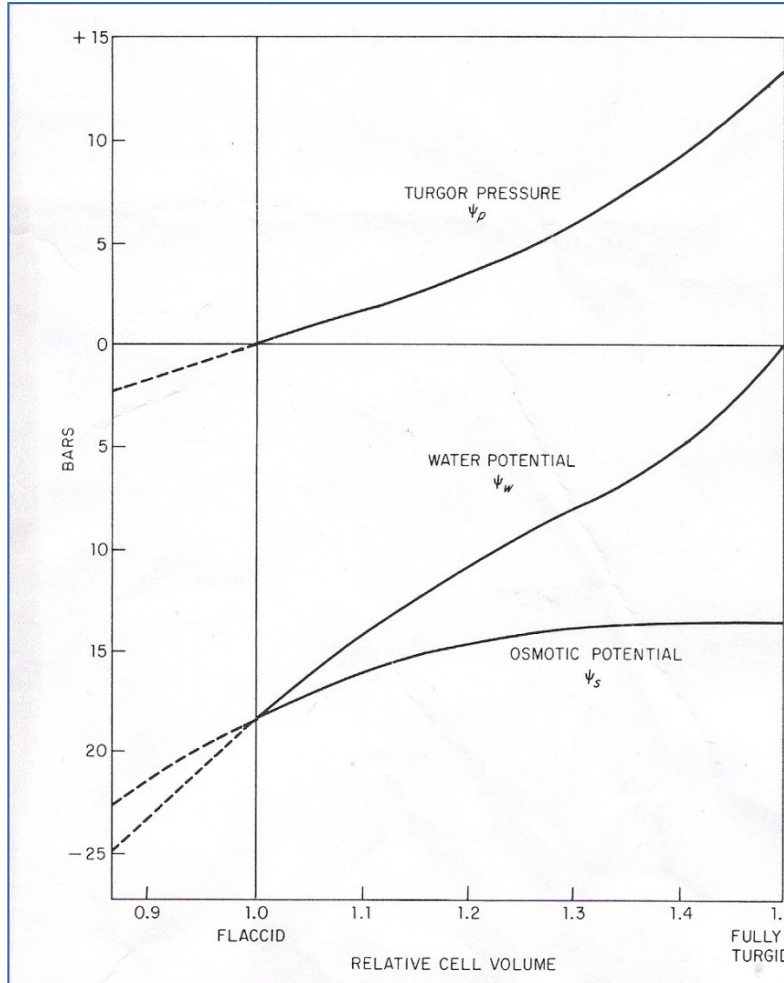
وعندما توضع الخلية النباتية في وسط ليس بماء نقي، وإنما تمت إضافة مادة ذائبة الى الماء الغامر للخلية، فان هذه المادة المذابة سوف تعمل على خفض قيمة الجهد المائي للماء المحيط بالخلية، وهذا بدوره سوف يؤدي الى إنقاص الفرق في قيمة الجهد المائي بين الخلية ووسطها الخارجي. ولنفرض ان المحلول

وهي تحدث عندما توضع الخلية النباتية في محلول زائد الازموزية لذائب لاينفذ خلال غشاء الخلية ،
مثل السكروز

2. البلزمة المؤقتة Temporary plasmolysis

وهي تحدث عندما توضع الخلية النباتية في محلول زائد الازموزية Hyper osmotic لذائب درجة نفاذية الغشاء البلازمي له اقل من نفاذية الغشاء للمذيب. مثال على ذلك محلول مركز من اليوريا urea أو الجليسرين glycerin. وعندما توضع الخلية في مثل هذا النوع من المحاليل، فإن ظاهرة البلزمة تحدث في البداية ولكن مع بقاء الخلية لفترة في هذا المحلول، تبدأ الخلية النباتية بالتخلص من ظاهرة البلزمة، نظرا لان محلول اليوريا أو الجليسرين يدخل الخلية، وتقل قيمة جهدها المائي وتصبح اقل من قيمة الجهد المائي للمحلول الغامر، فيدخل الماء الى الخلية ويحدث لها امتلاء وتتخلص من ظاهرة البلزمة.

أما في حالة البلزمة المستديمة، فإن الخلية النباتية لاتستطيع ان تتخلص منها بمرور الزمن، ويجب إخراج الخلية من المحلول المبلزم ونقلها الى ماء نقي أو محلول مخفف. ويوضح الشكل الآتي العلاقة بين Ψ_w ، Ψ_s ، Ψ_p للخلية النباتية عند وضعها في محاليل مختلفة التركيز، ويطلق على هذا المخطط بمخطط هوفلر Hofler Diagram نسبة الى العالم الذي قام بتوضيحه لأول مرة.



شكل (11) مخطط هوفلر Hofler Diagram

الفصل السادس

امتصاص الماء water absorption

الماء يمتص بواسطة الجذور من التربة بصورة رئيسية في منطقة الشعيرات الجذرية. ان منطقة الشعيرات الجذرية ملائمة جدا لعملية الامتصاص لأنها تمثل مساحة سطحية كبيرة في اتصال مباشر مع الأغلفة المائية التي تحيط بحبيبات التربة والشعيرات الجذرية هي عبارة عن تراكيب دقيقة وحيدة الخلية تتفاوت في طولها من 1-8 ملم وهي امتدادات لخلايا البشرة تمكث حية لبضعة أيام ثم تعوض بأخرى قرب طرف الجذر عند نموه. وبهذه الطريقة فان منطقة الشعيرات الجذرية هي تراكيب متخصصة لامتصاص الماء والأملاح المعدنية والشعيرات الجذرية متخصصة ليس فقط في مظهرها الخارجي بل حتى في تركيبها الداخلي فجدار الخلية للشعيرة الجذرية يتكون من السليلوز والمواد البكتينية (بكتات الكالسيوم) وكلاهما محبان للماء وبالتالي فان هذه المركبات لها قدرة كبيرة على امتصاص الماء.

ان جدار الخلية للشعيرة الجذرية للشعيرة الجذرية يعمل كغشاء منفذ تماما للماء والذائبات. ويعد الجدار هناك الغشاء البلازمي الخارجي الذي يفصل الجدار عن الساييتوبلازم وهناك الغشاء الفجوي وتمتاز خلية الشعيرة الجذرية باحتوائها على فجوة كبيرة الحجم لها ضغط ازموزي معين وعلى هذا الأساس فان الفجوة الموجودة في خلية الشعيرة الجذرية هي المسؤولة عن امتصاص الماء.

النباتات التي تنمو في مزارع مائية أو النباتات المائية عادة لا توجد فيها شعيرات جذرية وتتم عملية الامتصاص خلال سطح الجذر كله كما انه من الظاهر ان كمية الماء تمتص خلال السطوح المغلقة عادة (السوبرين) لجذور الأشجار القديمة وهذه مهمة وخاصة في الشتاء عندما تكون الجذور الحديثة النمو والشعيرات الجذرية معدومة.

ان الشعيرات الجذرية وخلايا سطح الجذر الأخرى التي هي على اتصال بحبيبات التربة تمتص الماء مادام الجهد المائي في الفجوات اقل من قيمة الجهد المائي للماء في محلول التربة.

وهناك بعض الباحثين الذي يعتقد بوجود الماء بواسطة الخلايا النباتية بفعل قوى غير ازموزية تعتمد على الطاقة التي تنطلق من عملية التنفس آلية أو ميكانيكية امتصاص النبات للماء.

والسؤال هنا كيف يتم أو كيف تحصل عملية امتصاص النبات للماء؟

لقد بين بعض الباحثين من علماء النبات ان امتصاص الماء يحدث بطريقتين رئيسيتين هما:

الامتصاص النشط **active absorption** وهو اقل أهمية لمعظم النباتات ولأغلب الظروف. والآخر هو الامتصاص السلبي **Passive absorption** ويحدث نتيجة لتأثير قوى فيزيائية لا تحتاج لصرف طاقة واهم هذه القوى هو النتح.

1. الامتصاص السلبي:-

عندما تفقد خلايا النسيج الوسطي للورقة بعض من مائها في عملية النتح، بسبب كون جهدها المائي أعلى منه للجو الخارجي فان قيمة الجهد المائي لها تصبح اقل قيمة من الجهد المائي للخلايا المجاورة وبذلك تسحب الماء من هذه الخلايا وهذه الخلايا بدورها تقلل قيمة جهدها المائي وبذلك تسحب الماء مما جاورها من الخلايا وهكذا الى ان يصل السحب الى الأوعية الخشبية للورقة.

وعلى ذلك يتعرض الماء في هذه الأوعية الى شد أو سحب من الأعلى كلما كان الماء في الأوعية الخشبية يكون عمودا متصلا من الورقة للجذر فان قوة الشد أو السحب هذه تنتقل الى أسفل وعندما تصل هذه القوة الى عمود الماء في القنوات الخشبية الملاصقة لها فتقل قيمة جهدها المائي وبذلك ينتقل الماء اليها مما جاورها وهكذا حتى خلايا البشرة التي بدورها تسحب الماء من التربة.

