

جذب اجسام حل شدنی

فصل هفتم

برای رشد مناسب گیاهان جذب مواد غذایی معدنی به همان اندازه جذب آب حائز اهمیت است. البته این پدیده هنوز بخوبی شناخته نشده است و شاید هم علت اصلی این باشد که بیشتر پژوهشهایی که صورت گرفته است بر روی تجمع یونها در مقاطع بافت هویج، چغندر یا ساولهای جلبکها و مقاطع ریشه بوده است و کمتر به جذب توسط سیستمهای دست نخورده ریشه گیاهان توجه شده است. مراحل جذب نمک و انتقال آن در سرتاسر گیاه فراتر از تجمع آن در سلولهای ریشه است. در واقع، تجمع نمک در واکوئولهای سلولهای ریشه احتمالاً یکی از مظاهر ضروری متابولیسم ساول بوده و مستقل از حرکت آن به داخل آوندها است (بولینگ و ودرلی^۱، ۱۹۶۵؛ اپستاین^۲، ۱۹۶۰).

جذب نمک توسط گیاهان دست نخورده مراحل و فرآیندهای زیادی را در بر دارد که اهم آنها عبارتند از (۱) حرکت یونها از خاک به سطح ریشه، (۲) تجمع یونها در سلولهای ریشه (۳) حرکت شعاعی یونها از سطح ریشه به داخل آوندها و (۴) انتقال یونها از ریشه به شاخه‌ها. هر یک از این فرآیندها بطور جداگانه مورد بحث قرار می‌گیرند.

پیچیده‌ترین مسئله در جذب نمک توسط گیاهان سالم مربوط به مکانیسم و مسیر شعاعی حرکت یونها از سطح ریشه به داخل اندامهای

1— Bowling and Weatherley

2— Epstein

غیر زنده آوندها است. آیا حرکت یونها از واکوئولی به واکوئول دیگر صورت می‌گیرد یا این که از داخل فضاهای خالی جدار سلول انجام می‌پذیرد؟ و یا این که ترکیبی از این دو مسیر می‌باشد؟. اهمیت نسبی جذب بصورت فعال، پخشیدن و جریان توده‌ای در حرکت یونها چگونه است؟ آیا حرکت آب در داخل سیستمهای ریشه‌ای، جذب یونها را بطور مستقیم افزایش می‌دهد یا آن که اثر آن فقط غیر مستقیم است؟ در کدام بافت ریشه حرکت یونها متوقف شده و در آن تجمع می‌کنند؟

بررسی مطالب بسیار زیادی که در زمینه جذب نمک منتشر شده است غیر ممکن می‌باشد. برای کسب اطلاعات بیشتر خوانندگان می‌توانند به کتابهای بریگز، هوپ و رابرتسون^۳ (۱۹۶۱)؛ جنینگز^۴ (۱۹۶۳) و سات کلیف^۵ (۱۹۶۲) و نیز نشریات «بررسی سالیانه فیزیولوژی گیاهی» و «پیشرفتهای گیاه‌شناسی» مراجعه نمایند. هم‌چنین در فصولی که استوارد و سات کلیف^۶ (۱۹۵۹) و اپستاین^۷ (۱۹۶۵) در کتابهای دیگر نوشته می‌توان اطلاعات مفصالی را پیرامون جنبه‌های مختلف این رشته پیچیده یافت.

اصطلاحات

قبل از گفتگوی مسئله جذب نمک اصطلاحاتی چند را تعریف خواهیم نمود. زیرا همیشه همه مؤلفین این اصطلاحات را بایک معنی مشابه به کار نمی‌برند. جذب یا بالاکشیدن اصطلاحی است که معمولاً به ورود

3— Briggs, Hope and Robertson 4— Jennings

5— Sutcliffe

6— Steward and Sutcliffe

7— Epstein

هر ماده‌ای به داخل سلولها و بافتها تحت هر نوع مکانیسمی اطلاق می‌گردد. تجمع عبارت از این است که يك ماده معین برخلاف شیب غلظت و پتانسیل الکتروشیمیایی و با صرف انرژی متابولیکی در داخل سلول و بافت متراکم گردد. حرکت مواد در جهت مخالف این شیبها فرآیندی است که نیاز به صرف انرژی متابولیکی داشته و به آن «حرکت فعال» گویند.

برعکس آن «حرکت غیر فعال» به حرکتی اطلاق می‌گردد که بصورت بخشیدن در جهت نزولی شیب غلظت یا شیب الکتروشیمیایی و یا بصورت جریان توده‌ای در اثر شیبهای فشار شبیه آن چه در اثر تعریق بین ریشه و آوندها بوجود می‌آید انجام می‌گیرد.

تجمع نمک را فقط می‌توان در پشت غشاهای نسبتاً غیر قابل نفوذ مشاهده کرد. زیرا موادی که با جذب فعال وارد می‌گردند، بلافاصله از طریق غشاهای تراوا بخارج پخشیده می‌شوند. بنابه گفته آسینگ^۸ (۱۹۵۴) غشاء عبارت است از مرزی با تراوای کم. یعنی مقاومت آن در مقابل حرکت مواد بیشتر از مقاومت محیطی است که آن را مجزا نموده است. غشاهایی که موجب می‌شوند بعضی مواد سریعتر از دیگر مواد از آنها عبور نمایند به نام غشاهای با نفوذپذیری افتراقی و یا بطور نادرست غشاهای نیمه تراوا مصطلح می‌باشند. کلاندر^۹ (۱۹۵۹، ۱۹۵۷) موضوع نفوذپذیری سلولهای گیاهی را بررسی نموده و دینتی^{۱۰} (۱۹۶۵)،

a (۱۹۶۳) برخی از پیشرفتهائی را که اخیراً در زمینه حرکت از داخل غشاهای سلولی بدست آمده خلاصه نموده است. از دیدگاهی گسترده‌تر، غشاهای گیاهی از نظر متنوع و از ساختمان بسیار لایه‌های يك مولکولی در حد فاصل سلولها و غشاهای اندامهای سلولی گرفته تا غشاهای چند

8— Ussing

9— Collander

10— Dainty

سلولی مثل اپیدرم و اندودرم و چندین لایه‌ای متشکل از سلولهای چوب پنبه‌ای در سطح ساقه و ریشه‌های خشبی، متغیراند. برخی از محققین تمام پوست ریشه‌ها را از نظر حرکت آب و نمک به عنوان غشاءهای چند سلولی دانسته‌اند. بطوری‌که در فصل اول اشاره شد سطوح داخلی و خارجی سیتوپلاسم، پلاسمالاو پرده‌های واکوئولی یا تونوپلاست را غشاءهای کاملاً مشخصی پوشانده‌است. اندامهای ساواپی مثل هسته، پلاستیدها و میتوکوندریها را نیز غشاءهای نیمه تراوا احاطه کرده‌است. مطالعاتی که با استفاده از میکروسکپ الکترونی صورت گرفته توانسته است اطلاعاتی در مورد ساختمان غشاءها بدست دهد (فری ویسلینگ و موله‌تالر^{۱۱}، ۱۹۶۵؛ تامپسون^{۱۲}، ۱۹۶۵). خاصیت نفوذپذیری انتخابی این غشاءها ناشی از انرژی متابولیکی بوده و مواد بازدارنده تنفس، کمبود اکسیژن، افزایش گازکربنیک و دیگر عواملی که بر متابولیسم موثرند شدیداً این خاصیت را تغییر می‌دهند.

سؤال جالبی که مطرح‌است موضوع نفوذپذیری نسبی پلاسمالما و غشاء واکوئولی است. آزمایشاتی که بر روی نایتلاوچارا (مکروبی^{۱۳}، ۱۹۶۲) انجام گرفته نشان می‌دهند که عوامل مقاومت کننده در مقابل حرکت یونها در پلاسمالما متمرکزند. ولی بنظر می‌رسد که در نایتلوپسیس این عوامل در غشاء واکوئولی تمرکز یافته‌باشند (مکروبی و دینتی^{۱۴}، ۱۹۵۸) از طرف دیگر، دینتی و گینزبرگ^{۱۵} (۱۹۶۴(b)) دریافتند که در نایتلا نفوذپذیری پلاسمالما نسبت به‌اوره بیش از غشاء واکوئولی است.

11— Frey - Wyssling and Muhlethaler

12— Thompson

13— MacRobbie

14— MacRobbie and Dainty

15— Dainty and Ginzburg

اخیراً لاتیس و همکارانش (توری و لاتیس^{۱۶}، ۱۹۶۶) اظهار داشته‌اند که در غلظت‌های خارجی زیاد نمک، نفوذپذیری پلاسمالما بیش ازغشاء واکوئولی است. این محققین عقیده دارند که ابتدا یونها به داخل سیتوپلاسم پخشیده شده و سپس با «حرکت فعال» وارد واکوئول می‌گردند. برعکس، مک‌روبی (۱۹۶۴) ارقامی را در مورد غلظت یونهای پتاسیم و کلر موجود در سیتوپلاسم نایتلا ارائه داده‌است که نمایانگر وجود يك نوع حرکت فعال در آن می‌باشد. وی در جذب یونها دو مرحله را متذکر شده‌است که یکی حرکت فعال به داخل سیتوپلاسم و دیگری انتقال به داخل واکوئولها است. آریز^{۱۷} (۱۹۶۴) نیز ازاین عقیده که تجمع مواد ابتدا در پلاسمالمای داخل سیمپلالت و سپس در واکوئولها صورت می‌گیرد پشتیبانی کرده‌است. عده‌ای از نویسندگان عقیده دارند که سلول از سه قسمت درست شده‌است، دیواره‌ها که منافذ آزادی را شامل می‌شوند، سیتوپلاسم که ورود و خروج یونها در آنها به آزادی کمتر صورت می‌گیرد، و واکوئولها که خروج یونهای متراکم شده در آن بسیار کنداست. گرچه این يك تقسیم‌بندی ساده‌است ولی احتمالاً بیش از حد در آن ساده سازی شده‌است. زیرا در دیواره‌ها مناطقی وجود دارد که یونها به آن پیوند می‌شوند و در سیتوپلاسم نیز یونهای آزاد دیده می‌شود. اخیراً بروور^{۱۸} (۱۹۶۵ صفحات ۲۴۳ تا ۲۴۹) مطالب مربوط به محل یونها را در سلولهای گیاهی بررسی نموده‌است.

نظریه مهمی که در مورد حرکت یونها به داخل ریشه وجود دارد نظریه «فضای ظاهراً آزاد» یا «فضای خارجی» است (بریگز و رابرتسون^{۱۹}،

16— Torii and Laties

17— Arisz

18— Brouwer

19— Briggs and Robertson

۱۹۵۷؛ بریگز و همکاران^{۲۰}، ۱۹۶۱؛ باتلر^{۲۱}، ۱۹۵۳؛ اپستاین^{۲۲}، ۱۹۵۵؛ هوپ و استیونس^{۲۳}، ۱۹۵۲؛ کرامر^{۲۴}، ۱۹۵۷. فضای ظاهراً آزاد یا فضای خارجی به آن قسمت از ساول یا بافت اطلاق می‌شود که ورود و خروج یونها در آن آزادانه بوسیله پخشیدن صورت گیرد. در مقابل آن فضاهای غیر آزاد، داخلی، یا اسمتیک قرار گرفته‌اند که یونها نمی‌توانند با پخشیدن به آن دسترسی پیدا نمایند و تجمع آنها در این مناطق بطریقه فعال صورت گرفته و کم و بیش غیر قابل برگشت می‌باشد. از جایی که اندازه‌گیریهای اولیه فضای ظاهراً آزاد ریشه ارقامی معادل ۲۰ تا ۳۵ درصد حجم ریشه را نشان می‌دهد و این حجم به مراتب بیش از حجم جدار ساولها می‌باشد لذا پیشنهاد شده است که سیتوپلاسم جزئی از فضاهای آزاد است. البته با اصلاح اشتباعات تخمینهای اولیه این مقدار به حدود ۱۰ درصد تقلیل داده شده و محل آنرا منحصرأ به جدارهای ساول محدود کرده‌اند (اویت^{۲۵}، ۱۹۵۷؛ انگلستن^{۲۶} و هیامو^{۲۷}، ۱۹۶۱) پیشنهاد اخیر لاتیس (توری و لاتیس^{۲۸}، ۱۹۶۶؛ لاج و لاتیس^{۲۹}، ۱۹۶۶) مبنی بر این که در غلظتهای خارجی زیاد یونها با عمل پخشیدن از پلاسمالما گذشته و وارد سیتوپلاسم می‌شود این نتیجه را می‌دهد که این فضاهای آزاد سیتوپلاسم را نیز شامل می‌شوند. بنظر می‌رسد این نظریه بیش از آن چه تبیینی بر موضوع باشد آن را پیچیده‌تر می‌نماید. سعی در متمایز

20— Briggs et al

21— Butler

22— Epstein

23— Hope and Stevenson

24— Kramer

25— Levitt

26— Ingelsten

27— Hylmo

28— Torrie and Laties

29— Luttge and Laties

ساختن «منافذ آزاد آب» و منافذ آزاد دونان، که محل تجمع یونهای غیر قابل تحرك بوده و مورد بحث بریگز و رابرتسون (۱۹۵۷) و بررسی لاتیس^{۳۰} (۱۹۵۹) و بروور (۱۹۶۵) قرار گرفته است خارج از حدود این فصل می‌باشد. کرافتز^{۳۱} (۱۹۶۱) آپوپلاست (معادل منافذ آزاد) و سیمپلاست را که در پروتوپلاست اکثراً سلولهای مجاور وجود داشته و با رشته‌های پلاسمادزمتا به یکدیگر متصل می‌باشند از یکدیگر متمایز ساخته است. آریز^{۳۲} (۱۹۶۴، ۱۹۵۶) بر حرکت نمک از داخل سیمپلاست ریشه‌ها و برگها تاکید نموده است. حرکت نمک در سیمپلاست ریشه نیز رکن اساسی نظریه کرافتز - برویر را در مورد فشار ریشه تشکیل می‌دهد که بعداً بوسیله لاتیس و همکارانش تصحیح گردیده است. (کرافتز و برویر^{۳۳}، ۱۹۳۸؛ لاج و لاتیس^{۳۴}، ۱۹۶۶).

تجمع نمک در سلولها

معمولاً فرض بر این است که اولین مرحله جذب نمک توسط ریشه‌ها، تجمع یونها در ساواهای ریشه است. گرچه این فرض همیشه صادق نیست ولی تجمع نمک در تمام انواع گیاهان، چنان خصوصیت اساسی به شمار می‌رود که لازم است به آن توجه بیشتری مبذول گردد. انباشته شدن یونها در ساواها يك فرآیند کاملاً انتخابی است. در حالیکه برای تراکم برخی یونها (مثل پتاسیم) صرف مقداری انرژی لازم است. ساواها مانع تجمع یونهای دیگر (مثل سدیم) می‌شوند و حتی احتمالاً با برخی از انواع پدیده‌های ترشحي آنها را بیرون می‌رانند (مک‌روبی و دینتی^{۳۵}،

30— Laties

31— Crafts

32— Arisz

33— Crafts and Broyer

34— Lutge and Laties

35— MacRobbie and Dainty

۱۹۵۸؛ کلین^{۳۶}، ۱۹۶۶؛ پیتمان و سادلر^{۳۷}، ۱۹۶۶).

معمولاً فرض می‌شود در تجمع نمک دونوع فرآیند دخالت داشته باشند. جذب بصورت تبادل غیر متابولیکی و جذب متابولیکی یا فعال. این دو فرآیند را می‌توان بشرح زیر توصیف نمود.

جذب تبدلی

انتقال فعال

رسیدن به حالت تعادل سریع است	رسیدن به حالت تعادل کند است
به متابولیسم بستگی ندارد.	به متابولیسم بستگی دارد.
کمتر تحت تاثیر درجه حرارت، تهویه و مواد بازدارنده تنفس قرار می‌گیرد	بیشتر تحت تاثیر درجه حرارت، تهویه و مواد بازدارنده تنفس قرار می‌گیرد
قابل برگشت است.	نسبتاً غیر قابل برگشت است
غیر انتخابی بوده و بیشتر کاتیونها را شامل می‌گردد	زیاد انتخابی بوده و علاوه بر کاتیونها، آنیونها را نیز شامل می‌گردد.

مقدار و نوع یونهای انباشته شده با نوع ساولها و نیز شرایط محیطی تغییر می‌کند. از میان عواملی که بر سرعت انباشته و مقدار یونهای شده موثرند می‌توان تهویه، مقدار کربوهیدراتهای ریشه، غلظت یونها در سلول و خاک، pH، نور، درجه حرارت، و نوع گونه گیاهی را نام برد. بعضی از عوامل بعداً مورد بحث قرار خواهند گرفت. هم چنین خوانندگان می‌توانند به کتاب سات کلیف^{۳۸} (۱۹۶۲ فصل چهارم) مراجعه نمایند.

36— Kylin

37— Pitman and Saddler

38— Sutcliffe

بیشتر روابط جذب یونها نسبت به زمان منحنی وار می‌باشند به این ترتیب که در مدت کوتاهی سرعت جذب زیاد بوده و سپس برای مدتی طولانی کاهش یافته و یکنواخت می‌گردد (به شکل ۱-۷ مراجعه شود). جذب سریعی که در ابتدای امر دیده می‌شود مربوط به جذب بسیار سریع غیر متابولیکی است که از طریق تبادل انجام می‌پذیرد. البته اهمیت این مرحله از جذب یونها در یک دوره زمانی طولانی بیش از حدی که شایسته است مورد تاکید قرار گرفته است، غالباً فرض بر این است که جذب مرحله اساسی و اولیه استفاده از یونهاست ولی اپستاین و لجت^{۳۹} (۱۹۵۴) خاطر نشان ساخته‌اند که سرعت جذب متابولیکی مستقل از مقدار یونی است که از طریق تبادل جذب سطوح ریشه می‌گردد. لاتیس^{۴۰} (۱۹۵۹) نیز شدیداً ابراز داشته‌است که جذب از طریق تبادل لازمه تجمع یونهایست بلکه این دو پدیده همان‌گونه که در شکل ۱-۷ مشاهده می‌شود در یک زمان اتفاق می‌افتند.

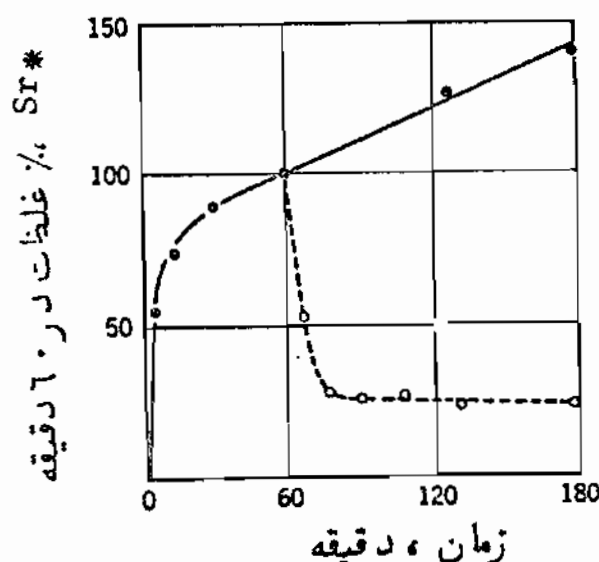
اپستاین و همکاران^{۴۱} (۱۹۶۲) اظهار داشته‌اند که علت منحنی وار بودن سرعت جذب این است که آمارهای مربوطه نتیجه مصنوعی فروبردن ریشه‌ها در محلولهای نمکی است که فاقد یون کلسیم می‌باشند. نامبردگان در آزمایشات خود ریشه‌ها را در محلولهای محتوی رویدیم که محتوی ۵/۰ میلی مل کلرور کلسیم نیز بوده‌است قرار داده و نشان داده‌اند که جذب رویدیم از ابتدای آزمایش نسبت به زمان یک تابع کاملاً خطی بوده‌است (به شکل ۲-۷ مراجعه شود). علاوه بر این، شواهدی در دست است که مقدار جذب در دقایق اولیه نسبت به درجه حرارت حساس است، بنابراین، دوره زمانی جذب کاتیون رویدیم کاملاً شبیه یک آنیون

39— Epstien and Legett

40— Laties

41— Epstien et al

مثل کلرور است. در مجاورت کلسیم، پخشیدگی اولیه به داخل منافذ آزاد بقدری سریع است که حتی در چند دقیقه اولی که در معرض محلول رویدیم قرار گرفته است بنظر نمی رسد که نقش محدودکننده

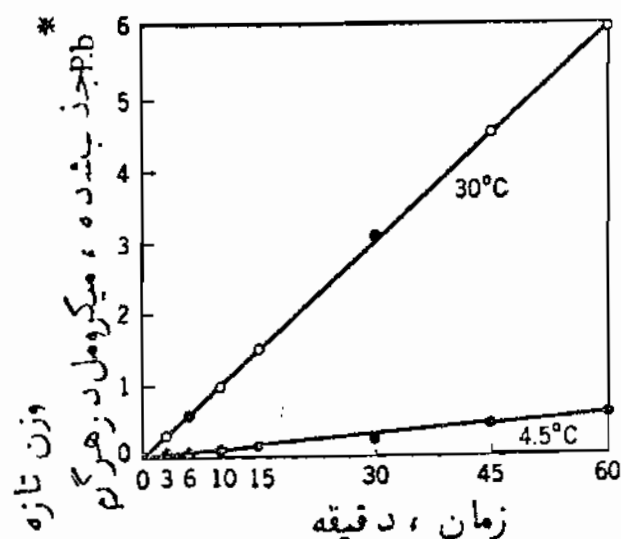


شکل ۷-۱: مقدار جذب استرونیسم رادیواکتیو توسط مقاطع ریشه جو نسبت به زمان با خط مماس نشان داده شده است. خط منقطع نشان دهنده مقدار استرونیسمی است که ریشه ها در موقع انتقال به محلول استرونیسم غیر رادیواکتیو از دست می دهند. قسمت اعظم جذب در ۳۰ دقیقه اول بطریقه غیر متابولیکی بوده است و این جزء بلافاصله از طریق تبادل با استرونیسم غیر رادیواکتیو از دست داده شده است. جذب استرونیسم پس از ۳۰ دقیقه متابولیکی بوده و این جزء نسبتاً غیر قابل تعویض می باشد (از ایستاین و لاجت ۱۹۵۴، ۴۲).

سرعت را ایفا نماید. ظاهراً کلسیم ظرفیت تبادل یونی ریشه را اشباع نموده و محلی را برای جذب غیر متابولیکی ریشه باقی نمی گذارد. تصور این مطلب که در طبیعت به محض پیداشدن محل قابل تبادل در ریشه های در حال رشد بوسیله یونهای اشغال شده و عامل حرکت یکنواخت یونها

به داخل سلولهای ریشه در یک زمان طولانی جذب متابولیکی است، منطقی می‌باشد.

برای توضیح نحوه انتقال نمک به داخل واکئولهای سلول نظریه‌های متنوعی ابراز شده است. این نظریه‌ها در کتب و مقالاتی که در ابتدای فصل ذکر شد مورد بحث قرار گرفته‌اند. ما در این جا فقط به بحث پیرامون «فرضیه مولکول حمل‌کننده»^{۴۳} (کاریر) که امروزه بیش از هر نظریه دیگر مورد قبول واقع شده است اکتفا می‌کنیم (برور^{۴۴}، ۱۹۶۵؛ اپستاین^{۴۵}، ۱۹۶۰، ۱۹۶۵؛ لاتیس^{۴۶}، ۱۹۵۹). در این فرضیه تصور



شکل ۷-۲: جذب روئیدیم توسط مقاطع ریشه جو از محلولی که محتوی

کلسیم بوده و دمای آن ۴/۵ و ۳۰ درجه حرارت سانتی‌گراد است. در مجاورت

کلسیم جذب بجای آن که مثل شکل ۷-۱ منحنی وار باشد بصورت یک خط است.

۴۷ دمای کم جذب متابولیکی را عملاً متوقف می‌سازد (از اپستاین و همکاران

۱۹۶۲).

43— Carrier hypothesis

44— Brouwer

45— Epstein

46— Laties

47— Epstein et al

می‌شود که یونها و مولکولهای بخصوصی که به آنها حمل‌کننده می‌گویند در سطح خارجی غشاء تولید ترکیبی را می‌نمایند که بیشتر شبیه ترکیب موقتی آنزیمها یا مولکولهایی است که روی آن قرار گرفته‌اند. این ترکیب قادر است از غشائی که خود یونها به تنهایی قادر به عبور از آن نیستند عبور نمایند. سپس یونها از مولکول حمل‌کننده جدا شده و بطرف واکوئول یا ترکیبات دیگری در فضای داخلی حرکت نموده و مولکول حمل‌کننده برای حمل یون دیگری آزاد می‌شود.

اپستاین^{۴۸} (۱۹۶۵)؛ لاتیس^{۴۹} (۱۹۵۹) و سات کلیف^{۵۰} (۱۹۶۲) فصلهای سوم و پنجم) انواع ممکن مکانیسمهای حمل را تشریح نموده‌اند. بنظر می‌رسد خاصیت انتخابی که در تجمع یونها دیده می‌شود از طریق اختلاف توانائی مولکولهای حمل‌کننده در ساختن ترکیبات گوناگون با یونها باشد. وجود رویدیم موجب عدم جذب پتاسیم می‌گردد. این خود یون ازیک مولکول حمل‌کننده که هر دو نشان می‌دهد (اکاریر)^{۵۱} استفاده می‌نمایند. در غلظتهای کم، سدیم با هیچ کدام از این دو رقابت نمی‌کند. ولی در غلظتهای زیاد، سدیم با پتاسیم رقابت نموده و این نشان می‌دهد که این دو در غلظتهای بالا ازیک مولکول حمل‌کننده (اکاریر) دیگر یا محل اتصال دیگری استفاده می‌نمایند. اخیراً پیشنهاد شده است که انواع سیستمهای اکاریر دو و یا بیشتر است بطوری که یکی از آنها سریعتر از دیگری در غلظتهای کم اشباع می‌گردد (اپستاین^{۴۸})، (۱۹۶۶). این موضوع در قسمت بعد که مربوط به اثرات غلظت در جذب یونها است بحث خواهد شد. بروور^{۵۲} (۱۹۶۵) بعضی از مسائل مربوط به نظریه اکاریر را تشریح

48— Epstien

50— Sutcliffe

52— Brouwer

49— Laties

51— Carrier

نموده است .

