

فصل اول

آب و نقش آن در گیاهان

در این فصل از اهمیت اکولوژیکی آب ، نقشهای گوناگون آن در گیاهان ، خواص ویژه آن ، طرز پیدایش آن در سلولها و بافتها و نیروهائی که در حرکت آن دخالت دارند گفتگو می شود . اصطلاحاتی که در روابط بین آب و سلول به کار گرفته می شوند نیز در این جا مورد بحث قرار خواهند گرفت .

اهمیت آب :

اهمیت آب از نظر نقشهای اکولوژیکی و فیزیولوژیکی مورد بررسی قرار خواهد گرفت . بسیار مطالب دیگری نیز در این زمینه نوشته شده است که از آن جمله سه جلد اول کتاب دائرة المعارف فیزیولوژی گیاهی اثر رولاند^۱ و یامقالات کرافتز و همکاران^۲ (۱۹۴۹) ، هاگن و همکاران^۳ (۱۹۶۷) ، کوزلوسکی^۴ (۱۹۶۴) ، راترو وایت هد^۵ (۱۹۶۳) ، اسلاچر^۶ (۱۹۶۷) و اسلاویک^۷ (۱۹۶۵) را می توان نام برد .

1 — Ruhland

2 — Crafts et al

3 — Hagan et al

4 — Kozlowski

5 — Rutter and Whitehead

6 — Slatyer

7 — Slovík

اهمیت اکولوژیکی آب :

توزیع گیاهان در سطح زمین بیش از هر عامل واحد دیگری با موجودیت آب کنترل می شود . در مناطقی که بارندگی زیاد و توزیع آن در فصل رویش نسبتاً یک نواخت است پوشش گیاهی انبوه می باشد . از این مناطق می توان جنگلهای نواحی تروپیک ؛ پوشش گیاهی دماغه المپیک واقع در شمال غربی ایالات متحده و یا جنگلهای جنوب آپالچیانز^۸ را نام برد . در نواحی استپی (جلگه های بدون درخت مناطق سردسیر) آسیا و یا جلگه های امریکای شمالی که اغلب دارای تابستانهای خشک و سخت می باشد ، این جنگلها جای خود را به علفزارها می دهند . اگر مقدار بارندگی بازهم کاهش پیدا کند مناطق نیمه کویری بابوته های پراکنده و بالاخره نواحی کویری بوجود می آید .

حتی قسمتی از اثر درجه حرارت روی گیاهان نیز از طریق ارتباط آن با آب آشکار می شود . زیرا کاهش درجه حرارت با کم شدن میزان تبخیر و تعرق و افزایش آن با افزایش مقدار تبخیر و تعرق همراه است . بنابراین مقدار بارندگی که در یک اقلیم گرمسیری فقط تکافوی آب مورد احتیاج علفزارها را می کند در یک ناحیه سردسیر که میزان تعرق و تبخیر کمتری دارد ، خواهد توانست نیاز جنگلها را از نظر آب برآورد . اساس توسعه نظریه نسبت بارندگی به تبخیر^۹ توسط ترانسو^{۱۰} (۱۹۰۵) و فرمولهائی که با داشتن ارقام تبخیر و تعریق مطلق^{۱۱} و درجه حرارت ، می شود از روی آنها مناطق رشد گیاهان را پیش بینی کرد نیز بر مبنای همین حقیقت

8— Appalachians

9— Rainfall - evaporation ratio

10— 'Transeau

11— Potential evapotranspiration

استوار است (هولد ریج^{۱۲}، ۱۹۶۲). گذشته از این، اثر درجه حرارت بر روی فرآیندهائی حیاتی از طریق تغییر خواص آب ممکن است به همان اندازه ای باشد که از طریق تأثیر بر روی واکنشهای شیمیائی صورت می گیرد (تانفورد^{۱۳}، ۱۹۶۳).

اهمیت فیزیولوژیکی آب :

اهمیت اکولوژیکی آب بدلیل اهمیتی است که این ماده از نظر فیزیولوژیکی دارا می باشد. تنها راهی که يك عامل محیطی مثل آب بتواند اثری بر روی رشد گیاه داشته باشد این است که فرآیندها و شرایط فیزیولوژیکی داخل گیاه را تحت تأثیر خود قرار دهد. روابط بین گیاهان و محیط خارجی از نظر آب در شکل ۱-۱ خلاصه شده است.

بیشتر فرآیندهائی که در گیاه صورت می پذیرند چه بطور مستقیم و چه بصورت غیر مستقیم به وجود آب بستگی دارند. بسیاری از این وابستگیها در فصول بعد بحث خواهد شد و فقط در این جا باید تأکید شود که فعالیتهای متابولیکی (سوخت و سازی) سلولها و گیاهان به مقدار آب آنها بستگی نزدیک دارد. برای مثال تنفس در بذرها و جوانی که در حال رسیدن هستند خیلی زیاد است ولی بتدریج در طی زمان رسیدن بذرها که از محتوی آب آن کاسته می شود - این مقدار کم می شود (شکل ۲ - ۱). لازم به تذکر است که در مورد بذرهائی که در داخل میوه های گوشتی، مانند گوجه فرنگی، قرار دارند کاهش مقدار آب بدلائل دیگری است که توضیح آن در این جا خالی از اشکال نیست (مک ایل رات و همکاران^{۱۴}، ۱۹۶۳).

12— Holdrige

13— Tanford

14— Mcilrath et al

عوامل محیطی

خاک :

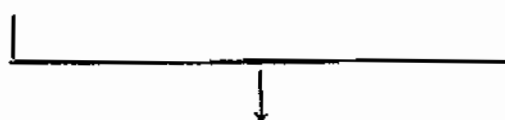
بافت ، ساختمان، عمق، ترکیبات
شیمیائی و pH، تهویه، درجه حرارت
ظرفیت نگهداری و قابلیت هدایت آب.

توانائی‌های ارثی

عمق و انتشار سیستم های
ریشه‌ای گیاه، اندازه ، شکل ، سطح
کل برگها و نسبت سطوح داخلی
به خارجی . تعداد ، محل و طرز کار
روزنه‌ها.

اتمسفر :

مقدار و توزیع نزولات جوی ،
نسبت بارندگی به تبخیر ، انرژی
تابش ، باد یا فشار بخار آب و عوامل
دیگری که در تعریق و تبخیر مؤثرند.



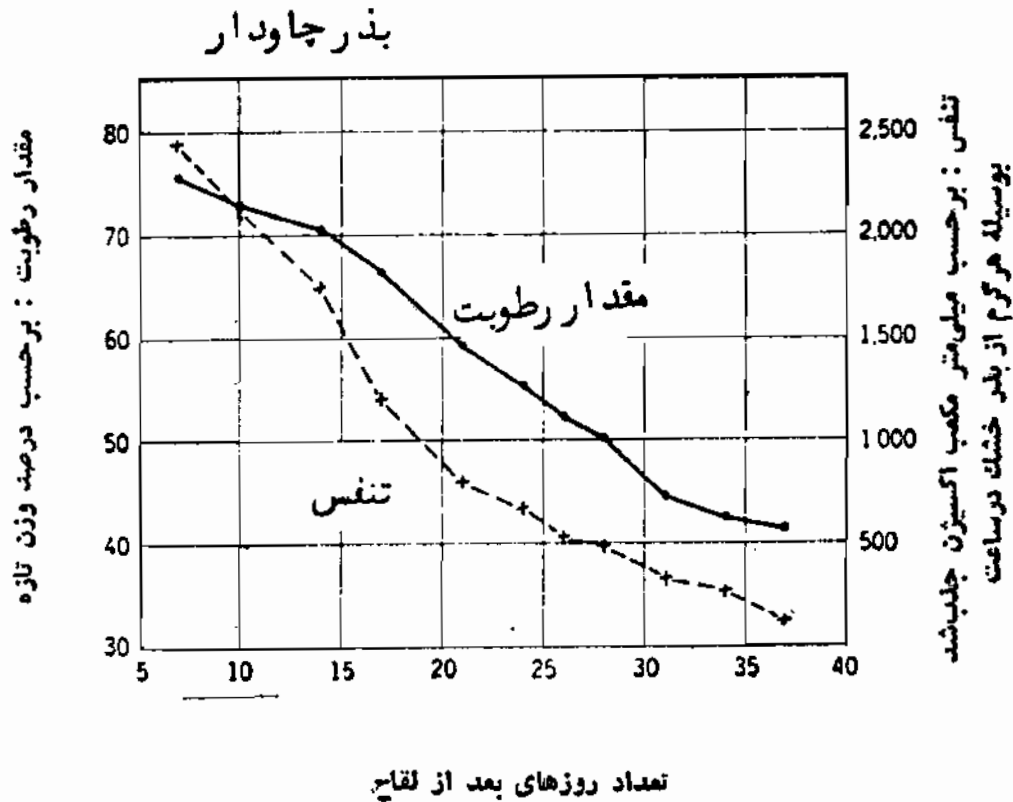
شرایط و فرآیندهای گیاه :

جذب آب ، صعود شیره گیاهی و
تعرق، توازن آب در داخل گیاه که
بوسیله پتانسیل آب ، آماز، اندازه
سوراخ روزنه‌ها و بزرگ شدن سلول
مشخص می‌شود . اثرات روی
فتوسنتز ، متابولیسم کربوهیدراتها
ازت و سایر فرآیندهای متابولیکی دیگر.

کمیت و کیفیت رشد :

اندازه سلولها ، اندامها و گیاه ،
وزن خشک شده گیاه ، سلولز ، نوع
و مقدار ترکیبات مختلفی که در گیاه
تولید و جمع‌آوری می‌شود .
نسبت ریشه به شاخه
نسبت رشد شاخ و برگ به رشد
بارآوری گیاه .

شکل ۱-۱ : اثر عوامل محیطی و ارثی بر روی رشد کمی و کیفی گیاه.
این عوامل از طریق تأثیرشان بر شرایط فرآیندهای داخل گیاه در ارتباط با روابط
بین آب و گیاه در نظر گرفته شده‌اند .



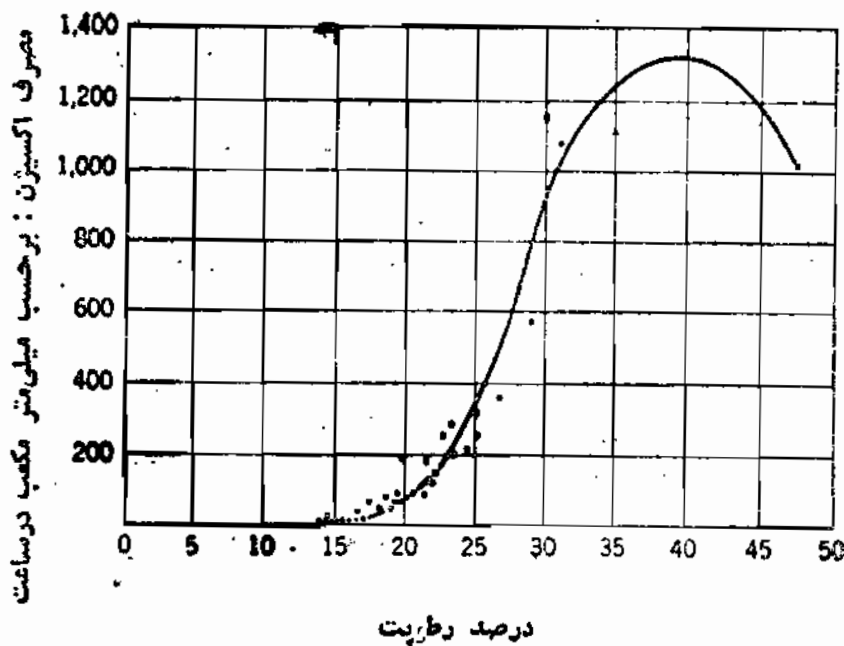
شکل ۱-۲ : کاهش مقدار رطوبت و تنفس در بذر چاودار در زمان

رسیدن بذر . این شکل نشان دهنده رابطه بین مقدار رطوبت و تنفس است که

اغلب در بافت‌های گیاهی مشاهد می‌شود (شیرک^{۱۵}، ۱۹۸۲) .

میزان تنفس در بذرهایی که در مجاورت هوا خشک شده باشند خیلی کم و بتدریج که بر مقدار رطوبت آنها افزوده شود تنفس نیز تدریجاً افزایش پیدا می‌کند . این افزایش تاحدی (رطوبت بحرانی) تدریجی بوده و ای از آن به بعد با تغییرات کمی در رطوبت بذر میزان تنفس بطور سریعی افزایش پیدا می‌کند (شکل ۱-۳) . اهمیت رابطه بین مقدار

رطوبت و تنفس بذر از نظر عملی در انبارکردن غلات مشهود است زیرا رطوبت زیاد موجب افزایش درجه حرارت و از بین رفتن آنها می‌شود. رشد گیاهان بوسیله تکثیر و بزرگ شدن سلول و وجود مواد آلی و معدنی که لازمه تولید پرتوپلاسم جدید و دیواره‌های سلول است کنترل می‌شود. بخصوص این که برای بزرگ شدن سلول آماس آن نمی‌تواند از حداقل مورد لزومی کمتر باشد و نیز رشد ساقه و برگ با کمبود آب به سرعت کنترل و متوقف می‌شود. (لومیس^{۱۶}، ۱۹۳۴ و میلر^{۱۷}، ۱۹۶۵ و تات و لومیس^{۱۸}، ۱۹۴۴).