ان الجهد المائي لعصارة الخشب يصبح ذو قيمة اكبر في السالب عندما يتعرض الى شد أو سحب من الأعلى وان الناتج الطبيعي لجهد مائي أكثر بالسالب هو امتصاص اكبر كمية من الماء.

ومما يجب الإشارة إليه هنا ان امتصاص الماء بالطريقة التي وصفا أعلاه تحدث نتيجة لفعاليات في الساق (عملية النتح) والجذور يعمل كسطح ماص فقط ولهذا يطلق على امتصاص الماء بهذه

الطريقة بالامتصاص السلبي ومما يؤيد ذلك ان الساق يستطيع ان يمتص الماء خلال الجذور ولربما في الواقع تكون عملية امتصاص الماء أسرع. لقد استنتج بعض الباحثين لربما ترجع الى الخلايا الحية لهذه الجذور ومعظم الماء الذي يمتصه النبات يدخل بواسطة الامتصاص السلبي حيث ان هذه الوسيلة لها القدرة الكبيرة على امتصاص المحتوى المائي للتربة فهي قادرة ان تنتزع الماء من التربة الى ان تقترب نسبة فيها من النسبة المئوية للذبول الدائم.

2. الامتصاص النشط أو الفعال :

بالرغم من آلية الامتصاص النشط لا تكون إلا جزء بسيط من الماء الممتص عن طريق الجذور إلا انها درست لكونها ذات أهمية أكاديمية. والامتصاص النشط يحدث كنتيجة لفعاليات الجذر والساق ليس لها علاقة وبصورة عامة فانه من المعتقد ان الامتصاص النشط للماء يحدث نتيجة لوجود قوتين:

1. الامتصاص النشط الازموزي Osmotic active water absorption

هو متسببة قوى فيزيائية بحته وفيه تحدث حركة الماء بفعل الازموزية نتيجة لوجود فوف الجهد المائي (الطاقة الحرة المتاحة لحركة الماء) بين محلول التربة وعصارة الأوعية الخشبية في الجذر وفي هذا النوع من الامتصاص فان الماء يتحرك خلال بشرة الجذر وقشرته الى قنوات الخشب بسبب زيادة تركيز الأملاح (قلة الجهد المائي في خلايا الجذر الداخلية) ويتحرك الماء الممتص عن طريق الشعيرات الجذرية خلال أنسجة البشرة والقشرة عن طريق:

الطريق الأول Apoplast pathway وهو الذي يطلق عليه بالجزء الميت من الخلايا ويقصد

به جدران الخلايا.

أما الطريق الثاني الذي يسلكه الماء الممتص عن طريق الشعيرة الجذرية يطلق عليه Simplest pathway ويعني الجزء الحي أو المسلك الحي، وفي هذه الحالة فان الماء سوف يتحرك خلال كل مكونات الخلية ابتداءً من الغشاء البلازمي الخارجي ثم الساييتوبلازم ثم الفجوة وهكذا ينتقل الى الخلية الأخرى وبعبارة أخرى فان الماء يتحرك في الجزء الحي من الخلية. وبعد ذلك يتحرك الماء الى ان يتجمع في الأوعية الخشبية للجذر وتكون حركته أيضا على أساس الفرق في الجهد المائي.

2. الامتصاص غير الازموزي للماء non-osmotic water absorption

هناك الأدلة التي تشير الى ان جزءا من الماء الممتص من قبل الخلايا يعود بطريقة ما الى عملية التنفس وقد اتخذت هذه في بعض الأحيان للدلالة على وجود امتصاص غير ازموزي للماء. الظروف الهوائية (تركيز الأوكسجين) يشجع بامتصاص الماء بواسطة الجذور والامتصاص يقل في درجات الحرارة الواطئة كذلك عند معاملة النباتات بمركبات السايينيد ولكن من الظاهر ان تأثير درجة الحرارة

المنخفضة وقلة الأوكسجين والسموم الكيميائية تزيد من مقاومة الساييتوبلازم لحركة الماء ولذلك فإن الملاحظات التي أظهرت تأثر عملية امتصاص الماء لهذه العوامل لا تثبت ان العمليات الحيوية (عملية التنفس) لها دور مباشر بامتصاص الماء بالإضافة الى ذلك فان منع عملية التنفس بواسطة السموم الكيميائية يقلل من النقل النشط للأيونات الى داخل الفجوة مما يؤثر بالتالي على الجهد المائي لعصارة الخلية وبالتالي على امتصاص الماء.

س/ ماهو الفرق بين الامتصاص الايجابي والسليبي للماء؟

ج/ ان امتصاص الجذر للماء بواسطة الامتصاص الايجابي أو السليبي عملية ازموزية ففي كلا الحالتين تتم عملية الامتصاص وفقا لوجود فرق في الجهد المائي من محلول التربة الى داخل النبات إما سبب هذا الفرق وحدته فيختلفان في الامتصاص الايجابي الذي يتم بوضوح في النباتات التي تنتقل ببطء والتي تنمو في تربة دافئة ورطبة ينشأ الفرق بالجهد المائي نتيجة لزيادة تركيز العصير الخشبي عن تركيز محلول التربة ويكون ضغط العصير الخشبي في مثل هذه الظروف موجب. إما إثناء الامتصاص السليبي للنباتات سريعة النتج فيكون الفرق في الجهد المائي اشد انحدارا وترجع شدة انحداره بصفة أساسية الى تلاشي الضغط العصيري جزئيا او كليا أول الأمر ثم الى الشد او السحب (الضغط السالب) والذي ينشأ في عصير أو عية الخشب وفي مثل هذه الحالة تكون قيمة الجهد المائي لعصارة الخشب تساوي قيمة الضغط الازموزي مضافا اليها الشد أو السحب الذي هو الضغط السالب وبذلك تصبح قيمة الجهد المائي أكثر بالسالب.

الضغط الجذري Root pressure

هو عبارة عن قوة تنشأ في عصارة الأوعية الخشبية للجذور ويتكون الضغط الجذري نتيجة للفرق في الجهد المائي بين محلول التربة والعصارة الخشبية للجذور ويمكن مشاهدة اثر هذا الضغط إذا ما فصل المجموع الخضري للنبات قرب سطح التربة التي ينمو بها، إذ سرعان ما يتجمع العصير وينساب من مقطع

الساق وتسمى هذه الظاهرة بالإدماع Bleeding

ومن الظواهر الأخرى التي تدل على الضغط الجذري هي ظاهرة Guttation وتشاهد هذه الظاهرة في الصباح الباكر بعد ليلة صافية ودافئة حيث يساعد الدفء على امتصاص الماء ونظرا لان الثغور تكون مغلقة في الصباح الباكر فيخرج الماء على هيئة نقاط من حواف الأوراق وتسمى هذه الظاهرة بالإدماع. وتختلف قيمة الضغط الجذري باختلاف أنواع النبات ويندر ان يتجاوز 2 bar أو -0.2 Mpa وتقل عن ذلك كثيرا في معظم النباتات كما تختلف في النبات الواحد باختلاف فصول السنة وقد يبلغ الضغط الجذري اعلي قيمة في نهاية فصل الربيع قبل نهاية تكوين الأوراق الجديدة وعندما يكون معدل النتج منخفض نسبيا بينما تتناقص سريعا قيمة الضغط الجذري بل قد تنعدم كليا عندما تنتشط عملية النتج بعد اكتمال تكوين إلا الأوراق وفي مثل هذه الحالة لاتدمي الأوراق المورقة الناتجة بل على العكس من ذلك تمتص الماء الى داخلها مما يدل على ان عصير أو عيتها يعاني شدا لا ضغطا.

ومما لا يرب فيه ان الضغط الجذري هو إحدى القوى المسؤولة عن امتصاص الماء وانتقاله في النباتات العشبية إلا انه لا تعد الآلية الأساسية لصعود الماء الى ذرى الأشجار الباسقة التي يزيد ارتفاعها عن 150 متر وفي مثل هذه الأحوال فان آلية الامتصاص السلبي هي المسؤولة عن صعود الماء الى قمة الأشجار الباسقة. ان الأسباب المسؤولة عن عدم اعتبار الضغط الجذري الآلية الأساسية لصعود الماء الى قمة الأشجار الباسقة هي:

1. ان قيمة الضغط الجذري لا يتجاوز -2 bar وهذه القيمة كافية لصعود الماء الى ارتفاع قدره 15 متر فقط إذا أهملنا مقاومة الجاذبية الأرضية.
2. ان ظاهرة الضغط الجذري لم يتم إيضاحها في بعض النباتات وخاصة المخروطيات (عارية البذور).
3. النباتات الكاملة السليمة تمتص كمية من الماء اكبر مما تمتصه مجاميع جذرية أزيلت بعض أو جميع أجزائها الخضرية.
4. قد لا يمكن إيضاح ظاهرة الضغط الجذري في النباتات التي ربما تمتص الماء بدلا من إفرازه وذلك إذا وضع الماء فوق أسطحها المقطوعة.