محلول خارجی	غشاء	محلول داخلی
سطح خارجی		سطح داخلی

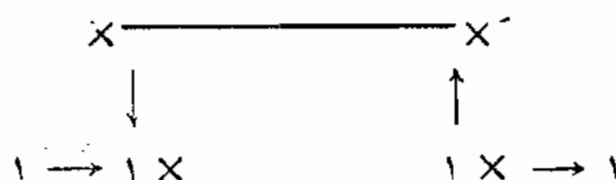
یون

مولکول حمل‌کننده

یون

مولکول حمل‌کننده

ماده متشکله جدید



چون مولکولهای حمل‌کننده محصول متابولیسم ساولی می‌باشند از این جهت تشکیل آنها بستگی زیادی به شرایط داخلی و محیطی دارد . غالباً قدرت جذب نمک در قطعات جداشده بافت‌های تازه کم است و اسی اگر برای مدتی در شرایط مناسب قرار گیرند تجمع نمک در آنها شروع خواهد شد (لاتیس^{۵۳} ، ۱۹۶۴) عده‌ای پیشنهاد نموده‌اند که این مولکولها ممکن است آنزیم (پرماسیس یا ترانساوکاسیس^{۵۴} بعضی از نویسندگان) ترکیبات فسفره انرژی‌دار یا حتی سیتوکرم (لاندگارد^{۵۵} ، ۱۹۵۴) باشد ولی ماهیت اصلی آنها هنوز شناخته نشده است .

گرچه رابطه بین تجمع نمک و متابولیسم مورد قبول واقع شده است، ولی در مورد این که آیا دخالت سیستم تنفسی در جذب یونها مستقیم است یا بطور غیر مستقیم، از طریق تامین انرژی جهت ساختن مولکولهای

53— Laties

54— Permeases or translocases

55— Lundegardh

حمل کننده و مناطق پیوندی وارد عمل می شود ، عقاید گوناگون است . لاندهارد^{۵۶} (۱۹۵۵ ، ۱۹۴۰) پیشنهاد کرده است که تجمع آنیونها بطور مستقیم مربوط به تنفس بوده و سیستم سیتوکروم نقش کاریر را ایفا می کند . برطبق این نظریه جذب آنیونها بوسیله اکسیداز سیتوکروم صورت گرفته و سپس در حالی که الکترونها بطرف خارج حرکت می کنند بداخل سیستم سیتوکروم راه می یابند . در همین زمان شیبی که از انتقال فعال آنیونها حاصل می گردد باعث می شود کاتیونها بطور غیر فعال حرکت نمایند . بریگرو همکاران^{۵۷} (۱۹۶۱) این نظریه را اصلاح نموده اند . اپستاین^{۵۸} (۱۹۶۵) چندین اعتراض براین نظریه وارد ساخته است . از جمله این که سیتوکرومها در داخل میتوکندریها بوده و این محل از نظر ایفای نقش حمل کننده یونها زیاد مناسب بنظر نمی رسد . بولینگ و همکاران^{۵۹} (۱۹۶۶) نیز پیشنهاد نموده اند که حرکت آنیونها بصورت فعال و انتقال کاتیونها بصورت غیر فعال است .

بنظر می رسد که ترکیبات فسفره نقش کاریر را ایفا نمایند . شاید مولکولهای کاریر عبارت از آنزیمهای فسفره ای باشند که در سطح خارجی غشاء قرار گرفته و ترکیب یون و مولکول فسفات کاریر پس از عبور از غشاء در سطح داخلی مجدداً یون و مولکول فسفر از همدیگر مجزا می گردند . مولکول فسفره سپس به سطح خارجی غشاء برگشت نموده و یون دیگری را حمل می کند . در بافتهای سبزی رنگ که در معرض نور قرار گرفته است ممکن است انرژی مورد نیاز مولکولهای فسفر حمل کننده مستقیماً از فتوسنتز تامین گردد (جسکی^{۶۰} ، ۱۹۶۷ ؛ مک رابی^{۶۱} ،

56— Lundegardh

57— Briggs et al

58— Epstein

59— Bowling et al

60— Jeschke

61— MacRobbie

(۱۹۶۵) ولی این امر در ریشه‌ها که رشد و عمل آنها در تاریکی صورت می‌گیرد نمی‌تواند صادق باشد.

انرژی لازم برای ساختن مولکولهای کاریر و مناطقی که یونها بتوانند به آن پیوند شوند و نیز انرژی لازم برای ساختمان غشاء از تنفس گیاه تامین می‌گردد. چون نگهداری ساختمان غشاء بستگی به انرژی متابولیکی دارد لذا نفوذ پذیری غشاء و انتقال فعال با عواملی که تنفس را کاهش می‌دهند نیز تغییر می‌نماید. مثلاً غلظتهای کم مواد بازدارنده تنفس مثل آزید یا سیانید نفوذ پذیری ریشه‌ها را نسبت به آب و نمک تقلیل می‌دهد (به فصل ششم مراجعه شود) البته کاهش جذب آب یا نمک در اثر مواد بازدارنده تنفس دال بر این نیست که انتقال آنها بصورت فعال صورت می‌گیرد.

گرچه نظریه کاریر بیش از دیگر نظریه‌ها در تبیین تجمع نمک مورد قبول قرار گرفته‌است و خوانندگان توجه دارند که با این نظریه بسادگی می‌توان اغلب مشاهداتی را که پیرامون تجمع نمک شده‌است توجیه نمود، ولی در مورد صحت آن سئوالات زیادی مطرح شده و بارها این نظریه مورد تصحیح قرار گرفته‌است. مثلاً اورتلی^{۶۲} (۱۹۶۷) پیشنهاد می‌کند که ممکن است مکانیسم موثر مشابهی نیز وجود داشته‌باشد که بوسیله آن یونها بصورت فعال به‌داخل گیاه مکیده شوند. همراه با این مکانیسم حرکت نمکها بسته به غلظت داخلی یا خارجی می‌تواند در هر دو جهت بطور غیر فعال صورت گیرد. با این نظریه نمی‌توان مواردی را که توضیح آنها از طریق نظریه کاریر عملی نیست روشن ساخت. بین جذب یونها و متابولیسم اسیدهای آلی رابطه نزدیکی برقرار است بطوری که با تغییرات متابولیسم اسیدهای آلی عدم برابری که در جذب کاتیونها

و آنیونها دیده می‌شود از بین می‌رود (هیات^{۶۳}، ۱۹۶۷).

جذب نمک توسط ریشه‌های گیاه

بنظر می‌رسد بعضی از نویسندگان عقیده داشته باشند که جذب نمک در گیاهان سالم (دست نخورده) فقط شامل تجمع نمک در سلولهای ریشه باشد که البته این موضوع صحت ندارد. بر جذب یونها دوفراآیندی که توأم عمل می‌نمایند حکمفرماست (۱) تجمع یونها در سلولهای ریشه و (۲) حرکت شعاعی یونها از داخل سلولهای زنده به طرف آوندهای داخلی. بطوریکه در قسمتهای بعدی این فصل خواهیم دید مرحله اول مستقل از حرکت آب است ولی مرحله دوم کاملاً با میزان جذب آب بستگی دارد. علاوه براین، حداقل در برخی از شرایط، یونهای معدنی مثل نیترات به ترکیبات آلی تبدیل شده و سپس وارد آوندها می‌گردد.

در سال ۱۹۵۱ بیدولف^{۶۴} نوشت که حرکت شعاعی مواد معدنی از داخل ریشه به طرف آوندها یکی از فرآیندهائی است که در زمینه جذب و انتقال مواد معدنی کمتر از دیگر فرآیندها شناخته شده است. ده سال بعد راسل و باربر^{۶۵} (۱۹۶۰) نیز همین عقیده را ابراز داشتند. گرچه مطالب علمی زیادی در پاسخ به این سؤال منتشر شده است، ولی هنوز توضیح کامل و قانع کننده‌ای برای این فرآیند وجود ندارد. بهر حال سعی می‌شود نظریه‌های موجود تا حد امکان بطور وضوح در این جا ذکر گردند.

63— Hiatt

64— Biddulph

65— Russell and Barber

حرکت یونها از خاک بطرف ریشه‌ها

قبل از آن‌که به بحث پیرامون جذب یونها بپردازیم لازم است حرکت یونها از خاک بطرف سطوح ریشه‌ها مورد بررسی قرار گیرد. معمولاً غلظت یونهای آزاد در محلول خاک کم است و بیشتر کاتیونها بدرجات مختلف بر روی ذرات باردار منفی رس و مواد آلی خاک تثبیت شده‌اند. آنیونهای غذائی مثل نیترات و سولفات غالباً در محلول خاک وجود داشته و بجز فسفات که به سختی به اجزاء جامد خاک پیوند شده است نسبتاً قابلیت تحرک دارند. این موضوع بری^{۶۶} (۱۹۶۳، ۱۹۵۴)، وگت و همکاران^{۶۷} (۱۹۶۴) ویرسام^{۶۸} (۱۹۶۲، ۱۹۶۱) را بر آن داشت که حجم کلی خاکی را که سیستمهای ریشه‌ای اشغال نموده‌اند از منطقه جذب ریشه‌ها که عبارت از لایه نازک خاک اطراف ریشه‌ها باشد مجزا سازند (به شکل ۳-۷ مراجعه شود). یونهای متحرک مثل نیترات و پتاسیم می‌توانند در تمام منطقه توسعه ریشه‌ها مورد استفاده قرار گیرند حال آن‌که یونهای غیر متحرک مثل فسفات فقط از لایه خاکی که چسبیده به ریشه‌ها است می‌تواند مورد استفاده قرار گیرد. وگت و همکاران (۱۹۶۴) تخمین زده‌اند که اگر منطقه جذب سطحی تاشعاع يك سانتی متری اطراف ریشه‌ها فرض شود، در مورد نهالهای جوان کاج فقط ۱۰ درصد حجم خاکی که ریشه‌ها اشغال نموده‌اند می‌تواند کلسیم و پتاسیم مورد احتیاج گیاه را تامین نماید لويس و کيرك^{۶۹} (۱۹۶۷) با استفاده از روش رادیوگرافی خود کار و متناوب محاسبه کرده‌اند که منطقه جذب P32 فقط شعاع يك میلی‌متری اطراف ریشه‌ها را شامل

66— Bray

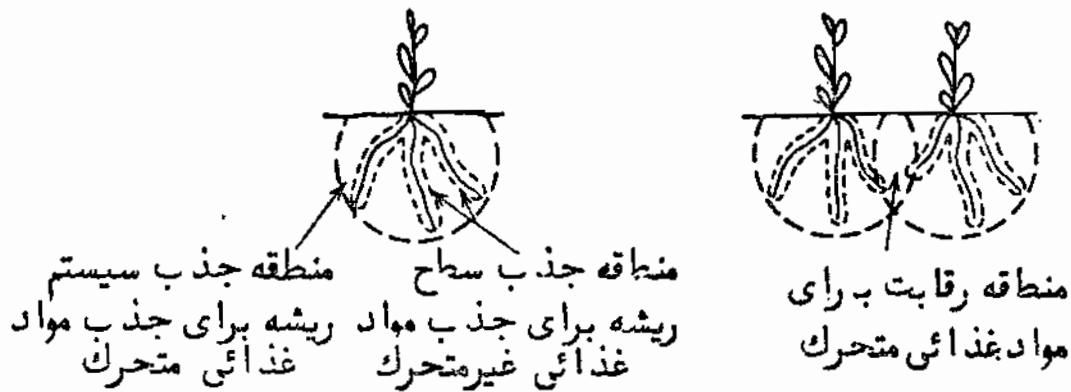
67— Voigt et al

68— Wiersum

69— Lewis and Quirk

می‌شود. ولی یونهای متحرک موجود در محلول خاک احتمالاً از فواصل دور نیز مورد استفاده گیاه قرار می‌گیرند زیرا حرکت آب از فواصل چند سانتی متری نیز بطرف ریشه‌ها ادامه دارد (به فصل سوم و ششم مراجعه شود).

روش دیگر مقایسه احتیاجات غذایی گیاهان با مقدار مسوادی است که در محلول خاک وجود داشته و همراه با آب تعرق یافته جذب گیاه می‌گردد. فردوشاپیرو^{۷۰} (۱۹۶۱) تخمین زده‌اند که ذرت در طول یک فصل مقدار ۲۵ سانتی آب را تعریق نموده و به این وسیله قادر است کلسیم، منیزیم و پتاسیم مورد نیاز خود را از خاک معمولی کسب نماید. اولسون و همکاران^{۷۱} (۱۹۶۲) به نقش پخشیدن مواد تاکید نموده و مطلب



شکل ۳-۷: حجم خاک اشغال شده بوسیله سیستمهای ریشه به مراتب بزرگتر از منطقه جذب سطحی ریشه (ریزوسفر) یا حجم خاکی است که در واقع باریشه‌ها در تماس می‌باشد. یونهای غیر متحرک مثل فسفات فقط از منطقه ریزوسفر قابل جذب می‌باشند ولی یونهای متحرک مثل نیترات می‌توانند از تمام توده خاکی که سیستمهای ریشه‌ای اشغال نموده‌اند جذب گردند.
(از بری^{۷۲}، ۱۹۵۴).

70— Fried and Shapiro

71— Olson et al

72— Bray

فوق را مورد سؤال قرار داده‌اند. احتمالاً بنظر می‌رسد که در گیاهان معرق جریان توده‌ای محلول خاک بطرف ریشه‌ها به پخشیدن یونها به داخل ریشه کمک می‌نماید. آمارهای باربر^{۷۳} (۱۹۶۲) والاگروورف و ایگل^{۷۴} (۱۹۶۲) نشان می‌دهند که حرکت آب به داخل ریشه‌ها سریعتر از یونها صورت می‌گیرد و این موجب تجمع یونها در اطراف ریشه‌ها می‌گردد. چنین تجمعی از یونها پخشیدن یا انتقال فعال و سریع آنها را بسوی ریشه ممکن می‌سازد.

انتشار ریشه‌ها یکی از عوامل مهم جذب یونها بخصوص آنهایی که تحرك زیاد ندارند بشمار می‌رود. ویرسام^{۷۵} (۱۹۶۲) باکشت گونه‌های متعدد در خاکهایی که اندازه ذرات آنها متفاوت بوده‌است توانست درجات مختلف انشعابات ریشه‌ای را تولید نماید. در این آزمایش جذب نیترا تها تحت تاثیر مقدار انشعابات ریشه قرار نگرفت ولی جذب فسفات با کاهش تراکم و تعداد انشعابات ریشه بشدت تقلیل یافت. در شکل ۴-۷ میزان پراکندگی ریشه‌های ذرت و نقش آنها در جذب فسفات مشاهده می‌شود. اهمیت سطوح ریشه‌ای و رشد ریشه‌ها در جذب مواد معدنی توسط گیاهان دائمی را می‌توان از روی بیماری «برگ کوچک» در کاجهای ریز برگ تشخیص داد. این بیماری در درختان کاج موقعی بروز می‌کند که شرایط خاک از نظر رشد ریشه مناسب نبوده و مورد حمله فیتوفتو- راسینامومی قرار گیرد که سطوح جذب کننده ریشه‌ها را بقدری کاهش می‌دهد که علائم کمبود ازت نیز ظهور می‌نماید (کامپبل و کپلاند^{۷۶}، ۱۹۵۴). اهمیت افزایش سطوح ریشه در جذب مواد معدنی بوسیله ریشه‌های مایکوریزا در فصل چهارم مورد بحث قرار گرفت.

73— Earber

74— Lagerwerff and Eagle

75— Wiersum

76— Campbell and Copeland

جینی و اوراستریت^{۷۷} (۱۹۳۹) پیشنهاد کرده‌اند که یونها بدون این که از داخل محلول خاک عبور نمایند مستقیماً از سطوح خاکی که با ریشه مجاور است جذب ریشه‌های گیاه می‌گردند. این نظریه بر مبنای مشاهداتی است که نشان داده‌است در غلظتهای مشابه، جذب یونهای که بصورت تعلیق می‌باشند سریعتر از جذب یونهای محلول صورت می‌گیرد. چنین مکانیسمی فقط در مورد فواصل بسیار کوتاه صادق می‌باشد. بنا بر این بنظر می‌رسد کاربرد نظریه «تبادل در اثر تماس» محدود بوده و بیشتر در مورد یونهای غیر متحرک صادق است.

برای اطلاع بیشتر پیرامون روابط پیچیده بین خاک و ریشه‌ها از نظر جذب یونها خوانندگان می‌توانند به کتاب فراید و بروشارت^{۷۸} (۱۹۶۷) مراجعه نمایند.

منطقه جذب ریشه‌ها

در مورد محل قرار گرفتن منطقه‌ای از ریشه که حداکثر جذب یونها از آن جا صورت می‌گیرد عقاید بسیار گوناگون است. پژوهشهای اولیه‌ای که استوارد و دیگران (پروت و استوارد^{۷۹}، ۱۹۳۶؛ استوارد، پروت، و هاریسون^{۸۰}، ۱۹۴۲) بر روی ریشه‌های جو انجام داده‌اند، نشان داده‌است که معمولاً منطقه تجمع حداکثر نمک در نزدیک کلاهک ریشه قرار گرفته‌است (در شکل ۵-۷ نشان داده شده‌است). واسی مطالعات اخیری که بر روی تجمع مواد ایزوتوپهای رادیواکتیو صورت گرفته نشان داده‌اند که این موضوع همیشه صادق نیست. پژوهشهای

77— Jenny and Overstreet

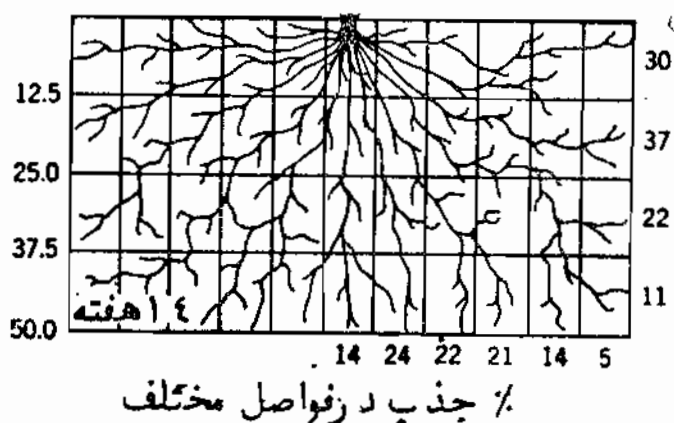
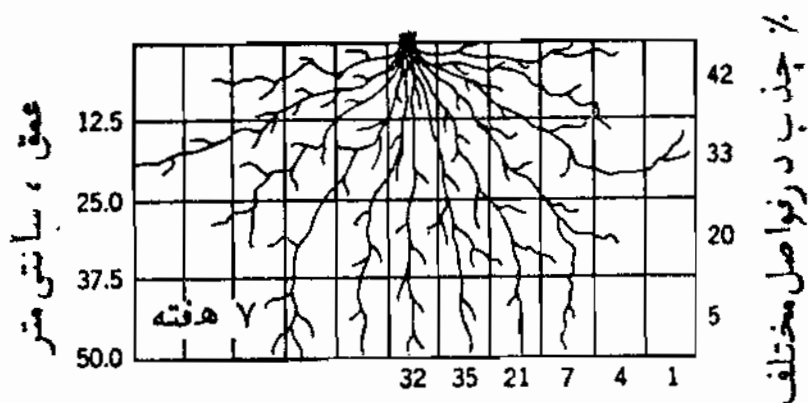
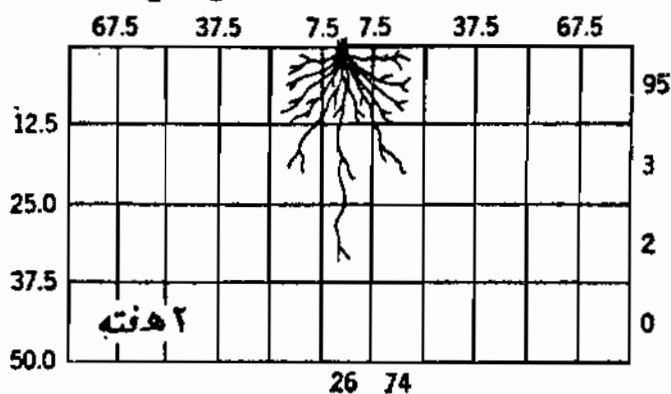
78— Fried and Broeshart

79— Prevot and Steward

80— Steward, Prevot and Harrison

کانینگ و کرامر^{۸۱} (۱۹۵۸)، کرامر و ویلبور^{۸۲} (۱۹۴۹)، ویب و کرامر^{۸۳}

فاصله از ساقه، سانتی‌متر



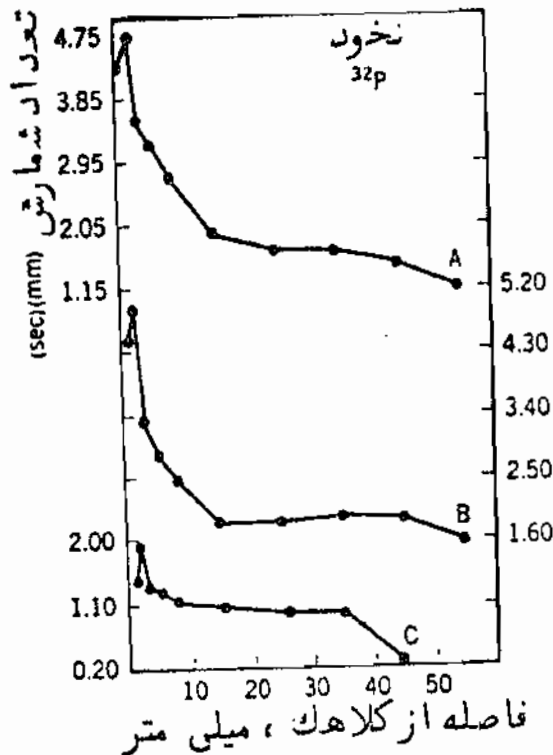
81— Canning and Kramer

82— Kramer and Wilbur

83— Wiebe and Kramer

شکل ۷-۴: نمودارهای اثر انتشار سیستمهای ریشه ذرت در خاک لوم رسی سیسپیل بر روی مقدار جذب $p32$ از اعماق و فواصل مختلف با سیستمهای ریشه‌ای گیاه در سنین مختلف، اعدادی که در سمت راست هر شکل دیده می‌شود درصد $p32$ جذب شده در هر عمق و اعداد زیر هر شکل مربوط به درصد جذب از فواصل مختلف گیاهان ذرت است (از هال و همکاران^{۸۴}، ۱۹۵۳).

(۱۹۵۴) و دیگران نشان داده‌اند که ریشه غالباً مقدار قابل توجهی از یونهای مختلف را، بطوری که در شکل ۷-۶ دیده می‌شود، در منطقه‌ای



شکل ۷-۵: مقادیر ^{32}P جمع شده در مناطق مختلف ریشه‌های نخود بر حسب مقدار شمارش در ثانیه برای هر میلی متر ریشه. خطوط A, B, C مربوط به متوسط گروههای مختلف ریشه‌ای است. (از کانینگ و کرامر^{۸۵}، ۱۹۵۸).

حدوداً چند سانتی متر بالاتر از کلاهک متراکم می‌سازد (هم‌چنین به شکل ۶a-۷ مراجعه شود). بطور معمول، تجمع یونها در منطقه کلاهک زیاد و در منطقه نموکم و مجدداً در فاصله یک سانتی متری یا بیشتر بالای کلاهک زیاد می‌باشد. ولی موارد زیادی از این الگو مستثنی بوده که نمی‌توان آنها را مربوط به اختلافات شرایط ساختمانی یا فیزیولوژیکی دانست.

مهمتر از منطقه تجمع یونها، منطقه‌ای از ریشه‌است که اغلب نمکها از آن جا گذشته و به شاخه‌ها انتقال می‌یابند. ویب و کرامر^{۸۶} (۱۹۵۴) قطعات سه میلی متری ریشه جورا گرفته و بفواصل مختلف از کلاهک مقداری ماده ایزوتوپ رادیواکتیو به آن تزریق نمود و در حالیکه بقیه ریشه در محلولهای غذایی غیر رادیواکتیو قرار گرفته بود (به شکل ۷-۷ مراجعه شود)، این موضوع را مطالعه نمود. کانینگ و کرامر (۱۹۵۸) نیز بعداً آزمایشات مشابهی را روی ریشه‌های پنبه و نخود انجام دادند. این آزمایشات نشان داده‌اند که گرچه تجمع یونها آزادانه در منطقه کلاهک ریشه صورت می‌گیرد ولی با تزریق مواد رادیواکتیو در فواصل ۲۰ تا ۵۰ میلی متری کلاهک ریشه معوم می‌شود که انتقال یونها از منطقه کلاهک به دیگر قسمت‌های گیاه در مقایسه با منطقه فوق‌الذکر کمتر انجام می‌پذیرد. مشاهدات راسل و ساندرسون^{۸۷} (۱۹۶۷) نیز موید این نظریه می‌باشد. در این منطقه آوندها بخوبی اشتقاق حاصل نموده و ورود آب نیز به داخل گیاه سرعت انجام می‌پذیرد. در شکل ۸-۷ تصویر کلی رشد ریشه در رابطه با جذب نمک و تجمع آن مشاهده می‌شود.