شکل ۱-۳: رابطه بین مقدار رطوبت و میزان تنفس در جو دوسر .
 به افزایش سریع میزان تنفس در رطوبت تقریبی ۱۶ درصد توجه شود . احتمالاً بیشتر مقدار آب در بذرهای خشک بانیروی زیادی تثبیت شده و غیر قابل استفاده در فرآیندهای فیزیولوژیکی است .

16— Loomis

17— Miller

18—Thut and Loomis

کاهش مقدار آب بدون شك میزان فتوسنتز را کاهش داده ابریکس^{۱۹}، ۱۹۶۲) و معمولا با کم شدن میزان تنفس نیز همراه است. البته باید توجه داشت که، در برگهای خشکیده سوزنی شکل کاج و تعداد محدود دیگری از انواع بافتها قبل از آنکه میزان تنفس بطور نهائی کاهش پیدا کند و منجر به مرگ گیاه شود، افزایش موقتی در مقدار تنفس آنها مشاهده می شود (بریکس^{۱۹}، ۱۹۶۲؛ مونت فورت و هون^{۲۰}، ۱۹۵۰ و پارکر^{۲۱}، ۱۹۵۲). بطور خلاصه، کاهش مقدار آب با از بین رفتن آماس، پژمردگی، توقف رشد ساولی، بسته شدن روزنه ها، کاهش مقدار فتوسنتز و اختلال در بسیاری از فرآیندها همراه است. در خاتمه: ادامه کاهش مقدار آب، بی نظمی در پروتوپلاسم و مرگ بسیاری از موجودات زنده را در پی خواهد داشت. تأثیر کمبود آب بر روی فرآیندهای فیزیولوژیکی در فصل دهم مورد بحث بیشتری قرار خواهد گرفت.

استفاده های آب در گیاهان:

اهمیت آب را از نظر وظایف مهمی که بعهده دارد می توان در چهار گروه ذیل خلاصه کرد:

الف: آب به عنوان ماده تشکیل دهنده پروتوپلاسم - اهمیت آب از لحاظ کمی و کیفی یکسان است. بیش از ۸۰ تا ۹۰ درصد وزن تازه گیاهان علوفه ای و قریب ۵۰ درصد وزن گیاهان خشبی از آب تشکیل یافته است. در جدول ۱-۱ ارقام مربوط به مقدار آب موجود در ساختمان بعضی از گیاهان ذکر شده است.

19— Brix

20— Montfort and Hohn

21— Parker

آب که قسمتی از پروتوپلاسم را تشکیل می‌دهد از اهمیتی معادل آنچه مولکولهای پروتئین (سازنده اصلی پروتوپلاسم) دارا می‌باشند برخوردار است . اگر چنانچه مقدار آب از حد معینی کاهش پیدا کند منجر به تغییر ساختمان و مرگ پروتوپلاسم می‌شود . تعداد معدودی از گیاهان و اندامهای گیاهی ، بدون اینکه خواص حیاتی خود را از دست بدهند ، شرایط هوای خشک را تحمل می‌کنند . حتی ، بعضی از بلورها و هاگدانه‌ها شرایط خشکی داخل گرمخانه‌ها را نیز متحمل می‌شوند . البته ، کاهش مقدار آب همواره با کاهش زیاد فعالیتهای فیزیولوژیکی همراه است .

ب : آب به عنوان يك حلال - دومین وظیفه اصلی آب در گیاه این است که بدلیل قدرت حل کردن آن، گازها ، مواد معدنی و سایر مواد دیگر در آن حل شده بداخل ساول راه می‌یابند و به این وسیله از سلولی به ساول دیگر و از عضوی به عضو دیگر گیاه انتقال پیدا می‌کنند . نفوذپذیری دیواره و غشاء اغاب ساولها نسبت به آب موجب می‌شود که جریان مداومی از مایع در سرتاسر گیاه ایجاد شده تغییر مکان انواع اجسام حل شونده صورت پذیرد .

ج : آب به عنوان ماده‌ای که وارد ترکیبات شیمیائی می‌شود - در بسیاری از فرآیندهای مهم از قبیل فتوسنتز و یاهیدروایز شدن نشاسته به قند ، آب وارد فعل و انفعالات شیمیائی می‌گردد . در این فعل و انفعالات آب نیز مانند دی اکسید کربن و نیترات نقش اساسی دارد .

جدول ۱-۱ مقدار آب بافتهای مختلف گیاه بر حسب درصد وزن تازه آنها
(از کرامر، ۱۹۵۵).

اندام گیاه	درصد رطوبت	منبع
جو: قسمت راس ریشه	93	Kramer and Wiebe, 1952
پاینوس تدا (یک نوع کاج): قسمت 90.2		Hodgson, 1953
راس ریشه		
پاینوس تدا: ساقه های کوچک	74.8	Hodgson, 1953
هویج: قسمت خوراکی	88.2	Chatfield and Adams, 1940
آفتاب گردان: متوسط تمام سیستم ریشه ای	71.0	Wilson et al, 1953
مارچوبه: راس ساقه ها	88.3	Daughters and Glenn, 1964
آفتاب گردان: متوسط ساقه ها در 87.5		Wilson et al, 1953
در گیاه ۷ هفته ای	48-61	Raber, 1937
پاینوس بانکسیانا (یک نوع کاج)	66	Huckenpahler, 1936
پاینوس اکی ناتا (یک نوع کاج): بافت 50-60		Huckenpahler, 1935
لیفی	55-57	McDermott, 1941
پاینوس اکی ناتا: بافت چوبی		
کاهو: برگ های داخلی	81.0	Wilson et al, 1953
آفتاب گردان: متوسط تمام برگ ها	86.0	Miller, 1938
کلم: گیاه رسیده	77.0	Miller, 1938
ذرت: گیاه رسیده	94.8	Chatfield and Adams, 1940
گوجه فرنگی	94.1	Chatfield and Adams, 1940
هندوانه	92.1	Chatfield and Adams, 1940
توت فرنگی	89.1	Daughters and Glenn, 1946
سیب	84.0	Daughters and Glenn, 1946
ذرت شیرین: خوردنی	84.8	Daughters and Glenn, 1946
ذرت دامی	11.0	Chatfield and Adams, 1940
جو: بدون پوست	10.2	Chatfield and Adams, 1940
بادام زمینی: خام	5.1	Chatfield and Adams, 1940

د: آب به عنوان عامل تولید آماس در ساول - یکی دیگر از وظایف اصلی آب تولید آماس در ساول است که برای بزرگ شدن سلولها و رشد گیاه و شکل دادن به نباتات علوفه ای بسیار ضروری است. آماس در باز و بسته شدن روزنه ها، حرکت برگها، باز شدن گاهها و کار سایر اندامهای تخصص یافته گیاه نقش مهمی را ایفا می کند. عدم کفایت آب که بتواند تولید آماس نماید موجب کاهش سریع در رشد گیاه می شود.

خواص آب

اهمیت آب در زندگی موجودات زنده ناشی از خواص فیزیکی و شیمیائی منحصر بفرد آن است. بنابه عقیده برنال^{۲۲} (۱۹۶۵) کلیه خواص آب بی نظیر است. اهمیتی که این خواص در فرآیندهای حیاتی دارند از ده ها سال قبل مورد بحث و گفتگوی محققین زیادی از جمله هندرسون^{۲۳} (۱۹۱۳)؛ بایلیس^{۲۴} (۱۹۲۴)، گورتنر^{۲۵} (۱۹۳۸) و هاچینسون^{۲۶} (۱۹۵۷ صفحات ۱۹۵ تا ۲۰۰) قرار گرفته است. مجموعه جالبی از این مقالات در قسمت دوم جلد ۱۲۵ نوزدهمین سمپوزیم سالانه انجمن زیست شناسان تجربی آکادمی علوم نیویورک به چاپ رسیده است. در فصل اول کتاب اسلاچر^{۲۷} (۱۹۶۷) نیز خواص آب و محلولها به تفصیل بحث شده است.

نقش آب در زندگی موجودات زنده بحدی اساسی است که بندرت می توان ادعا کرد حیات بدون آن وجود داشته باشد. در حقیقت، نبودن

22— Bernal

23— Henderson

24— Bayliss

25— Gortner

26— Hutchinson

27— Slayter

آب در ماهی‌کرات دیگر دلیل بارزی براین است که حیات به مفهوم آنچه مورد نظر ما است، نمی‌تواند در آنها وجود داشته باشد.

ایزوتوپهای آب:

سه ایزوتوپ هیدروژن به وزنهای اتمی ۲، ۱ و ۳ موجب می‌شود که بتوان آب معمولی را از «ردیاب»^{۲۸} متمایز کرد. در سالهای ۱۹۳۰ «آب سنگین»^{۲۹} که دارای ایزوتوپ دوتریم^{۳۰} (هیدروژن با وزن اتمی ۲) است در دسترس قرار گرفت و به مقدار زیادی در پژوهشهای بیوشیمیایی و نیز مطالعات مربوط به نفوذپذیری غشاءهای حیوانی و گیاهی به کار گرفته شد (اوردین و کرامر^{۳۱}، ۱۹۵۶؛ آسینگ^{۳۲}، ۱۹۵۳). در سالهای اخیر، در بیشتر موارد آب حاوی تریتم^{۳۳} (هیدروژن با وزن اتمی ۳)، به عنوان ردیاب، جایگزین دوتریم شده است. برای مثال می‌توان پژوهشهای رانی و وادیا^{۳۴} را اسم برد. بدلیل دارا بودن خاصیت رادیواکتیویته، تریتیوم بهتر می‌تواند عنوان برچسب (نشان) مورد استفاده قرار بگیرد. زیرا، دنبال کردن آن آسان بوده برخلاف دوتریم به وجود اسپکترومتر جرمی^{۳۵} احتیاج نیست.

وجود ایزوتوپ پایدار اکسیژن به وزن اتمی ۱۸ مطالعه نقش اکسیژن در آب را ممکن می‌سازد. برای مثال می‌توان از سلسله پژوهشهایی که با H_2O_{18} انجام پذیرفته است نام برد. این پژوهشها

28— Tracer Water

29— Heavy Water

30— Deuterium

31— Ordini and Kramer

32— Ussing

33— Tritium

34— Raney and Vaadia

35— Mass Spectrometer

نشان داده‌اند که برخلاف آنچه قبلاً تصور می‌رفت اکسیژن آزاد شده در طی عمل فتوسنتز از آب بدست می‌آید نه از بی‌اکسید کربن (رابن و همکاران^{۳۶}، ۱۹۶۱).

خواص ویژه آب :

کاوانو^{۳۷}، (۱۹۶۴) و کوهن^{۳۸}، (۱۹۶۵) اخیراً ارقام مربوط به خواص شیمیائی و فیزیکی آب را در مجموعه‌ای گردآوری کرده‌اند که در این جا برخی از آنها مورد گفتگو قرار خواهند گرفت. آب بعد از آمونیاک مایع بالاترین گرمای ویژه^{۳۹} را دارا است (گرمای ویژه آمونیاک ۱۳ درصد بیشتر از آب است).

واحد استاندارد حرارت، کالری، عبارت است از مقدار انرژی که لازم است به یک گرم آب داده شود تا حرارت آن یک درجه بالا رود. آب دارای بالاترین گرمای تبخیر^{۴۰} است (۵۴۰ کالری برای هر گرم در ۱۰۰ درجه حرارت سانتی‌گراد). گرمای ذوب^{۴۱} آب نیز معمولاً بالا است (۸۰ کالری در گرم). بالا بودن گرمای ویژه آب موجب تثبیت درجه حرارت می‌شود. یکنواختی درجه حرارت در جزایر و سواحل که در مجاورت توده‌های بزرگ آب قرار گرفته‌اند نیز بهمین دلیل می‌باشد. بالا بودن گرمای تبخیر آب به این معنی است که، تبخیر آن اثر خنک‌کننده و میعان آن گرمازا است. هدایت حرارتی آب در مقام مقایسه با فلزات کم است ولی اگر با سایر مایعات و غیر فلزات مقایسه شود هادی خوبی برای حرارت بشمار می‌رود.