العوامل المؤثرة في امتصاص الماء من النبات

1. كمية الماء القابلة للامتصاص في التربة

من المعلوم ان ليس جميع الماء الموجود في التربة يمكن ان يمتصه النبات وعادة النباتات تمتص الماء من التربة إذا كان محتوى ماء التربة يقع بين نقطة الذبول الدائمي والسعة الحقلية. أما إذا قل المحتوى المائي القريب من المجموع الجذري عن ذلك عندئذ يصبح الامتصاص صعبا نظرا لان القوى الطبيعية التي تمسك الماء مع دقائق التربة تصبح اقوي واشد من القوى المسببة لدخول الماء الى النبات.

2. درجة حرارة التربة

ان التغيرات في درجة الحرارة تؤثر في سرعة امتصاص الماء وتعد الدرجات الحرارية التي تقع ضمن المدى من 20-30 م° هي درجة الحرارة المثالية لامتصاص الماء من قبل النبات. وبصورة عامة فان درجات الحرارة العالية جدا تؤدي الى قتل الخلايا أما درجة الحرارة المنخفضة فانها تقلل من امتصاص الماء ويرجع سبب تأثير درجات الحرارة الواطئة في التقليل من امتصاص

الماء الى العوامل التالية:

1. قلة نمو الجذر وتفرعاته
2. هبوط سرعة حركة الماء من التربة الى الجذر.
3. زيادة مقاومة الجذر حيث تقل نفاذية الأغشية الخلوية وتزداد لزوجة البروتوبلازم. ولقد وجد ان مقاومة خلايا الجذر لحركة الماء تزداد الى النصف عندما تقل حرارة التربة من 25-0 م°.
4. تزداد لزوجة الماء في درجات الحرارة الواطئة حيث تقل الى النصف عندما تقل درجة الحرارة من 25-0 م°.

5. يقل امتصاص العناصر والايونات المختلفة عندما تقل درجة الحرارة فيقل دخول الماء بفرق الازموزية .

وبصورة عامة فان تأثير درجة الحرارة في سرعة امتصاص الماء تختلف حسب نوع النبات فالنباتات المتكيفة للنمو في بيئات دافئة القطن تكون سرعة امتصاص الماء فيها أكثر تأثراً بانخفاض درجة الحرارة مقارنة بالنباتات التي تنمو في بيئة باردة مثل اللهانة.

3. تركيز محلول التربة

تمتص الجذور الماء نتيجة للفرق في الجهد المائي بين التربة والجذر. ان زيادة تركيز محلول التربة تعني قلة الجهد المائي لمحلول التربة يصبح ذو قيمة أكثر بالسالب وبالتالي قلة حركة الماء باتجاه الجذور وصعوبة امتصاصها. إلا ان هناك بعض النباتات التي تستطيع التكيف للنمو وامتصاص الماء من الأراضي الملحية وهذا التكيف يحدث بعدة وسائل:

1. امتصاص الايونات وتراكمها داخل الفجوة وخاصة ايونات الصوديوم Na^+ والكلوريد Cl^-

مما يعمل على خفض قيمة الجهد المائي بدرجة كبيرة ويمكن النبات من النمو في الأراضي الملحية وبالوقت الحاضر استخدمت تقانة هندسة النبات الوراثية وذلك عن طريق زيادة قدرة النبات على تراكم ايون الصوديوم في الفجوة، وقد نجحت هذه التقانة مع نباتات الطماطة التي عدلت وراثيا كأن تتحمل مستويات ملوحة تصل الى $20 ds \cdot m^{-1}$.

2. في بعض النباتات تحدث زيادة في بعض المركبات العضوية وخاصة الحامض الاميني

البرولين Proline وهذا الحامض الاميني يتم تخليقه أو بناءه بتراكيز عالية جدا داخل الساييتوبلازم وذلك عند تعرض النبات لظروف الشد أو الإجهاد الملحي وهذا الحامض الاميني له عدة وظائف منها حماية العضيات من تأثيرات الملوحة وتدمير الجذور الحرة التي تتكون تحت ظروف الشد الملحي وتدمير العضيات. وكذلك فان هذا المركب غير سام وغير مشحون ولايؤثر في قيمة الـ pH للساييتوبلازم كما انه يعمل على التعديل الازموزي بين الفجوة والعضيات داخل الساييتوبلازم.

4. تهوية التربة

ان عملية امتصاص الماء تكون أكثر كفاءة في الترب جيدة التهوية مقارنة بالترب رديئة التهوية ومن المحتمل ان يكون السبب هو هبوط في كفاءة عملية التنفس الهوائي بسبب نقص الأوكسجين في الترب سيئة التهوية الأمر الذي يؤدي الى حدوث عملية التنفس اللاهوائي وبالتالي موت النباتات بعد فترة قصيرة في المناطق التي تغمرها الفيضانات.

ان نقص الأوكسجين هو السبب في موت الكثير من النباتات في الترب الغدقة وليس كثرة الماء كما هو شائع والدليل على ذلك هو نجاح زراعة النباتات في المزارع المائية والتي يتم فيها ضخ غاز الأوكسجين بواسطة أجهزة يتم التحكم بها آليا بالحاسوب. وتختلف النباتات في مقاومتها لسوء تهوية التربة فجزور النباتات المائية تبقى مغمورة بالماء طوال حياة النباتات وقد تكيفت هذه النباتات لهذه الظروف وذلك بإيصال الأوكسجين اللازم لتنفس الجذور عبر المسافات البينية الموجودة بين الخلايا. وتشكل هذه المسافات البينية فراغا متصلا يبدأ بالأوراق والسيقان.

5. معدل النتج بالنبات

تتناسب كمية الماء الممتصة تناسباً طرئياً مع كمية الماء المفقودة بالنتج إذا كانت رطوبة التربة عاملاً غير محدد، وعلى هذا الأساس فإن جميع العوامل التي تؤثر بسرعة النتج تلعب دوراً مهماً في امتصاص الماء.

6. **تعمق الجذور وانتشارها**

تختلف جذور النباتات من حيث التفرعات وانتشارها والعمق الذي تصل إليه. تمتص الجذور معظم الماء من أطراف الجذور الحديثة النمو ويقل الامتصاص من مناطق الجذر المسنة نتيجة لتصلبها.

7. **صفات المجموع الخضري**

كل صفات المجموع الخضري التي تؤدي إلى زيادة النتج تؤدي إلى زيادة سرعة امتصاص الماء حيث أن هاتين العمليتين مترابطتين تماماً وعموماً تزداد سرعة امتصاص الماء كلما زادت نسيبه المساحة السطحية للجزء الخضري للمساحة السطحية للجذور.

الفصل السابع

النتج

من المعلوم أن جميع النباتات تحتاج إلى كميات كبيرة من الماء خلال فترة نموها وتطورها، ومعظم هذا الماء يفقد بعد امتصاصه بفترة وجيزة دون أن يكون له أي دور في التفاعلات الكيميائية أو المكونات البايولوجية للخلية. ويطلق على فقدان الماء للنبات على هيئة بخار الماء لذلك يمكن تعريف النتج بأنه فقدان الماء من الأجزاء الخضرية للنبات على هيئة بخار ماء.

وتحدث عملية النتج نتيجة لوجود فرق في الجهد المائي (ضغط بخار الماء) بين الهواء وسطح النبات ويمكن تقسيم النتج حسب المسالك أو الطرق التي يفقد الماء من طريقها على هيئة بخار إلى:

1. النتج الثغري

معظم الماء المفقود في عملية النتح يمر عبر ثقب دقيقة موجودة في بشرة الأوراق تدعى بالشغور، هذا بالرغم من ان فتحات الشغور لا تكون إلا نسبة قليلة من المساحة السطحية للأوراق ويعود سبب ذلك الى المقاومة القليلة التي تبديها الشغور لحركة بخار الماء قياسا الى مناطق البشرة الأخرى. وتتحكم الشغور بكمية الماء الخارجة، فعندما تذبل الأوراق تقل معه فتحات الثقب الشغري أو قد تتغلق الشغور كليا وبذلك يتوقف تبخر الماء عن طريق هذا المسلك.