جذب توسط ریشه‌های چوب پنبه‌ای شده

کلیه مطالبی که تا این زمان در زمینه جذب نمک منتشر شده‌است

عملاً بر روی ریشه‌های جوان و غیر خشبی بوده که رشد پسین آنها صورت نگرفته است. و این حقیقت که قسمت اعظم سیستمهای ریشه‌ای درختان و بوته‌ها را ریشه‌های تشکیل داده‌اند که رشد پسین خود را به اتمام رسانده و چوب پنبه‌ای شده‌اند در نظر گرفته نشده است. بطوریکه در فصل چهارم گفته شد حدود ۹۵ تا ۹۹ درصد سطوح ریشه‌ای در درختان جنگلی چوب پنبه‌ای بوده و جذب آب از این سطوح صورت می‌گیرد (کرامر و بولوک^{۸۸}، ۱۹۶۶) و احتمالاً بنظر می‌رسد که بهمان نسبت نیز بایستی مقدار قابل توجهی نمک از طریق ریشه‌های چوب پنبه‌ای وارد گیاه گردد. کرایدر^{۸۹} (۱۹۳۳) و نایتینگل^{۹۰} (۱۹۳۵) گزارش کرده‌اند که در گیاهان چوبی مواد معدنی از طریق ریشه‌های چوب پنبه‌ای جذب گیاه می‌گردد. پژوهشهای آزمایشگاهی این مولفین نیز نشان داده است که ریشه‌های چوب پنبه‌ای انواع گونه‌های گیاهی قادرند مقدار قابل توجهی نمک جذب نمایند. اهمیت ریشه‌های میکوریزا در جذب نمک در فصل چهارم ذکر گردیده است.

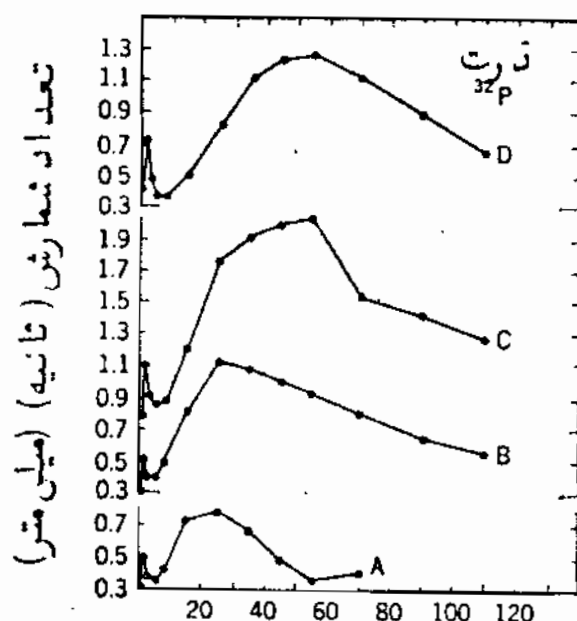
حرکت شعاعی نمک به طرف مغز ریشه

حرکت یونها از سطح ریشه به طرف آوندها به سه طریق امکان پذیر است: (۱) حرکت از داخل يك واكوتول به واكوتول دیگر، (۲) حرکت در سیمپلاست از طریق عبور از واكوتولها، (۳) حرکت از داخل منافذ آزاد جدار سلولها و یا اینکه ترکیبی از این سه روش. این که جزء زیادی از یونها از داخل واكوتولها عبور نمایند مورد تردید واقع شده است زیرا

88— Kramer and Bullock

89— Crider

90— Nightingale



فاصله از کلاهک ریشه، میلی‌متر

شکل ۶-۷: مقادیر $p32$ متراکم‌شده در مناطق مختلف ریشه‌های

ذرت در سنین و طولهای متفاوت بر حسب تعداد شمارش در ثانیه در هر میلی‌متر

طول A. متوسط ۸ ریشه با طول متوسط ۸۰ میلی‌متر، B متوسط ۸ ریشه

باطول متوسط ۱۳۱ میلی‌متر و C متوسط ۱۲ ریشه با طول متوسط ۱۱۳

میلی‌متر و D متوسط ۹ ریشه با طول متوسط ۱۵۱ میلی‌متر بوده است (از کانیگ

و کرامر^{۹۱}، ۱۹۵۸).

یونها در واکوئولها مجتمع شده و خروج آنها به کندی صورت می‌گیرد. علاوه بر این آزمایشات برویر^{۹۲} (۱۹۵۰) و دیگران نشان داده‌است که شاخ و برگ گیاه بیشتر یونهای مورد نیاز خود را مستقیماً از محیط ریشه دریافت می‌نمایند تا از واکوئولهای سلولهای ریشه. بنابراین احتمالاً نقش واکوئولها حداقل در مورد گیاهانی که به مقدار نمک کم نیاز دارند به عنوان مخازن منحرف‌کننده نمک است تا به عنوان مسیر اصلی حرکت آنها (برویر، ۱۹۵۰؛ اپستاین^{۹۳}، ۱۹۶۰). مقایسه جذب برم توسط

91— Canning and Kramer

92— Broyer

93— Epstein

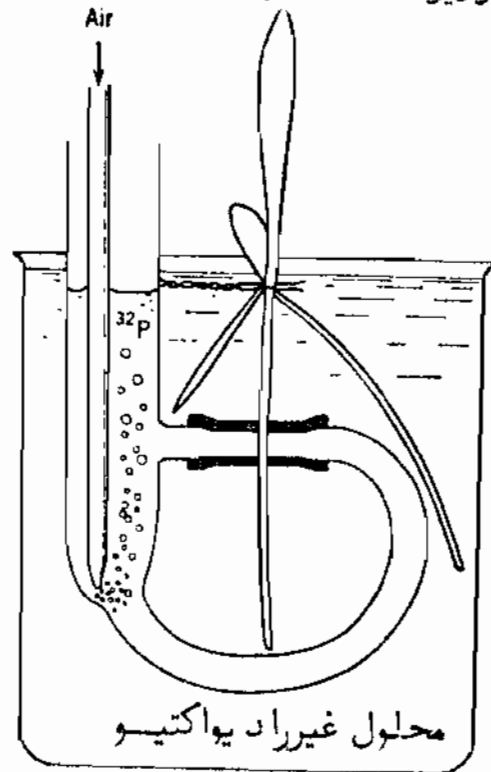
بوته‌های کوچک و قتلعات ریشه‌جو بوزورمنی^{۹۴} (۱۹۶۵) را بر آن داشت تا



شکل ۷-۶ a: يك تصوير راديوگرافی خودکار از ریشه‌های چهارگونه گیاهی که در آن الگوی تجمع p^{**} مشاهده می‌شود. (a) دو ریشه بزرگ کاج سرخ. (b) چهار ریشه کوچک جو، (c) چهار ریشه نابجای گوجه‌فرنگی. (d) و (e) ریشه‌های بوته جو را نشان می‌دهد. در بیشتر ریشه‌ها تجمع یونها در منطقه‌ای که بلافاصله پس از منطقه مرستمی قرار گرفته صورت می‌گیرد. تجمع یونها در منطقه نمو کم بوده و سپس در سایر مناطق تراکم زیاد می‌شود. a و d يك الگوی معمولی، b، c و e با الگوی معمولی مفایزند (از کرامر و ویب^{۹۵}، ۱۹۵۲).

نتیجه بگیرد که در هر دو حالت جذب برم یا تجمع آن در سیمپلاست محدود می‌گردد .

عده‌ای از پژوهشگران پیشنهاد نموده‌اند که یونها در سیتوپلاسم جمع شده و سپس از سلولی به سلول دیگر حرکت نموده و از داخل پلاسما درزوماتا می‌گذرند . پلاسما درزوماتا موجب ارتباط سیتوپلاسم سلولهای مجاور به همدیگر شده سیستم پیوسته‌ای را بوجود می‌آورد که به آن سیمپلاست اطلاق می‌گردد . تصور می‌شود حرکت یونها از نوع پخشیدگی بوده و جریانات سیتوپلاسمی نیز به آن کمک می‌نماید . آریز^{۹۶} ، ۱۹۶۴ ، ۱۹۵۶ . کرافتز و برویر^{۹۷} (۱۹۳۸) ؛ لاندگارد^{۹۸} (۱۹۵۵) ؛ لاجست و



96— Arisz

97— Crafts and Broyer

98— Lundegardh

شکل ۷-۷: تصویر يك پتومتر برای تأمین مواد ردیاب رادیواکتیو در محلهای مخصوصی از ریشه. ریشه از داخل سوراخی که در وسط يك قطعه لاستیک لوله‌ای نرم تعبیه شده عبور نموده و اطراف آن باماده لانولین آب‌بندی می‌شود. بوسیله دمیدن در لوله بزرگ موارد ردیاب در لوله بازوئی شکل و در اطراف ریشه به چرخش درمی‌آید. در این دستگاه قطعات ۳ میلی‌متری ریشه مورد استفاده قرار گرفته است. (از ویب و کرامر^{۹۹}، ۱۹۵۴).

لایتنس^{۱۰۰} (۱۹۶۶) و دیگران انواع مختلف این سیستم انتقال را تشریح نموده‌اند. خوانندگان می‌توانند برای تازه‌نمودن محفوظات خود به تصاویری که در فصل چهارم ارائه شده مراجعه نمایند.

بنظر می‌رسد احتمالاً یونها تا زمانی که به مانعی برخورد نمایند بوسیله پخشیدن یا جریان توده‌ای تعرق به حرکت خود از داخل منافذ آزاد موجود در جدار سلولها ادامه می‌دهند. این نظریه را سالها قبل اسکات و پرستلی^{۱۰۱} (۱۹۲۸) ارائه داده‌اند که هیچ دلیلی بر فرض این مطالب که پخشیدن آزاد محلولها (محلولهای خاک) از طریق عبور از دیواره‌های ساولزی پوست ریشه و نیز دیواره‌های شعاعی اندودرم به داخل پروتوپلاستها به کمک نیروی حاصله از رشته‌های کاسپارین با موانعی روبرو گردد وجود ندارد. این نظریه، برخلاف عقیده برخی از پژوهشگران سوئدی که اپیدرم ریشه را به عنوان متوقف کننده اصلی حرکت یونها می‌دانند (لاندگارد^{۱۰۲}، ۱۹۵۵؛ ساندستروم^{۱۰۳}، ۱۹۵۰)، سطوح جذب کننده ریشه را از اپیدرم به قسمت خارجی سطوح بازدارنده یونها منتقل می‌سازد. ضمناً لجت و گیابرت^{۱۰۴} (۱۹۶۷) نیز گزارش نموده‌اند که ۹۰

99— Lugtte and Laties

100— Wiebe and Kramer

101— Scott and Priestley

102— Lundegardh

103— Sandstrom

104— Leggett and Gilbert

درصد کلسیم موجود در ریشه‌های سویادر اپیدرم آن متمرکز است در حالیکه پتاسیم بطور یکنواخت در ریشه پراکنده است . مسئله اصلی در جذب نمک تبیین نحوه انتقال یونها از سلولهای زنده مغز ریشه به داخل شیره عناصر مرده آوندهای هادی است . اخیراً بروور^{۱۰۵} (۱۹۶۵b) مطالب زیادی را که در این زمینه منتشر شده بررسی نموده است . در این جا خلاصه نمودن تمام نظریه‌ها مشکل است . مگر این که قبول کنیم در قسمتی از اندودرم یا دیگر سلولهای زنده مسیر یک نوع فعالیت متابولیکی یا ترشحی وجود داشته که مانع حرکت یونها می‌گردد (آرنولد^{۱۰۶} ، ۱۹۵۲ ؛ آریز^{۱۰۷} ، ۱۹۵۶ ؛ لاج و ویگل^{۱۰۸} ، ۱۹۶۲ ؛ لاندگارد ، ۱۹۵۵) . هیلمو^{۱۰۹} (۱۹۵۳) پیشنهاد نموده است که نمک شیره آوندی ابتدا در پروتوپلاستهای که پس از تشکیل عناصر آوندی از بین می‌روند انباشته شده و سپس آزاد می‌گردد این عقیده قبلاً توسط پرستلی^{۱۱۰} (۱۹۲۲) ارائه شده بود . بموجب این نظریه تجمع نمک منحصراً در مناطقی از ریشه است که عناصر هادی از آن اشتقاق حاصل می‌نمایند . هم‌چنین بنظر می‌رسد که مقدار نمک در ترشحات ریشه به مراتب بیش از مقداری باشد که توسط عناصر آوندی تامین می‌گردد . بهر حال ، بنا به نظر اسکات^{۱۱۱} (۱۹۶۵ ، ۱۹۶۳) پروتوپلاستهای عناصر آوندی در مناطق جذب انشعابات ریشه زنده باقی مانده و اجسام حل‌شدنی که به داخل ریشه‌ها راه می‌یابند وارد پروتو-

105— Brouwer

106— Arnold

107— Arisz

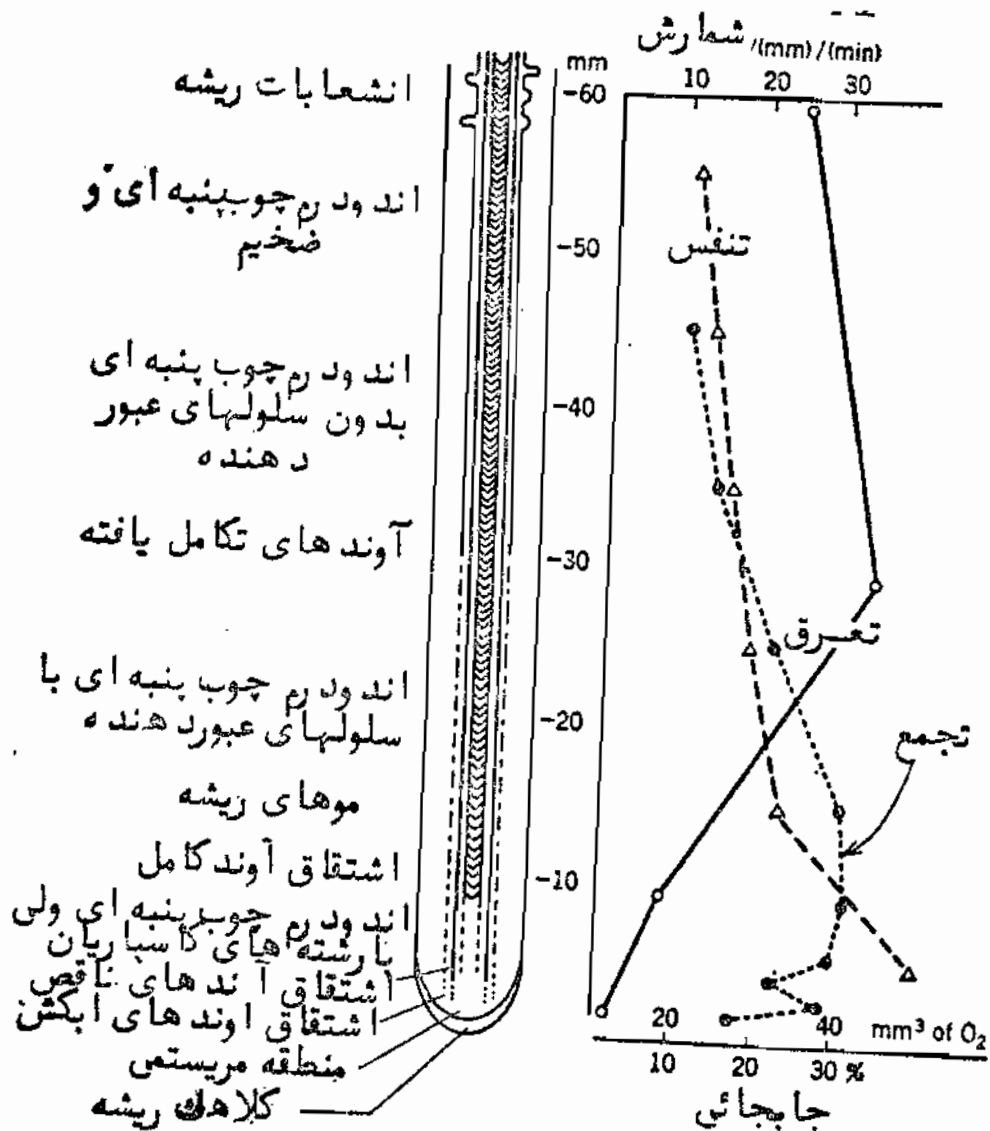
108— Luttge and Weigl

109— Hylmo

110— Priestley

111— Scott

بلاستها می گردند. بنابراین فقط جزء محدودی از نمک ممکن است مستقیماً در پروتوپلاست آوندها متراکم شده تا پس از تجزیه از آن خارج گردد. باتوجه به گزارش اندرسون و هوس^{۱۱۲} (۱۹۶۷) که در ریشه های

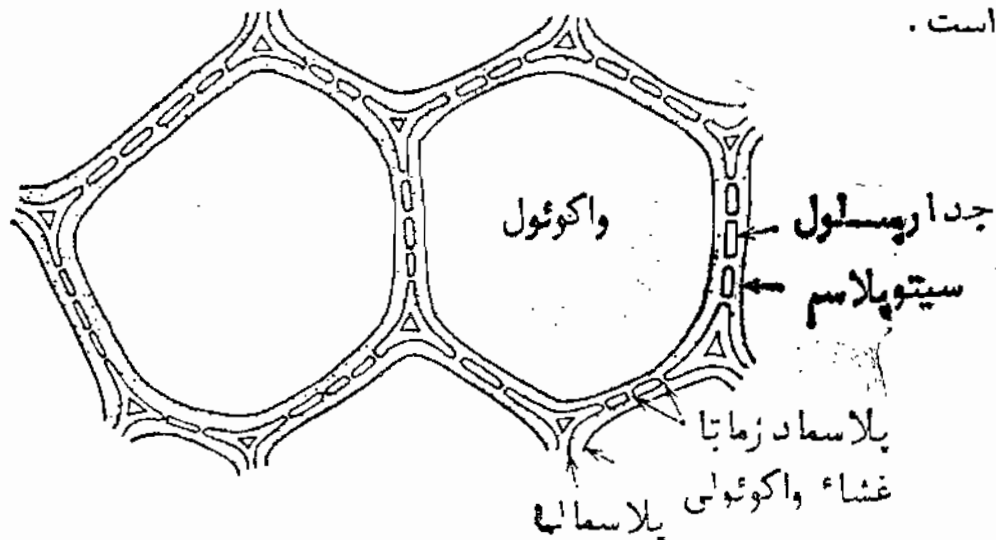


شکل ۷-۸: تصویر منطقه کلاهک ریشه جو که ساختمان ریشه را در

رابطه بامناطق که جذب نمک از آن مناطق صورت می گیرد نشان می دهد.

منحنی تعریق بر مبنای آمارهای ماکلیس^{۱۱۳} (۱۹۴۴) و منحنی تجمع بر مبنای آمارهای ویب^{۱۱۴} (۱۹۵۶) می‌باشد. منحنی انتقال درصد^{۱۱۵} جذب شده را که از منطقه جذب خارج شده است نشان می‌دهد (ویب و کرامر^{۱۱۵}، ۱۹۵۴) موقعیت نسبی مناطق مختلف احتمالی در تمام ریشه‌های فعال یکسان است. ولی فواصل واقعی این مناطق از کلاهک در گونه‌های مختلف و در ریشه‌هایی که سرعت رشد متفاوت دارند گوناگون است.

ذرت بین تعدادی از پروتوپلاستهای زنده آوندها و مقدار نمک جذب شده رابطه‌ای برقرار است این موضوع محتاج به مطالعات بیشتری است.



شکل ۷-۹: تصویر سلولهای پارانشیم پوست که نشان دهنده روشهای مختلف حرکت نمک از داخل جدار سلولها و سیمپلاستی است که یوسپله پلاسمادزما تا پروتوپلاست سلولهای مجاور را به یکدیگر مرتبط می‌سازد. در این تصویر اندازه پلاسمادزما تا بیش از حد بزرگ نشان داده شده است (به شکل ۱-۱۴ مراجعه شود) مقاومت جدارهای سلول و سیمپلاست در مقابل حرکت آب و نمک کمتر از مقاومت واکئولها است.

113— Machlis

114— Wiebe

115— Wiebe and Kramer

یکی از نظریه‌هایی که اغلب در مورد تجمع نمک از آن ذکر می‌شود به میان می‌آید نظریه کرافتز و برویر^{۱۱۶} (۱۹۳۸) است. این محققین چنین پیشنهاد نموده‌اند که یونها بصورت فعال در سلولهای اپیدرم و پوسته‌های خارجی که بخوبی تهویه شده باشند متراکم می‌گردند. یونها در موقع حرکت به طرف داخل از اندودرم و سیمپلاست گذشته و بوسیله جریانات سیتوپلاسمی یا پخشیدنی به طرف مغز ریشه رانده می‌شوند. سلولهای از مغز ریشه که تهویه ناکافی داشته باشند ظرفیت تجمع یون کمتری داشته و بنابراین یونها به داخل لوله‌های آوندی وارد شده و در آن جا متراکم می‌گردند. این یونها قادر به فرار از مغز ریشه نمی‌باشند زیرا رشته‌های چوب پنبه‌ای کاسپارین در اندودرم مانع از پخشیدن و برگشت آنها از جدار سلولها می‌گردد.

لاتیس و باد^{۱۱۷} (۱۹۶۴) پیشنهاد کرده‌اند که عدم توانائی سلولهای مغز ریشه در نگهداری یونها بیشتر به علت وجود مواد بازدارنده است نه کمبود تهویه. این محققین مغز ریشه ذرت را از پوست آن جدا نموده و دریافتند که مغز ریشه در ابتدا قادر به تجمع یونها نیست ولی پس از ۲۴ ساعت قرار گرفتن در شرایط مناسب سرعت تجمع یونها در مغز ریشه به اندازه سرعت تجمع در پوست بوده است. این آزمایش موید فرضیه کرافتز و برویر می‌باشد بجز این که افزایش ظرفیت تجمع یونها را لاتیس^{۱۱۸} (۱۹۶۲) و لاتیس و باد^{۱۱۹} (۱۹۶۴) بیشتر نتیجه از بین رفتن مواد بازدارنده فرار دانسته‌اند تا کمبود وضعیت تهویه سلولها. به موجب این نظریه اشکالات مربوط به این که فرض شود یونها بوسیله

116— Crafts and Broyer

117— Laties and Budd

118— Laties

119— Laties and Budd

ترشحات اندودرمی وارد مغز ریشه می‌گردند برطرف می‌شود ولی از اهمیت آن به عنوان مانعی در برابر یونها کاسته نمی‌شود. برداشتن پوست ریشه در نخود موجب اخلاص در جذب یونها و انتقال آنها به شاخه شده و چنین پیشنهاد می‌شود که انتقال یونها به شاخه‌ها بستگی به فعالیت سلولهای ریشه دارد (برانتون و جاکوبسون^{۱۲۰}، ۱۹۶۲). از طرف دیگر یووکرامر^{۱۲۱} (۱۹۶۷) دریافته‌اند که مغزهای ریشه مجزا شده ذرت قادرند به همان اندازه پوست ریشه‌ها p^{**} را جذب نمایند. جذب اکسیژن در مغزهای مجزاشده ریشه بیش از پوست آنها بوده است. این مشاهدات موجب بروز تردیدهایی در نظریات انتقال نمک بر مبنای این فرض که سلولهای مغز ریشه قادر به تجمع و نگهداری نمک نمی‌باشند می‌گردد. شاید بر جذب نمک در ریشه‌های مختلف و برای یونهای متفاوت مکانیسمهای گوناگونی حکمفرما است.