36— Rubben et al

37— Kavanew

38— Kohn

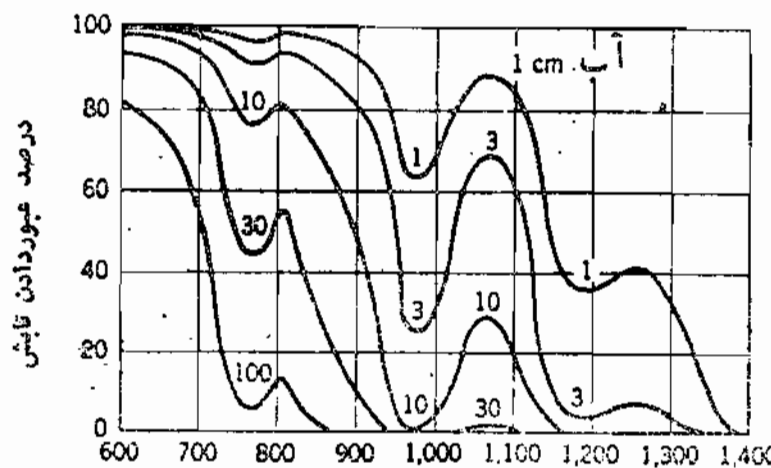
39— Specific heat

40— Heat of evaporation

41— Heat of melting

آب در مقابل تابش نور مرئی شفاف است . نفوذ نور در آب رشد و عمل فتوسنتز را برای جلبکها تا اعماق قابل توجهی ممکن می‌سازد. از طرف دیگر، آب در برابر طول موجهای بلند نقش جسم کدري را بازی می‌کند. به این دلیل است که صافیهای آبی جذب کننده خوبی برای حرارت بشمار می‌آیند (به شکل ۱-۴ مراجعه شود) .

به دلیل نیروی چسبندگی زیاد بین مولکولها ، کشش سطحی^{۴۳} ، ولزوجت^{۴۴} آب بیش از سایر مایعات می‌باشد . و نیز به همین دلیل است که ، بر طبق فرضیه چسبندگی ، بالا رفتن شیره گیاهی با مقاومت کششی



طول موج ، میلی میکرون

شکل ۱-۴ : عبور تابش انواع طول موجها از طبقات آب با ضخامتهای

مختلف . اعداد روی منحنیها ضخامت طبقات آب را نشان می‌دهند . توجه شود که عبور تابش در طول موجهای کوچک زیاد بوده و به تدریج با افزایش طول موج از درصد عبور تابش کاسته می‌شود (هولاندر^{۴۲} ، ۱۹۵۶ ، جلد ۳ ص ۱۹۵) .

روبرواست . وزن مخصوص آب در بین سیالات (به غیر از فلزات روغن

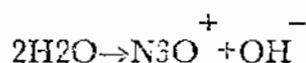
42— Hollander

43— Surface tension

44— Viscosity

مثل جیوه) از همه بیشتر است. لازم به تذکر می باشد که حالت انجماد آب دارای ماکزیمم وزن مخصوص آن نیست، بلکه آب {درجه حرارت سانتی گراد حداکثر وزن مخصوص را دارا است. جانبتر این که، بر حجم آب در حالت انجماد افزوده می شود، بطوریکه حجم یخ ۱۰ درصد بیشتر از آبی است که از آن درست شده است (به شکل ۵-۱ مراجعه شود). این خاصیت علت شناور بودن قطعات یخ و نیز ترکیدن لوله ها و رادیاتورها راهنگامی که آب داخل آنها یخ می زند روشن می سازد. ضمناً اگر چنانچه یخها در آب ته نشین می شدند، مناطق سرد جهان همواره از یخ پر بودند.

قدرت یونیزه^{۴۵} شدن آب خیای کم است و از هر $10^8 \times 5$ مولکول يك يك مولکول تجزیه می شود. نظر به این که یون هیدرژن فاقد پروتون بوده و نمی تواند به تنهایی وجود داشته باشد با مولکولهای آب ترکیب شده و یون هیدرونیم^{۴۶} ایجاد می کند. بنابراین، تجزیه آب بصورت

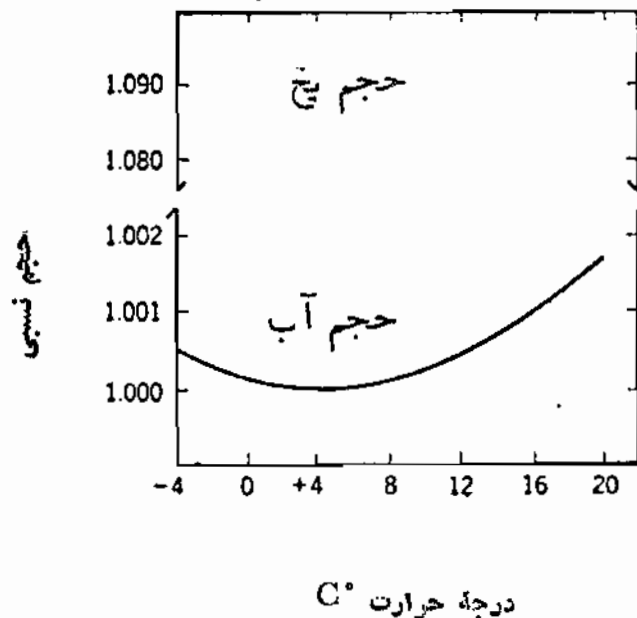


می باشد. چون آب کم یونیزه می شود ضریب دی الکتریکی^{۴۷} آن بالا بوده و این خود در نحوه عمل به عنوان يك حلال کامل مؤثر است.

45— Ionization

46— Hydronium

47— Dielectric constant



شکل ۱-۵: تغییر حجم آب با تغییرات درجه حرارت. توجه شود که حداقل حجم آب در ۴ درجه سانتیگراد است پایین‌تر از این درجه حرارت، تعداد مولکولهای زیادی در شبکه ساختمانی آب مشارکت می‌کنند و به این دلیل افزایش جزئی در حجم آب مشاهده می‌شود. افزایش حجم در درجات بالاتر از ۴ درجه به دلیل افزایش ارتعاش مولکولهاست. حجم یخ در درجه حرارت مساوی بیشتر از حجم آب است، زیرا در حالت انجماد تمام مولکولها در ساختن شبکه ساختمانی آن مشارکت دارند.

در الکترولیتها یونها به دو قطب باردار مثبت و منفی مولکولهای آب جذب شده ایجاد پیوندهای مضاعف می‌کنند. بهمین سبب آب برای الکترولیتها حلال خوبی بشمار می‌آید. در نتیجه این عمل، هریون بوسیله غشائی از آب پوشیده شده و از یون با بار الکتریکی مخالف مجزای می‌شود. آب هم‌چنین با گروههای آمینه و کربوکسیل پیوندهای هیدروژنی تشکیل داده برای غیر الکترولیتها نیز حلال خوبی است. مولکولهای آب بوسیله

اجسام ساولزی ، ذرات رس ، مولکولهای پروتئین و بسیاری از مواد دیگر جذب شده ایجاد پیوندهای بسیار قوی می‌کند . این خاصیت در روابط آب ، خاك و گياه دارای اهمیت زیادی است .
تشریح خواص ویژه آب :

مجموعه خواص غیر معمولی آب که آن را از لحاظ اکولوژیکی و فیزیولوژیکی مهم می‌سازد ، از ده‌ها سال قبل شناخته شده‌اند (بایلیس^{۴۸} ، ۱۹۲۴ ؛ گورتنر^{۴۹} ، ۱۹۳۸ ؛ هندرسن^{۵۰} ، ۱۹۱۳) . هرچند که لاتیمور و ریدبوش^{۵۱} (۱۹۲۰) اولین کسانی بودند که در این باره اظهار نظر کردند ، ولی توضیح خواص ویژه آب ، با این فرض که مولکولهای آن در يك شبکه ساختمانی بطور منظم با پیوندهای هیدروژن بهم متصل شده‌اند فقط در سالهای اخیر عادی شد (برنال^{۵۲} ، ۱۹۶۵ ؛ پاولینگ^{۵۳} ، ۱۹۶۰ ؛ کوانو^{۵۴} ، ۱۹۶۴ ؛ کرافتز و همکاران^{۵۵} ، ۱۹۴۹ و تانفورد^{۵۶} ، ۱۹۶۲) .

برای آنکه مطلب روشن شود ابتدا به مطالعه مختصر نیروهائی که در بین اتمها و مولکولها حکمفرما است می‌پردازیم . یکی از این نیروها پیوندهای شیمیائی است . برای مثال می‌توان پیوندهای کووالانسی^{۵۷} را که بین اتمهای هیدروژن و اکسیژن در آب یا اتمهای کربن و هیدروژن در متان وجود دارد نام برد . پیوند های کووالانسی در طی فعل و انفعالات

48— Bayliss

49— Gortner

50— Henderson

51— Latimer and Redbush

52— Bernal

53— Pauling

54— Kavanau

55— Crafts et al

56— Tanford

57— Covalent bonds

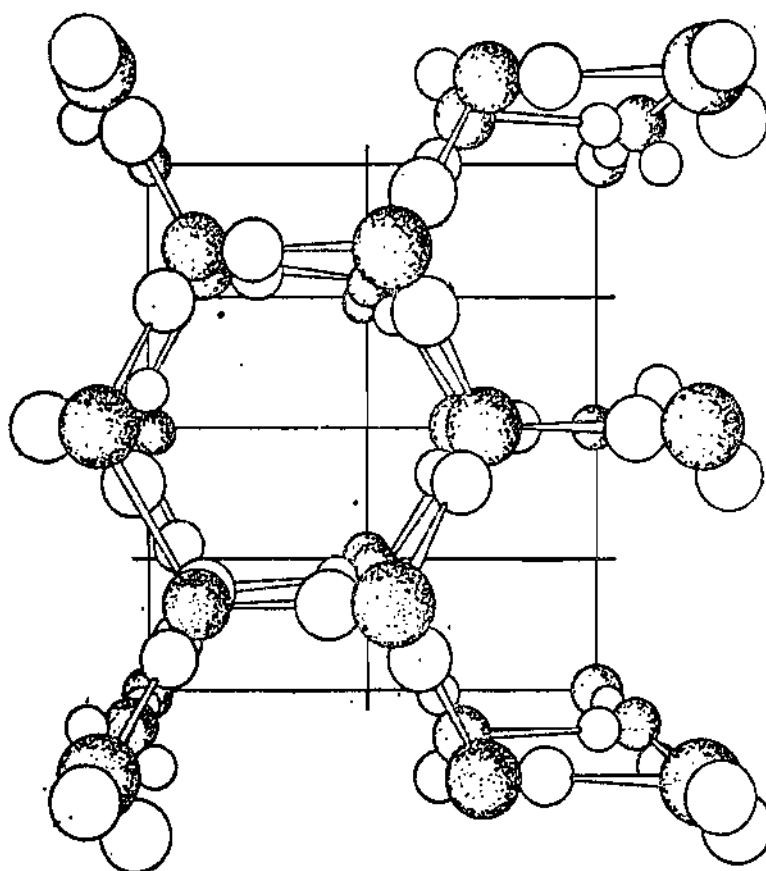
شیمیائی شکسته می‌شوند (مثل هیدرولیز شدن نشاسته به قند) . اگر چنانچه این پیوندها تنها پیوندهائی بودند که در بین مولکولها وجود داشت، در چنین صورتی مایعات و جامدات نمی‌توانستند وجود داشته باشند زیرا این پیوندها نمی‌توانند مولکولها را بهم متصل نگهدارند . نیروهای نیزیکی و الکتریکی دیگری نیز در بین مولکولها وجود دارند که می‌توان از جمله تأثیر مولکولهای دو قطبی را بر روی همدیگر ، نیروهای وان دروالز^{۵۸} و پیوندهای هیدروژنی را نام برد . بعضی از مولکولها قطبی بوده از نظر الکتریکی نامتقارن می‌باشند . این مولکولها دارای سطوح باردار مثبت و منفی هستند و می‌توانند مولکولهای دیگری را بخود جذب کنند . مولکول آب با ساختمان $\text{H}^+ \searrow \text{O} \swarrow \text{H}^+$ دارای اثر دو قطبی قوی است . در صورتی که ، در موادی مثل متان و تتراکلرورکربن به علت این که عدم تقارنی در توزیع بار الکتریکی آنها وجود ندارد اثر دو قطبی نیز در آنها مشاهده نمی‌شود .

هسته های بابارا الکتریکی مثبت هر مولکول به وسیله الکترونهاي منفی مولکول مجاور جذب می‌شوند . این نیروی جذب کننده ضعیف که فقط در صورت نزدیک بهم بودن زیاد مولکولها مؤثر است ، به نام نیروهای واندروالز نامیده می‌شوند . آنگونه شدن گازها به مقدار نیروهای واندروالز که مولکولهای آن را بهم متصل نگه می‌دارد بستگی دارد . همچنین ، برای شکستن نیروهای واندروالز است که نقطه جوشش بسیاری از مایعات احتیاج به مقداری انرژی دارند . به علت اتصال بسیار ضعیف بین مولکولها ، تبخیر در گازهای آنگون شده به سرعت صورت می‌گیرد .