2. النتح الأدمي:

هو تبخر الماء على هيئة بخار بصورة مباشرة خلال بشرة الورقة شاقا طريقه عبر الطبقة الشمعية الكيوتينية المغلفة لسطح البشرة الخارجي والتي تسمى بالأدمة أو الكيوتكل وتختلف نسبة الماء المفقود عن هذا الطريق باختلاف سمك ونفاذية الكيوتكل حيث تقل النسبة (نسبة الماء المفقود) بزيادة سمك طبقة الكيوتكل أو تغطيتها بطبقة شمعية. وطبقة الكيوتكل تكون أكثر سمكا لنباتات المناطق الصحراوية وكذلك نباتات المناطق الجافة ويقل سمك طبقة الأدمة في الأوراق حديثة التكوين وتقدر نسبة الماء المفقود في هذا الطريق في الأوراق البالغة حوالي 10% وتزداد هذه النسبة في الليل عندما تقل إة تتوقف نسبة النتح عن طريق الشغور.

3. النتح العديسي:

قد يخرج بخار الماء من مناطق أخرى غير الأدمة والشغور وذلك عن طريق العديسات التي تكون موجودة في السوق الخشبية في نسيج الفلين ونسبة الماء المفقود بهذه الطريقة قليل لان الأنسجة الفلينية لا تمثل إلا جزءا صغيرا من المساحة السطحية للنبات والعديسات موجودة في الثمار والتي عن طريقها تتم عملية التبخر.

آلية وميكانيكية النتح

ان عملية النتح تحدث في طريقتين:

المرحلة الأولى: تبخر الماء من الجدران خلايا النسيج الوسطي للورقة على هيئة بخار تم انتقال هذا

البخار الى المسافات البينية.

المرحلة الثانية: انتشار بخار الماء هذا من المسافات البينية الى الجو الخارجي.

خلال المرحلة الأولى فان الماء الممتص عن طريق يصل الى الأجزاء الهوائية مع صعود العصارة، ثم يحدث له عملية تبخير من سطح الخلايا الممتلئة أو المشبعة بالماء ويتجمع بخار الماء هذا في المسافات البينية. ان تجمع بخار الماء في المسافات البينية للورقة يعمل على زيادة الضغط البخاري للمسافات البينية بمعنى ان قيمة الجهد المائي لبخار الماء ذو قيمة اقل بالسالب. إما في المرحلة الثانية فان بخار الماء هذا سوف ينتشر أما من خلال الشغور أو العديسات أو الأدمة الى الجو الخارجي الأقل جفافا لان الضغط البخاري في الجو الخارجي قليل اي ان قيمة الجهد المائي قليلة او ذو قيمة أكثر بالسالب.

إما الفرق الوحيد في ميكانيكية الأنواع الثلاث من النتح المشار إليها هي انه في حالة النتح الشغري فان فتحات الشغور عامة يتم السيطرة عليها أو التحكم بها بواسطة الخلايا الحارسة أما في حالة النتح العديسي فان

بخار الماء يخرج من العديسات ولا توجد هناك سيطرة لعملية فتح وغلق العديسات أما في حالة النتح الأدمي فان الثقوب او الفتحات غير موجودة على الإطلاق.

المواد المضادة للنتح

هي عبارة عن مواد كيميائية ترش على النباتات في فترات الجفاف وذلك بهدف التقليل من فقد الماء عن طريق عملية النتح وبالتالي التقليل من خطر الجفاف على النباتات.
هذه المواد على نوعين:

1. هذا النوع من المواد الكيميائية يعمل على غلق الثغور وبذلك يعمل على التقليل من عملية النتح
2. فعند رش هذا النوع على النباتات فانه يكون أغشية رقيقة على سطح الورقة وبالتالي التقليل من فقد

الماء بعملية النتح.

وتحت الظروف الطبيعية فان النبات يحتوي على مركبات طبيعية يزداد تركيزها عند تعرض النبات لظروف الجفاف او الإجهاد المائي ومن هذه المركبات التي توجد بصورة طبيعية في النبات والتي تقوم بهذا الدور نذكر الهرمون الطبيعي حامض الابسيسك ABA هذا الهرمون يزداد تركيزه بدرجة كبيرة عند تعرض النبات للجفاف ويتحرك من خلايا النسيج الوسطي للورقة نحو الخلايا الحارسة فيؤدي الى غلق الثغور جزئيا وبالتالي التقليل من عملية النتح ودرى خطر الجفاف على النباتات.

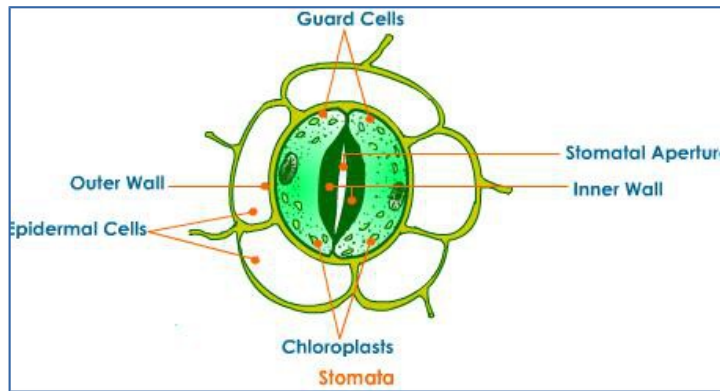
وفي الأونة الأخيرة زاد استخدام تقنية هندسة النبات الوراثية التي أدت للحصول على نباتات معدلة وراثيا تقوم بإنتاج كميات كبيرة من هذا الهرمون النباتي عند تعرضها لظروف الإجهاد المائي.

الجهاز الثغري

الثغور هي فتحات دقيقة توجد في بشرة النبات وتعمل وهي مفتوحة كمرات رئيسية يتم خلالها تبادل للغازات بين الجو الداخلي للورقة والجو الخارجي وأعظم الغازات أهمية من الوجهة الفسيولوجية التي تمر بصفة أساسية خلال الثغور هي الأوكسجين وثنائي اوكسيد الكربون وبخار الماء.

يحيط بفتحة الثغر خليتان تشبهان شكل الكلية أو حبة الفاصوليا هما والخليتان الحارستان Guard cells

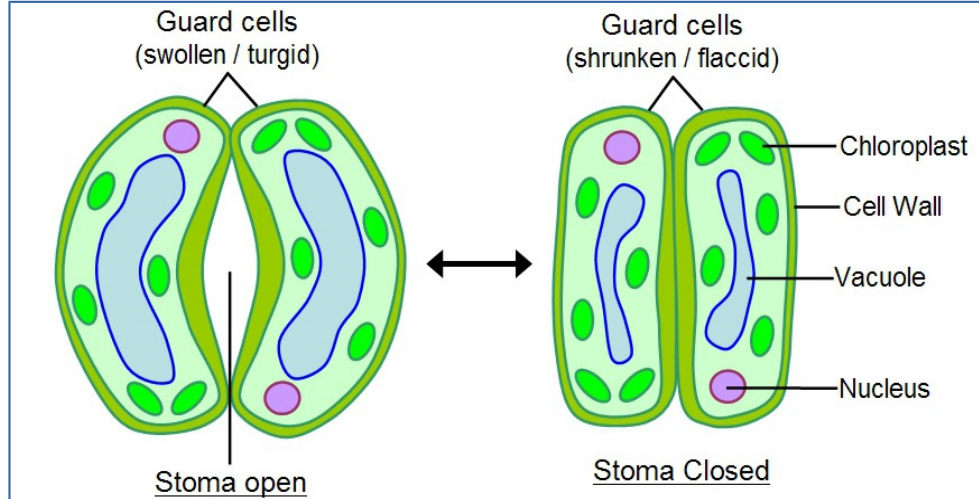
وذلك لنباتات ذوات الفلقتين.



شكل (12) الثغور

وتتميز الخليتان الحارستان عن غيرها من خلايا البشرة العادية بشكلها الخاص وباحتوائها على بلاستيدات خضراء وتغلظ جدرانها الخلوية تغلضات موضعية غير منتظمة في جدران الخلايا الحارسة التي تحيط بالثقب الثغري الخارجي من جدرانها المضادة التي تتصف بالثقب الثغري وتتوقف سعة الثقب الثغري على درجة امتلاء الخلايا الحارسة، إذ عندما تكون الخلية الحارسة ممتلئة فان ضغط الامتلاء الواقع على جدرانها يجعل

جانبا الأرق يبرز أكثر فأكثر نحو الخارج شاداً معه في الوقت نفسه الجدار الداخلي الغليظ المحيط بفتحة الثغر ومسببا تقوسه مما يؤدي الى اتساع فتحة الثقب الثغري. وعندما ينخفض ضغط امتلاء الخلايا الحارسة يتراخي ضغط امتلائها فتتكشم جدرانها مما يؤدي الى تقارب الجدارين الغليظين للخليتين الحارستين فتضيق فتحنا الثغر.