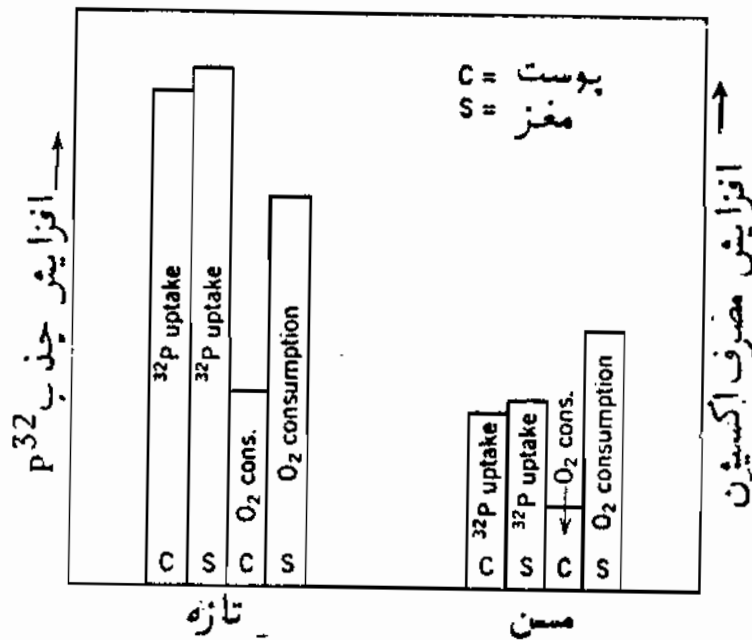
اخیراً لاج و لاتیس^{۱۲۲} (۱۹۶۶) شواهد بیشتری را در پشتیبانی از نظریه کرافتز بروریر ارائه داده‌اند. این محققین پیشنهاد کرده‌اند که در غلظتهای کم بطوریکه در اوایل این فصل گفته شد یونها با مکانیسم جمعی که در غلظتهای کم عمل می‌کند، از پلاسما گذشته و وارد سیتوپلاسم می‌گردند البته نامبردگان در مورد غلظتهای خارجی زیاد چنین پیشنهاد کرده‌اند که نمکها به داخل سیتوپلاسم پخشیده شده و بر طبق مکانیسم جذب نمک که در غلظتهای زیاد عمل می‌کند، پس از عبور از غشاء واکوئولی به داخل آن وارد می‌گردد. این محققین پیشنهاد نموده‌اند که وجود دو نوع مکانیسم جذب نمک، یکی فعال و

120— Branton and Jacobson

121— Yu and Kramer

122— Lutttge and Laties

دیگری نیمه فعال، موجب می‌شود که اختلاف عقاید بین کسانی که جذب نمک را تماماً فعال و کسانی که آن را تماماً نیمه فعال می‌دانند از بین برود. البته اگر پلاسما در غلظتهای زیاد نسبت به یونها نفوذ پذیری باشد تبیین این مطلب که چطور یونها در مفر ریشه تجمع حاصل می‌کنند مشکل است. علاوه بر آن این امر موجب می‌شود که در حرکت توده‌ای یونها به همراه جریان تعریقی از سیتوپلاسم به عنوان مسیری استفاده گردد. نتایج این تحقیقات لاج را بر آن داشت که از این عقیده که نمکها توسط اندودرم به داخل مفر ریشه مترشح می‌شوند چشم‌پوشی نماید



شکل ۱۰-۷: دیاگرام نشان دهنده جذب نسبی ^{32}P توسط پوست و مغز مجزا شده ریشه‌های تازه و کهنه ذرت. ظاهراً ظرفیت تجمع یونها در مغز ریشه بیش از پوست آن است. اندازه‌گیری میزان مصرف اکسیژن نشان داده‌است که تنفس مغز ریشه بیش از پوست آن است (از یو و کرامر ۱۹۶۷).

(ویگل و لاج^{۱۲۴}، ۱۹۶۲). از طرف دیگر، ولش و اپستاین^{۱۲۵} (۱۹۶۸) اظهار داشته‌اند که هر دو مکانیسم انتقال یونها به موازات یک دیگر در پلاسما عمل می‌کنند.

کلیه فرضیه‌هایی که در مورد انتقال نمک ارائه شده‌است ناشی از پژوهشهایی است که بر روی ریشه‌های نخستین جوان صورت گرفته است. ولی در سیستمهای ریشه‌ای چوب پنبه‌ای شده گیاهان خشبی که فاقد اندودرم می‌باشند نیز فشار ریشه مشاهده شده‌است (اولری^{۱۲۶} ۱۹۶۵) هیچ گونه شواهدی که دال بر وجود مناطق سدکننده یونها در ریشه‌هایی که رشد پسین خود را گذرانده‌اند باشد وجود ندارد؛ احتمالاً مکانیسم حمل نمک به کامبیوم و آوندهای چوبی در ریشه‌های خشبی پسین مشابه مکانیسمی است که در ریشه‌های اولیه جوان عمل می‌کند. ولی مسئله حرکت شعاعی نمکها در ریشه‌های چوب پنبه‌ای شده نیاز به مطالعات بیشتری دارد.

هیچ یک از نظریه‌های انتقال نمک مبین تغییرات روزانه فشار ریشه که عده‌ای از پژوهشگران مختلف گزارش کرده‌اند نیست (گروزن باکر^{۱۲۷}، ۱۹۳۸؛ مک‌دووال^{۱۲۸}، ۱۹۶۴؛ وادیا^{۱۲۹}، ۱۹۶۰؛ والاس و همکاران^{۱۳۰}، ۱۹۶۷). بطوری که در شکل ۵-۵ دیده می‌شود، معمولاً حداکثر سرعت ترشح مواد در حدود ظهر و حداقل آن در شب می‌باشد. اگر چنانچه فشار ریشه به فشار اسمتیک شیره آوندهای ریشه بستگی داشته باشد،

124— Weigl and Lutge

125— Welch and Epstein

126— O'leary

127— Grossenbacher

128— MacDowall

129— Vaadia

130— Wallace et al

بایستی حرکت نمک به داخل آوندهای ریشه نیز دارای تغییرات روزانه باشد. هانسون و بودلف^{۱۳۱} (۱۹۵۳) و والاس و همکاران (۱۹۶۶) گزارش کرده‌اند که در لوبیا میزان انتقال یونها از ریشه به شاخه‌ها در خلال روز بیش از شب است. وادیا^{۱۳۲} (۱۹۶۰) نیز نتیجه گرفته‌است که انتقال نمک به داخل آوندها در روز بیش از شب می‌باشد. ولی هیچ‌کس نتوانسته است تبیین قابل قبولی را در این درباره ارائه دهد. این تفسیر خود کار با وجودی که باید به نحوی به متابولیسم گیاه بستگی داشته باشد، مربوط به تغییرات تنفس گیاه نیست (مک‌داول^{۱۳۳}، ۱۹۶۴؛ اسکوگ، برویر و گروزن باکر^{۱۳۴}، ۱۹۳۸؛ وادیا، ۱۹۶۰). والاس و همکاران (۱۹۶۷) عقیده دارند که دوره‌ای بودن انتقال نمک بوسیله تونوپلاست تنظیم می‌گردد. ظاهراً این محققین عقیده دارند که ابتدا نمک درواکوئولها متراکم شده و سپس آزاد می‌گردد. این تبیین کاملاً مخالف نظریه کرافتز برویر است. زیرا در نظریه کرافتز - برویر فرض بر این است که تجمع و انتقال نمک از سیمپلاست صورت می‌گیرد. تخلیه سریع نمک در روز موجب افزایش فشار ترشحاتی ریشه در طول روز می‌گردد (والاس و همکاران، ۱۹۶۶). بنظر می‌رسد که محتملاً یکی دیگر از عوامل مؤثر بر دوره‌ای بودن تغییرات انتقال نمک، تغییرات روزانه نفوذ پذیری ریشه باشد که در فصل پنجم به آن اشاره شد.

نظریه‌هایی که در حال حاضر پیرامون انتقال نمک وجود دارد این حقیقت را که برخی اوقات یونهای معدنی در ریشه گیاه با یونهای آلی

131— Hanson and Biddulph

132— Vaadia

133— MacDowall

134— Skoog, Broyer and Grossenbacher

ترکیب می‌گردند بطور کامل در نظر نمی‌گیرد مثلاً تمام ازت موجود در شیر آوندی برخی از گونه‌های گیاهی بصورت ترکیبات آلی است . هم چنین وجود ترکیبات آلی محتوی فسفر و سولفور نیز گزارش شده است (بولارد^{۱۳۵} ، ۱۹۶۰) . نیتراها درجائی از مسیر ریشه اغلب گیاهان ، تبدیل به آمیدها، اوردها و اسیدهای آمینه می‌گردند ولی محل این گونه واکنشها که در محیطی آنزیمی صورت می‌گیرند مشخص نشده است هم چنین معلوم نشده است که مولکولهای آلی چگونه وارد شیر آوندی می‌شود. در قسمت مربوط به جذب ترکیبات آلی در این مورد بیشتر صحبت خواهد شد .

عواملی که بر جذب نمکها موثرند

تجمع نمک در سلولهای ریشه و انتقال آن به شاخه‌ها تحت تاثیر عوامل داخلی زیادی از جمله نوع گونه ، شرایط بافتها ، سرعت تنفس ، مقدار قند و نمک و نیز عوامل محیطی مثل تهویه، درجه حرارت و ترکیب، غلظت و pH محیط ریشه قرار می‌گیرد .

تفاوتهای گونه‌ای : بین گیاهان گونه‌های مختلف به لحاظ جذب یونهای گوناگون (از يك نوع خاك يا محيط كشتی كه در آن قرار گرفته‌اند) تفاوتهای گسترده‌ای دیده می‌شود . میلر^{۱۳۶} (۱۹۳۸ صفحات ۲۸۳ تا ۲۹۱) مقدار قابل توجهی از آمارهای مربوط به این موضوع را خلاصه نموده و بولارد و باتلر^{۱۳۷} (۱۹۶۶) نیز آمارهای دیگری را بررسی نموده‌اند . پژوهشهای کلاندر^{۱۳۸} (۱۹۴۱) را که در آن جذب کاتیونها در ۲۱ گونه

135— Bollard

136— Miller

137— Bollard and Butler

138— Collander

گیاهی از نژادها و محلهای گوناگون به هنگامی که در محیط غذائی می‌رویند مورد مطالعه قرار می‌گرفت می‌توان به عنوان يك مثال کلاسیك ذکر نمود. برخی از آمارها در شکل ۱۰-۷ ارائه داده شده‌است و بطوری که دیده می‌شود دامنه تغییرات جذب سدیم در گونه‌های مختلف بسیار وسیع‌است. جنس *Astragalus*^{۱۳۹} از نظر تجمع ساینوم معروفیت دارد، ولی مقدار جذب ساینوم توسط *Astragalus missouriensis*^{۱۴۰} از خاکی که محتوی ۲/۱ PPM ساینوم است معادل ۳/۱ PPM می‌باشد حال آن *Astragalus bisulatus*^{۱۴۱} ۱۲۵۰ PPM را جمع می‌کند. دريك مطالعه دیگر، مقدار سیانید در خاکستر *Andropogon scoparius*^{۱۴۲} ۶۵/۴ درصد بوده‌است ولی خاکستر *Prunus pumila*^{۱۴۳} که در همان خاک می‌روئیده محتوی ۱/۵ درصد بوده‌است. اما مقدار کلسیم جمع شده در *Prunus pennsylvanica*^{۱۴۴} سه یا چهار برابر *Andropogon scoparius* بوده‌است.

بعضی از گیاهان خانواده شاه‌پسند که در آب دریا می‌رویند کلیه نمک را از خود خارج می‌سازند ولی برخی دیگر ۱۰ تا ۲۰ درصد کلرور سدیم موجود را جذب نموده و سپس آن را از غده‌های نمک‌زای برگها به بیرون می‌رانند (شولاندر و همکاران^{۱۴۴} ۱۹۶۶). نمک زدائی در بعضی از گونه‌های نمک دوست (هالوفیت^{۱۴۵}) که در محیطهای شور می‌رویند مشهود است. این گیاهان شامل گونه‌هایی از *Tamarix*^{۱۴۶} و بعضی گونه‌های *Atriplex*^{۱۴۷} است. حتی پنبه نیز مقدار کمی نمک از برگهای خود

139— *Astragalus*140— *A. missouriensis*141— *A. bisulatus*142— *Andropogon*143— *Prunus pumila*

144— Scholander et al

145— halophytic species

146— *Tamarix*147— *Atriplex*

تراوش می‌دهد. آنچه بیشتر مسئله را پیچیده می‌کند این حقیقت است که غلظت نمک در ریشه‌های بعضی از گونه‌ها بیش از غلظت نمک در شاخه‌ها است (بلاك^{۱۴۸}، ۱۹۵۶؛ کلاندر^{۱۴۹}، ۱۹۴۱؛ هوفاک و والاس^{۱۵۰}، ۱۹۵۹ و دیگران). مکانیسمی که بوسیله آن نمک جذب شده توسط ریشه‌ها از شاخه‌ها خارج گردد روشن نشده است. تنها تبیین قابل قبولی که تا بحال ارائه شده این است تراکم سدیم در بافتهای ریشه و قسمتهای تحتانی ساقه بقدری شدید است که هرگز به شاخه‌ها نمی‌رسد (جاکوبی^{۱۵۱}، ۱۹۶۵، ۱۹۶۶). ولی در این مکانیسم هم سرانجام بافتهای پائینی اشباع شده و بایست به شاخه‌ها برسد.

در بعضی موارد کنترل اختلاف جذب یونهای بخصوصی توسط گیاهان مختلفی که در یک نوع محیط رشد می‌کنند ارثی است. این کنترل ممکن است مستقیماً در مکانیسم جذب بوده یا آن که روی سیستم آوندی ریشه‌ها باشد. تفاوتی که در مورد ذرت در جذب مفر وجود دارد به اختلافات ژنتیکی از قبیل مقدار انشعابات ریشه‌ها و نیز اشتقاق سیستمهای آوندی مرتبط شده است (رایدو و همکاران^{۱۵۲}، ۱۹۵۰؛ اسمیت^{۱۵۳}، ۱۹۳۴). بنظر می‌رسد این تفاوتها در بعضی موارد مربوط به مکانیسم جذب و در بعضی موارد مربوط به انتقال مواد باشد. براون^{۱۵۴} (۱۹۶۳) نتیجه‌گیری کرده است که در سویا می‌توان جذب و انتقال آهن را از یک دیگر مجزا ساخت. کمبود آهن در یکی از انواعی که

148— Black

149— Collandre

150— Huffake and Wallace

151— Jacoby

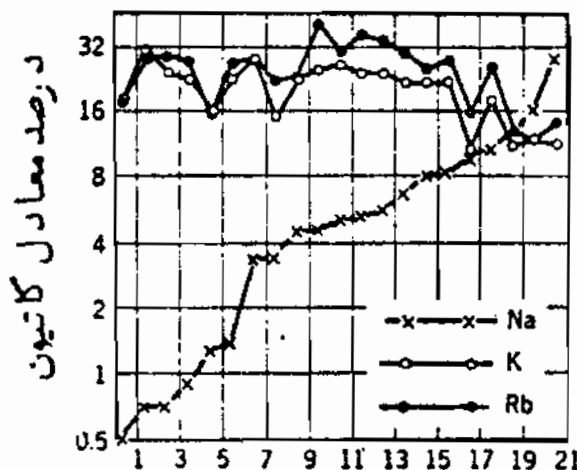
152— Rabideau et al

153— Smith

154— Brown

مورد مطالعه قرار گرفت مربوط به عدم انتقال آن به شاخه‌ها تشخیص داده شده است. گفته می‌شود پرتقالتائی که در خزانه‌های پرتقال سه برگی می‌رویند بطور غیر معمولی نسبت به کمبود روی و آهن حساسیت نشان داده و دلیل این امر را عدم انتقال این عناصر از ریشه به شاخه‌ها دانسته‌اند. فوی و باربر^{۱۵۵} (۱۹۵۸) اختلافات ذاتی را که در اثر کمبود منیزیم در برخی از بوته‌های ذرت مشاهده می‌شود در اثر تفاوت در مقادیر منیزیم غیر متحرک در ساقه‌های آنها دانسته‌اند.

بولارد و باتلر^{۱۵۶} (۱۹۶۶)؛ اپستاین و جفریز^{۱۵۷} (۱۹۶۴) و والاس^{۱۵۸} (۱۹۶۳) نمونه‌های دیگری از کنترل ارثی اختلاف در جذب



شکل ۱۱-۷: جذب مقادیر متفاوت یون در گونه‌های گیاهی مختلف.

گیاهان به ترتیب افزایش مقدار سدیم آنها قرار گرفته‌اند. گرچه مقدار جذب سدیم در آنها بسیار متفاوت بوده است ولی بین مقدار پتاسیم و روبیدیم جذب شده تفاوت زیادی مشاهده نشد (ازکلندر^{۱۵۹}، ۱۹۴۱) ترتیب قرار گرفتن

155— Foy and Barber

156— Bollard and Butlea

157— Epstein and Jefferies

158— Wallace

159— Collandre

گیاهان برحسب افزایش مقدار محنوی سدیم بقرار زیر است :

- | | |
|---|-----------------------------|
| ۱۲- پاپاورا ^{۱۷۱} | ۱- فراگوپیرم ^{۱۶۰} |
| ۱۳- لاکتوکا ^{۱۷۲} | ۲- زآ ^{۱۶۱} |
| ۱۴- پلانتاگولانسه اولاتا ^{۱۷۳} | ۳- هلیانتوس ^{۱۶۲} |
| ۱۵- ملی لوتوس ^{۱۷۴} | ۴- کنوپودیم ^{۱۶۳} |
| ۱۶- ویسیا ^{۱۷۵} | ۵- سالسولا ^{۱۶۴} |
| ۱۷- آتریپلس لیتورال ^{۱۷۶} | ۶- پیسوم ^{۱۶۵} |
| ۱۸- سیناپیس ^{۱۷۷} | ۷- نیکوتینا ^{۱۶۶} |
| ۱۹- سالیکورنیا ^{۱۷۸} | ۸- سولانوم ^{۱۶۷} |
| ۲۰- پلانتاگوماریتیما ^{۱۷۹} | ۹- اسپیناسه ^{۱۶۸} |
| ۲۱- آتریپلکس هورتنس ^{۱۸۰} | ۱۰- آونا ^{۱۶۹} |
| | ۱۱- آستر ^{۱۷۰} |

160— Fragopyrum

161— Zea

162— Helianthus

163— Chenopodium

164— Salsola

165— Pisum

166— Nicotiana

167— Solanum

168— Spinacia

169— Avena

170— Aster

171— Papavera

172— Lactuca

173— Plantago lanceolata

174— Melilotus

175— Vicia

176— Atriplex litorale

177— Sinapis

178— Salicornia

179— Plantago maritima

180— Atriplex hortense

یونها را متذکر شده‌اند . این محققین موارد متعددی را تشریح نموده‌اند که در آنها استقامت گونه‌های مختلف در برابر فلزات سنگین و غلظت نمک بایستی اساس ژنتیکی داشته‌باشد . مثلاً نژادی از اگروستیس تینوس^{۱۸۱} که ظاهراً تقریباً ۱۰۰۰ سال است که در معادن سرشار از سرب بریتانیای کبیر می‌روید حاوی مقدار کمی کالسیم و فسفر بوده و در خاکهای باغچه‌ای بخوبی رشد نمی‌نماید . اساس فیزیولوژیکی تفاوت‌های استقامت گیاهان در برابر فلزات سنگین هنوز روشن نشده‌است ولی ممکن است به نحوه ترکیب آنها با مواد آلی بستگی داشته باشد (کیلات^{۱۸۲}) . اپستاین و جفریز^{۱۸۳} (۱۹۶۴) پیشنهاد کرده‌اند که وجود عوامل اثری کنترل کننده اختلاف جذب نمک اساس برنامه‌های اصلاح نباتات را تشکیل می‌دهد . برنشتاین^{۱۸۴} (۱۹۶۳) کمتر نسبت به این موضوع خوش بین است زیرا تفاوت‌هایی که نامبرده بین هویج و کاهو مشاهده کرده ناچیز بوده‌است بهر صورت بنظر می‌رسد از نظر امکانات اصلاح گیاهان در رابطه با اختلاف در مقدار جذب یونها و نیز استقامت گیاهان در برابر نمکها مطالعات بیشتری مورد نیاز است .

انتشار سیستمهای ریشه ؛ اهمیت انتشار ریشه‌ها در حجم خاکی که اشغال نموده‌اند ، در رابطه با جذب آب بارها تذکر داده شد است . پراکندگی و تعداد انشعابات ریشه‌ها از نظر جذب نمک نیز از اهمیتی معادل آن بر خوردار است . مثلاً اختلاف توانائی ردیفهای مختلف ذرت نسبت به جذب فسفر به اختلاف در مقدار سطوح ریشه‌ای آنها مرتبط است (اسمیت^{۱۸۵} ، ۱۹۳۴) و موفقیت بیشتر يك نوع جو در مقایسه با

181— *Agrostis tenuis*

182— Chelate

183— Epstein and Jefferies

184— Bernstein

185— Smith

انواع دیگر نسبت به جذب مراد غذایی را می‌توان به علت تولید سریع توده‌ای از ریشه‌های متراکم آن دانست (الی^{۱۸۶}، ۱۹۶۰). اهمیت سطوح وسیع ریشه‌ها در جذب یونهای که قابلیت تحرک محدود دارند قبلاً در این فصل در بخش مربوط به حرکت یونها از خاک به ریشه بحث گردید. فعالیت‌های متابولیکی بافتها: معمولاً تجمع نمک با رشد و متابولیسم گیاه رابطه نزدیک دارد. سرعت تجمع در سلولهای که در مرحله نمو هستند زیاد است ولی سلولهای مسن که خاصیت نمو خود را از دست داده‌اند، توانائی تجمع نمک را نیز نخواهند داشت. برخی از سلولهای تکامل یافته مثل قطعات هویج و سیب زمینی با بازیافتن رشد، توانائی خود را در تجمع یونها نیز باز می‌یابند. با رشد ساول، حجم واکوئول و نیز سطح جذب افزایش می‌یابد ولی جذب آب موجب پائین آوردن غلظت نمک در واکوئول می‌گردد. هم‌چنین رشد ساول، موجب پیدایش مولکولهای حمل‌کننده و محلهائی برای پیوندهای جدید و نیز ترکیب یونهای معدنی با مواد آلی می‌گردد. متوقف شدن رشد به کلیه این فعالیتها خاتمه می‌دهد. بدین ترتیب که با افزایش مقدار نمک در واکوئولها، سرعت تجمع نمک کاهش یافته و با پیری ساولهای گیاهی قدرت آنها در نگهداری نمک از بین می‌رود.

در نتیجه این روابط سلولی، نمک به مقدار قابل ملاحظه‌ای در داخل گیاه جابجا می‌شود. رشد سریع شاخ و برگ گیاه همراه با سرعت جذب نمک است ولی با پیر شدن برگها این اندامها نمک خود را به برگهای تازه، جوانه‌ها، میوه‌های جوان و دیگر ساختمانهای سریع‌الرشد گیاه منتقل می‌سازند. بنابراین، همان‌طور که استوارد و سات کالیف^{۱۸۷} (۱۹۵۹)

اشاره کرده‌اند در داخل گیاه شیبی از غلظت نمک وجود دارد که به مقدار فعالیت‌های متابولیکی وابسته است. مشاهده شده‌است که در کوکور بیتابه‌پو^{۱۸۸} غلظت متوسط برم در برگ بیش از ساقه و در ساقه بیش از ریشه است. هم چنین غلظت برم در برگ‌های جوان بیش از برگ‌های مسن بوده‌است. در تبریزی سیاه غلظت برم در برگ‌ها حداکثر، در آوندهای آبکش کمتر، و در آوندهای چوبی بازهم کمتر از آن می‌باشد. مواد معدنی نیز از شاخ و برگ بطرف میوه‌ها و بذرهای درحال تولید حرکت می‌نمایند. بودلاف^{۱۸۹} (۱۹۵۹) و ویلیامز^{۱۹۰} (۱۹۵۵) منابع علمی پیرامون جابجا شدن داخلی مواد معدنی را در گیاهان مورد بررسی قرار داده‌اند.

تنفس: بطوری که انتظار می‌رود عواملی مثل مواد بازدارنده تنفس، کمبود اکسیژن و کمبود مقدار قند که سرعت تنفس گیاه را کاهش می‌دهند معمولاً مقدار تجمع یونها را نیز تقلیل می‌دهند. اثر غلظت اکسیژن بر روی جذب نمک در شکل ۷-۱۲ و بر روی KCN در شکل ۷-۱۳ نشان داده شده‌است. یک مسئله پیچیده در جذب نمک این است که بعضی از بافتها اگر فقط قبل از آن که به محلول نمک منتقل شوند برای مدت نسبتاً زیادی با آب با محلول رقیقی شستشو شوند تنفس و جذب یونها در آنها دفعته‌اً افزایش می‌یابد. سات‌کلیف و دیگران عقیده دارند که این امر مربوط به تولید کاریرها (مولکولهای حمل‌کننده) و ایجاد محل‌های پیوند یونهاست در حالیکه اسکلدینگ و ریرز^{۱۹۱} (۱۹۵۲) و لاتیس^{۱۹۲} (۱۹۵۹) آن را نشانه‌ای از خروج مواد بازدارنده تنفس

188— Cucurbita Pepo

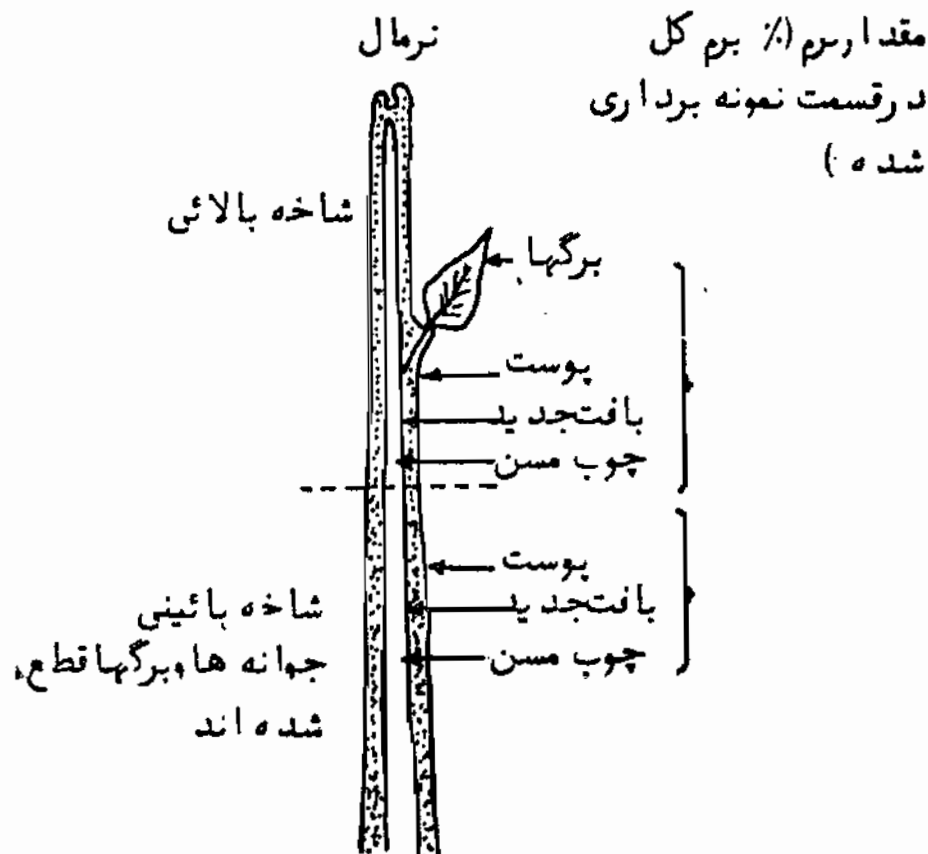
189— Eiddulph

190— Williams

191— Skelding and Reers

192— Laties

می‌دانند. شاید در این مورد هر دو پدیده دخالت داشته باشند. عده‌ای از پژوهشگران گزارش کرده‌اند که غظت کم مواد بازدارنده تنفس، موجب کاهش یا متوقف ساختن حرکت نمک به داخل آوندهای ریشه یا تجمع نمک در سلولهای ریشه می‌گردد. (به بروور^{۱۹۳}، ۱۹۶۵ مراجعه شود). در هر حال ارزیابی اثر مواد بازدارنده تنفس بر روی انتقال نمک مشکل است. زیرا همان طور که قبلاً گفته شد این مواد نفوذ پذیری ریشه را نسبت آب (بروور^{۱۹۵۴}، ۱۹۶۵؛ میز وودرلی^{۱۹۴} ۱۹۵۷؛ لوپوشینسکی^{۱۹۵}، ۱۹۶۴) احتمالاً نسبت به نمک کاهش می‌دهند. این مطلب در شکل ۱۳-۷ بطور گرافیک نشان داده شده است.