خواص فیزیکی مثل نقطه جوشش ، گرمای تبخیر ، لزوجت و

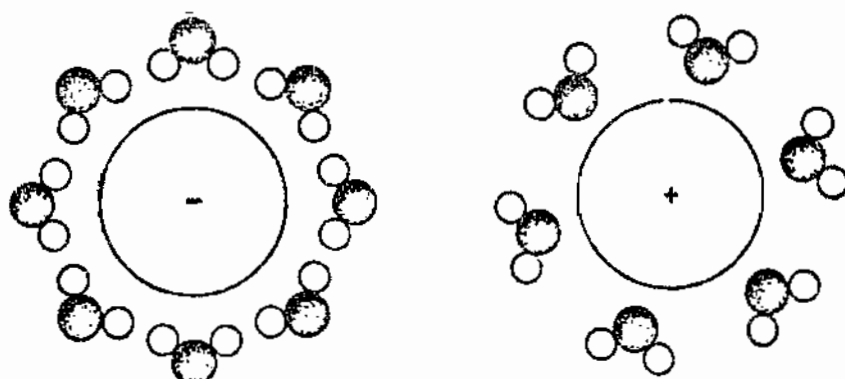
كشش سطحی بستگی به قدرت پیوند های بین مولكولی دارد . بنابراین روشن است كه خواص ویژه آب نیز به همین پیوندها بستگی دارد . نیروی جاذبه بین مولكولهای آب به دلیل پیوند های هیدرژن است كه در نتیجه جذب اتم هیدرژن یك مولكول با اتم اكسیژن مولكول مجاور صورت می پذیرد . توزیع مخصوص بار الكتریکی در مولكولهای آب موجب می شود كه شبکه ساختمانی متقارنی كه در شكل ۶-۱ نشان داده شده است بوجود آید . در یخ ، فواصل بین مولكولها زیاد بوده و به این دلیل وزن مخصوص آن كمتر از آب می باشد .

وقتی یخ ذوب می شود ، حدود ۱۵ درصد از پیوندها شكسته شده و قریب ۸ درصد از مولكولها از شبکه ساختمانی خارج می شوند . این عمل سبب می شود كه شبکه ساختمان آب فرو ریخته و وزن مخصوص آن افزایش پیدا كند و به حداكثر در ۴ درجه سانتی گراد برسد . وقتی درجه حرارت از ۴ درجه تجاوز كرد ، ارتعاشی كه در اثر افزایش حرارت در مولكولها بوجود می آید سبب می شود كه حجم آن افزایش پیدا كند (به شكل ۵-۱ مراجعه شود) . در مورد چگونگی ساختمان حقیقی آب مایع تردیدهایی وجود دارد . عده ای از محققین را عقیده بر این است كه ساختمان آب از مجموعه مرتبش مولكولها كه حالت شبکه ای بخود گرفته اند تشكيل یافته است فواصل بین این مجموعه ها از مولكولهایی كه بطور بی ترتیب ردیف شده اند پر شده است . (كاوانو^{۵۹} ، ۱۹۶۴) . بنظر می رسد ، كه آب به هر شكلی كه در آید فقط قسمتی از شبکه ساختمانی آن با درجه حرارت از بین می رود و حداقل ۷۰ درصد انرژی موجود در پیوندهای هیدرژنی یخ تا ۱۰۰ درجه حرارت سانتی گراد هم باقی می ماند .



شکل ۱-۶: نمایش طرز اتصال مولکولهای آب با پیوندهای هیدروژن در شبکه ساختمانی یخ. دایره‌های تیره رنگ اتمهای اکسیژن و دایره‌های روشن اتمهای هیدروژن را نشان می‌دهد. در حالت مایع مولکولها نزدیک‌تر بهم قرار گرفته‌اند (باسول و رده‌بوش^{۶۰}، ۱۹۵۶).

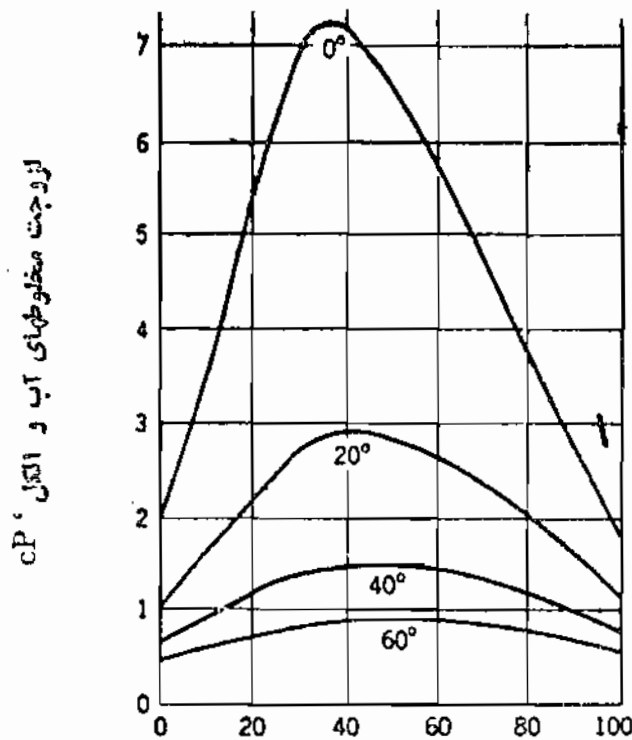
pH و یونهای موجود در آب بر ساختمان آن مؤثرند. زیرا، اسیدیته بر روی اندازه فاصله بین اتمهای اکسیژن و هیدروژن اثر گذاشته و یونها نیز در جذب مولکولهای آب اثر دارند. مولکولهای آب با یونهای موجود تولید پیوندهای دوقطبی نموده در نتیجه به وسیله غشائی از آب که بسختی روی آن تثبیت شده پوشانده می‌شوند (شکل ۱-۷).



شکل ۷-۱: ترتیب قرار گرفتن مولکولهای آب در لایه‌های جهت‌یابی شده در اطراف یونها. اتمهای اکسیژن نزدیک به کاتیونها و اتمهای هیدروژن نزدیک به آنیونها قرار گرفته‌اند. این لایه‌ها باعث می‌شوند یونهای با بار مخالف از هم جدا شده مستقلاً در محلول وجود داشته باشند، هم‌چنین بدلیل وجود این یونها ساختمان معمولی آب بهم خورده افزایش جزئی در حجم به وجود می‌آید (باسول و ردبوش، ۱۹۵۶).

بنا به عقیده برنال^{۶۱}، مولکولهای پروتئین، یونها و سلولها به‌طور معمول با مولکولهای آب پوشیده شده و گوئی لایه‌ای از یخ روی آنها قرار گرفته است. هنگامیکه آنها، آمیدها و مایعات قطبی دیگر با آب مخلوط شوند سیستمی را بوجود می‌آورند که ساختمان آن از هر یک از مواد تشکیل دهنده پایدارتر است. لزوجت زیاد چنین محلولهایی دلیل بارز این امر است. برای مثال، مخلوط آب و الکل در صفر درجه حرارت سانتی‌گراد دارای لزوجتی معادل چهار برابر لزوجت جداگانه آب یا الکل است. البته به‌طوری که در شکل ۸-۱ مشاهده می‌شود، ساختمان این محلولها با افزایش درجه حرارت به آسانی شکسته می‌شود. افزایش مواد غیر قطبی مثل بنزن یا هیدروکربنها به آب، موجب می‌شود پیوندهای هیدروژنی آب شکسته شده سوراخها یا مناطق نامنظمی در ساختمان آن بوجود آید. این سوراخها را مناطقی که شبکه ساختمانی محکم‌تری دارند

احاطه کرده است . آبی که بر روی مولکولهای بزرگ مثل پروتئینها پیوندد شده است اثر مهمی بر روی ساختمان آنها دارد . تانفورد^{۶۲} (۱۹۶۳) با ذکر نمونه‌هایی پیشنهاد کرده است که ثبات نسبی ویروسها، DNA و پروتئینهای گلوبولی را می‌توان بر مبنای پایداری آب موجود در آنها سنجید .



غلظت اتیل الکل در آب بر حسب درصد وزن

شکل ۸-۱: اثر اتانول بر روی لزوجت آب . مخلوط آب و محلولهای قطبی آبی در درجات حرارت پائین ، لزوجت آب را به مقدار زیادی افزایش می‌دهد . افزایش لزوجت به این دلیل است که چنین مخلوطی دارای ساختمانی فشرده‌تر است و مولکولهای آن مرتب‌تر از محلولهای تشکیل‌دهنده آن قرار گرفته‌اند (بینگهام و جکسون^{۶۳} ، ۱۹۱۸) .

قبلاً گفته شد که تغییرات حجم آب در اثر سرد و گرم شدن بعلت تغییر نسبت مولکولهایی است که در یک شبکه منظم با پیوندهای

هیدرژنی بهم اتصال یافته‌اند. بالا بودن نقطه جوشش در نتیجه این است که برای شکستن پیوندهای هیدرژن به مقدار زیادی انرژی احتیاج بوده لازم است که به‌ازاء تبخیر هر مولکول دو پیوند هیدرژنی شکسته شود. وزن مولکولی متان (CH_4) تقریباً برابر آب است ولی نقطه جوشش آن ۱۶۱- درجه سانتی‌گراد می‌باشد. زیرا، متان فاقد پیوندهای هیدرژنی بوده و برای شکستن نیروهای واندروالز که مولکولهای آن را بهم متصل نگه می‌دارد مقدار انرژی کمی مورد نیاز است.

بالا بودن لزوجت و کشش سطحی آب به این دلیل است که پیوندهای هیدرژنی بین مولکولها در مقابل تفسیر محل دادن مقاومت نشان می‌دهند. آب به وسیله شیشه، ذرات رس، ساواز و سایر موادی که با دارا بودن اتم اکسیژن در سطوح خود بتوانند با آن تشکیل پیوندهای هیدرژنی بدهند جذب شده آنها را مرطوب می‌کند. ولی، چون با پارافین و سایر هیدروکربنها نمی‌تواند پیوند هیدرژنی ایجاد کند آنها را مرطوب نمی‌نماید. مرطوب شدن پنبه به این دلیل است که آب با اتمهای اکسیژن مولکولهای ساواز پیوندهای هیدرژنی زیادی را تولید می‌کند ولی نایاون که دارای تعداد معدودی از اتمهایی است که بتواند چنین پیوندهایی را تشکیل دهد، با آب مرطوب نمی‌شود.

در است - هانسون^{۶۴} (۱۹۶۵) و عده دیگری از دانشمندان را عقیده بر این است که در آن دسته از خواص آب که از نظر بیولوژیکی اهمیت دارند ناپیوستگیهای وجود دارد. بنظر در است - هانسون در درجات حرارت ۱۵، ۳۰، ۴۵، و ۶۰ سانتی‌گراد خواص غیر منتظره‌ای

مشاهده می‌شود که در زندگی موجودات زنده مؤثر است . این نظر از طرف عده‌ای با تردید روبرو شده است. فالك و كل^{۶۵} (۱۹۶۶) عقیده دارند که مشاهده این خواص غیر متعارف ناشی از اشتباه در اندازه‌گیری بوده است .

خواص محلولهای آبی :

در فیزیولوژی گیاهی به ندرت با آب خالص سروکار داریم و آبی که در گیاهان و محیط ریشه وجود دارد محتوی مقدار زیادی مواد حل شدنی است. بنابراین ، لازم است که به اختلاف بین آب خالص و آب موجود در محلول پی‌برد . در این جا به اختصار در این مورد گفتگو خواهد شد و به خوانندگان توصیه می‌شود برای کسب اطلاعات بیشتر به کتب درسی شیمی فیزیک مراجعه نمایند .

خواص آب موجود در محلول در مقام مقایسه با آب خالص و با توجه به غلظت مواد حل شدنی موجود در محلول به اختصار در جدول ۱-۲ آورده شده است . در این جدول اثراتی که مقدار مواد حل شدنی بر روی فشار بخار ، نقطه جوشش و انجماد و فشار اسمتیک دارد ذکر گردیده است .

جدول ۱-۲: مقایسه خواص مربوط بهم محلولهای ملال^{۶۶} غیر

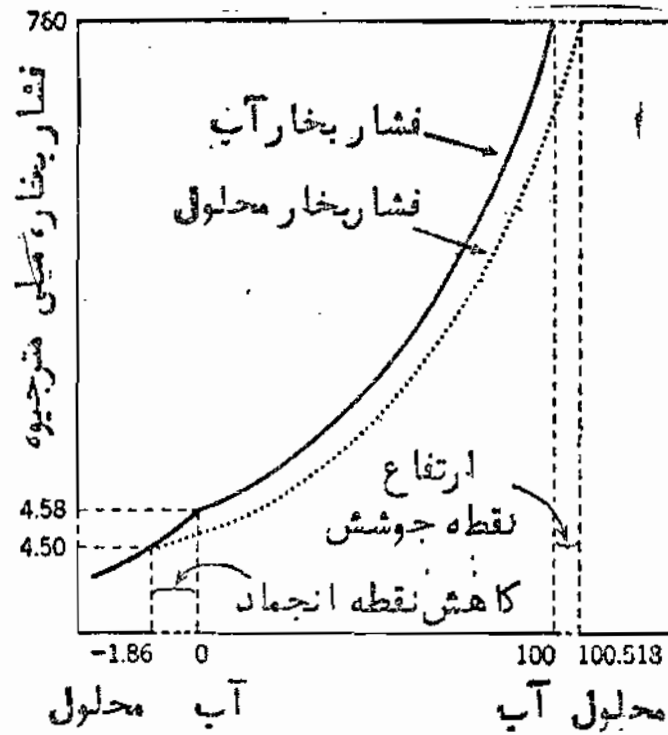
الکرولیت در مقایسه با آب .