شكل (13) الثغور المفتوحة والمغلقة

هناك فائدتين لوجود الثغور هما:-

1. الثغور تعتبر ممرات رئيسية للتبادل الغازي وخاصة غاز CO_2 نظرا لان تركيزه بالهواء الجوي هو قليل جدا
2. انها تعتبر وسيلة لحماية النبات من خطر الجفاف أو عندما يقل المحتوى المائي للتربة فان الثغور سوف تتغلق وبذلك تمكن النبات من الاحتفاظ بدرجة معينة من الامتلاء بالتالي تمنع خطر الجفاف.

ميكانكية فتح الثغور

ان ميكانكية فتح وغلق الثغور كانت و لاتزال موضع بحث بالرغم من كثرة الدراسات في هذا المجال، وبصورة عامة فانه من المعتقد بان حركة الثغور هي عبارة عن استجابة مباشرة للزيادة أو النقصان في درجة امتلاء الخلايا الحارسة. ومن المعلوم ان الثغور تفتتح عند تعرضها للضوء وتتغلق عند وجودها في الظلام، ويعتقد ان تعريض الأوراق للضوء يؤدي الى انتقال كميات كبيرة ايون البوتاسيوم من الخلايا المرافقة الى الخلايا الحارسة. ان كمية البوتاسيوم المنقلة بين الخلايا الحارسة تؤدي الى وصول قيمة الجهد الازموزي لها الى حوالي -20 بار وبذلك ينتقل الماء من الخلايا المجاورة الى الخلايا الحارسة فتتفتح الثغور. إما في الظلام فان البوتاسيوم سوف ينتقل من الخلايا الحارسة الى المرافقة فيزداد قيمة الجهد المائي للخلايا الحارسة وبذلك ينتقل الماء منها الى الخلايا المجاورة وينغلق الثغر ويعتقد ان الغشاء البلازمي للخلايا الحارسة يحتوي على مضخة بروتونية Proton pump تعمل عن طريق ATP الناتج من الفسفرة الضوئية الدائرية في عملية البناء الضوئي وهذه تضخ ايونات الهيدروجين حيويًا (اعتمادا على الطاقة) الى خارج الخلية (الخلية الحارسة) ويعوض هذا بدخول ايون البوتاسيوم سلبيًا الى داخل الخلية الحارسة.

ان فقد ايون الهيدروجين في سايتوبلازم الخلايا الحارسة يؤدي الى وضع قيمة رقم الحموضة الى حوالي 8-9 وهذا الرقم الهيدروجيني يكون ملائماً للتفاعلات الانزيمية التي تؤدي الى إنتاج حامض الماليك من النشا وعند تكوين هذا الحامض يتحلل وتتكون أملاحه وهي ملح مالات البوتاسيوم K Malat هذا الملح سوف يتراكم داخل الفجوة العصارية للخلية الحارسة فيزداد التركيز الازموزي للفجوة العصارية أي تصبح قيمة الجهد المائي أكثر بالسالب وكذلك يتحرك الماء على أساس الفرق في الجهد المائي نحو الخلايا الحارسة فيزداد ضغط امتلائها وينفتح الثغر. وفي الظلام تتوقف عملية الضخ البروتوني فيخرج ايون البوتاسيوم من الخلايا الحارسة فتزداد قيمة جهدها المائي وبذلك يتحرك الماء فيها نحو الخلايا المرافقة وينغلق الثغر. ولقد أوضحت الدراسات ان ايون البوتاسيوم يلعب هذا الدور المنظم لعملية فتح وغلق الثغور في الكثير من العوائل والطوائف والأجناس والأنواع النباتية إلا في النباتات الملحية الإجبارية فان ايون الصوديوم وليس ايون البوتاسيوم هو الذي يقوم بعملية تنظيم الجهاز الثغري.

العوامل المؤثرة في حركة الجهاز الثغري **1. ثنائي اوكسيد الكربون**

تفتح الثغور في الضوء وتغلق في الظلام بسبب زيادة أو نقصان الضغط الجزئي لغاز CO_2 . وتتأثر حركة الثغور بتركيز غاز CO_2 في الهواء الخارجي، فإذا ما زاد تركيز هذا الغاز عن حد معين وغلقت الثغور سواء كان ذلك في الضوء او الظلام.

2. الضوء

تفتح الثغور نهاراً وتغلق ليلاً وعملية فتح الثغور تتطلب ساعة واحدة تقريباً بينما غلقها يكون سريعاً وقد تنشذ بعض النباتات عن تأثرها بالضوء مثل الصبيرييات وبعض النباتات الصحراوية حيث تفتح هذه النباتات ثغورها ليلاً وتأخذ كفايتها من غاز CO_2 الذي يتحد مع بعض المواد ويثبت ويسد تعمل نهاراً بعملية البناء الضوئي عند توفر الضوء.

لقد تبين من البحث ان الثغور تفتح في ضوء شدته من 100-300 شمعة قدم وأكثر الموجات الضوئية تأثيراً على فتح الثغور هي الموجات الحمراء التي يبلغ طولها 660 نانومتر.

3. درجة الحرارة

عند بقاء بقية العوامل ثابتة تفتح الثغور عند زيادة درجة الحرارة من 0-25 م° او 30 م° وتغلق عندما تكون درجة الحرارة ليلاً صفراً حتى بوجود الضوء.

درجات الحرارة المرتفعة تسبب غلق الثغور وقد فسر ذلك على أساس ان درجات الحرارة المرتفعة تسبب زيادة التنفس وبالتالي زيادة تركيز CO_2 الذي يسبب غلق الثغور. تنشذ بعض النباتات في تأثيرها بدرجات الحرارة المرتفعة ونبات القطن والبصل تفتح ثغورها عندما تكون درجة الحرارة 40 م° أو أكثر.

4. المحتوى المائي

الجهد المائي للنبات هو العامل الأكثر سيطرة على غلق وفتح الثغور وعملية غلق الثغور تتم عندما يقل محتوى الأوراق من الماء ويحافظ النبات على حياته بهذه الطريقة. وتغلق الثغور عندما يقل المحتوى

المائي بغض النظر عن العوامل الأخرى التي تسبب فتح الثغور حيث لا يتوفر الضغط الكافي في الخليتين الحارستين. وقد عزى البعض سبب غلق الثغور عند حدوث الشد المائي لقلة المحتوى المائي **water stress** الى بعض التغيرات الكيميائية التي تحصل في الخلايا الحارسة فقد لوحظ ان الشد المائي يزيد من النشا في الخلايا الحارسة بينما يقل في الخلايا المرافقة ويحدث العكس عند توفر الماء، كما عزى بعض الباحثين سبب غلق الثغور عند تعرض النبات الى ظروف الشد المائي الى زيادة تركيز الهرمون النباتي حامض الابسيسك حيث لوحظ ان زيادة تركيز هذا الهرمون النباتي تؤدي الى وقف عمل مضخة البروتونية الموجودة في الغشاء البلازمي للخلية الحارسة وبذلك تتوقف عملية دخول ايون البوتاسيوم وينغلق الثغر.

5. الرياح

تغلق معظم النباتات ثغورها عند اشتداد الرياح ويعود سبب ذلك الى زيادة فقدان الماء من الخلايا الحارسة بسبب زيادة سرعة التبخر كما تحدث الرياح تبريدا مفاجئا للورقة وتغلق الثغور.

6. تأثير الصدمات والمواد الكيميائية

تتأثر حركة الخلايا الحارسة عند تعرضها للصدمات وكذلك بعض المواد الكيميائية فقد تغلق الثغور في أوراق النباتات المعرضة للنار أو عند تعرضها للصدمات الكهربائية أو عند حدوث خدوش أو جروح للورقة كما تؤثر المواد المخدرة مثل الكلوروفورم في حركة الثغور وهذه المواد تؤثر على الأغشية البلازمية وتفقد قدرتها على التحكم في النفاذية كما ان المواد تفقد البروتوبلازم قدرته على النشاط الحيوي وبالتالي تعطل حركة الثغور. كما أوضحت الدراسات ان معاملة الأوراق بتراكيز منخفضة من الهرمون النباتي حامض الابسيسك يسبب غلق الثغور.

وبصورة عامة يعتقد بعض الباحثين بوجود عمليتين يسيطران على عملية فتح وغلق الثغور هما CO_2 والماء. فعندما يقل تركيز CO_2 في المسافات البينية والخلايا الحارسة تنفد ايونات البوتاسيوم الى الخلايا الحارسة وتفتح الثغور وهذا يؤدي الى حدوث عمليتي البناء الضوئي والنتج. أما في حالة قلة الماء فان الهرمون النباتي حامض الابسيسك يسبب حركة الماء من الخلايا الحارسة وغلق الثغور.