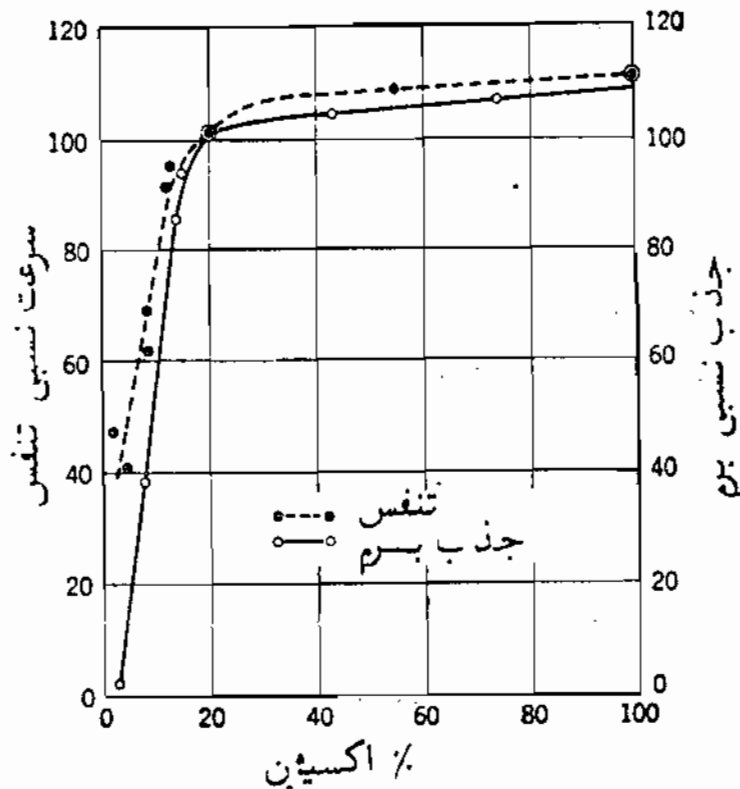


193— Brouwer

194— Mees and Weatherley

195— Lopushinsky

شکل ۷-۱۲: مقادیر نسبی تجمع نمک در قسمتهای مختلف شاخه در حال رشد تبریزی سیاه که جوانه‌ها و برگهای آن از قسمت پائین خط مقطع قطع شده است. وقتی که برگها می‌رویند نمک از دیگر بافتها حرکت کرده و در برگها جمع می‌شود (از استوارد و سات‌کلیف ۱۹۶۶ در کتاب استوارد ۱۹۷۰، ۱۹۵۹).



شکل ۷-۱۳: اثر غلظت اکسیژن بر تنفس و جذب برم توسط قطمانی از بافت سیب زمینی (از استوارد ۱۹۷۰، ۱۹۳۳).

غلظت نمک در داخل گیاه: با افزایش غلظت نمک در داخل ساواها، ظرفیت آنها برای جذب بیشتر نمک کاهش یافته و منحنی جذب اگر نسبت به زمان ترسیم شده باشد، افقی می‌گردد، (به شکل ۷-۱۴ مراجعه شود). زمان لازم برای افقی شدن منحنی در مورد غلظتهای زیاد ممکن است فقط چند ساعتی طول بکشد ولی در مورد محلولهای رقیق محتملاً

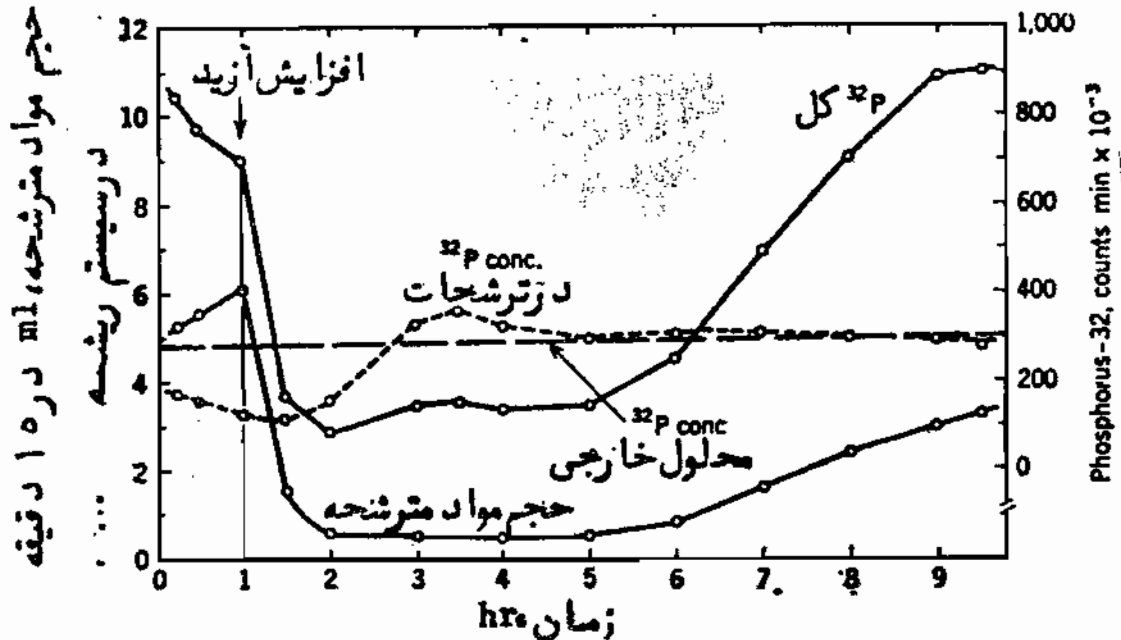
تا چندین روز بطول می‌انجامد . پیشنهاد شده‌است که مقدار خالص جذب نمک عبارت‌است از تفاضل مقدار نمکی که وارد گیاه می‌شود و مقداری که از گیاه خارج می‌گردد . با افزایش غلظت داخلی ، مقدار جریان نمک به خارج افزایش می‌یابد و این جریان تا زمانی که معادل جریان ورودی نمک گردد ادامه پیدا می‌کند . این موضوع نمی‌تواند کاملاً حقیقت داشته باشد زیرا مطالعه جریان نمک با استفاده از مواد ردیاب رادیواکتیو نشان داده‌است که خروج نمک از واکوئولها بسیار کنداست . بنظر می‌رسد افزایش نسبت مولکولهای حمل‌کننده (کاریر) و ترکیب آنها با یونها موجب انسداد سیستم انتقال می‌گردد . کاهش سرعت جذب نسبت به زمان از خصوصیات سلولهای تکامل یافته است نه سلولهای در حال نمو . زیرا در سلولهای نوع دوم افزایش حجم واکوئول موجب می‌شود غلظت نمک پائین نگهداشته شده و تولید مداوم مولکولهای حمل‌کننده (کاریر) باعث می‌شود که این مولکولها بقدر کفایت در دسترس قرار گیرند .

بنظر می‌رسد که معمولاً حرکت نمک بطرف آوندها از داخل سلولهای که غلظت نمک آنها زیاد است سریعتر از حرکت در داخل سلولهای با غلظت نمک کم است . زیرا در حالت اول حرکت نمک کمتر مواجه با فعالیت‌های باز دارنده ساول می‌گردد . مثلاً برانتون و جاکوبسون^{۱۹۸} (۱۹۶۲) پیدا کرده‌اند که در بوته‌های نخودی که مواجه با کمبود آهن هستند حرکت این عنصر به طرف شاخه‌ها کمتر از بوته‌هایی بوده است که مقدار آهن کافی در اختیار داشته‌اند . البته در این مورد استثنائاتی وجود دارد . هاجز و وادیا^{۱۹۹} (۱۹۶۴) گزارش کرده‌اند که

ریشه‌هایی که بدو حاوی مقدار زیادی کلرور باشد نه تنها کلرورهای ردیاب را متراکم نمی‌سازند بلکه آن را نیز کمتر به آوندها منتقل می‌نمایند. نامبردگان چنین پیشنهاد کرده‌اند که علت آن این است که کلرورهای قبلی مناطق قابل پیوند و مولکولهای حمل‌کننده را اشغال نموده و بدین وسیله حرکت فعال کلرور ردیاب تقلیل می‌یابد.

غلظت قند: از نظر رابطه بین متابولیسم و جذب نمک، جای تعجب نیست اگر گفته شود که برای جذب نمک وجود مقداری کافی قندالزامی است. استوارد و دیگران خاطرنشان ساخته‌اند که عدم توجه به وضعیت گذشته بافتها بخصوص از نظر مقدار قند و نمک آنها، می‌تواند تا اندازه‌ای جوابگوی نتیجه‌گیریهای متناقض گذشته در مورد جذب املاح باشد. در سال ۱۹۴۰ فیلیپس و مانسون^{۲۰۰} گزارش نمودند که جاوگیری از انتقال کربوهیدراتها به ریشه باکترزدن (بریدن حلقه وار پوست) ساقه‌های پنبه موجب عدم جذب نمک توسط ریشه‌ها می‌گردد. ایتون و جوهام^{۲۰۱} (۱۹۴۴) پیشنهاد کرده‌اند که کاهش جذب مواد معدنی همراه با بارورشدن زیاد بوته‌های پنبه نشانه کاهش متابولیسم گیاه به علت تقلیل حرکت کربوهیدراتها به طرف ریشه‌ها است. البته مشکل بتوان تعیین نمود که چه مقدار از کاهش جذب نمک مربوط به تقلیل متابولیسم و چه مقدار از آن مربوط به کاهش مقدار انشعابات ریشه است.

تهویه: در فصول قبل اثرات باز دارندگی کمبود تهویه بر رشد ریشه و جذب آب مورد بحث قرار گرفت. رابطه نزدیکی که تجمع نمک با متابولیسم دارد نشان می‌دهد که تجمع نمک نسبت به اثرات بازدارندگی



شکل ۱۴-۷: اثر محلول ۱۰ میلی‌آزید سدیم بر حرکت آب و $p32$ به‌داخل آوندهای سلولهای ریشه گوجه‌فرنگی. مقدار فشار ۳۰ پوند براینچ مربع بوده است. غلظت $p32$ (خط مقطع) برحسب تعداد شمارش در دقیقه در هر میلی‌لیتر ماده ترشحه است. مقدار pH در ۹/۴ تثبیت شده است. پس از ۳ ساعت ترشح نمک به‌خارج از سلول شروع شده و غلظت مواد ترشحه بطور موقت افزایش یافت. نفوذپذیری پس از ۶ ساعت به‌شدت افزایش یافته است (از لوپوشینسکی^{۲۰۲}، ۱۹۶۴).

کمبود تهویه حساس تراز جذب آب است. عده‌ای از محققین نشان داده‌اند (به شکل ۱۲-۷ مراجعه شود) که تجمع نمک در انواع بافت‌های گیاهی با کمبود ذخیره اکسیژن کاهش می‌یابد (هوگلاند^{۲۰۳}، ۱۹۴۴؛ هوگلاند و برویر^{۲۰۴}، ۱۹۳۶؛ استوارد، بری و برویر^{۲۰۵}، ۱۹۳۶؛ ولامیس

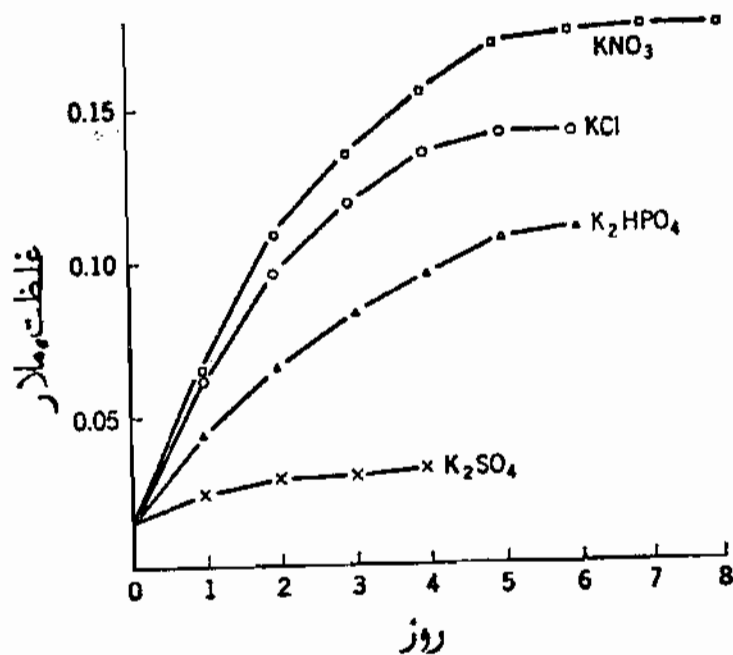
202— Lopushinsky

203— Hoogland

204— Hoogland and Broyer

205— Steward, Berry, and Broyer

و دیویس^{۲۰۶}، ۱۹۴۴ و دیگران). هم چنین گزارشات متعددی وجود دارد که نشان می‌دهند در شرایط مزرعه جذب مواد غذایی با کمبود تهویه خاک کاهش می‌یابد ولی اغلب مشکل است که اثرات جذب نمک را از اثرات دیگر متمایز ساخت. آرنون و هوگلاند^{۲۰۷} (۱۹۴۰) نتیجه گرفته‌اند که کمبود تهویه در گیاهان زراعتی غالباً یکی از عوامل محدود کننده جذب نمک به شمار می‌آید. لاوتن^{۲۰۸} (۱۹۴۶) نیز گزارش مشابهی را ارائه داده است که کمبود هوای خاک در اثر استفراف و فشردگی موجب کاهش جذب مواد معدنی توسط بوته‌های ذرت می‌گردد.



شکل ۱۵-۷. کاهش مقدار جذب یونهای مختلف توسط بافتهای ریشه

چغندر نسبت به زمان و افزایش غلظت داخلی. اثر آنیونهای مختلف نیز

بر جذب پتاسیم نشان داده شده است (از سات کلیف^{۲۰۹}، ۱۹۵۲).

در فصل چهارم اشاره شد که بین گیاهان گونه‌های مختلف از نظر

206— Volamis and Davis

207— Arnon and Hoagland

208— Lavton

209— Sutcliffe

مقاومت در مقابل تهویه ناکافی تفاوت‌هایی مشاهده می‌شود. مثلاً برنج قادر است از اراضی مستغرق مقدار کافی آب و مواد غذایی جذب نماید حال آن که جو و گوجه‌فرنگی در تحت چنین شرایطی به سختی صدمه می‌بینند (ولامیس و دیویس^{۲۱۰}، ۱۹۴۴) بنظر چانگ و لومیس^{۲۱۱} (۱۹۴۵) در ذرت و گندم افزایش مقدار گاز کربنیک به‌ش‌از کمبود اکسیژن بر جذب مواد معدنی موثر است.

درجه حرارت: طرق تاثیر دمای کم بر رشد گیاه بقدری زیاد است که مشکل بتوان اثرات اختصاصی هریک از آنها را بر جذب نمک متذکر گردید. مثلاً نول و همکاران^{۲۱۲} (۱۹۶۴) تصور کرده‌اند که جذب کم فسفر توسط ذرت در درجات حرارت پائین به‌دلیل کاهش رشد ریشه است. پائین بودن درجه حرارت علاوه بر کاهش رشد ریشه، جذب آب و فعالیت متابولیکی موجب کاهش نیتریفیکاسیون و سایر انواع فعالیت‌های میکروبی خاک نیز می‌گردد. هم‌چنین به میزان قابل‌ملاحظه‌ای تبدیل ازت معدنی به ازت آلی و نیز دیگر فعالیت‌های سازندگی ریشه‌ها را کاهش می‌دهد. دمای خاک غالباً یکی از عوامل محدود کننده جذب مواد معدنی در برنج است، اهلر و برنشتاین^{۲۱۳}، (۱۹۵۸) نیز نشان داده‌اند که درجه حرارت ۱۷/۵۵° باعث کاهش جذب نمک، رشد و میزان محصول می‌گردد. افزایش درجه حرارت از ۱۲ یا ۱۳ درجه سانتی‌گراد به ۱۷ یا ۱۸ موجب افزایش جذب پتاسیم، کلسیم و منیزیم می‌شود و جذب سدیم را افزایش نمی‌دهد (لینگل و دیویس^{۲۱۴} ۱۹۵۹). بعضی از اثرات

210— Volamis and Davis

211— Chang and Loomis

212— Knoll et al

213— Ehler and Bernstein

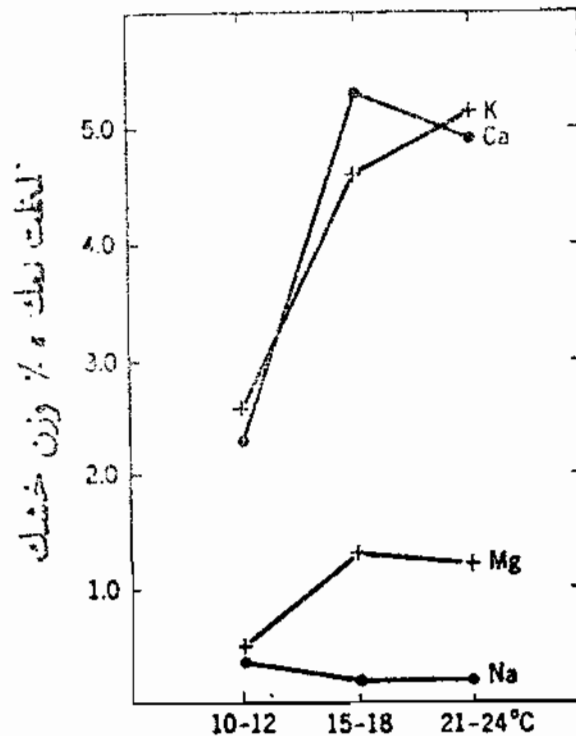
214— Lingle and Davis

درجه حرارت بر روی جذب نمک توسط گیاهان در شکل ۷-۱۵ بصورت گرافیک نشان داده شده است. مطالعات آزمایشگاهی نشان می‌دهند که گرچه تجمع متابولیکی در نزدیک نقطه انجماد کاهش یافته یا متوقف می‌گردد ولی تغییری در جذب از طریق تبادل به وجود نمی‌آید (به شکل ۷-۱۶ مراجعه شود).

بطوری که در فصل ششم گفته شد، پائین بودن درجه حرارت خاک در نواحی قطبی و ارتفاعات زیاد که خاکها معمولاً بمدت زیادی سرد و یخ زده می‌باشند از برخی جهات اکولوژیکی حائز اهمیت است و البته مهمتر از این زمانی است که گیاهان نواحی گرمسیر در مناطقی کشت گردند که درجه حرارت خاک نسبتاً پائین باشد. گفته می‌شود درجه حرارت در جزیره اوآهوهاوایی بیش از حد مورد نیاز برای رشد آناناس است هم‌چنین یکی از عوامل محدودکننده جذب مواد معدنی در برنج و مرکبات کالیفرنیا و دیگر مناطق درجه حرارت زیاد است.

مقدار رطوبت خاک: همان‌طور که دمای غیر معمولی اثرات زیادی بر ریشه و فرآیندهای آن دارد، کمی یا فزونی غیر معمول مقدار آب خاک نیز همین اثرات را داشته و مشکل بتوان اثرات مستقیم آن را بر جذب مواد معدنی از اثرات معمولی آن بر رشد و تفکیک اجزاء ریشه متمایز ساخت. ریچاردز و وادلایت^{۲۱۵} (۱۹۵۲) این روابط پیچیده را مورد بحث قرار داده‌اند. این محققین خاطرنشان ساخته‌اند که کمبود تهویه در نتیجه افزایش آب خاک نه تنها رشد و انجام وظیفه ریشه را مختل می‌سازد (به فصل چهارم مراجعه شود) بلکه بر فعالیتهای زندگی موجودات ذره بینی نیز موثر است. مثلاً دی‌نیتریفیکاسیون درماند آبها بسرعت

انجام گرفته و مقدار زیادی ازت بصورت آمونیاک هدر می‌رود. خاکهای خشک نیز فعالیتهای میکروبی را تقلیل می‌دهد. کاهش رشد ریشه در اثر تنش آب حجم خاکی را که ریشه می‌تواند مواد معدنی را از آن جذب نماید کاهش داده و ضمناً باعث چوب پنبه‌ای شدن سطوح ریشه نیز می‌گردد. ریچاردز و وادلایت^{۲۱۶} (۱۹۵۲) به تحقیقاتی اشاره کرده‌اند که نشان می‌دهد خشکی خاک بقدری موجب تثبیت فسفر و پتاسیم می‌گردد که برای گیاه غیر قابل استفاده می‌شوند و در نتیجه گیاهانی که در خاکهای خشک می‌رویند با کمبود فسفر و پتاسیم مواجه می‌شوند. مثلاً^{۲۱۷} ماسون^{۲۱۷} (۱۹۵۸) و مدرسکی و ویلسون^{۲۱۸} (۱۹۶۰) گزارش کرده‌اند



شکل ۷-۱۶: اثر درجه حرارت بر تجمع نمک در قسمتهای هوایی بوته
۶ هفته‌ای گوجه‌فرنگی در محیط کشت شنی (از لینگل و دیویس^{۲۱۹} ۱۹۵۹)

216— Richards and Wadleigh

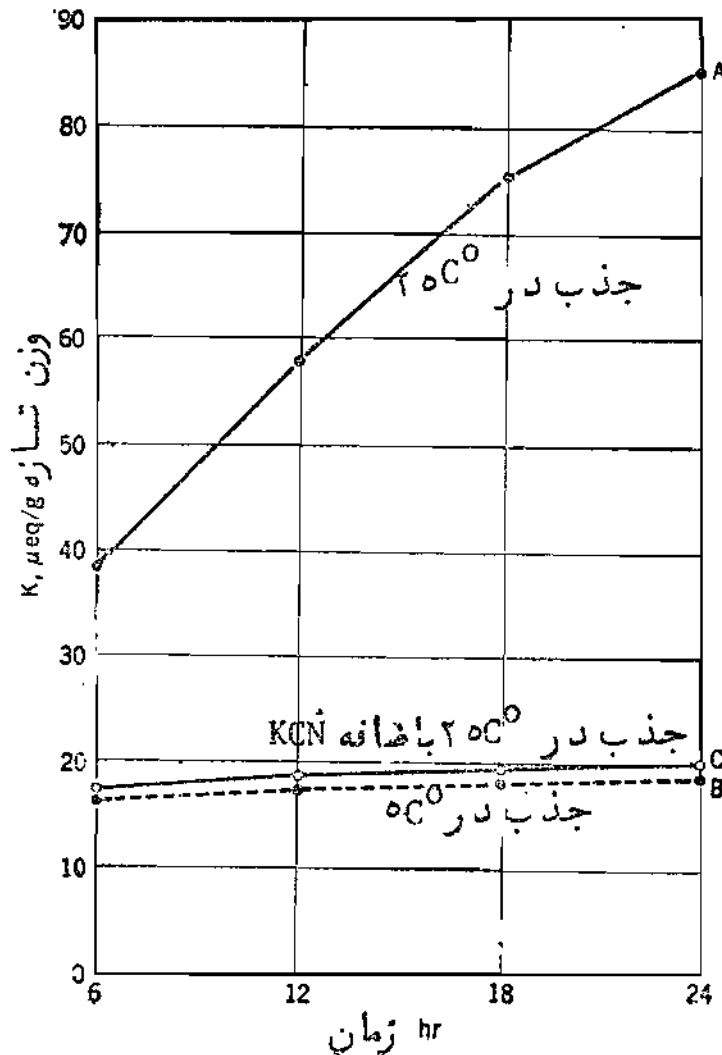
217— Mason

218— Mederski and Wilson

219— Lingle and Davis

که درصد فسفر و پتاسیم در گیاهانی که در خاکهای خشک می‌رویند کمتر از گیاهانی است که در خاکهایی که بخوبی آبیاری شده‌اند می‌رویند. تنش آب هم چنین بر فیزیولوژی و بیوشیمی گیاهان موثر بوده و موجب تغلیل و شاید تغییر احتیاجات یونی آنها می‌گردد. بنابراین تغییر ترکیبات معدنی گیاهانی که در خاکهای خشک می‌رویند ممکن است در نتیجه کاهش قابلیت دسترسی آنها در خاک، کاهش سطوح جذب‌کننده، کاهش استفاده آنها در گیاه و یا ترکیبی از هر سه باشد.