محلولهای ملال	آب خالص	
۶۷ بر طبق قانون راولت کاهش پیدامی کند ۱۰۰/۵۱۸ درجه سانتی گراد ۱/۸۶ - درجه سانتی گراد ۲۲/۶۹ بار	۴/۵۸ در صفر درجه سانتی گراد ۷۶۰/۰ در صد درجه سانتی گراد ۱۰۰ درجه سانتی گراد صفر درجه سانتی گراد صفر	فشار بخار نقطه جوشش نقطه انجماد فشار اسمتیک پناسیل شیمیائی
کاهش پیدامی کند	ثبیت شده در صفر	

فشار بخار: کاهش فشار بخار آب در محلولها بدلیل رقیق شدن آنها با افزایش مواد حل شدنی است . این اثر در قانون راولت نشان داده شده است . بر طبق این قانون مقدار فشار بخار يك حلال در حال تعادل با يك محلول رقیق متناسب است با مقدار مل حلالی که در محلول وجود دارد .

$$e = e^0 \frac{n_{\omega}}{n_{\omega} + n_s} \quad (1-1)$$

که در آن e فشار بخار حلال خاص ، e^0 فشار بخار محلول ، n_{ω} تعداد ماوای حلال و n_s تعداد ماوای جسم حل شدنی است . این فرمول فقط در مورد محلولهای ملال رقیق (چند مل در ۱۰۰ گرم آب) صدق می کند . نقطه جوشش و انجماد : اثراتی که محلولها بر روی نقطه جوشش و انجماد دارند از طریق تغییر در فشار بخار آب ظاهر می شود (به شکل ۹-۱ مراجعه شود) . افزایش اجسام حل شدنی به آب موجب می شود



شکل ۱-۹: اثر یک مل از محلول غیر الکترولیت در ۱۰۰۰ گرم آب (محلول یک ملالی) بر روی نقطه انجماد، نقطه جوش و فشار بخار محلول. توجه شود که شکل بدون اشل ترسیم شده است.

فشار بخار و درجه حرارت تعادل حالات بخار، جامد و مایع آن جسم پائین آمده در نتیجه نقطه انجماد نیز کاهش یابد. می توان محاسبه کرد که فشار بخار در نقطه انجماد برای محلولی که محتوی یک مل از ماده ای غیر الکترولیت در آب باشد از $4/58$ به $4/50$ میانی متر تقلیل یافته درجه حرارت لازم برای انجماد آن نیز $1/86$ درجه سانتی گراد کاهش می یابد (دانیلز و آلبرتی^{۶۸}، ۱۹۶۳).

نقطه جوشش آب زمانی است که فشار بخار آن معادل فشار اتمسفر شود. حال اگر با افزایش اجسام حل شدنی به آن فشار بخار

پائین آورده شود، باید به آب موجود در محلول بیش از آب خالص حرارت داد تا بتوان فشار بخار لازم برای جوشش را تولید کرد.

فشار اسمتیک یا پتانسیل اسمتیک: قانون راولت نشان می‌دهد که با افزایش اجسام حل‌شدنی به آب، هرچه مقدار مل آب در محلول کاهش یابد فشار بخار آب در محلول پائین می‌آید. بنابراین، اگر آب و محلول را به وسیله غشائی که نسبت به آب قابل نفوذ بوده ولی در برابر اجسام حل‌شدنی غیر قابل نفوذ باشد از هم دیگر جدا کرد، مشاهده می‌شود که آب در جهت نزولی شیب فشار بخار یا پتانسیل شیمیائی به طرف محلول حرکت خواهد کرد. این حرکت تا زمانی که فشار بخار محلول و آب خالص با هم معادل شوند ادامه پیدا می‌کند. مقدار فشاری که لازم است مطابق شکل ۱-۱ روی محلول وارد آورد تا از حرکت آب جلوگیری کند به اسم فشار اسمتیک نامیده شده و به علامت π مشخص می‌گردد. وانت هوف^{۶۹} فرمولی فرمولی را ارائه داده است که همبستگی فشار اسمتیک و غلظت محلولها را نشان می‌دهد. شکل ریاضی این فرمول عبارت است از

$$\pi V = n_s RT \quad (1-2)$$

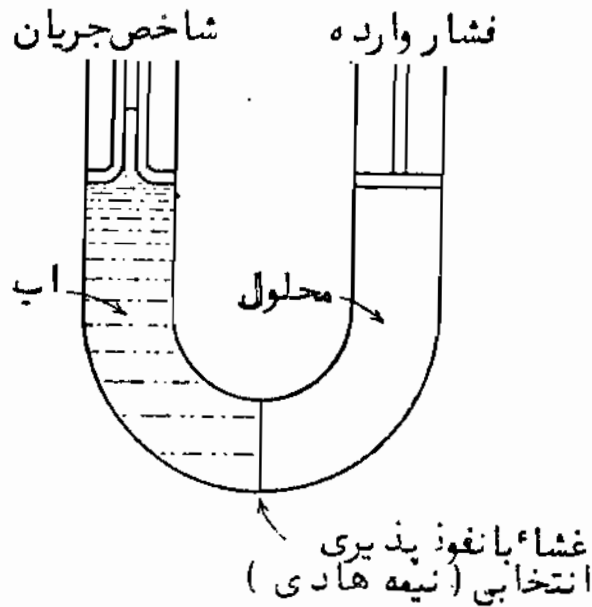
که π فشار اسمتیک بحسب بار یا اتمسفر، V حجم حلال به لیتر، n_s تعداد ماهای جسم حل‌شدنی، R عدد ثابت گازها (مل. درجه/ اتمسفر. لیتر. ۰/۰۸۲۰ و درجه حرارت مطلق می‌باشد. مقدار π برای يك مل از يك جسم حل‌شدنی در يك لیتر حلال در ۲۷۳ درجه کالوین برابر ۲۲/۴ یا ۲۲/۷ بار است. اندازه‌گیریهای مستقیم نشان داده‌اند که این رابطه فقط در مورد محلولهای رقیق و غیر قابل تجزیه صادق است. برای

الکتروایتهای تجزیه شده و نسبت به اجسام غیر قابل تجزیه ذرات زیادتری را از خود تولید می کنند اختلاف زیادی بین آنچه بطور مستقیم اندازه گیری می شود با آنچه به صورت تئوری محاسبه می گردد دیده می شود . مثلاً مقدار فشار اسمتیک محلول ملال NaCl تقریباً $2/43$ بار است حال آن که اگر بطور تئوری محاسبه شود معادل $7/22$ بار خواهد بود . بعضی از مولکولهای غیر قابل تجزیه که در آب قرار می گیرند با مولکولهای آن بهم چسبیده و به اصطلاح هیدراته می شوند . این عمل سبب می شود غلظت مؤثر آب کاهش پیدا کرده موجب افزایش فشار اسمتیک گردد . برای مثال می توان از محلول ساکاروز نام برد که ظاهراً هر مولکول آن با شش مولکول آب بهم چسبیده شده و فشار اسمتیک آن را از $7/22$ به $1/25$ بار تقلیل می دهد .

از روابطی که بین غلظت ، فشار بخار و نقطه انجماد وجود دارد می توان با توجه به مقدار کاهش انجماد یا فشار بخار ، میزان فشار اسمتیک را محاسبه کرد . چون مقدار کاهش نقطه انجماد و فشار بخار از نظر تئوری برای محلولهای ملال حقیقی در صفر درجه سانتی گراد به ترتیب معادل $1/86$ درجه سانتی گراد و $7/22$ بار است ، می توان فشار اسمتیک را از روی فرمول زیر بدست آورد :

$$\pi : 22.7 = T : 1.86 \quad (1-3)$$

که π فشار اسمتیک محلول بحسب بار و T مقدار کاهش ظاهری نقطه انجماد است . برای اطلاع از چگونگی بدست آمدن این فرمول به کتاب



شکل ۱۰-۱: نمای يك اسمومتر كه در آن غشائی قابل نفوذ به آب و غیر قابل نفوذ نسبت به اجسام حل شدنی، آب و محلول را از هم جدا می‌کند. فشار اسمتیک معادل فشاری است كه باید روی محلول وارد نمود تا از حرکت آب جلوگیری شود. حرکت آب را می‌توان از روی تغییرات سطح آب در لوله مؤنثی كه در طرف چپ نصب شده است مشاهده كرد.

كرافتز و همكاران^{۷۰} (۱۹۴۹) با كتب درسی شیمی فیزيك مراجعه شود. اندازه‌گیری فشار اسمتیک به روش كریوسكپی^{۷۱} نیز اگر به طرز صحیحی انجام شود نتیجه قابل اطمینانی را عاید می‌دهد. البته، كار كردن با شیره گیاهی اشكالاتی را تولید می‌كند كه در فصل هفتم كتاب كرافتز و همكاران (۱۹۴۹) و هم چنین مقاله بارز^{۷۲} در كتاب كز لوسكى^{۷۳} به تفصیل

70— Crafts et al

71— Cryoscopic

72— Barrs

73— Kozlowski

بحث شده است .

فشار اسمتیک را می توان با داشتن فشار بخار یا فشار بخار نسبی یارطوبت نسبی $\frac{e}{e^0} \times 100$ نیز محاسبه کرد . زیرا مطابق قانون راولت (معادله ۱-۱) می توان نوشت :

$$\frac{e}{e^0} = \frac{n\omega}{n\omega + e_s} \quad (1-4)$$

در سالهای اخیر استفاده از رطوبت سنج ترموکوپل^{۷۴} در اندازه گیری $\frac{e}{e^0}$ بسیار معمول شده است . طرز کار این رطوبت سنج ها در رابطه با اندازه گیری تنش آب در گیاهان در فصل ۱۰ مورد گفتگو قرار خواهد گرفت .

در مطالعه روابط بین آب و گیاه سعی می شود بجای کلمه فشار از اصطلاح پتانسیل استفاده شود . اصطلاح پتانسیل اسمتیک نیز بجای فشار اسمتیک معمول گردیده است . این دو از نظر عددی با یکدیگر برابر بوده و فقط پتانسیل اسمتیک با علامت منفی نشان داده می شود . اساس به کار گرفتن کلمه پتانسیل به دلایلی است که ذیلاً به آن اشاره می شود .

پتانسیل شیمیائی آب : پتانسیل شیمیائی هر ماده ای که در یک سیستم قرار گیرد با قابلیت آن ماده برای انجام کار سنجیده می شود . این پتانسیل از نظر مقدار معادل جزء ملی انرژی آزاد گیبز^{۷۵} است

74— Thermocouple psychrometer

75— Partial molal Gibbs free energy

(اسپانر^{۷۶}، ۱۹۶۴). در يك محلول ساده که از مخلوط ماده غیرالکترولیت و آب تشکیل شده باشد، مقدار پتانسیل شیمیائی آب به غلظت مولکولی آب و میزان متوسط انرژی آزاد هر مولکول بستگی دارد. به عبارت دیگر اندازه ملی آب عامل تعیین کننده پتانسیل شیمیائی آن است. وجود اجسام حل شدنی در آب موجب می شود پتانسیل شیمیائی آن نسبت به آب خالص کاهش یابد. مقدار این کاهش را می توان از روی فرمول زیر محاسبه کرد.

$$\mu_w - \mu_w^0 = RT \ln N_w \quad (1-5)$$

که μ_w پتانسیل شیمیائی آب موجود در محلول، μ_w^0 پتانسیل شیمیائی آب خالص (به واحد آرگ درمل) T و R به ترتیب عدد ثابت گازها و درجه حرارت مطلق و N_w مقدار مل آب است. در مورد محلولهای یونی بجای مقدار مل فعالیت آب a_w به کار گرفته می شود. چون آب يك محلول ساده نیست، معمولاً بجای N_w فشار بخار نسبی $\frac{e}{e^0}$ به کار می رود که در این صورت:

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

وقتی فشار بخار آب در سیستم مورد نظر معادل فشار بخار در آب خالص آزاد باشد $\frac{e}{e^0}$ صفر بوده و در نتیجه تفاوت پتانسیل نیز صفر خواهد شد. بنابراین، آب خالص آزاد به آبی اطلاق می شود که پتانسیل شیمیائی آن صفر باشد. وقتی فشار بخار سیستم کمتر از آب خالص باشد $\ln \frac{e}{e^0}$ منفی بوده پتانسیل سیستم نیز کمتر از آب خالص آزاد بوده و با علامت منفی نشان داده می شود.