العوامل المؤثرة في معدل عملية النتج:

تتأثر عملية النتج بعدة عوامل أهمها:

1- عوامل بيئية : وتشمل

1. الرطوبة:

طالما كانت الثغور مفتوحة وكان ثمة فرق بين الضغط البخاري داخل الورقة وخارجها تنتشر بخار الماء من خلال الثغور أي حدثت عملية النتج بمعدل يتناسب مع هذا الفرق. إما إذا تساوى ضغط البخار داخل الورقة وخارجها وهذا لا يحدث إلا نادرا عندما تبلغ درجة تحمل الهواء الخارجي حد التشبع توقف انتشار بخار الماء، أي توقف النتج توقفا تاما حتى لو كانت الثغور مفتوحة علما انه من الجائز أن يحدث النتج في جو مشبع عندما تزداد درجة حرارة الورقة عن درجة حرارة الهواء المشبع

حولها فسوف يوجد حتما فرق الضغط بسبب زيادة ضغط التشبع داخل الورقة عن ضغط التشبع خارجها وسوف ينتشر بخار الماء نحو الخارج من الثغور المفتوحة إلا ان هذا البخار يتكاثف على الفور بمجرد وصوله الى الجو الخارجي المشبع.

2. درجة الحرارة:

في حالة ثبوت العوامل الأخرى على النتج، فإن أي ارتفاع في درجة الحرارة بسبب تأثير درجة الحرارة ضمن الحدود الفسيولوجية يؤدي الى زيادة معدل النتج بسبب تأثير درجة الحرارة على حركة الثغور وفرق الضغط البخاري. هذا وتؤثر درجة الحرارة أيضا في معدل انتشار بخار الماء من الورقة خلال الثغور ، إذ كلما ارتفعت درجة الحرارة زاد معدل الانتشار.

3. الضوء

للضوء تأثير كبير في زيادة النتج ويمكن تحليل تأثيره بوضوح على أساس:

1- تأثيره الفيزيائي في درجة حرارة الورقة

عندما تتعرض الأوراق النباتية للضوء وتمتص قدرا كافيا من الطاقة الضوئية فان جزء يسيرا من هذه الطاقة يستغل في عملية البناء الضوئي بينما يتحول الأكبر منها الى طاقة حرارية تعمل على تسخين الأوراق ورفع درجة حرارتها. فإذا ما ارتفعت درجة حرارة الورقة فوق درجة حرارة الجو المحيط بها، فالتأثير الطبيعي هو زيادة ضغط البخار في المسافات البينية مما يؤدي الى تعميق الفرق بالضغط البخاري بين الورقة والبخار الخارجي. وعلى فرض ان درجة حرارة الورقة قد ارتفعت عند سقوط الضوء عليها من 20-30 م° بينما ظلت درجة حرارة الجو الذي يبلغ ضغطه البخاري 10.5 ملليمتر زئبق ثابتة عند درجة 20م°، فعندئذ يرتفع فرق الضغط البخاري بين الورقة والهواء الى ثلاثة اضعاف الفرق قبل تعرض الورقة للضوء ويبلغ معدل النتج حينئذ نحو ثلاثة أمثال معدلة عندما كانت درجة حرارة الورقة والهواء 20 م°.

2- تأثيره الفسيولوجي في ضبط حركة الثغور

4. حركة الهواء

تعمل التيارات الهوائية عادة على زيادة معدل النتج لأنها قد تمنع كليا أو جزئيا بخار الماء في الطبقات الهوائية القريبة وتستمر هذه الإزاحة الهوائية لبخار الماء بمجرد انطلاقه عبر الثغور عن زيادة الفرق في الضغط البخاري بين الأوراق والجو الخارجي فيزداد تبعا لذلك معدل النتج.

5. ظروف التربة التي تؤثر في إتاحة الماء للنبات:

يتوقف استمرار النتج من الأجزاء الهوائية للنبات على استمرار إمداد الجذور لهذه الأجزاء بالماء ، فإذا ما عجزت الجذور عن الحصول على الماء لسبب أو لآخر فان النتج يستمر لفترة من الوقت على حساب ماء الأوراق والأغصان.

أهم العوامل التي تؤثر في معدل امتصاص النبات للماء:

المحتوى المائي للتربة، ملوحة التربة، درجة حرارة التربة، تهوية التربة، فإذا ما هبط المحتوى المائي للتربة أو زاد تركيز الذائبات فيها أو انخفضت درجة حرارتها أو نقص محتواها من الهواء فان ذلك يؤدي الى

انخفاض معدل امتصاص الجذور للماء وأي عامل من هذه العوامل يمكن ان يؤدي بطريقة غير مباشرة الى هبوط معدل النتج وذبول أوراق النبات.

ب- الخصائص التركيبية والظروف الفسيولوجية داخل النبات

قد تتفاوت معدلات النتج في الأنواع المختلفة من النباتات حتى التي تنمو متجاورة تحت ظروف بيئية واحدة. ومثل هذا التفاوت في معدل النتج من نبات لآخر قد ينجم الى حد ما عن اختلافات هذه الأنواع في بعض عملياتها وظروفها الداخلية كالضغوط الازموزية للخلايا الورقية والطاقات التشرية للبروتوبلازم والجدران الخلوية أو في خصائصه التركيبية والتشريحية والمرفولوجية.

فمن المنطقي ان نفترض زيادة النتج كلما زادت المساحة الورقية للنبات كله كذلك يزداد النتج بزيادة نسبة المجموع الجذري للنبات الى المجموع الخضري.

ويتأثر معدل امتصاص الماء وبالتالي معدل النتج بتوزيع المجموع الجذري وتكوينه المرفولوجي ومدى تغلغه في التربة، فقد يكون النتج من نباتات ذات الجذور المتعمقة في أوقات الجفاف أسرع من نتج ما يجاورها من نباتات تجرى ضحلة الجذور وذلك لان الجذور المتعمقة تتغلغل الى مستوى من التربة قد يكون لاتزال به بقية من ماء متاح، بينما يكون المستوى الذي تبلغه جذور النباتات الأخرى مفتقرا الى الماء. ومما يساعد على انخفاض معدل النتج الأدمي بصفة خاصة تلك التحورات التركيبية التي تتميز بها النباتات الجفافية والصحراوية كتغلظ الأدمة والجدران الخلوية ووجود أغطية من مواد شمعية أو راتنجية أو شعيرات مية فوق سطوح الأوراق.

وكذلك يتأثر معدل النتج الثغري بحجم الثغور وتوزيعها ومدى تباعدها وهل هي من الطراز المعتاد أو الغائر دون المستوى العادي لبشرة ومن التحورات الفسيولوجية للنباتات الجفافية والصحراوية هي ان عملية فتح الثغور تحدث في الليل وكذلك يقل معدل التبخر أو النتج نظرا لبرودة الجو، كما تحدث أيضا بعض التحورات في الأوراق بهدف التقليل من النتج تحت ظروف الجفاف، ومن هذه التحورات هي صغر المساحة الورقية كما تسقط الكثير من النباتات أوراقها عند حصول الجفاف.

كما تتأقلم بغض النباتات للجفاف بطي أوراقها وذلك لتقليل النتج.

دور النتج في نمو النبات

ان دور النتج في نمو وتطور النباتات غير واضح بالنسبة لجميع النباتات. فقد توجد بعض الأنواع النباتية بنجاح في بيئة ذات رطوبة نسبية 100% ويكون النتج فيها قليلا أو معدوما بينما بعض النباتات قد تنمو بنجاح في بيئة ذات رطوبة نسبية 100% ويحدث النتج أيضا.

والسؤال المهم هو : لماذا يوجد النتح في بعض النباتات النامية ولا يوجد في البعض الآخر؟ هو طبيعي يصعب الجواب على مثل هذا السؤال, ومع ذلك فبعض العلماء يؤمنون بفائدة النتح للنباتات وقد اخصوا هذه الفوائد بما يلي:

1. **امتصاص العناصر المغذية من التربة ونقلها في مجرى النتح**
لقد افترض البعض بان امتصاص ايونات العناصر الغذائية المذابة في الماء من محلول التربة ونقلها علويا داخل جسم النبات يحدث كنتيجة لعملية النتح بيد ان البحوث الحديثة اوضحت ان امتصاص ايونات العناصر الغذائية يحدث نتيجة لعمليات حيوية تعتمد على الطاقة التنفسية وان قسم قليل جدا من الأملاح تمتص بعمليات حرة أو سلبية كنتيجة لامتناس الماء. وعندما يصل الماء والأملاح المذابة فيه الى مجرى الخشب في الجذر عندئذ يؤثر النتح في سحب الماء والأملاح الى أعلى النبات. هذا ويبدو ان كميات الأملاح التي تصل الى الأوراق.
 2. **تأثير النتح في تبريد الورقة النباتية**
لقد وجد ان النتح يزيل كمية من حرارة الورقة تقدر بحوالي 600 سعرة حرارية للغرام الواحد من الماء المنتوح غير ان بعض النباتات تنمو بصورة طبيعية دون حدوث النتح ودون ان ترتفع درجة الحرارة مما يشير الى قلة تأثير النتح في تبريد الورقة النباتية.
 3. **التأثير في عملية النمو**
لقد بينت بعض الدراسات بان النتح ضروري للنمو وذلك لأنه يخفض الجهد المائي في خلايا النباتات وبالتالي يقلل من قيمة الضغط الانتفاخي للخلايا وتجعله أكثر ملائمة للنمو فقد وجد ان براعم نبات الاجاص تتوقف عن النمو في الظروف التي تكون فيها الرطوبة النسبية عالية كما ان نبات زهرة الشمس المزروع في جو رطب تقل سرعة نموه الى النصف عن النبات النامي في الظروف الطبيعية وقد تنمو بعض النباتات في جو رطب تصل نسبة الرطوبة فيه الى 100% مع عدم حدوث أي خلل ظاهري أو تركيبى أو فسيولوجي. وقد يعزى سبب التغيرات في نبات الاجاص وزهرة الشمس الى أسباب غير مباشرة ناتجة من تأثيرات النتح مثلا على حركة العناصر أو غيرها.
 4. **تأثير النتح على النسغ الصاعد (العصارة الصاعدة)**
تردد حركة الماء من الجذر الى أعلى النبات بزيادة النتح وذلك للتعويض عن النقص الحاصل في الأجزاء الخضرية نتيجة التبخر. وهذا لا يعتبر دليلا قاطعا على أهمية النتح في عملية الحركة الى الأعلى فالأعلى الذي تحتاجه الخلايا في عمليات البناء والنمو قد يصعد دون الحاجة لحدوث النتح.
- سلبات النتح**
ان الأمور المسلم بها هي ان النتح هو السبب الرئيس لحدوث الشد المائي في النباتات النامية في المناطق الجافة وفي أوقات الظهيرة الحارة وذلك لزيادة سرعة الفقد عن سرعة امتصاص الماء من التربة والشد الناتج يسبب تغيرات سيئة للنبات بل هو السبب الرئيسي في عدم إمكانية زراعة كثير من المحاصيل بشكل اقتصادي في المناطق الجافة الصحراوية.
- فقد الماء في النبات على هيئة سائل**

يفقد بعض أنواع النباتات الماء على هيئة قطرات سائلة تتساقط في نهاية النصل الورقي أو من حواف الأوراق وتسمى هذه الظاهرة بالإدماع Guttation وهي ظاهرة شائعة في أجناس كثيرة من النباتات تحت ظروف يكون فيها معدل امتصاص الجذور للماء أسرع من معدل فقد النبات للماء عن طريق النتح وتتحقق مثل هذه الظروف في المناطق المعتدلة خلال أواخر فصل الربيع حيث يتعاقب ليل بارد مع نهار دافئ نسبياً ويشاهد الإدماع عادة بوضوح خلال ساعات الليل أو في الصباح الباكر. ويحدث الإدماع في تراكيب خاصة تشبه الثغور وتسمى بالثغور أو الثغوب المائية (Hydathodes) أو water stomata أو water pores . ويتكون الثغر المائي من فتحة واسعة نسبياً تعلو تجويفاً تحيط به مجموعة من خلايا مفككة ورقيقة الجدران يطلق عليها الطلاء وهي متاخمة لنهاية الأوعية الخشبية لإحدى الحزم الوعائية ويعتقد أن إفراز الماء من الثغر الجذري إنما هو نتيجة لضغط ينشأ في عصير الأوعية الخشبية وهو الضغط الجذري وهكذا يندفع الماء من الأوعية عبر المسافات البينية للطبقة الطلائية ومنها عبر الثقب الثغري إلى الخارج، وهذا الماء المفرز غير نقي، بل يحتوي على تركيزات ضئيلة من ذائبات مختلفة تتضمن سكريات وأحماض أمينية وأملاح معدنية.

الفصل الثامن

النمو growth

هو أهم أوجه النشاط الفسيولوجي، وهو احد المميزات البارزة في صفات المادة الحية. ويتعذر في الواقع إعطاء تعريف محدد للنمو، ذلك لان ظاهرة النمو إنما تتضمن طائفة من أطوار شتى من عمليات مختلفة ولكنها متناسقة تجري معا في نفس أو في مختلف الأعضاء والأنسجة.

وينطوي النمو في النباتات على زيادة دائمة في الحجم تصحبها عادة لاضرورة زيادة في المادة الجافة وتغير في الشكل. فقد لا تقتصر الزيادة في الحجم بزيادة في الوزن ففي البذور النابتة مثلا يظل وزن المادة الجافة في البادرة بأكملها لفترة من الزمن اقل منه في البذور أصلا، ومع ذلك يكون الجذير والسويقة الجنينية قد تغيرا شكلا وزادا وزنا رغم تناقص وزن المادة الجافة في البذرة النابتة كلها. وبالمثل ينقص وزن براعم النباتات الخشبية لفترة قصيرة، عندما تستأنف نموها في فصل الربيع.

ويفرق الباحثون عادة بين التكشف (development) والنمو فالخير في شكل الكائن الحي أو في صورة أو درجة تنوعه أو تعقيد تركيبه هو ما يطلق عليه التكشف، وهو ما يجري تقديره عادة بالملاحظة الخاصة إما النمو فهو تقدير كمي لما يزيده الكائن الحي خلال فترة زمنية محددة ويقدر معدل نمو النبات هادة بقياس الزيادة في طول بعض أعضائه كالساق أو الجذر أو الزيادة في قطر احد الأعضاء أو الزيادة في مساحة الأوراق أو

الزيادة في حجم البذور أو الثمار أو الزيادة في الوزن الغض أو الجاف للنبات كله أو لأحد أعضاؤه وذلك خلال فترة زمنية محددة.

كيف يحدث النمو في النبات؟

لا يحدث النمو في النبات تحت الظروف العادية إلا عندما تفوق فعالية النبات بالنسبة لبناء الغذاء عمليات استهلاك ذلك الغذاء، إذ ان تكوين الجدران الخلوية الجديدة والبروتوبلازم يتطلب غذاء من اجل البناء ومن اجل الطاقة معا وهكذا يصبح البناء الضوئي من المتطلبات الضرورية للنمو. وعليه يكون النمو مرتبطا ارتباطا وثيقا بتغذية النبات ولا يحدث إلا عندما تكون هناك كميات كافية من السليلوز لبناء الجدران الخلوية ومن المواد السكرية لتوفير الطاقة من الأحماض الامينية والبروتينات لبناء البروتوبلازم في الأنسجة الحية. وباختصار يحدث النمو عندما تفوق عمليات البناء عمليات الهدم.

وتتميز الأوراق والثمار بهذا النوع من النمو الذي سمي بالنمو المحدود. وفي نباتات كثيرة كما في خلايا معينة متميزة وبصورة خاصة الخلايا البرنكيمية عملية تسمى عملية فقدان التميز De-differentiation أي انها تتحول من خلايا ناضجة الى خلايا مرستيمية قادرة على استئناف النمو الذي قد يؤدي الى تكوين جذور عرضية وبراعم وما شابهها .

أما مراحل النمو فهناك ثلاث مراحل واضحة للنمو يمكن ملاحظتها:

1. تكوين خلايا جديدة خلال عمليات الانقسام الخلوي
2. كبر حجم الخلايا حديثة التكوين
3. تميز وتضخم هذه الخلايا الى أنسجة ناضجة ضمن عضو النبات النامي.

ولا توجد حدود فاصلة بين هذه المراحل الثلاثة من النمو، إذ يحدث الانتقال من مرحلة الى أخرى تدريجيا. ويرمز عادة الى هذه المراحل الثلاث على التوالي بالانقسام الخلوي.

- | | |
|-------------------------|-----------------|
| 1. Cell division | الانقسام الخلوي |
| 2. Cell elongation | الاتساع الخلوي |
| 3. Cell differentiation | التمييز الخلوي |

وفيما يلي شرح موجز لهذه المراحل الثلاث:-

ففي المرحلة المرستيمية لا يصحب تكوين الخلايا زيادة في حجمها ووزنها بل يقتصر الأمر على زيادة العدد ثم تلي ذلك مرحلة الزيادة في الحجم وهنا تبدأ الخلية في الامتصاص، إذ تمتص الماء والأملاح ويكون نتيجة لذلك تكوين الفجوات الصغيرة التي سرعان ما تتجمع وتتحد مكونة فجوة كبيرة تحل محل مركز الخلية ويدفع السايوتوبلازم فيلتصق بالجدار الخلوي ويبطنه ويصحب ذلك زيادة في وزن وحجم الخلية نتيجة لامتصاصها الماء.