غلظت و ترکیب محلولهای خارجی: این موضوع به خوبی مشخص



شکل ۱۷-۷: اثرات پائین‌بودن درجه حرارت و مواد بازدارنده تنفس
بر جذب پتاسیم از KBr توسط قطعات شسته شده ریشه چغندر. جذب در
 $22^{\circ}C$ و در مجاورت KCN بصورت غیر متابولیک است. (از سات‌کلیف^{۲۲۰}،
۱۹۵۴)

شده است که جذب يك يون نه تنها به غلظت آن يون بستگی دارد بلکه
به وجود و غلظت يونهای دیگر موجود در محیط رشد ریشه نیز وابسته
است. هرچه انواع يونهای موجود در خاک یا محلول غذایی بیشتر باشد
واکنشها پیچیده‌تر خواهند بود. واکنشهایی بین يونها وجود دارد که
نه تنها به بارالکتریکی و لایه آب اطراف آنها وابسته است بلکه بر غشاءهای
پروتوپلاسمی سلولهای ریشه و نیز سیستمهای حمل‌کننده (کاریر)
نیز موثر است. مثلاً بنظر می‌رسد وجود کلسیم برای عمل مکانیسم
انتخابی جذب الزامی است (اپستاین^{۲۲۱}، ۱۹۶۱؛ ویتز^{۲۲۲}، ۱۹۴۴).
علاوه بر آن بین يونها در مورد کاریرها و یا مناطق قابل پیوند اثرات
رقابتي مشاهده می‌شود مثل رقابت بین پتاسیم و روبیدیم یا يونهای
کلروبروم شواهد مربوط به وجود سیستمهای مختلف کاریر در غلظتهای يونی

کم و نیز غلظتهای يونی زیاد روبه افزایش است. به عقیده اپستاین (۱۹۶۶)
در غلظتهای پائین‌تر از 0.2 mM پتاسیم جذب این يون بر
طبق قانون جنبشی میکائیلیس - منتن^{۲۲۳} بستگی به غلظت خارجی يون
دارد ولی در غلظتهای زیاد و بالاتر از 1 mM جذب پتاسیم به مراتب
بیشتر از مقداری است که می‌توان بر طبق رابطه بین غلظت و جذب در
غلظت کم حدس زد. مکانیسم جذب پتاسیم در غلظت کم بستگی زیادی به

220— Sutcliffe

221— Epstein

222— Wiets

223— Michaelis - Menten Kinetics

یون پتاسیم داشته و تحت تاثیر رویدیم یا سدیم یا هر نوع آنیون دیگری قرار نگرفته و جذب آن در اثر وجود کلسیم افزایش می یابد. مکانیسمی که در غلظت خارجی زیاد پتاسیم عمل می کند بوسیله یون سدیم متوقف شده و آنیون سولفات جذب آن را بیشتر از کلرور متوقف می سازد و هرچه غلظت یون کلسیم افزایش می یابد مقدار جذب پتاسیم کاهش پیدا می کند. بوزورمنی و سه^{۲۲۴} (۱۹۶۴) گزارش نمودند که بر یونهای هائورنه دو نوع سیستم جذب حکم فرماست. اپستاین (۱۹۶۶) خلاصه ای از آمارها را ارائه داده که نشانه ای بر وجود یک مکانیسم دوگانه برای جذب انواع عناصر در گونه های مختلف گیاهی است.

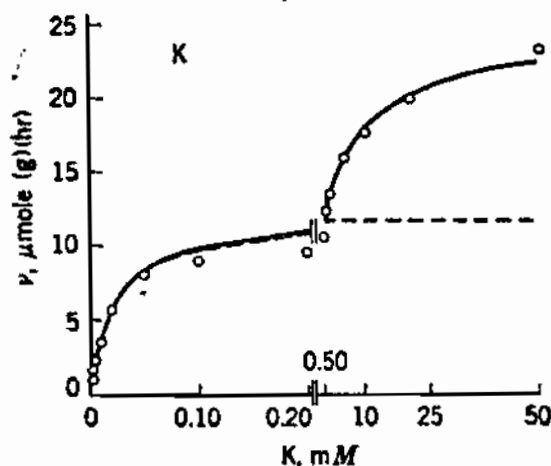
سؤال مشکلی که در این مورد مطرح است محل قرار گرفتن این دو مکانیسم است. آیا این دو در یک غشاء به موازات همدیگر عمل می کنند یا این که به طور سری - یکی در پلاسما و دیگری در غشاء واکوئولی قرار گرفته اند؟ قراردادن یک مکانیسم در پلاسما و دیگری در غشاء واکوئولی بطوری که لاج و لاتیس^{۲۲۵} (۱۹۶۶) پیشنهاد کرده اند، موجب می شود تا در غلظتهای یونی زیاد سیتوپلاسم در فضای آزادی قرار گرفته که این خود مشکلاتی را به همراه دارد. ولش و اپستاین^{۲۲۶} (۱۹۶۸) شواهدی ارائه داده اند که نشان می دهد هر دو مکانیسم به موازات یک دیگر در پلاسما عمل می نمایند. بهر حال این محققین تصور این را نیز کرده اند که ممکن است این دو مکانیسم یونها را به قسمتهای مختلف سلول منتقل سازند یعنی بعضی از یونها به سیتوپلاسم انتقال یافته و برخی دیگر بوسیله شبکه های اندوپلاسمی به داخل واکوئولها راه می یابند. مسلم است که در این زمینه باید تحقیقات زیادتری صورت پذیرد.

224— Bozormenyi and Cseh

225— Luttgé and Laties

226— Welch and Epstein

وقتی با افزایش نمک پتانسیل اسمتیک محیط ریشه تقلیل می‌یابد، گیاه نیز به همان نسبت با کاهش پتانسیل اسمتیک محیط ریشه نمک



شکل ۷-۱۸: نمونه‌ای از وجود مکانیسم‌های مختلف جذب نمک در غلظت‌های کم و زیاد. منحنی سمت چپ مربوط به جذب پتاسیم از غلظت‌های بین 0.002 تا 0.2 mM و منحنی سمت راست مربوط به جذب از محلولی با غلظت بین 0.5 تا 50 mM است. منحنی مقطع با این فرض ترسیم شده است که مکانیسم جذب در غلظت زیاد نیز مشابه مکانیسم جذب در غلظت کم باشد (از ایستاین^{۲۲۷}، ۱۹۶۶).

زیسادت‌سری جذب نموده و پتانسیل اسمتیک خود را تقلیل می‌دهد (برنشتاین^{۲۲۸}، ۱۹۶۱؛ ایتون^{۲۲۹}، ۱۹۶۲؛ اسلاچر^{۲۳۰}، ۱۹۶۱) در حقیقت اسلاچر گزارش نموده است که جذب Cl^{36} از محلول کلرور سدیم «نشان دار» نیز به نسبت افزایش غلظت محیط ریشه بالا می‌رود. این مسئله در فصل ششم به تفصیل بیشتری بحث گردیده است.

گزارش شده است که کاهش دادن پتانسیل اسمتیک خاک با استفاده از اجسام حل‌شدنی آلی جذب آب را به مراتب بیشتر از جذب نمک

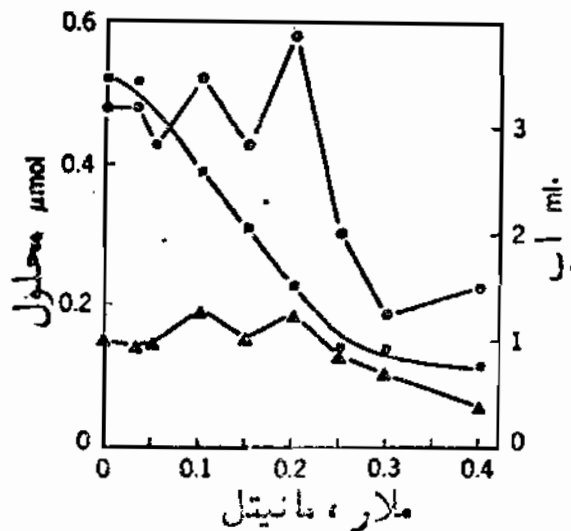
227— Epstein

228— Bernstein

229— Eaton

230— Slatyer

کاهش می‌دهد (بروور^{۲۳۱}، ۱۹۵۴b؛ لانگ^{۲۳۲}، ۱۹۴۳). شکل ۱۸، ۷ از اینگاستون^{۲۳۳} (۱۹۶۶) نشان می‌دهد که این موضوع در غلظت‌های کم صادق است. البته موقعی که غلظت خاک به حدی افزایش یابد که سلولهای ریشه آب خود را از دست بدهند انتقال سولفات به شاخه‌ها دفعتهاً کاهش می‌یابد.



شکل ۱۹-۷: جذب آب و سولفات در بوته‌های گندمی که پتانسیل اسمتیک خاک آن با افزایش مانیتل کاهش داده شده است. انتقال سولفات به شاخه‌ها به مقدار سولفات باقی‌مانده در ریشه به Δ و جذب آب به \blacksquare نشان داده شده است (از اینگاستن^{۲۳۴}، ۱۹۶۶).

جذب آب و جذب نمک

در مطالعاتی که متخصصین علوم گیاهی در سالهای اخیر در زمینه رابطه بین جذب آب و جذب نمک انجام داده‌اند تغییرات جالبی صورت گرفته است. تقریباً در اوایل سده نوزدهم دی‌ساور^{۲۳۵} (۱۸۰۴) مشاهده

231— Brouwer

232— Long

233— Ingelsten

234— Ingelsten

235— de saussure

نمود که در گیاهان نسبت جذب آب بیش از جذب نمک از محلولهای رقیق بوده و مقدار جذب بعضی عناصر بیش از دیگر عناصر می‌باشد. در سالهای بعد محققین آزمایشات دی‌ساکسور را بفرااموشی سپرده و چنین فرض نمودند که بین جذب آب و جذب یونها رابطه نزدیکی برقرار است. در ربیع اول قرن حاضر تعدادی آزمایش صورت گرفت که اغلب آنها نشان می‌داد نسبت جذب آب و نمک یکسان نیست. میلر^{۲۳۶} (۱۹۳۸) اغلب پژوهشهای اولیه‌ای را که در این زمینه صورت گرفته بررسی نموده است و تکرار آنها در این جا موردی ندارد. البته طرح ریزی بسیاری از این آزمایشات ناصحیح بوده و نتایج مشخصی را عاید نداده‌اند زیرا کوششهایی که در فراهم آوردن شرایط برای کاهش جذب آب شده است رشد گیاه را بطرق دیگر تحت تاثیر قرار داده است.

هوگلاند^{۲۳۷} (۱۹۴۴) و همکارانش به این مسئله توجه زیادی مبذول داشته‌اند. نامبردگان چنین دریافته‌اند که سرعت جذب یونهای مختلف از محلولهای کشت بسته بنوع یونها، مقدار نمک و قند گیاه و فعالیت‌های متابولیکی ریشه بیشتر و یا کمتر از جذب آب می‌باشد. این محققین چنین نتیجه گرفته‌اند که تعریق هیچ‌گونه اثر مستقیمی بر جذب نمک نداشته و این که هر افزایش جزئی در جذب نمک با افزایش مقدار تعرق همراه است يك اثر غیر مستقیم بوده که در آن خروج سریع نمک از آوندهای ریشه موجب افزایش حرکت فعال آب بطرف آوندها می‌شود. این نظریه تا سال ۱۹۵۳ بطور معمول پذیرفته شد. در آن زمان هیامز با انتشار نتایج آزمایشات خود و تجزیه و تحلیل آنها این سؤال را مطرح ساخت که تعریق بطور مستقیم بر جذب نمک موثر است.

بررسی منابع علمی بسیار زیادی که از سال ۱۹۵۳ انتشار یافته است عملی نبوده و خوانندگان می‌توانند برای کسب اطلاعات مفصل به راسل و باربر^{۲۳۸} (۱۹۶۰) و بروور^{۲۳۹} (۱۹۶۵b) مراجعه نمایند. شکی نیست که در موارد زیادی جذب آب یا جذب و جابجا شدن نمک در شاخه‌ها همراه است. ولی معلوم نیست که آیا تعریق اثر مستقیم داشته یا یونها همراه با جریان توده‌ای آب وارد ریشه و جریان تعریقی نبات می‌شوند یا این که بطور غیر مستقیم موجب افزایش جذب فعال به داخل مغز ریشه می‌گردند و یا هر دو اثر دخالت دارند.

در شرایطی که مقدار تعرق کم است، یونها در شیره آوندی متراکم شده و غلظت آن به مراتب بیش از غلظت محیط رشد ریشه است و این دال بر وجود یک سیستم انتقال فعال است. عده زیادی از محققین از جمله برویر^{۲۴۰} (۱۹۵۰)، ایتون^{۲۴۱} (۱۹۴۳) راسل و شوراکز^{۲۴۲} (۱۹۵۹) و اسمیت^{۲۴۳} (۱۹۶۰) این موضوع را نشان داده‌اند. راسل و باربر (۱۹۶۰) با ارائه خلاصه‌ای از آمارها نشان داده‌اند که غلظت فسفر و روبیدیم در شیره آوندی گیاهان کند تعرق بین ۷/۰ تا ۱۵۶ برابر غلظت این یونها در محیط رشد ریشه است. در گیاهان سریع‌التعرق این نسبت بین ۱ تا ۳۰ متغیر است و کمترین نسبت در مورد گیاهانی بوده است که این یونها را از محلولهای نسبتاً غلیظ جذب کرده‌اند. ایتون (۱۹۴۳) گزارش کرده است که فشار اسمتیک ترشحات طوقه در گوجه فرنگی که قسمت هوایی آن قطع شده باشد ۲/۴ بار است در حالیکه فشار اسمتیک محلولی که ریشه در آن رشد نموده فقط ۴۹/۰ بار می‌باشد.

238— Russell and Barber

239— Brouwer

240— Broyer

241— Eaton

242— Russell and Shorrocks

243— Smith

وقتی که گیاهان سریع‌التعرق یونها را از محلولهای نسبتاً غلیظ کسب می‌نمایند غلظت شیره آوندی غالباً کمتر از غلظت محیط رشد ریشه می‌گردد. همین حالت در زمانی که محلولهای رقیق نمک در اثر فشار از ریشه‌ها خارج می‌شوند وجود دارد (به شکل ۱۹-۷ مراجعه شود). از این وضعیت چنین مستفاد می‌گردد که در ریشه منطقه‌ای وجود دارد که گاهی اوقات اصطلاحاً به آن سد یونی گویند و نفوذپذیری آن در مقابل یونها کمتر از آب است و یونها نمی‌توانند به همان سرعتی که با جریان تعریقی وارد شاخه‌ها می‌شوند از این سدها عبور نمایند (برنشتاین و نیمن^{۲۴۴}، ۱۹۶۰؛ امرت^{۲۴۶}، ۱۹۶۱؛ کیلین و هیامو^{۲۴۶}، ۱۹۵۷).

وجود این سدهای یونی تجمع یونها را در آوندها ممکن می‌سازد. البته سدهای یونی کاملاً نسبت به جریان توده‌ای و پخشیدنی یونها غیر قابل نفوذ نیست. بطوری که لاتیس و باد^{۲۴۷} (۱۹۶۴) اظهار می‌دارند احتیاجی نیست که سدهای یونی کاملاً جلوی پخشیدن یونها را در لوله‌های آوندی بگیرند بلکه فقط پخشیدن آنها را بطور قابل ملاحظه‌ای کاهش می‌دهند. در حقیقت مشاهدات ویرسوم^{۲۴۸} (۱۹۴۸) نشان داده است که مقدار قابل توجهی از یونهای که وارد آوندها می‌شود بطرف پوست ریشه تراوش می‌نمایند. بروور^{۲۴۹} (۱۹۵۴) نیز این موضوع را بررسی نموده است. اگر چنانچه ضریب انعکاس غشاءهای ریشه نیز آن طور که دینتی^{۲۵۰} (۱۹۶۳ a) توصیف نموده است اندازه‌گیری گردد بسیار جالب توجه خواهد بود. با این ترتیب می‌توان نفوذپذیری ریشه‌ها را در

244— Bernstein and Nieman

245— Emmert

246— Kylin and Hylmo

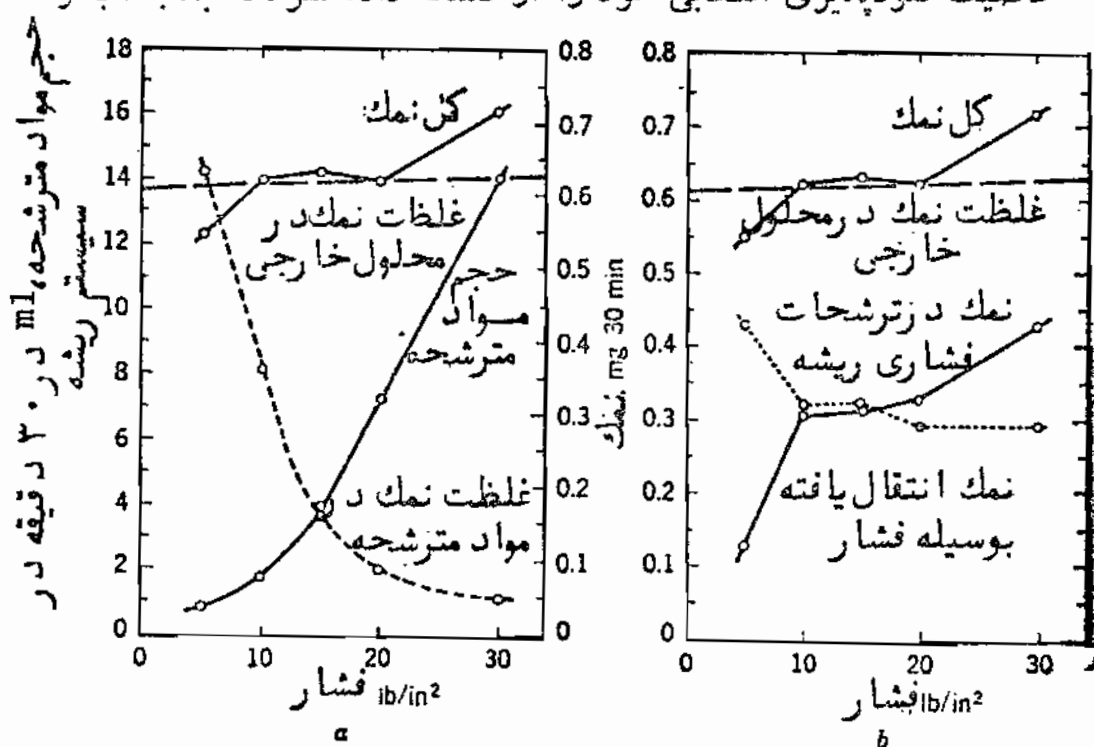
247— Laties and Budd

248— Wiersum

249— Brouwer

250— Dainty

مقابل پخشیدن یونها به خارج اندازه گیری نمود .
 آزمایشاتی ، شبیه آزمایشات لوپوشینسکی^{۲۵۱} (۱۹۶۴) و جکسون و ودرلی^{۲۵۲} (۱۹۶۲) که در آنها آب و نمک را با فشار وارد ریشه ها نموده تا به این وسیله اثرات تعریقی را معین سازند دلالت دارند که در گیاهان سریع التعرق مقدار قابل توجهی از یونها با جریان توده ای از غشاءهای سدکننده یونها عبور می نمایند . لوپوشینسکی (۱۹۶۴) دریافته است که مقدار نمکی که تحت فشار 30 lb/in^2 از ریشه های گوجه فرنگی عبور می کند ۲ تا $2/4$ برابر مقداری است که بوسیله انتقال فعال و بدون وجود فشار وارد گیاه می شود (به شکل ۷-۱۳ مراجعه شود) . البته پس از این که ریشه ها بمدت چند ساعت در مجاورت آزیدسدیم قرار بگیرند، خاصیت نفوذپذیری انتخابی خود را از دست داده سرعت جذب آب و



شکل ۲۰-۷ (a) اثرات فشار بر سرعت حرکت آب و نمک به داخل آوندهای ریشه گوجه‌فرنگی. غلظت نمک بر حسب میلی‌گرم در میلی‌لیتر تعیین شده است. گرچه غلظت نمک در شیرۀ آوندی با افزایش آب کاهش می‌یابد ولی مقدار کل نمک جذب‌شده افزایش پیدا می‌کند. (۳) مقدار نمک در ترشحات ریشه که در اثر فشار خارج می‌گردد و نیز مقداری که توسط این فشار منتقل می‌گردد. مقدار نمک در ترشحات فشاری ریشه متوسط مقدار اندازه‌گیری در قبل و بعد از اعمال فشار می‌باشد. مقدار نمکی که در اثر فشار منتقل می‌گردد عبارت است از تفاوت بین ترشحات فشاری ریشه و مقدار کلی که در اثر فشار وارد ریشه می‌گردد و این خود چیزی است که همراه با آب در تحت فشار حرکت می‌کند (از لوپوشینسکی^{۲۵۳}، ۱۹۶۴).

نمک افزایش می‌یابد: جاکسون و ودرلی^{۲۵۴} (۱۹۶۲) نیز اثرات مشابه فشار و مواد بازدارنده فعالیت‌های متابولیکی را بر حرکت شعاعی پتاسیم در ریشه‌ها گزارش نموده‌اند. این محققین پیشنهاد نموده‌اند که آب و نمک از پوست ریشه بطرف مغز ریشه در یک مرحله مستقل از همدیگر و در مرحله بعد، تماماً حرکت می‌نمایند. جنسون^{۲۵۵} (۱۹۶۲)، نتیجه گرفته است که سه چهارم نیترات در بوته‌های گوجه‌فرنگی معرق بصورت غیر فعال جذب گیاه می‌شود.

برعکس کرافتز^{۲۵۶} (۱۹۶۱ صفحه ۱۴۶) اظهار می‌دارد که گشتگو از حرکت یونها از خاک بطرف آوندها از داخل منافذ آزاد بی‌معنی است زیرا در این صورت از ساختمان و وظایف ریشه چشم پوشی شده است. ظاهراً کرافتز دو چیز را نادیده می‌گیرد، یکی نتایج پژوهشهایی که در ده سال گذشته در این مورد صورت گرفته و دیگری این حقیقت که قسمت

253— Lopushinsky

254— Jackson and Weatherly

255— Jensen

256— Crafts

اعظم جذب از طریق ریشه‌های چوب پنبه‌ای انجام می‌شود. بروور^{۲۵۷} (b ۱۹۶۵ صفحات ۲۵۶ تا ۲۶۱) اطلاعات پیچیده‌ای را که در این زمینه موجود است بررسی نموده و چنین نتیجه گرفته است که حرکت نمک يك نوع حرکت غیر فعال است ولی احتمالاً این حرکت در تامین مواد معدنی مورد لزوم گیاه نقش اساسی ندارد. انگلستن^{۲۵۸} (۱۹۶۶) و پترسن^{۲۵۹} (۱۹۶۶) موافق این عقیده‌اند که افزایش جذب آب همراه با افزایش جذب نمک است. ولی آنها نیز (مثل خیلی کسان دیگر) این را نشانه‌ای بر تحریک انتقال فعال یونها بطرف آوندها می‌دانند. در هر حال این پژوهشگران نیز چگونگی انجام این تحریکات را توضیح نداده‌اند.

فقط در صورتی می‌توان امکان انتقال غیر فعال اجسام حل‌شدنی را بطرف آوندهای ریشه مردود دانست که فرض شود دور مغز ریشه را لایه‌ای احاطه کرده باشد که نفوذپذیری کاملاً انتخابی داشته و جلوی حرکت هر گونه یونی را بجز آنهایی که با حرکت فعال وارد می‌شوند بگیرد. این وضعیت کاملاً غیر محتمل است زیرا معمولاً انشعابات متعدد ریشه و شکافهای حاصله از نموسین موجب می‌شوند که در اندودرم و پوست ریشه سوراخهایی ایجاد گردد. لایه چوب پنبه‌ای که در سطح خارجی ریشه‌های مسن تولید می‌شود حاوی تعداد زیادی عدسک است و در بعضی از گونه‌ها بسیاری از انشعابات ریشه عمر کوتاهی داشته و پس از مرگ و افتادن سوراخهایی از خود در پوست ریشه بجا می‌گذارند. بنظر نویسنده در گیاهان جوانی که سرعت رشد سیستمهای ریشه‌ای آنها زیاد بوده و نیز در گیاهان کند ترقی محتملاً قسمت اعظم و شاید

257— Brouwer

258— Ingelsten

259— Petterson

تمام حرکت نمك بطرف آوندها بصورت فعال انجام می‌شود ، ولی در گیاهان مسن و بخصوص در نباتات سریع‌التعرق ، جزء قابل توجهی از جذب نمك ممكن است بطریقه جریان توده‌ای از سدهای یونی ریشه بگذرند . این موضوع بخصوص در مورد گیاهان دائمی که ۹۵ درصد سطوح ریشه‌ای آنها چوب پنبه‌ای است حائز اهمیت می‌باشد . ولی نقاط قابل نفوذ زیادی نیز در اثر عدسکها و منافذ حاصله از انشعابات زنده یا مرده ریشه وجود دارد که یونها می‌توانند با جریان توده‌ای از آنها عبور نمایند .