در مطالعه روابط آب و سلول ، پتانسیل شیمیائی با واحد ارگ در مل توصیف می شود ولی اگر چنانچه واحد های انرژی برای هر واحد حجم محاسبه شوند استعمال پتانسیل شیمیائی ساده تر خواهد شد . اگر چنانچه دوطرف معادله (۶-۱) بر جزء ملی حجم آب^{۷۷} تقسیم گردد ، می توان بجای اندازه گیری مقدار انرژی در واحد حجم ، فشار را اندازه گیری کرد . زیرا ،

$$\psi_w = \frac{\mu_w - \mu_w^*}{\bar{V}_w} = \frac{RT \ln e/e^*}{\bar{V}_w} \quad (1-7)$$

واحد ارگ در هر سانتی متر مکعب معادل واحد فشار دین در سانتی متر مربع است که معمولا با اتمسفر یا بار توصیف می شود . هر يك بار معادل ۹۸۷/۰ اتمسفر یا ۱۰^۶ دین در سانتی متر مربع و یا يك ارگ در سانتی متر مکعب است .

پتانسیل آب در هر سیستم با عواملی که موجب کاهش فشار بخار نسبی می شوند تقلیل پیدا می کند .

(۱) افزایش اجسام حل شدنی : تجمع مولکولهای آب در سطح یونها یا مولکولهای جسم حل شدنی باعث رقیق شدن آب شده درجه فعالیت آن را تقلیل می دهد .

(۲) نیروهای ماتریک (مشمول بر نیرو های سطحی) و مؤینه ای کوچک^{۷۸} خاک ، دیواره های ساول ، پرتوپلاسم و سایر مواد جذب کننده آب .

(۳) کشش یا فشار منفی : شبیه آنچه در آوندهای گیاهان عرقزا مشاهده می گردد .

77— Partial molal volume of water

78— Microcapillary forces

(۴) کاهش درجه حرارت T .

پتانسیل آب در هر سیستم با عواملی که موجب بالا رفتن فشار بخار نسبی می شوند افزایش پیدا می کند .

- (۱) فشار : شبیه آن چه در ساولها موجب بزرگ شدن دیواره آنها می گردد .
(۲) افزایش درجه حرارت T .

اصطلاحات روابط آب و سلول :

مطالعه روابط بین آب و سلول از ربع دوم قرن نوزدهم آغاز شد . در آن زمان داتروشت^{۷۹} فرضیه اسمزی و سپس ترائوب^{۸۰} (۱۸۶۷) و پففر^{۸۱} (۱۸۷۷) فرضیه نفوذ پذیری از غشاءهای نیمه هادی را پیشنهاد نمودند . دوریز^{۸۲} در سال ۱۸۸۴ روی پلاسمولیز^{۸۳} مطالعه نموده و شرایط لازم برای ایجاد آماس در سلول را تشریح کرده است .

در اوایل قرن بیستم مشخص شد که حرکت آب را از ساولی به سلول دیگر نمی توان بر اساس شیب فشار اسمتیک توجیه نمود بلکه بهتر است بجای آن شیب پتانسیل آب به کار گرفته شود . مطالعاتی که روی جذب آب توسط ساولها و بافتها صورت گرفته است موجب انتشار اصطلاحات زیادی در این زمینه شده است . از این گونه اصطلاحات می توان نیروی مکش^{۸۴} یا ساکرافت^{۸۵} (ارسپرونک و باوم^{۸۶}، ۱۹۱۶) قدرت

79—Dutrochet

80—Traube

81—Pfeffer

82—De vries

83—Plasmolysis

84—Suction farce

85—Saugkraft

86—Ursprung and Blum

جذب آب^{۸۷} (تودی)^{۸۸} ، هیدراتور^{۸۹} (والتر^{۹۰}، ۱۹۳۱) ، فشار خالص اسمتیک^{۹۱} (شول^{۹۲}، ۱۹۳۰) ، کمبود فشار پخشیدگی^{۹۳} (مایر^{۹۴}، ۱۹۳۸) ، پتانسیل آب^{۹۵} (اوون^{۹۶}، ۱۹۵۲) ؛ اسلاچر و تیلر^{۹۷} و بعضی دیگر را نام برد .

کمبود فشار پخشیدگی :

اصطلاح کمبود فشار پخشیدگی که با علامت DPD نشان داده می شود ، بوسیله مایر پیشنهاد و سپس در کتاب درسی مایرواندرس^{۹۸} (۱۹۵۲) به کار گرفته شد . به طوری که بیش از اصطلاحات دیگر مورد مصرف پیدا کرد . کمبود مقدار فشار پخشیدگی برای آبی که در داخل سلول یا محلولی وجود داشته باشد ، عبارت است از تفاوت فشار پخشیدگی آن با فشار پخشیدگی آب خالص در همان درجه حرارت و فشار اتمسفر . اگر چنانچه سلونی در داخل آب خالص قرار گیرد ، با اندازه گیری مقدار فشاری که تحت آن آب وارد سلول می شود ، می توان کمبود فشار پخشیدگی آب داخل سلول را محاسبه کرد .

معادل کمبود فشار پخشیدگی عبارت است از :

$$DPD = OP - TP$$

(I-3)

87— Water - absorbing power

88— Thoday

89— Hydratur

90— Walter

91— Net osmotic pressure

92— Shull

93— Diffusion pressure deficit

94— Meyer.

95— Water Potential

96— Owen

97— Slayter and Taylor

98— Meyer and Anderson

که OP فشار اسمتیک محتویات سلول و TP فشار آماش داخل سلول است .

با وجودی که کاربرد اصطلاح کمبود فشار پخشیدگی بسیار مفید واقع شده است ، توسعه روز افزون علم گیاهشناسی بحدی است که بهتر است بجای آن از اصطلاحات علوم پایه ترمودینامیک و شیمی فیزیک استفاده گردد . امروزه در شیمی فیزیک به ندرت از فشار پخشیدگی گفتگو می شود . استعمال آن در علوم فیزیکی نیز پژوهشگران را دچار اشکال می کند . در صورتی که مفهوم اصطلاح پتانسیل شیمیائی که در علوم فیزیکی و خاکشناسی به کار می رود برای بسیاری از پژوهشگران روشن است . استعمال اصطلاحات ترمودینامیکی ارزیابی و جداسازی اجزاء مختلف اسمتیک ، ماتریک و فشار را که بروی پتانسیل آب داخل سلول و با قتهامؤثرند ممکن می سازد (کرامر و همکاران^{۹۹}، ۱۹۶۶؛ اسلاچرو تیلر^{۱۰۰}، ۱۹۶۰) . به دلایل فوق در این کتاب نیز بجای کمبود فشار پخشیدگی اصطلاح پتانسیل آب به کار خواهد رفت.

کاربرد اصطلاحات ترمودینامیکی تازگی نداشته بلکه آنچه امروز بنام پتانسیل آب خاک مشهور است قبلا تحت عناوینی از قبیل پتانسیل موئینه ای^{۱۰۱} و انرژی آزاد ویژه^{۱۰۲} به ترتیب توسط باکینگهام^{۱۰۳} (۱۹۰۷) و ادلفسن^{۱۰۴} (۱۹۴۷) پیشنهاد شده بودند . اصطلاح انرژی آزاد خالص داده شده^{۱۰۵} که توسط برویر^{۱۰۶} عنوان شده است نیز معادل اصطلاح

99— Kramer et al

100— Slatyer and Tylor

101— Capillary Potentival

102— Specific free energy

103— Buckingham

104— Edlefsen

105— Net influx free energy

106— Broyer

پتانسیل آب است . باید توجه داشت که اصطلاحاتی که توسط بروویروادلفسن پیشنهاد شده بود ، به دلیل عدم آشنائی دانشمندان علوم گیاهی با آنها ، نتوانستند مورد استفاده زیاد قرار گیرند .

پتانسیل آب سلولی :

در اوایل این فصل از فرضیه پتانسیل آب بعنوان معیاری در اندازه گیری مقدار انرژی آزاد آب یاد شد . حال می توان این فرضیه را در مورد سلولهای گیاهی نیز بکار برد . عوامل مؤثر بر روی روابط آب و سنول در شرایط تعادل یک حرارتی (ایزوترم)^{۱۰۷} در معادله زیر خلاصه شده است :

$$\psi_{\text{cell}} = \psi_s + \psi_p + \psi_m \quad (1-9)$$

در این معادله ψ_{cell} پتانسیل آب موجود در داخل سلول و ψ_s ، ψ_p و ψ_m به ترتیب اجزاء پتانسیل مربوط به اجسام حل شدنی ، فشار و نیرو های ماتریک می باشند . ψ_s اثر اجسام حل شدنی و ψ_m تأثیر کلویدهائی را که با موکولهای آب پیوند شده اند و نیز اثر سطوح مختلف را بر روی پتانسیل آن نشان می دهند . این دو از نظر علامت منفی هستند . علامت ψ_p مثبت است مگر در موارد نادری که فشار دیواره های سلول منفی باشد . باید در نظر داشت که ممکن است پتانسیل فشار (ψ_p) داخل آوندها در هنگام تعرق منفی و برعکس در آن دسته از گیاهان که با فشار ریشه ای مواد زائد را از نوک برگها به خارج ترشح می کنند مثبت باشد . معمولاً مجموع سه جز پتانسیل عددی است منفی ولی وقتی که فشار آماس سلول

خیالی زیاد باشد این حاصل جمع صفر خواهد شد . در چنین شرایطی اثر مثبت پتانسیل فشار بوسیله پتانسیل منفی اسمتیک و ماتریک خشی می شود .

مقدار ψ_m در مقایسه با ψ_p و ψ_s بسیار ناچیز است (بجز در مورد بافتهای خیالی خشک و یا سلولهای که دارای واکوئولهای کوچکی هستند) و اگر از آن صرف نظر شود معادله (9-1) به صورت زیر در خواهد آمد:

$$\psi_{cell} = \psi_s + \psi_p \quad (1-10)$$

چنانچه حجم ساول یا ψ ثابت بماند، رابطه فوق در مورد ساولهای با فشار آماس مختلف به صورت زیر است :

	$\psi_{cell} = \psi_s + \psi_p$	
آماس	$0 = -20 + (+20)$	او
نیمه آماس	$-10 = -20 + (+10)$	بار
پرمرده	$-20 = -20 + 0$	بار

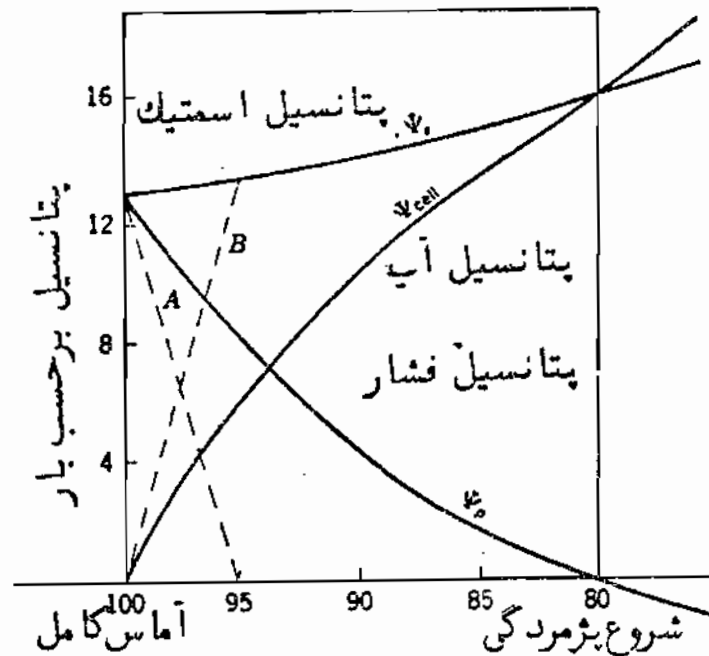
بعضی از مؤلفین شکل دیگری از معادله (10-1) را پیشنهاد کرده اند که در آن بجای ψ_p فشار ایستابی (هیدرواستاتیک) p و بجای ψ_s فشار اسمتیک π جایگزین شده است :

$$\psi_{cell} = p - \pi \quad (1-11)$$

از معادلات (8-1) و (9-1) چنین نتیجه می شود که کمبود فشار پخشیدگی از نظر مقدار مساوی ψ_{cell} و از نظر علامت مخالف آن است. به عبارت دیگر :

$$\psi_{cell} = -DPD \quad (1-12)$$

قبلا نیز گفته شد که پتانسیل آب داخل ساول کمتر از آب خالص بوده و علامت آن منفی است حال آنکه DPD کمیتی را نشان می دهد و



حجم نسبی سلول

شکل ۱-۱۱ روابط بین حجم سلول پتانسیل اسمتیک ، فشار آماس و پتانسیل آب ساولی . خطوط مستقیم مربوط به سلولهای با قابلیت انقباض زیاد و خطوط منقطع مربوط به سلولهای با قابلیت انقباض کم می باشند . A نماینده پتانسیل فشار و B نماینده پتانسیل آب ساولی است . پتانسیل آب واسمتیک منهای پتانسیل فشار مثبت است (اقتباس از هوفلر^{۱۰۸} ۱۹۲۰ و بنت-کلارک^{۱۰۹} ۱۹۵۹ با تغییرات اصلاحی). گاردنر و اهلیگ^{۱۱۰} (۱۹۶۵) نشان داده اند که منحنی تغییرات پتانسیل فشار خطی مستقیم بوده و شیب آن در نقطه ۲ یا ۳ بار بهایر قابل ملاحظه ای تغییر می کند . اگر در نتیجه پلاسمولیز دیواره های سلول چروکیده شوند، فشار آماس منفی شده در نتیجه ψ_{cell} کمتر از ψ_s می شود .