وعندما تصل الخلية الى هذه المرحلة من مراحل النمو فإنها تأخذ بالتخصص أو التميز حسب الوظيفة التي تنهياً لها. فإذا كانت خلية من خلايا الخشب مثلاً فإنه يختلط بجدرانها لكنين وتزول الجدران التي ما بين الخلايا وتتصل ببعضها وتكون وعاء الخشب وتصبح خلية ميتة. إما إذا تخصصت لتكون إحدى خلايا البشرة فإنها تأخذ وضعاً متراساً قائم الأضلاع تقريباً، وتتغطى بشرتها العليا بمواد شمعية أو كيتينية، وهكذا حسب نوع التخصص وهنا تكون الزيادة في الوزن راجعة الى ما يضاف الى هذه الخلايا من مواد تزيد من وزنها.

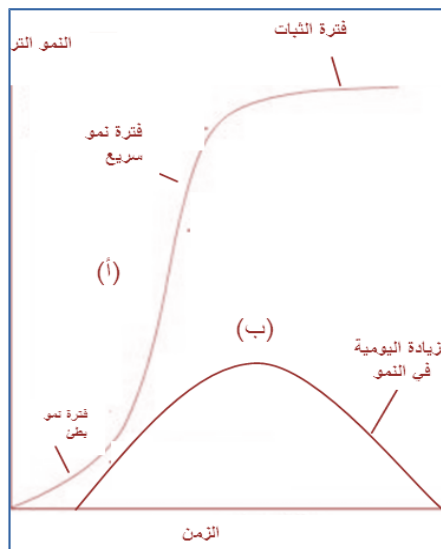
دراسة معدلات النمو (حركيات النمو)

إذا تتبعنا نمو خلية فردية أو مجموعة من الخلايا أو عضو من الأعضاء أو نبات بأكمله خلال دورة حياته أو مزرعة من البكتريا أو طحالب أو الخمائر. خلال فترة محددة فسوف نلاحظ ان معدلات النمو تسير عادة على نمط واحد. حيث تكون معدلات النمو منخفضة أو لا ثم تزداد مع مضي الوقت الى حد أقصى، ثم تهبط بنفس المعدل تقريباً الى الصفر ويكون هذا هو المسار الطبيعي أياً كانت المعايير المستخدمة في القياسات (أبعاد طولية أو وزنية أو حجمية) وسواء اكتمل النمو في ساعات قليلة أو في بضع سنين.

وعند التعبير عن معدل النمو في صورة منحنى Curve تمثل التغيير في النمو الكلي (التراكمي) مع الزمن فإن هذا المنحنى يتخذ عادة شكلاً يشبه الحرف الانكليزي (S) المائل ولذلك فإنه يسمى المنحنى الآسي exponential أو السكمويدي sigmoid. أما إذا كان المنحنى يمثل الزيادة الدورية فقط في النمو وليس النمو الكلي فإننا نحصل على منحنى يكاد يكون متماثلاً على جانبي ذروة تمثل أقصى قيمة لمعدل النمو الذي يكون بطيئاً في البداية وفي النهاية وفي كل منحنى النمو تستطيع ان تميز ثلاثة أطوار هي فترة مبكرة لنمو بطيء تليها فترة وسطى لنمو سريع ثم فترة أخيرة لنمو بطيء.

مراحل النمو:

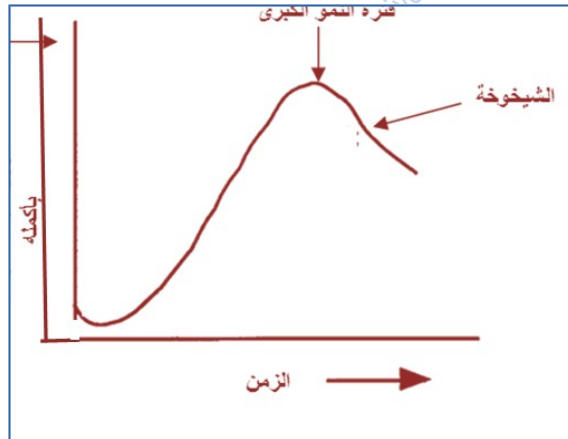
1. Lag phase
2. Log phase
3. Steady phase



شكل رقم (14) منحنى النمو أ- إذا كان النمو تراكمي ب- إذا كان النمو يمثل الزيادة اليومية الدورية

وقد تؤثر عوامل البيئة في طول الزمن اللازم لإتمام فترة نمو الكائن الحي وفي القيمة القصوى لمعدل النمو إلا ان هذه العوامل البيئية لا تغير الاتجاه العام لمنحنى النمو خلال تلك الفترة. فقد لا يتعدى مثلا طول نبات ينمو تحت ظروف غير ملائمة نصف الطول الذي يصل إليه نبات مماثل ينمو في ظروف أكثر ملائمة مع ذلك يكون منحنى استطالة كل من النباتين مماثلا لمنحنى النمو العام الموضح أعلاه على الرغم من اختلاف القيم الفعلية للمنحنيين اختلافا كبيرا.

ويوضح الشكل الآتي المنحنى العام لدورة حياة نبات حولي ففي طور الإنبات يتناقص الوزن الجاف للنبات لان معدل التنفس عند ذلك يكون عاليا ولا يكون معدل البناء الضوئي قد بلغ قيمة محسوسة ثم ينحرف المنحنى بعد ذلك متخذ المسار المميز لفترة النمو الكبرى (أطوار النمو الثلاثة) ففي بداية هذه الفترة تتزايد المسافة الورقية تزايدا سريعا مما يسفر عن زيادة المقدرة البنائية للأوراق وتتحول معظم الأغذية المجهزة الى البذور والثمار الناشئة خلال هذه الفترة فيضعف النمو الخضري ويصبح معدل إنتاج الأوراق الحديثة اقل مما يكفي لتعويض انخفاض البناء الضوئي في الأوراق المسنة ثم يدخل النبات طور الشيخوخة ويفقد من وزنه الجاف.



شكل (15) يوضح المنحنى العام لدورة الحياة الكاملة لنبات حولي

العوامل التي تؤثر في النمو

يعد النمو محصلة للعديد من العمليات الفسلجية والتي تشمل امتصاص الماء والمواد الغذائية الأولية من التربة وبناء وتوصيل وتمثيل الغذاء وانطلاق الطاقة في عمليات التنفس وبناء الجدران الخلوية من المواد البكتينية والسليولوزية والانقسام الخلوي وكذلك التأثيرات المنظمة للنمو وهكذا يتأثر النمو بعوامل مختلفة داخلية وخارجية تؤثر على الفعاليات الأيضية.

وفيما يلي شرح للعوامل المؤثرة في النمو:

1. العوامل الداخلية

1- الطبيعة الوراثية للنبات

تعتبر القدرات الوراثية الكامنة للأنواع المختلفة من النباتات من العوامل الداخلية المهمة التي تنظم النمو فبعض الأشجار مثل الحور والصفصاف تنمو بدرجة سريعة جدا في وجود الظروف الخارجية المناسبة في حين تنمو أشجار الصنوبر والبلوط بدرجة أبطأ كثيرا تحت نفس الظروف المناسبة.

-2 الهرمونات النباتية

تمثل الهرمونات النباتية إحدى الآليات الداخلية الهامة التي تنظم نمو النبات وتتميز الهرمونات بصورة خاصة بانها تتكون في منطقة ما من النبات أو تتكون وتنتقل إلى منطقة أخرى حيث تمارس تأثيرها الفسلجي وذلك بكميات ضئيلة للغاية.

-3 توفر الغذاء

يعتبر توفر الغذاء من العوامل الداخلية المهمة في تنظيم نمو النبات حيث ان نمو الخلايا يحتاج الى مواد كالسليولوز والسكريات والبروتينات التي تستخدم في بناء الجدران الخلوية والبروتوبلازم بالإضافة الى ذلك فان توفر الغذاء أيضا يوفر الطاقة اللازمة لعملية النمو.

2. العوامل الخارجية

يحتاج النبات النامي الى قدر كافي من الماء والأملاح المعدنية ودرجة ملائمة من درجة الحرارة وقدر كافي من الأوكسجين.

ويعتبر الضوء من أهم العوامل اللازمة للنمو ففي غيابه يعجز النبات تماما عن تكوين المادة الخضراء وتستطيل الساق وتكون سلامياتها طويلة وتقل كثيرا مسافة نصل الأوراق ويضعف تكوين الخشب وتصبح السوق رخوة عصارية ضعيفة ويوصف النبات في هذه الحالة بأنه شاحب ظلاميا (Eliolated), وبالإضافة الى أهمية الضوء في تكوين المادة الخضراء فانه يبدو ان له اثر مباشر على نمو الخلايا حيث ان الضوء يؤثر على توزيع هرمونات النمو على الخلايا كما انه يسبب حساسية هذه الخلايا للهرمونات النباتية.

ولا تخفى أهمية الضوء في زيادة نفاذية البروتوبلازم فتسهل عملية الانتقال لإمداد مناطق النمو بما يلزمها من مواد غذائية.