اگر ما قبول کنیم که برخی از یونها از منافذ سدهای یونی گذشته و با جریان توده‌ای وارد گیاه می‌گردند ، این خود تبیینی براین حقیقت خواهد بود که هر عنصری که در محیط زیست وجود داشته باشد در گیاه نیز وجود خواهد داشت و این می‌تواند عناصری را شامل شود که تا بحال تجمع آنها در سلولهای گیاه شناخته نشده است . ممکن است گفته شود که قوه انتخاب گیاه کمتر از قدرت انتخاب سلولهای آن است . زیرا ، کلیه اجسام حل‌شدنی که از جدار سلولها می‌گذرند در داخل منافذ آزاد گیاه پخش می‌شوند ولی فقط برخی یونهای بخصوص در داخل واکوئولها متراکم می‌گردد . جالب خواهد بود اگر بدانیم چطور بسیاری از عناصر غیر معمول که در گیاه دیده می‌شوند بجای آن که در واکوئول باشند در منافذ آزاد متراکم می‌شوند . اگر به این حقیقت که مقدار زیادی نمك توسط باران و آبیاری بارانی از برگها شسته می‌شوند توجه گردد باید گفت که مقدار قابل توجهی از عناصر ضروری گیاه در منافذ آزاد قرار خواهند گرفت (استنلید^{۲۶۰} ۱۹۵۸ ؛ توکی و همکاران^{۲۶۱} ، ۱۹۵۸) .

در خاتمه بنظر می‌رسد که در حرکت شعاعی یونها از بافتهای بین

سطح ریشه و آوندها ، جذب فعال ، جریان سیتوپلاسمی ، بخشیدگی و جریان توده‌ای همگی دخالت داشته باشند . گرچه جذب فعال مکانیسم اصلی انتقال یونها به داخل آوندها است ، ولی بنظر می‌رسد که در مورد گیاهان سریع‌التعرق بخصوص نباتات دائمی ، قسمت قابل ملاحظه‌ای از حرکت بصورت جریان توده‌ای باشد .

حرکت یونها از ریشه‌ها به شاخه‌ها

معمولاً فرض براین است که به محض رسیدن یونها یا اجسام حل شدنی دیگر به داخل آوندها ، توسط شیره آوندی بطرف بالا صعود می‌نمایند . عده‌ای از پژوهشگران با تزریق مواد رادیواکتیو به ریشه‌ها توانسته‌اند سرعت انتقال به شاخه‌ها را اندازه‌گیری نمایند . سرعت‌های ۶۰ متر در ساعت ، که بالاترین سرعت در درختان سریع‌التعرق است ، نیز گزارش شده است (کرامر و کوزلوسکی^{۲۶۲} ، ۱۹۶۰ ؛ صفحات ۱۹۸ تا ۲۰۱) . بعضی اوقات حرکت به همان الگوی ماریجی که در مورد حرکت مواد رنگی دیده می‌شود می‌باشد (فرازوماوسون^{۲۶۳} ، ۱۹۵۳) . هم‌چنین مشاهده شده است که مواد ردیاب تزریق شده به ریشه‌های گیاهان علفی در کمتر از یک ساعت به شاخه‌ها می‌رسد .

تمام این مشاهدات مؤید این نظریه می‌باشند که حرکت صعودی یونها بطرف آوندها اصولاً بطریقه جریان توده‌ای صورت می‌گیرد . بیدلاف و همکارانش^{۲۶۴} این نظریه را در مورد بعضی یونها با تردید قبول می‌کنند زیرا آمارهائی که بدست آورده‌اند نشان می‌دهد که حرکت کلسیم با

262—Kramer and Kozłowski

263—Fraser and Mawson

264—Biddulph et al

جریان توده‌ای تعریقی قابل توجیه نیست . بیدلاف و همکاران (۱۹۶۱) پیشنهاد کرده‌اند که لوله آوندی ساقه لوبیا شبیه يك استوانه کروماتوگرافی است که در آن کلسیم با عمل تبادل از جدار ساولهای هادی حرکت می‌نماید . بل و بیدلاف^{۲۶۵} (۱۹۶۳) نیز آمارهائی بدست آورده‌اند که نشان می‌دهد حرکت کلسیم بیشتر بطریقه تبدالی است تا جریان توده‌ای. از طرف دیگر اولری^{۲۶۶} (۱۹۶۵) مشاهده کرده‌است که انتقال کلسیم رادیواکتیو همراه با فسفر و روبیدیم بوده و چنین نتیجه گرفته که حرکت آن بصورت جریان توده‌ای است . شاید ، وقتی مقدار کلسیم کم است تمام یا قسمت اعظم آن جذب می‌شود ، ولی اگر مقدار آن زیاد باشد کلیه مناطق جذب کننده اشباع شده و قسمتی از یونها آزاد بوده و می‌توانند با جریان توده‌ای به طرف بالا صعود نمایند (به شکل توماس^{۲۶۷} ۱۹۶۷ مراجعه شود) .

گرچه بعضی یونها مستقیماً به طرف برگهای جوان و جوانه‌دار ساقه حرکت می‌نمایند ، ولی مقدار قابل توجهی از نمکها وارد بافتنی اطراف ، بخصوص کامبیوم و آوندهای آبکش می‌شوند . بنظر می‌رسد تبادل مواد بین آوندهای چوبی و آبکش زیاداست (هوگلاند^{۲۶۸} ، ۱۹۳۹ ؛ بیدلاف و مارکل^{۲۶۹} ، ۱۹۴۴) . گاهی اوقات مقدار نمکی که از آوندهای چوبی خارج می‌شوند بقدری زیاداست که وقتی به برگها می‌رسند غلظت آن به مقدار قابل توجهی کاهش می‌یابد . مثلاً ایتون^{۲۷۰} (۱۹۴۳) دریافت که غلظت موادمترشحه از برگهای پنبه فقط يك سوم غلظت مواد

265— Bell and Biddulph

266— O'Leary

267— Thomas

268— Hoagland

269— Biddulph and Markle

270— Eaton

مترشحه از طوقه همان گیاه است که قسمتهای هوایی آن قطع شده باشد. کلیپروکوفمن^{۲۷۱} (۱۹۶۶) و اورتلی^{۲۷۲} (۱۹۶۶) نیز گزارش کرده‌اند که هرچه فاصله از ریشه افزایش یابد، غلظت مواد مترشحه کاهش می‌یابد. ترکیب شیره آوندی بستگی به بیرون راندن انتخابی یونها از برگهای ساقه و نیز جابجا شدن مجدد یونها در داخل برگها دارد. آزمایشات کلیپروکوفمن (۱۹۶۶) که در آن محلول هوگلاند را وارد برگها کرده و تولید ترشحات مصنوعی نموده‌اند نشان داده‌است که دمبرگ و پهنک برگ و نیز ساقه‌ها می‌توانند نمک را از شیره آوندی خسارج‌سازند. غلظت و ترکیب شیره آوندی بسته به گونه، فصل و حتی زمان روز متغیر است. مثلاً اندرسن^{۲۷۳} (۱۹۲۹) دریافته که غلظت نمک در زردآلو و گلابی در ماه مه به مراتب بیش از ماه نوامبر بوده‌است. بولارد^{۲۷۴} (۱۹۵۸) گزارش کرده‌است که غلظت بیشتر عناصر موجود در شیره آوندهای درخت سیب در فصل شکوفه ده برابر غلظت در فصل خواب‌است. در شکل ۲۰-۷ تغییرات فصلی را می‌توان مشاهده کرد: هم‌چنین غلظت در طول روز یعنی زمانی که حرکت آب به حداکثر خود رسیده و سرعت ورود آن به ریشه‌ها بیش از سرعت ورود یونهاست، کاهش می‌یابد (پتريتشک^{۲۷۵}، ۱۹۵۳).

تفہیم حرکت صعودی یونها از این جهت مشکل است که انتقال نمک فقط بصورت یونهای معدنی نیست. در بسیاری از گونه‌ها، تمام یا قسمت اعظم ازت احتمالاً بصورت ترکیبات آلی مثل آمیدها، اسیدهای

271— Klepper and Kaufmann 272— Oertli

273— Anderssen 274— Bollard

275— Petritschek

آمینه واوره صورت می‌گیرد . هم‌چنین شواهد محدودی وجود دارند که نشان می‌دهند اقلاً حرکت مقدار کمی از سولفور و فسفر بطرف آوندها بصورت ترکیبات آلی انجام می‌پذیرد . پیت^{۲۷۶} (۱۹۶۵) پیدایش مقدار کمی از ترکیبات سولفور آلی را در شیر آوندی گزارش نموده است . وجود آکالوئیدهای مثل نیکوتین و ترکیبات وابسته به آن در شیر آوندی تو تون بخوبی شناخته شده است . هم‌چنین وجود آکالوئید هائی مثل سیتوکینینها و جیبرلینها نیز گزارش شده است بولارد^{۲۷۷} (۱۹۶۰) . اکثر مطالب علمی را که در این زمینه منتشر شده بررسی نموده است . پیدایش ترکیبات آلی ازت ، فسفر و سولفور در شیر آوندی به این معنی است که یونهادرحین حرکت در داخل ریشه، در یکنوع واکنشهای کاتالیزه آنزیمی شرکت می‌نمایند . محل این واکنشها و مکانیسمی که این ترکیبات را وارد شیر آوندی می‌کند روشن نشده است . البته وجود آنزیمهای خارج سلولی در منافذ آزاد ریشه ممکن است تبیینی بر این موضوع باشد . در داخل یا روی جدار سلولهای ریشه انواع آنزیمها وجود دارد . (چانگ و باندورسکی^{۲۷۸} ، ۱۹۶۴ ؛ هلباست و فوروارد^{۲۷۹} ، ۱۹۶۲ ؛ استریت و لاولو^{۲۸۰} ، ۱۹۵۰) . نقش این آنزیمهای خارج سلولی در تبدیل ترکیبات معدنی به آلی و نیز نقش آنها در جذب مولکولهای بزرگ آلی از جمله مسائل جالب برای تحقیقات آتی است .

حرکت بعضی از ریشه‌ها به طرف شاخه‌ها نیز مسئله‌ای پیچیده است . زیرا این یونها اکثراً در داخل آوندها رسوب می‌کنند . بنظر

276— Pate

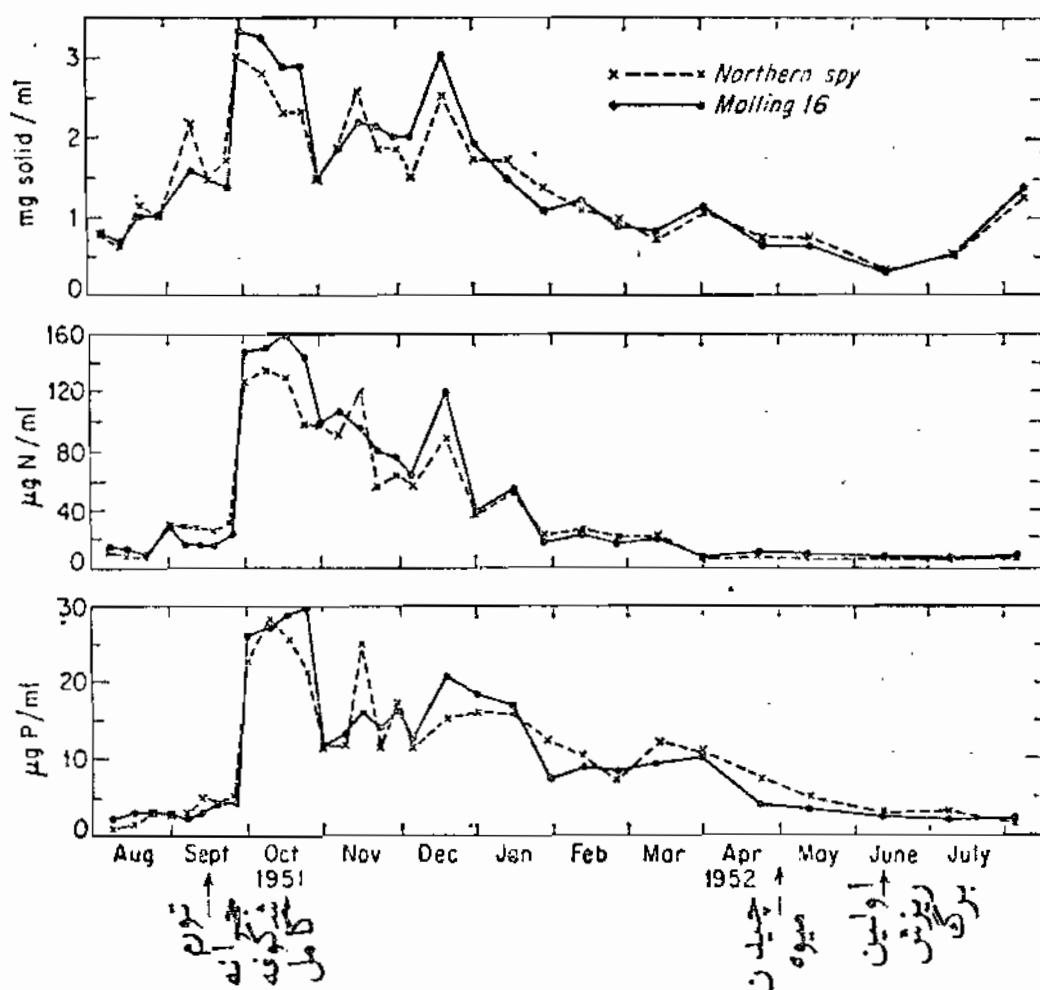
277— Bollard

278— Chang and Bandurski

279— Hellebust and Forward

280— Street and Lowe

می‌رسد که در بعضی شرایط مقدار آهنی که بصورت فسفات فریک در سیستم واکوئولی رسوب می‌کند بقدری زیاد است که باعث ایجاد کمبود آهن در برگها می‌گردد (براون و همکاران^{۲۸۱}، ۱۹۵۹؛ ردیسک و بیدلاف^{۲۸۲}، ۱۹۵۳) هیوت و گاردنر^{۲۸۳} (۱۹۵۶) گزارش نموده‌اند که



شکل ۲۱-۷: تغییرات فصلی غلظت فسفر، ازت و مقدار کل مواد جامد شیره آوندی در دو نوع درخت سیب در زلاند جدید (از کرامر و کوزلوسکی^{۲۸۴})

281— Brown et al

282— Rediske and Biddulph

283— Hewett and Gardner

284— Kramer and Kozlowski

۱۹۶۰ برداشت از بولارد^{۲۸۵}، (۱۹۵۳).

دیواره لوله‌های آوندی تاکهای انگور مقدار قابل توجهی روی جذب می‌نمایند. حتی اگر مقدار کافی از برخی عناصر جذب گیاه گردد به علت عدم انتقال آن به برگها، ممکن است علائم کمبود این عناصر ظهور نماید.

عده‌ای از محققین گزارش نموده‌اند که در بین گیاهانی که در اراضی شور می‌رویند برخی از گونه‌ها بیش از انواع دیگر نمک جذب می‌نمایند. مثلاً مقدار نمک در برگهای گونه آتریپلکس هاستادا^{۲۸۶} کمتر از مقدار نمک برگهای گونه وسیکاریا^{۲۸۷} یا گوجه فرنگی‌هایی بوده که در همان شرایط می‌روئیده‌اند. هم‌چنین مشاهده شده است که در غلظتهای متنوع کلرور در خاک، مقدار کلرور موجود در ریشه‌های آتریپلکس هاستادا^{۲۸۸} بیش از غلظت آن در برگها است (بلاک^{۲۸۹}، ۱۹۵۶). بعضی ارقام موهایی انگور (اهلیگ^{۲۹۰}، ۱۹۶۰) و جو (گرین وی^{۲۹۱}، ۱۹۶۲) وقتی در خاکهایی که محتوی مقدار زیادی کلرور سدیم است برویند، کمتر از دیگر انواع نمک را به برگهای خود منتقل می‌سازند. لاجروورف و اینگل^{۲۹۲} (۱۹۶۲) گزارش کرده‌اند که لوبیا مقدار زیادی سدیم و مقدار کمی کلسیم در ریشه‌های خود متراکم می‌سازد حال آن‌که در برگهای آن مقدار سدیم متراکم شده کمتر از کلسیم می‌باشد. کوئل و همکاران^{۲۹۳} (۱۹۶۵) عقیده دارند که حرکت نزولی سدیم از برگها بطرف ریشه می‌تواند تا

285— Bollard

286— Atriplex hastata

287— A. Vesicaria

288— Atriplex hastata

289— Black

290— Ehlig

291— Greenway

292— Lagerwerff and Eagle

293— Cooil et al

اندازه‌ای تبیینی برای عدم تجمع این مواد در شاخه‌ها باشد. جاکوبی^{۲۹۴} (۱۹۶۵، ۱۹۶۴) نتیجه گرفته‌است که در ریشه و ساقه‌های پائینی لوبیا، مقدار سدیمی که از شیر آوندی خارج می‌گردد بقدری زیاد است که میزان کمی از آن برای انتقال به آوندها باقی می‌ماند. ولی این بافتها نیز سرانجام از نمک اشباع شده و موجب انتقال آنها به برگها و فراهم می‌سازند. غالباً گزارش می‌شود که نوع پایه‌ها بر مقدار مواد معدنی شاخه‌ها مؤثرند. معمولاً پایه‌هایی که جذب نمک را کاهش می‌دهند بر استقامت گیاه در مقابل نمک می‌افزایند (برنشتاین و همکاران^{۲۹۵} ۱۹۵۶).

جابجایی مجدد یونها

حرکت مداوم نمک از طریق جریانات تعریقی بطرف برگها موجب می‌شود مقدار نمک برگها در فصل رویش افزایش یابد. در گیاهانی که در خاکهای شور می‌رویند، گاهی اوقات بقدری نمک در برگهایشان متراکم می‌شود که صدماتی به گیاه وارد می‌آید. معمولاً تمام یونهای که وارد برگها می‌شود در آن جا باقی نمی‌مانند. بخوبی روشن است که مقدار قابل توجهی از این نمکها قبل از ریزش برگها از آنها خارج می‌گردند. حتی در برگهای جوان و با طراوت، جابجاشدن نمک بسیار زیاد است. بخصوص این که یونهای که تحرك بیشتری دارند از برگهای مسن بطرف برگهای جوان و مناطق مرستمی حرکت می‌نمایند. این حرکت از طریق آوندهای آبکش صورت گرفته و اگر بوسیله بریدن حلقه‌وار پوست، یا به نحوی دیگر، آوندها کشته شوند از این حرکت جلو گیری بعمل می‌آید. البته مقدار قابل توجهی نمک از آوندهای آبکش وارد

آوندهای چوبی می‌شود یعنی در واقع گاهی اوقات در آن واحد نمک در دو جهت صعودی و نزولی در حرکت است.

بنظر می‌رسد که عامل جابجاشدن مجدد یونها فعالیت نسبی متابولیکی قسمتهای مختلف گیاه است. بنا به گفته ویلیامز^{۲۹۶} (۱۹۵۵) مواد معدنی از برگهای مسن بطرف برگهای جوان ساختمانهای سازنده گیاه و دیگر مناطقی که فعالیت متابولیکی دارند حرکت می‌نماید.

اسمیت و وارینگ^{۲۹۷} (۱۹۶۶) گزارش کرده‌اند که تزریق $p32$

در طوقه نهالهای غان موجب توزیع یکنواخت این عنصر در رؤوس ساقه اصلی و انشعابات آن می‌گردد. ولی اگر انشعابات ساقه تغییر جهت داده شوند مقدار $p32$ جذب شده توسط آنها افزایش می‌یابد. انتقال مواد معدنی به سمتی که فعالیتهای متابولیکی آن زیاد است احتمالاً مربوط به افزایش هورمن در آن محل است. عواملی که جابجائی مجدد عناصر را از داخل کنترل می‌نمایند ملزم به تحقیقات بیشتری است. عده‌ای از محققین گزارش کرده‌اند که در هنگام تشکیل گلها جذب آب و نمک بشدت کاهش می‌یابد (هال^{۲۹۸}، ۱۹۴۹). ولی هیچ‌گونه توضیح روشنی براین موضوع وجود ندارد.

جابجا شدن برخی یونها سریعتر از یونهای دیگر صورت می‌گیرد. بنا به عقیده بوکوواک و ویتور^{۲۹۹} (۱۹۵۷) یونهای Na , Rb و K دارای حداکثر قوه تحرك و Ca , Mg , Sr دارای حداقل قوه تحرك می‌باشند. در نتیجه یونهای دسته دوم در فصل رویش در برگها متراکم شده و دسته اول متراکم نمی‌گردند. معمولاً علائم کمبود یونهای متحرك در

296— Williams

297— Smith and Wareing

298— Hall

299— Bukovac and Wittwer

ابندا در برگهای مسن ظاهر می‌شود. حال آن‌که معمولاً علائم کمبود یونهای غیر متحرک مثل کلسیم بدو^{۳۰۰} در برگهای جوان ظاهر می‌شود. ارزیابی دقیق چرخش مجدد مواد معدنی گیاه از این نظر پیچیده است که مقدار زیادی از نمکها از طریق برگها و ریشه‌ها به خارج تراوش می‌نمایند. لانگ و همکاران^{۳۰۰} (۱۹۵۶)؛ توکی و املینگ^{۳۰۱} (۱۹۵۸)؛ توکی و همکاران^{۳۰۲} (۱۹۵۸)؛ مک لبرگ و همکاران^{۳۰۳} (۱۹۶۶)؛ استنلید^{۳۰۴} (۱۹۵۸) و عده دیگر شستشوی نمکها را از سطح برگها توسط باران یا آبیاری بارانی مورد بحث قرار داده‌اند. آلبردا^{۳۰۵} (۱۹۴۸) و هلدر^{۳۰۶} (۱۹۵۲) پیشنهاد نموده‌اند که حداقل قسمتی از یونهای که در فرآیندهای متابولیکی شاخه‌ها شرکت ندارند به ریشه‌ها برگشت کرده و دوباره وارد خاک می‌گردند. له وینگ^{۳۰۷} (۱۹۳۷) خلاصه‌ای از مطالعاتی که قبلاً در زمینه از دست دادن مواد معدنی توسط ریشه انجام شده تهیه نموده‌است. گزارشات زیادی در دست‌است که نشان می‌دهد که اگر سیستمهای ریشه به دو قسمت تقسیم شده و مواد ردیاب به ریشه‌های يك قسمت تزریق گردد بلافاصله آن ماده را می‌توان در خاک حاوی ریشه‌های قسمت دیگر یافت. بیدلاف^{۳۰۸} (۱۹۵۹) اظهار می‌دارد که دامنه جابجا شدن مجدد از تقریباً چرخش پیوسته فسفر گرفته تا عدم تحرك کامل در مورد کلسیم متغیر است. استنلید^{۳۰۹} (۱۹۵۸)

300— Long et al

301— Tukey and Araling

302— Tukey et al

303— Mecklenberg et al

304— Stenlid

305— Alberda

306— Helder

307— Loewing

308— Biddulph

309— Stenlid

اطلاعات مربوط به این موضوع را خلاصه نموده‌است. در شکل ۲۱ - ۷ برخی از مراحل چرخش مواد معدنی مشاهده می‌شود.