از نظر علامت مثبت می باشد .

چون ψ_w منفی است ، با افزایش تنش آب مقدار آن کاهش پیدا می کند . شبیه این حالت در خواندن درجات حرارت زیر صفر نیز مشاهده می شود . بطوریکه ، هرچه درجات حرارت منفی از نظر مقدار افزایش یابد ، درجه حرارت مطابقت تقلیل پیدا می کند .

روابط بین cell و عوامل کنترل کننده آن در شکل ۱۱-۱ نشان داده شده است . این روابط در مورد ساولهائی صادق است که با تغییر آماس حجم آنها نیز بطور قابل ملاحظه ای تغییر نمایند . در این شکل بخوبی می توان تغییرات پتانسیل اسمتیک (ψ_s) و cell را در رابطه با حجم ساول و فشار آما س (ψ_p) مشاهده کرد .

اگر $\psi_p = \psi_s$ باشد ، پتانسیل آب داخل ساول cell به طرف صفر میل میکند و برعکس چنانچه ψ_q به سمت صفر میل کند (شروع پلاسمولیز) $\psi_{cell} = \psi_s$ خواهد شد . معمولاً تغییرات ψ_q طوری ترسیم می شود که گوئی رابطه بین فشار آماس و حجم ساول خطی است ، حال آنکه ممکن است این مطالب صحیح نباشد . گرچه تغییرات حجم در ساولهائی که جدار ضخیم دارند اندک است (حدود ۲ تا ۵ درصد) ، ولی در بعضی از ساولهای پارانشیمی جدار نازک تغییرات حجم به ۴۰ درصد می رسد . در چنین شرایطی شکل رابطه تغییرات پتانسیل های فشار و اسمتیک منحنی است (بنت-کلارک^{۱۱۱} ، ۱۹۵۹ - صفحات ۱۷۴-۱۷۱ ، کرافتز و همکاران^{۱۱۲} ۱۹۴۹ فصل ۷ ، کامیا و همکاران^{۱۱۳} ، ۱۹۶۳) .

111—Bennet - Clark

112— Crafts et al

113—Kamiya et al

گاردنر و اهلیگ^{۱۱۴} (۱۹۶۵) نشان داده‌اند که در نقطه پتانسیل فشار ۲ یا ۳ بار تغییر محسوسی در شکل منحنی فشار آماس بوجود می‌آید. روشن است که رابطه بین تغییرات حجم با آماس خطی نیست. بنابه نظر کامیا و همکاران (در سلولهای نایتلا منحنیهای پتانسیل مربوطه به انبساط و انقباض بر یکدیگر منطبق نیستند).

وقتی که ساول پلاسمولیز (پژمرده) شود، پروتوپلاستها از جدار آن خارج می‌شوند. در بعضی موارد پروتوپلاستها به سختی به دیواره ساول چسبیده شده جدار آن را به داخل می‌کشانند. این عمل تنش را در آب داخل سلول ایجاد می‌کند. (کرافتز و همکاران، ۱۹۴۹، صفحات ۸۵ - ۸۳). احتمالاً پلاسمولیز به ندرت در طبیعت اتفاق می‌افتد ولی در بعضی از گیاهان که باتنش شدید آب مواجه هستند ψ_{cell} از ψ_s کوچک‌تر بوده و اندازه‌گیریها نشان می‌دهند که فشار جدار ساول منفی است. اسلاچر^{۱۱۵} (۱۹۷۵) دریافته‌است که در پنبه و گوجه‌فرنگی پژمرده داده، مقدار ψ_{cell} ۵ تا ۱۰ بار کوچک‌تر از ψ_s است و حتی در مورد اکاسیا تفاوت از این هم بیشتر است (اسلاچر^{۱۱۵}، ۱۹۶۰). تفاوت‌های فاحش‌تر نیز در مورد ساولهای خزه و سرخس‌ها گزارش شده‌اند (بنت-کلارک، ۱۹۵۹ صفحه ۱۷۴).

114— Gardner and Ehlig

115— Slatyer

پتانسیل‌های ماتریک و فشار در رابطه با مقدار آب :

تأثیر مقدار آب بر اجزاء فشار و ماتریک پتانسیل آب سلولی از اهمیتی نسبی برخوردار است که هنوز نکات ناشناخته‌ای در آن به چشم می‌خورد. تأثیر این دو جزء بر پتانسیل آب جمع‌پذیر است. به این معنی که اگر مقداری ماده جاذب آب به محلول اضافه شود، پتانسیل آب کاهش پیدا می‌کند. البته بولت و فریسل^{۱۱۶} نشان داده‌اند که اگر ψ_m و ψ_s هر یک جداگانه اندازه‌گیری شوند مجموع آنها با مقدار کل پتانسیل آب متفاوت خواهد بود. این اختلاف بدلیل واکنش بین محلول و جزء پتانسیل ماتریک است. اسلاویک^{۱۱۷} (۱۹۶۳) دریافت که با کاهش مقدار آب برگه، ψ_s سریعتر از آن چه تصور می‌رود تقلیل می‌یابد. او همچنین پیشنهاد کرده است که با کاهش آب، نسبت آب پیوسته به مقدار کل آب ساول افزایش پیدا کرده در نتیجه آب کمتری به عنوان حلال در دسترس قرار می‌گیرد. ویلسون^{۱۱۸} (۱۹۶۷) نیز نشان داده است که ψ_s بیشتر به تغییر مقدار آب بستگی دارد تا به تغییر غلظت اجسام حل‌شدنی و پیشنهاد می‌کند که هر چه مقدار آب کاهش پیدا کند، درصد بیشتری از آن بصورت پیوسته در خواهد آمد. از طرف دیگر گاردنر و اهلیگ^{۱۱۹} (۱۹۶۵) با مطالعه روی چهار گونه گیاهی نشان داده‌اند که تغییر ψ_s متناسب با تغییر مقدار آب است. آنها همچنین دریافته‌اند که در فشار آماس پایین‌تر از ۲ بار تغییراتی در مدول

116— Bolt and Frissel

117— Slavik

118— Wilson

119— Gardner and Ehlig

الاستیسیته^{۱۲۰} جدار ساقول ایجاد می گردد. در نشار آماس که بی بالاتر از صفر تغییر مدول الاستیسیته^{۱۲۰} موجب پژه مردگی گیاه می شود. $\frac{1}{8}$ ممکن است بر روی حرکت بخار آب در فضا های بین ساقولی یافته های گیاه (ترتیس^{۱۲۱})، (۱۹۳۷) و یا حرکت آن در خاک مؤثر باشد (به فصل دوم مراجعه شود).

رابطه حرارت و پتانسیل آب :

قبلا اشاره شد که بالارفتن درجه حرارت افزایش و پائین رفتن آن کاهش پتانسیل آب را موجب می گردد. بنابه اظهار اسپانر^{۱۲۲} (۱۹۶۴) صفحه ۲۰۷) افزایش يك درجه حرارت پتانسیل آب را ۸۰ بار بالا می برد. به عبارتی، در يك محلول باز در شرایط ۸۰- بار آب تقویر شده به آب خالصی که حرارت آن يك درجه خنك تر از محلول است تبدیل می شود. با توجه باین که اختلاف درجه حرارت بین قسمت های مختلف گیاه از چندین درجه متجاوز است، ممکن است چنین وانمود شود که اثر درجه حرارت بر اجزاء ماتریك، اسمتیک و فشار پتانسیل آب غالب است. ولی خود گویا است که چنین تصویری نمی تواند صحیح باشد. زیرا در اواسط روز آب از ریشه های سرد به طرف برگ های گرم در حرکت است. در حقیقت اختلاف درجه حرارت فقط در شرایط بخصوصی بر حرکت آب مؤثر می باشد. حرارت زمانی بر عبور آب از غشاهای مؤثر واقع می شود که اولاً هدایت حرارتی غشاء کم بوده و در ثانی اندازه منافذ

120— Modulus of elasticity

121— Curtis

122— Spanner

آن بسیار كوچك باشد . ایجاد شیب حرارتی در غشاء سلول به نحوی که بتواند ترمواسمز^{۱۲۳} نسبتاً زیادی را تولید کند بسیار دشوار است. بخصوص که این عمل برای سیستمی مثل آوندها ، بهیچ وجه عملی نیست . حتی زمانی که آب مایع از جای گرم به نقطه سردتری پخشیده می شود ، به دلیل وجود شیب فشار ایستابی (هیدرواستاتیک) جریان یابی توده ای (جرمی) در جهت عکس برقرار شده اثر آن را خنثی می کند . به این دلیل بنظر می رسد که درجه حرارت نمی تواند در انتقال آب مایع نقش مؤثری داشته باشد (بریگز^{۱۲۴} ۱۹۶۷). گرچه درجه حرارت در انتقال آب از قسمت گرم میوه ها یا سبزیجات به قسمت سرد آنها مؤثر است . (کرتیس^{۱۲۵} ۱۹۳۷، و تو^{۱۲۶} ۱۹۶۳) ولی احتمالاً این حرکت بصورت بخار صورت می پذیرد .

هیدراتور:

هرگونه بخشی پیرامون اصلاحات آب ساولی باید هیدراتور^{۱۲۷} یا هیدراچر^{۱۲۸} را نیز در برگیرد. این اصطلاح در سال ۱۹۳۱ به وسیله والتر^{۱۲۹} پیشنهاد و متعاقب آن در مقالات زیادی به کار گرفته شد (والتر^{۱۲۹} ۱۹۶۳، و ۱۹۶۵، کریب^{۱۳۰} ۱۹۶۷) . معنی دقیق این اصطلاح به وضوح روشن نیست (رنر^{۱۳۱} ۱۹۳۳، شمولی و کوهن^{۱۳۲} ۱۹۶۴، استاکر^{۱۳۳} ۱۹۶۰)

123— Thermoosmosis

124— Briggs

125—Curtis

126—Veto

127—Hydratur

128—Hydrature

129—Walter

130— Kreeb

131— Renner

132— Shmueli and Cobon

133—Stocker

والتر (۱۹۶۵) اظهار می‌دارد که هیدراتور عبارت است از مقدار نسبی فشار بخار آب، یعنی، فشار بخار آب موجود در واکوئولها و سیتوپلاسم نسبت به آب خالص در درجه حرارت و فشار مساوی. بنابراین در ساولهای که کاملاً آماس هستند با وجودیکه عملاً فشار بخار شیره ساولی معادل آب آزاد است اما فشار بخار نسبی آن کمتر از آب خالص می‌باشد. زیرا بر طبق تعریف هیدراتور، فشار بخار شیره ساولی بر اساس درصد فشار بخار آب آزاد در شرایط فشار مساوی توصیف شده است.

بنابراین، قسمت‌های مختلف ساول دارای هیدراتورهای متفاوتی هستند. بطوریکه اسلاچر^{۱۳۴} (۱۹۶۷) اظهار داشته است از نظر کلی هیدراتور ساول معادل پتانسیل آب آن و هیدراتور شیره واکوئول و سیتوپلاسم مساوی پتانسیل اسمتیک است. از چنین وضعی می‌توان نتیجه گرفت که هیدراتور اصطلاحی است مبهم و غیر قابل استفاده. برای کسب اطلاعات بیشتر در مورد این اصطلاح می‌توان به نوشته‌های ودرلی^{۱۳۵} (۱۹۶۵) و کریب (۱۹۶۷) مراجعه کرد.

نامفهومی معنی هیدراتور مرّجّب شده است که نظریه والتر نیز بروشنی تفهیم نگردد. به موجب این نظریه برای تعیین درجه آبکی (هیدراته) بودن سیتوپلاسم بهتر است به جای به کار گرفتن پتانسیل کلی آب ساول، از پتانسیل اسمتیک شیره واکوئولی استفاده شود. در هر حال والتر نیز عقیده دارد که تبادل آب بین ساولها بوسیله پتانسیل آن کنترل می‌شود.

134— Slatyer

135— Weatherley

آب پیوسته:

اصطلاح آب پیوسته مربوط به اطلاعات قدیمی تری است که در زمینه فیزیولوژی گیاهی انتشار یافته است. این اصطلاح بخواه در مسائل مربوط به مقاومت در برابر سرما و خشکی به کار گرفته می شود. گرتنر^{۱۳۶} (۱۹۳۸) مبدا این اصطلاح و روشهای اندازه گیری آن را مورد گفتگو قرار داده است. این مطالب به وسیله کرامر^{۱۳۷} (۱۹۵۵) نیز مورد بررسی قرار گرفته است. فرضیه آب پیوسته بر این اساس استوار است که نسبت متغیری از آب موجود در مواد زنده و غیر زنده نقشی را ایفا می کند که با آب آزاد متفاوت است. آب پیوسته دارای فشار بخار کم بوده تا چندین درجه زیر صفر منجمد نمی شود، قابلیت حل کردن مواد را نداشته و به نظر می رسد که در فرآیندهای فیزیولوژیکی وارد عمل نمی گردد. در عمل آب پیوسته به آبی اطلاق می شود که در درجات حرارت زیر صفر (معمولاً ۲۰ تا ۲۵ درجه سانتی گراد) منجمد شود. نیروئی که این آب را به صورت پیوسته درمی آورد از پتانسیل ماتریک ψ_m که در معادله (۹-۱) نشان داده شده تشکیل یافته است.