جذب ترکیبات آلی

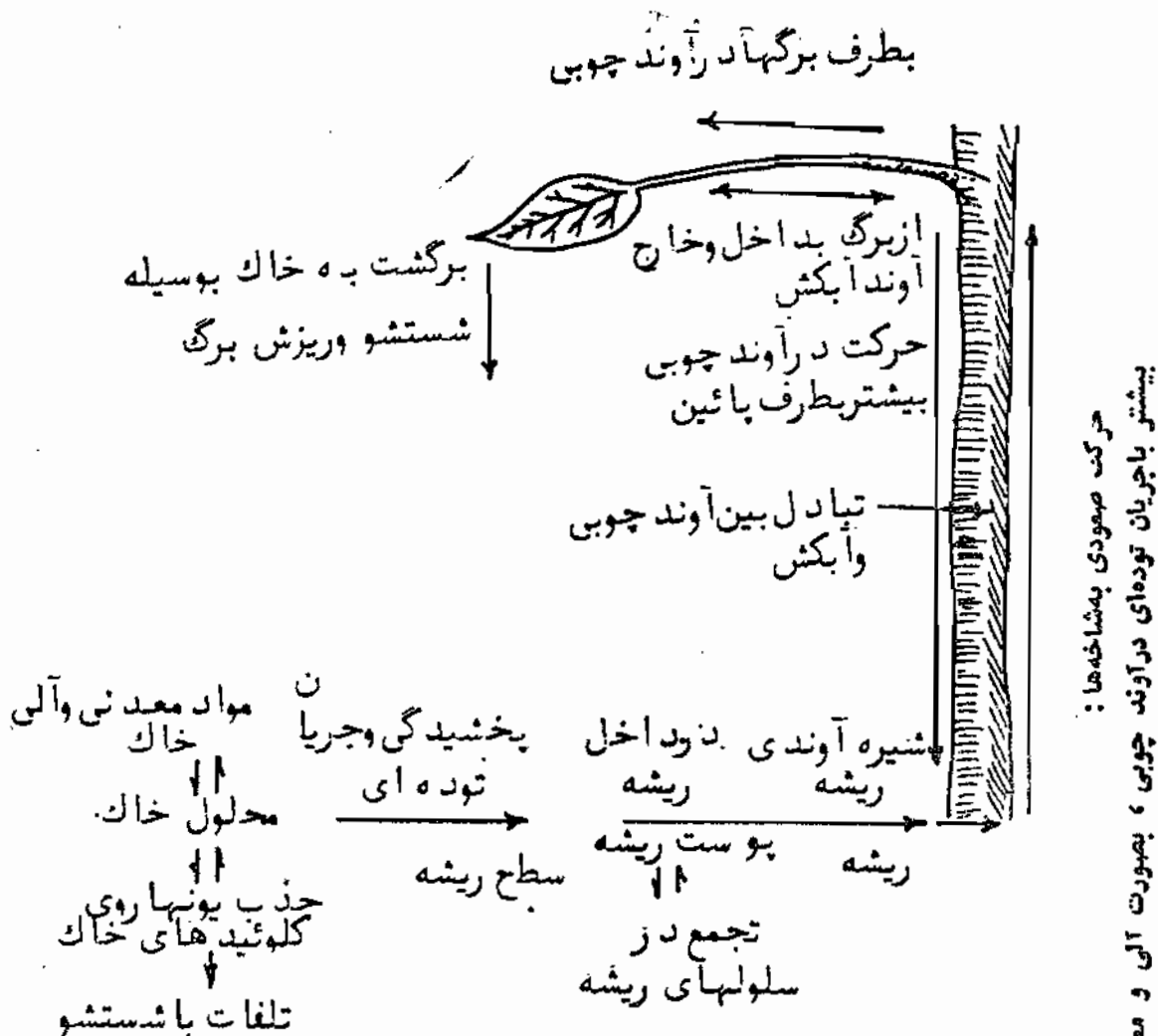
برخی از ترکیبات آلی از طریق ریشه جذب گیاه می‌گردند. مثلاً، ریشه‌هایی که در محلولهای کشت قرار دارند قادرند قندها را از محیط خود جذب نمایند. هم‌چنین جذب موادی مثل تنظیم‌کننده‌های رشد، آنتی بیوتیکها، سمهای سیستمیک، علف‌کشها و مواد مختلف دیگر نیز گزارش شده است (بولارد^{۳۱۰}، ۱۹۶۰). در بسیاری موارد می‌توان جذب و جابجاشدن این مواد را با استفاده از موادرادیو اکتیو آشکارساخت. ولی نشان داده شده‌است که برخی از مواد مثل سولفانیلامید و آمینوتریازول قبل از آن که وارد شاخه‌ها شوند در ریشه تغییراتی در ماهیت آنها داده می‌شود. ساکاروز قبل از آن که بوسیله ریشه‌ها جذب شود تبدیل به قندهای منوساکارید می‌گردد (استریت و لاو^{۳۱۱}، ۱۹۵۰). هم‌چنین احتمالاً آنزیمهای خارج سلولی در جذب مولکولهای دیگر آلی نقشی را ایفا می‌نمایند. اگر چنانچه جذب و جابجاشدن ماده‌ای تحت تأثیر سرعت تعرق قرار گیرد، منطقی است که تصور شود حرکت آن ماده با جریان تعریقی صورت می‌گیرد. بنا به گفته بولارد (۱۹۶۰) توزیع نهائی ترکیبات آلی غیر یکنواخت و غیر قابل پیش‌بینی است. برخی از ترکیبات آلی با یونها جذب می‌شوند ولی به شاخه‌ها انتقال نمی‌یابند. بوته‌های خیار می‌توانند دو ماده اسپریتومایسین و کلروآمونیکل را از محلولها جذب نمایند (پرامر^{۳۱۲}، ۱۹۵۴). ولی پس از مدتی غلظت

310— Bollard

311— Street and Lowe

312— Pramer

اسپریتومایسین برگها بیش از غلظت محلول غذایی شده و غلظت کارو آمفونیکل در سطحی پائین نگهداشته می شود . گوجه فرنگی و لوبیا پهن هر دو قادر به جذب و جابجا نمودن کارو آمفونیکل در داخل خود می باشند . گوجه فرنگی اسپریتومایسین را جذب می کند ولی قادر به جابجا نمودن آن نمی باشد . در صورتی که لوبیا پهن حتی قادر به جذب



شکل ۲۲-۷ : دیاگرام نشان دهنده چرخش مواد معدنی در داخل گیاه

و برگشت آنها به خاک از طریق شستشو و ریزش برگها .

آن نیز نیست (کرادی^{۳۱۳}، ۱۹۵۹). کرافتز و همکارانش مفایرتهای زیادی را بین گونه‌های مختلف گیاهی از نظر جذب و انتقال انواع علف-کشها گزارش نموده‌اند (کرافتز^{۳۱۴}، ۱۹۶۱، کرافتز و یاماگوچی^{۳۱۵}، ۱۹۶۰).

مانیتل و پلی‌اتیلن گلی کل در کاهش پتانسیل اسمتیک محیط ریشه و تولید تنش آب استفاده فراوان دارند. زیرا بنظر می‌رسد این مواد مثل یونها قابل جذب گیاه نمی‌باشند. ولی مانیتل نیز جذب گیاه شده و در داخل گیاه جابجا می‌شود و حتی بوسیله ترشحات نوک برگها از آن خارج می‌گردد. (گرون و گن و میاز^{۳۱۶}، ۱۹۶۰؛ کوزوینکا و کلنوسکا^{۳۱۷}، ۱۹۶۵). هم‌چنین گفته می‌شود که کاربوواکس و پلی‌اتیان گلی کل نیز در داخل گیاه حرکت نموده و در سطح برگها متراکم می‌گردند (لاجرورف و همکاران^{۳۱۸}، ۱۹۶۱). احتمال ورود پلی‌اتیان گلی کل (وزن مولکولی ۲۰۰۰۰) به داخل ریشه‌های سالم گیاه کم است و امکان دارد این مساده با از طریق ریشه‌های شکسته وارد شده و یا محلول حاوی جزئی از پلی اتیلن گلی کل با وزن اتمی بسیار کم بوده به نحوی که مولکولها قادر به ورود به داخل ریشه‌ها می‌باشد یا این که حرکت آن از ریشه به ساقه از طریق منافذ آزاد صورت می‌گیرد.

گزارشاتی وجود دارد که نشان می‌دهد ویروسها (مورفی و سیررتون^{۳۱۹}، ۱۹۵۸)، پروتینها (مکلارن و همکاران^{۳۲۰}، ۱۹۶۰) و

313— Crowdy

314— Crafts

315— Crafts and Yamaguchi

316— Groenewegen and Mills

317— Kozinka and Klenovska

318— Lagerwerff et al

319— Murphy and Syrereton

320— McLaren et al

دیگر مولکولهای بزرگ نیز وارد ریشه‌های گیاه می‌شوند. ولی همیشه این امکان هست که این مواد از طریق ریشه‌های شکسته و یا شکافیای سطح ریشه که محل خشک شدن انشعابات ریشه‌است وارد گردند. محتملاً بنظر می‌رسد که پیدایش این مواد بیشتر در داخل منافذ آزاد جدار سلولها است تا در داخل پروتوپلاستها (استریت)^{۳۲۱}، ۱۹۶۶، صفحه ۳۳۸.

جذب از طریق برگها و ساقه‌ها

جذب اجسام حل‌شدنی فقط به ریشه‌ها محدود نشده بلکه از طریق برگها و ساقه‌ها نیز انجام می‌پذیرد. معمولاً مقداری که از این مسیر جذب گیاه می‌گردد اندک بوده و محدود به مواد معدنی‌است که در گرد و غبار، دود، ذرات ریز موجود در هوا، باران و آب حاصله از آبیاری بارانی وجود دارد. در سالهای اخیر به کودپاشی هوایی (روی شاخ و برگ) توجه زیادی مبذول شده است به این ترتیب که ازت، فسفر و دیگر مواد غذائی روی برگها پخش می‌شوند.

بنا به گفته تام^{۳۲۲} (۱۹۵۸) مقدار نمکی که در آب باران وجود دارد بخصوص اگر چنانچه هوا با دود و گاز آلوده شده باشد نسبتاً زیاد است. مقدار خاکستری که در مناطق روستائی انگلستان در آب باران یافت می‌شود ۶ کیلو گرم در هکتار در سال است و این مقدار در نواحی صنعتی بیشتر است. غالباً مقدار نمک موجود در هوای غبار آلود گاهخانه‌ها بقدری زیاد است که مشکل بتوان علائم کمبود برخی عناصر را نشان داد. گفته می‌شود گیاهانی که در نزدیک دریا می‌رویند تحت تاثیر سدیم و کلرور

حاصله از پخش نمک قرار می‌گیرند (بویس^{۳۲۳}، ۱۹۵۴، اوستینگ^{۳۲۴}، ۱۹۵۴). جذب مواد رادیواکتیو استرونیوم، روتینیوم و سزیوم حاصله از غبار انفجارات هسته‌ای توسط گیاهان بخوبی شناخته شده است ولی معلوم نیست که چه مقدار از این مواد از طریق برگها وارد گیاه می‌شوند. برخی از مزایای پاشیدن مواد غذائی روی گیاهان باعث شده است که در زمینه کودپاشی هوائی تحقیقات دامنه‌داری صورت گیرد (ویتور^{۳۲۵}، ۱۹۶۴؛ ویتور و تابنز^{۳۲۶}، ۱۹۵۹). گرچه در مورد مزایای آن بیش از حد تبلیغ شده است ولی پاشیدن ازت (اوره)، فسفر، منیزیم و مواد غذائی میکرو روی محصولات مثل آناناس، نیشکر، مرکبات، درختان میوه پهن برگ، درختان جنگلی و برخی گیاهان عارفه‌ای نتیجه رضایت بخشی داده است. کودپاشی هوائی در مورد بعضی عناصر مثل ردی و آهن که غالباً در خاک و یا هر سیستم هادی دیگر تثبیت (غیر قابل حرکت) می‌شوند مفید است. در هر حال کودپاشی هوائی باید همراه با سایر روشهای کودپاشی باشد نه این که جایگزین آنها گردد.

گفته می‌شود جذب برخی عناصر مثل ازت، پتاسیم، منیزیم و روی از طریق برگها سریعتر از جذب عناصر دیگری مثل فسفر، سولفور و آهن می‌باشد. در هر حال کلیه مواد قابل حل در آب از طریق برگها نیز جذب می‌گردند. اولین مرحله جذب نفوذ در کوتیکول است. به علت کشش سطحی زیاد، محلولهای آبی وارد روزنه‌ها نمی‌شوند مگر این که مواد حلال نیز به آن اضافه شود (وان اوریک^{۳۲۷}، ۱۹۵۶؛ دیبینگ و

323— Boyce

324— Oesting

325— Wittwer

326— Wittwer and Teubner

327— Vanoverbeek

کوریر^{۳۲۸} ، (۱۹۶۱) . وان اوربیک (۱۹۵۶) و فرانک^{۳۲۹} (۱۹۶۷) مسایل مربوط به نفوذ در برگها را بررسی نموده‌اند . ظاهراً ترکیب و ساختمان کوتیکول ناهمگن بوده و تولید سطوح هیدروفیل (آب دوست) را می‌نماید که در مجاورت آب متورم شده و نفوذپذیری آن نسبت به مخلولهای آبی افزایش می‌یابد وقتی که مواد به دیواره‌های سلول رسیدند بطریقه پخشیدنی به حرکت خود ادامه می‌دهد و یا این که وارد منافذ آزاد شده و یا به داخل پروتوپلاسم راه یافته و در سیمپلاست بخرکت درمی‌آید . بنا به عقیده اسمیت و اپستاین^{۳۳۰} (۱۹۶۴) روش تجمع یونها در سلولهای برگ مشابه سلولهای ریشه است .

نقش اکتودزوماتا در جذب هوایی (از طریق شاخ و برگ) مشخص نشده است . اکتودزوماتا از یک ساختمان ظریفی که دیواره‌های خارجی سلولهای اپیدرمی را فرا گرفته تشکیل یافته‌اند . اکتودزوماتا در ابتدا در ردیف پلاسمادزوماتا قرار می‌گرفتند ولی اکنون کاملاً با آنها مغایرت دارند . زیرا اینها فاقد پروتوپلاسم می‌باشند . فرانک (۱۹۶۷) تصور می‌کند که جذب هوایی در مناطقی صورت می‌گیرد که اکتودزوماتا نیز در آن جا وجود داشته باشد . وی هم چنین عقیده وارد که سلولهای محافظ نقاط مخصوصی هستند که محلولهای آبی از آنجاها وارد برگها می‌شوند حداکثر جذب در طی چند ساعت پس از کودپاشی صورت می‌گیرد . هم چنین برگهای جوان بیش از برگهای مسن این مواد را جذب می‌کنند زیرا برگهای مسن از غشاء ضخیم کوتین پوشیده شده و علاوه بر آن فعالیت متابولیکی در آنها کم بوده و ظرفیت تجمع یونها در آنها کم است . یونها از برگهای مسن شسته شده و از گیاه خارج می‌شوند از این جهت

328— Dybing and Currier

329— Franke

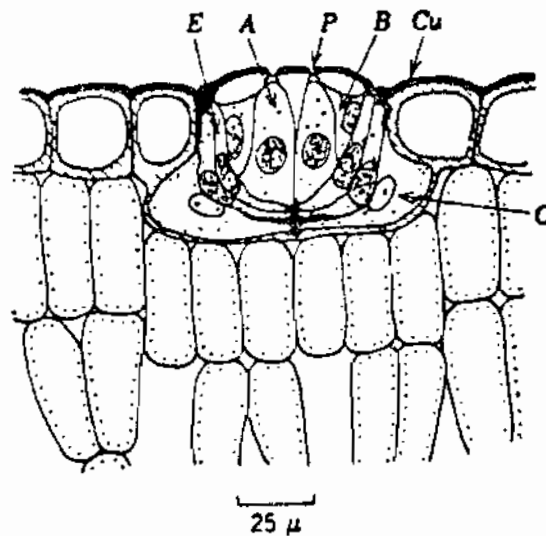
330— Smith and Epstein

لایه کوتینی به ندرت می‌تواند در ورود و یا خروج آنها مانعی را ایجاد نماید. بین عناصر مختلف از نظر جابجائی و ترشح به خارج یا انتقال به سایر قسمت‌های گیاه تفاوت‌های فاحشی وجود دارد. بوکووالک و ویتور^{۳۳۱} (۱۹۵۷) پتاسیم سولفور و فسفر را در ردیف یونهای با تحرک آزاد، مس، آهن، منگنز و روی را در ردیف تحرک متوسط و کلسیم، استریسیم و منیزیم را در ردیف یونهای غیر متحرک طبقه بندی نموده‌اند. حرکت یونها به خارج از برگ‌ها در آوندهای آبکش صورت گرفته و عواملی مثل کاهش درجه حرارت که بر متابولیسم موثرند آن را تقایل می‌دهد. اور به سرعت تبدیل به آمیدها و اسیدهای آمینه شده و فسفر نیز بصورت ترکیبات آلی در می‌آید، ولی ظاهراً قسمت اعظم فسفر و سایر عناصری که از برگ‌ها خارج می‌شوند به شکل ترکیبات آلی می‌باشند. در این جا باید خاطرنشان ساخت که بین آوندهای چوبی و آبکش تبادلات زیادی صورت می‌گیرد. یعنی موادی که از برگ‌ها وارد آوندهای آبکش می‌شوند به داخل آوندهای چوبی وارد شده و دوباره با جریان تعریقی بطرف بالا حرکت می‌کنند.

جذب یونها از طریق ساقه، حتی به مقادیر محدود نیز عملی است. در زمانهای قدیم در بعضی قسمت‌های اروپا گفته می‌شد که چسبانیدن تپاله (کودهای حیوانی) به ساقه درختان میوه رشد و طراوت آنها را تشدید می‌کند. ویتور و تابنر^{۳۳۲} (۱۹۵۹) گزارشات متعددی را ذکر کرده‌اند که در آنها به جذب مواد معدنی از طریق ساقه‌ها اشاره شده است. ورود این مواد بیشتر از محل عدسکها، محل‌های اتصال برگ، زخم‌های حاصله از هرس و سایر شکاف‌های موجود در ساقه صورت می‌گیرد.

نمک زدائی

بعضی گیاهان مقدار قابل توجهی نمک را از برگها بیرون می‌رانند . در فصل پنجم ، وجود اجسام حل شدنی را در ترشحات برگها متذکر شدیم ، ولی در بعضی از گونه‌ها خروج نمک از سلولهای اپیدرمی یا مجموعه سلولهای تخصصی یافته‌ای به اسم غده نمک که در برگها قرار گرفته‌اند انجام می‌شود . این روش خروج نمک اضافی در گیاهان مناطق شور (هالوفینها) معمول است در برگهای تاماریکس و آتریپلکس غالباً پوشیده از قشری نمک می‌باشند . حتی برگهای پنبه نیز مقداری نمک را خارج می‌سازند بطوریکه اندازه‌گیری تنش آب در برگهای آنها بامشکلاتی رو برواست . در شکل ۷-۲۲ و ۷-۲۳ مقاطعی از غدد نشان داده شده‌است .

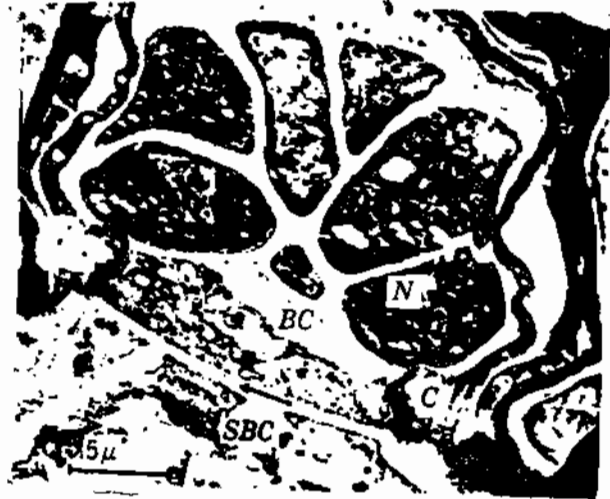


شکل ۷-۲۳ : تصویر يك غده نمك‌زدا در برگ استاتیس گملینی .
 محلول نمک از سلولهای نمک‌زدای (A) که بوسیله سلولهای کوچتری (B و E) احاطه شده و زیر سلولهای جمع‌کننده (C) قرار گرفته‌اند وارد منافذ (p) زیر کوتیکول می‌گردند . بنظر می‌رسد سلولهای جمع‌کننده همان سلولهای تحت قاعده SBC در شکل ۷-۲۳ باشد . توجه شود که کوتیکول (Cu) به طرف

پائین ادامه پیدا کرده و بافت غده را محاط نموده است. این وضعیت در شکل

۷-۲۴ نیز نشان داده شده است (از رالند^{۳۳۴}، ۱۹۱۵).

غدد نمک از ساختمانهای دو سلولی ساده در اسپارتینا^{۳۳۵} گرفته تا ساختمانهای پیچیده چند سلولی در لیمونیوم^{۳۳۶} متغیر است. رالند - (۱۹۱۲) تعداد غدد موجود در سطح برگ لیمونیوم را حدود ۷۰۰ غدد در هر میلی متر مربع تخمین زده است. از این غده‌ها در هر ساعت یک میلی لیتر مایع ترشح می‌شود که محتوی ۰/۰۵ میلی گرم کلرورسیدیم می‌باشد. غلظت نمک در مایع متر شحه بیش از غلظت نمک در بافت



شکل ۷-۲۴: یک میکروگراف^{۳۳۷} الکترونی از تصویر مایل مقطع غدد نمک

زادی برگ اجیلیاتیس انولاتا^{۳۳۸}. هفت سلول غده بر روی سلولهای قاعده که دارای

واکئولهای زیادی می‌باشند (BC) قرار گرفته‌اند. در زیر این سلولها، سلولهای

تحت قاعده (SBC) قرار گرفته‌اند به پلاسمادزوماتا در فاصله بین سلولهای قاعده

و تحت قاعده که با علامت فلش نشان داده شده توجه گردد. کوتیکول به (C)

و هسته به (N) نشان داده شده‌اند. این غدد شبیه غدد موجود در استاتیس

که در شکل ۷-۲۲ دیده شد می‌باشند. (از آتکینسون و همکاران^{۳۳۹} با اجازه)

334— Ruhland

336— Limonium

338— Aegilatis annulata

335— Spartina

337— Micrograph

339— Atkinson et al

برگ نیست . هم چنین بنظر می رسد که هیچ گونه فرآیندی در ترشح نمک وجود نداشته و فقط محلول نمک در اثر فشار بخارج تراوش می کند . اسکولاندر و همکاران^{۳۴۰} (۱۹۶۶) مقدار کلرورسدیم را در ترشحات برگ شاه پسند ۲ تا ۷ درصد گزارش کرده است . آریز^{۳۴۱} (۱۹۵۵) ترشحات نمک را در غدد گونه دیگری از لیمونیوم مطالعه نموده و چنین گزارش نموده است که غلظت نمک در این ترشحات بیش از غلظت متوسط نمک در برگها بوده است . آریز پیشنهاد نموده است که سلولهای نمک زدا با تجمع نمک فشار آماس خود را بالا برده و سپس محلولها را به بیرون می رانند . سات کلیف^{۳۴۲} (۱۹۶۲ صفحه ۱۶۲) پیشنهاد کرده است که نمک ابتدا در کیسه های کوچک موجود در سیتوپلاسم جمع شده و سپس با نوعی فرآیند پینوسیتوز برگشتی^{۳۴۳} بخارج رانده می شوند . فرانک^{۳۴۴} (۱۹۶۷) پیشنهاد می کند که ممکن است اکتودزوماتا در فراهم نمودن مسیری برای خروج موادی که از سیتوپلاستها به بیرون رانده می شوند نقشی داشته باشند . هلدر^{۳۴۵} (۱۹۵۶) مسئله عمومی خروج نمک و نمک زدائی را بررسی نموده است .

خلاصه

جذب نمک توسط گیاهان سالم (دست نخورده) شامل حرکت یونها از خاک به سطح ریشه، تجمع یونها در سلولهای ریشه، حرکت شعاعی یونها از سطح ریشه ها به طرف آوندهای چوبی و بالاخره انتقال آنها از

340—Scholander et al

341—Arisz

342—Sutcliffe

343—reverse Pinoytosis

344—Franke

345—Helder

ریشه‌ها به شاخه‌ها می‌باشد. توانائی سلولها در تجمع یونها - به حدی که غلظت آنها بیش از غلظت یونها در محیط خارج باشد - یکی از خصوصیات جالب موجودات زنده است. یکی از نظریه‌های تجمع چنین بیان می‌دارد که تجمع آنیونها با جذب فعال بوده که به فعالیت‌های متابولیکی بستگی دارد و جذب کاتیونها بصورت غیر فعال در اثر شیب حاصله از حرکت آنیونها صورت می‌گیرد. نظریه دیگری که بیشتر مورد قبول قرار گرفته این است که یونها با مولکولهای آلی بخصوص به نام حمل‌کننده‌ها (کاریر) بطور موقت ترکیب شده و ترکیب حاصله از غشاءهائی که نسبت به یونها غیر قابل نفوذ است عبور می‌کند. سپس یونها از کاریر جدا شده و وارد واکوئول می‌شوند و کاریر آزاد شده می‌تواند مولکول دیگری را حمل کند. برای تولید مولکولهای کاریر و نیز نگهداری ساختمان غشاء صرف انرژی متابولیکی الزامی است. متابولیسم اسیدهای آلی نیز در حفظ توازن یونی دخالت دارند.

نوع و مقدار یونهای که در سلولهای ریشه متراکم می‌گردد بسته به نوع گونه گیاهان، فعالیت متابولیکی ریشه‌ها، نوع و غلظت یونهای خاک، درجه حرارت و تهویه متغیر است. یونهای متحرک مثل نیترات و پتاسیم از مخلول خاک بطرف ریشه‌ها حرکت می‌نمایند ولی یونهای غیر متحرک مثل فسفات‌ها فقط از خاکهای مجاور ریشه قابل جذب می‌باشند. بنا براین انشعابات ریشه در جذب یونها حائز اهمیت بوده و افزایش سطوح ریشه در اثر مایکوریزا بخصوص در خاکهای که مقدار فسفر آنها کم است مفید می‌باشد.

مهمترین مسئله پیچیده در رابطه با جذب نمک این است که یونها چگونه بطور شعاعی از سطح ریشه حرکت نموده و وارد مغز ریشه و آوندهای چوبی مرده می‌گردید. یک تبیین کلاسیک این است که یونها ابتدا

در سلولهای سطح ریشه تجمع نموده و سپس با جریانات سیتوپلاسمی یا بخشیدن از داخل سیمپلاست گذشته و وارد مغز ریشه می گردند . ولی روشن نشده است که چگونه از داخل سلولهای زنده مغز ریشه به شیره موجود در عناصر مرده بافتهای هادی راه می یابند . نویسنده عقیده دارد که در گیاهان معرق یونها بصورت توده ای همراه با جریان تعریقی وارد مغز ریشه می گردند. ولی این عقیده معمولاً مورد قبول واقع نشده و تحقیقات زیادتری در زمینه حرکت شعاعی یونها در ریشه باید صورت گیرد .

یونهای که به شیره آوندی می رسند معمولاً با جریان تعریقی به شاخه ها منتقل می شوند البته سلولهای مجاور مقدار زیادی از نمک شیره آوندی را گرفته و هرچه از ریشه ها به طرف شاخه ها برویم غلظت نمک در شیره آوندی کاهش می یابد . هم چنین گاهی اوقات آهن ، روی و یونهای دیگر در داخل آوندها رسوب نموده و موجب کمبود این یونها در برگها می گردد . عدم انتقال سدیم به شاخه ها که در بعضی از گونه ها و واریته ها مشاهده می شود نیز یکی از مسایل پیچیده است . تبیین حرکت یونها به شاخه ها از این جهت پیچیده است که برخی یونها بخصوص نیترات در ریشه ها تبدیل به ترکیبات آلی می شوند . علاوه بر این یونها در داخل گیاه مجدداً جابجا می شوند . بعضی از یونهای متحرک از برگهای مسن به برگهای جوان منتقل می شوند و عده ای از یونهای که با جریان تعریقی وارد شاخه ها شده اند از طریق آوندهای آبکش دوباره به پائین رانده می شوند. بنابراین یونها بطور پیوسته در داخل گیاه در حال چرخش و جابجا شدن می باشند .