باید توجه داشت که حد فاصل مشخصی را نمی توان بین آب ناپیوسته و پیوسته تعیین کرد بلکه تغییر آب بین این دو شکل تدریجی است. انجماد و جدا کردن آب آزاد به آسانی صورت می گیرد و به تدریج که آب به صورت پیوسته درآید به سختی به سطوح چسبیده می شود. به طوری که در درجات حرارت خیای پائین تر از صفر و یا در گرمخانه ها در حرارت ۱۰۰ درجه حتی برای مدتی طولانی نیز قابل جدا شدن نخواهد بود. بدون شك آبی که به این وسیله پیوند شده است نمی تواند به عنوان ماده تشکیل دهنده سلول در

مقاومت بعضی از بذرها ، هاگها ، میکروارگانیسرها و تعداد معدودی از گیاهان بزرگ در برابر خشکی مؤثر واقع شود . در هر حال ، کوششهایی صورت گرفته است تا بتوان اختلاف بین مقاومت گیاهان گلدار را در برابر سرما یا خشکی بر اساس اختلاف آنها در مقدار آب پیوسته شان توجیه کرد ولی این کوششها نتیجه بخش نبوده است . مقدار آب پیوسته در بافتهای مختلف گیاهی متفاوت است . این اختلاف به دلیل سن ، سابقه تاریخی گیاه و هم چنین روش اندازه گیری می باشد (به جدول ۱-۳ مراجعه شود) . نویت^{۱۳۸} (۱۹۵۱) اطلاعات مربوط به آب پیوسته را در رابطه با تنش آب جمع آوری و مورد گفتگو قرار داده است .

جدول ۱-۳ اثر درجه حرارت انجماد بافتها بر مقدار آب پیوسته

(از کرامر ، ۱۹۵۵)

نوع اندام گیاهی	مقدار کل آب بر حسب درصد وزن تازه	درجه حرارت انجماد	مقدار آب پیوسته بر حسب درصد کل آب	مقدار آب پیوسته بر حسب درصد وزن خشک
برگهای سوزنی کاج	۵۶/۸	-۱۲	۳۵/۰	۴۶/۰
		-۲۲		۳۷/۰
		-۱۰	۸۲/۰	۷۲/۲
		-۲۰		۳۸/۷
		-۳۰		۱۱/۸
		-۴۰		۱۱/۵
ریشه های غیر خشبی شیدر	۸۲/۰	-۵۰		۱۰/۶
		-۱۵	۱۵/۴	۷۸/۰
		-۲۵	۱۳/۶	۶۹/۱
ریشه های خشبی سپر	۸۲/۳			

روابط آب و سلول :

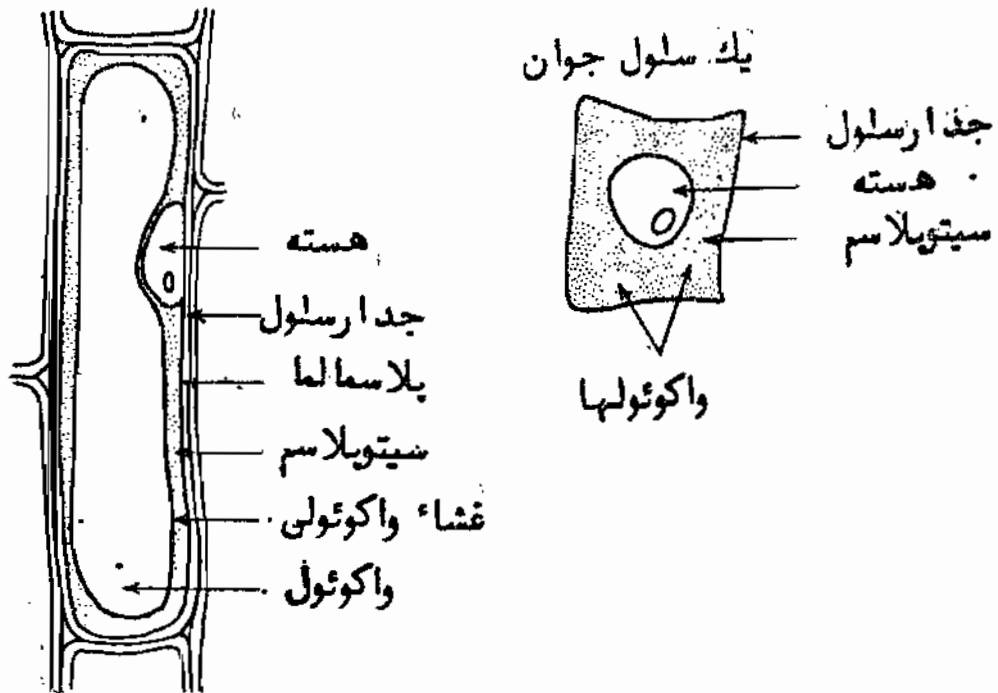
روابط بین آب و گیاهان تحت الشعاع روابطی است که هر یک از سلولها با آن دارند. زیرا تقریباً تمام آب موجود در گیاه در سلولها و بخصوص واکوئولها است، بنابراین، درک ساختمان سلول و روابط آن با آب لازمه تفهیم روابط آب و گیاه است. سلولهای گیاهی از نظر اندازه، شکل، مقدار آب، نفوذپذیری و دیگر خصایص بسیار متنوعند.

ساختمان سلول :

نمونه‌ای از سلول پاراننشیمی که بیشتر بافتهای ذخیره‌کننده آب گیاه از آن تشکیل یافته در شکل ۱۲-۱ نشان داده شده است. برخلاف سلولهای جوان که در شکل مشاهده می‌شود این سلولها دارای **جداری نسبتاً نازک** می‌باشند که لایه‌ای از سیتوپلاسم را دربرمی‌گیرد. سیتوپلاسم نیز به نوبه خود واکوئول مرکزی بزرگی را احاطه می‌کند. در این جا فقط به طور اختصار به ساختمان سلول اشاره می‌شود و برای کسب اطلاعات بیشتر می‌توان به کتب درسی سیتولوژی مراجعه کرد. توسعه میکروسکپ الکترونی دریچه جدیدی را در مطالعه روابط بین ساختمان و وظایف سلول گشوده است. متأسفانه در این جا تا اندازه‌ای زود است که بتوان اطلاعاتی را که به این روش پیرامون جذب آب و املاح بدست آمده است ارزیابی و به کار گرفت. فری-ویسلینگ و موله‌تالر^{۱۳۹} (۱۹۶۵) اطلاعات مفصلی را پیرامون ساختمان ماورائی سلول جمع‌آوری نموده‌اند. نمونه‌ای از یک سلول گیاهی که با استفاده

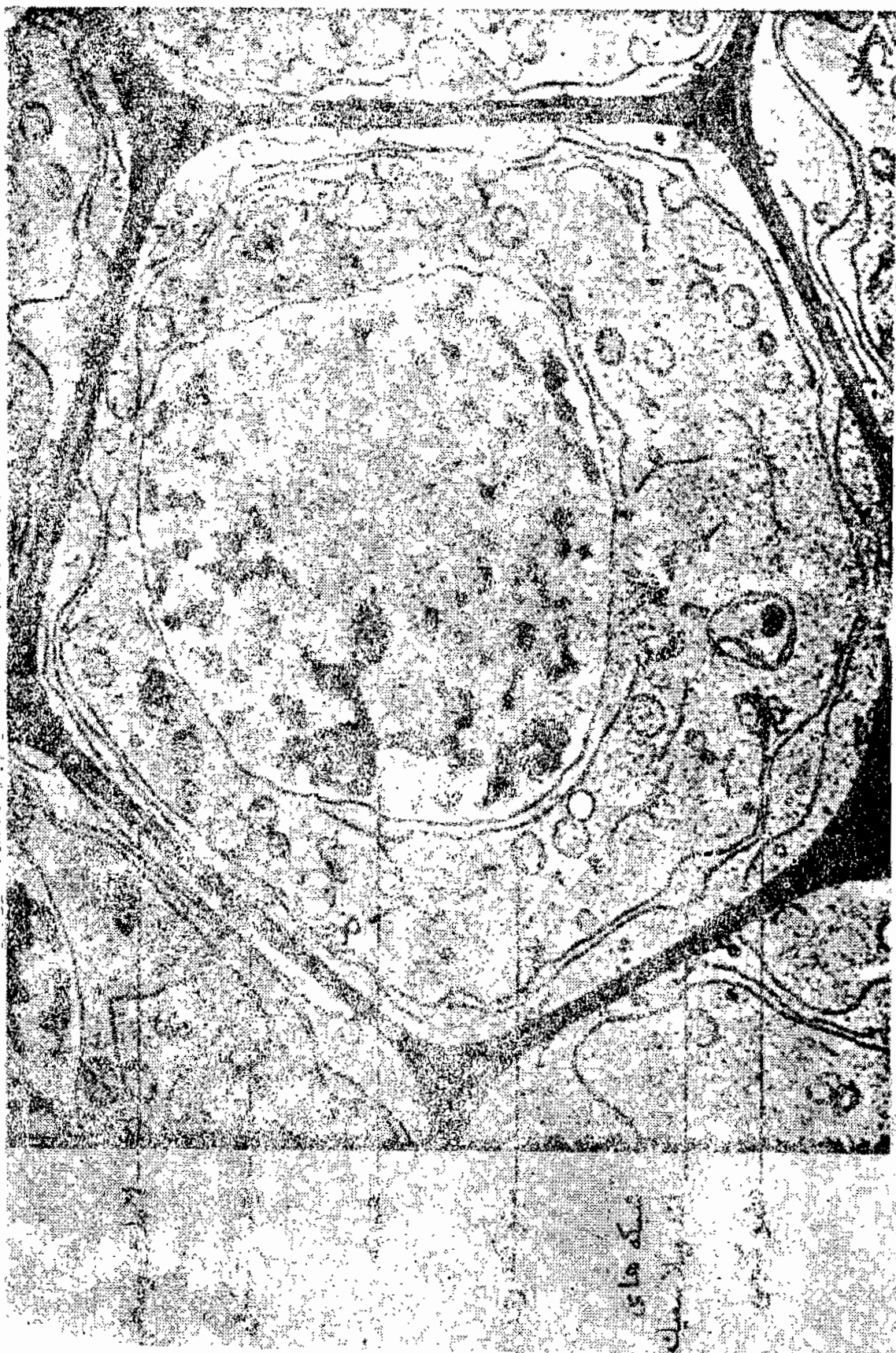
از میکروگرافهای الکترونی به دست آمده در شکل ۱-۱۳ نشان داده شده است.

سلول پاراننشیمی



شکل ۱-۱۲ شمای يك سلول مریستمی و سلول رسیده واکوئول شده

پاراننشیم . لایه سیتوپلاسمی به مراتب نازکتر از آنچه در شکل نشان داده شده است می باشد .



شکل ۱۳-۱ يك ميكروگراف الكترونی از سلول شياهی كه اصول
 ساختمان آن را نشان می‌دهد (از وایسز و فولر ۱۹۶۲، ۱۴۰).

دیواره ساول: ساولهای گیاهی بر مبنای درجه سختی و استحکام جدارشان که عامل محدود کننده فشار داخل ساول و نیز قابلیت انبساط آنهاست مشخص می شوند. دیواره های اولیه ساول از رسوبات کربوهیدراتی مشتمل بر سلولز، همی سلولز و ترکیبات پتیک تشکیل شده است. بنابه نظر سترفیلد و بیلی^{۱۴۱} (۱۹۶۱)، وزن خشک جدار اولیه سلولها محتوی ۵۰ درصد ساولز ۱۰ تا ۲۰ درصد مواد پتیکی و مقدار کمی پروتئین و چربی است. پژوهشهای جدیدی که در این زمینه صورت گرفته است نشان می دهند که پروتئین ماده معمولی سازنده جدار سلولها است (لامپرت^{۱۴۲}، ۱۹۶۵، تامپسون و پرستون^{۱۴۳}، ۱۹۶۷). در ساولهای زنده حدود نصف وزن آنها از آب تشکیل شده است. در ساولهای جوان دیواره ها پلاستیک بوده و با مقدار کم فشار آماس قابل اتساع می باشند. رسوب مقدار بیشتری از سلولز و نفوذ لینین به داخل شبکه آن موجب ضخیم شدن، کاهش درجه پلاستیسیت و هم چنین متوقف شدن اتساع آن می شود. بیشتر جدارهای سلولی الاستیک باقی مانده و با تغییرات درجه آماس ساول، حجم پروتوپلاستهای داخل آن نیز تغییر می کند. رسوب چربی ها و مواد وابسته به آن بهبود نفوذ پذیری ساول را موجب می شوند. هر کسی با جنس چوب پنبه ای تنه درختان و یا ساولهای کوتینی برگها آشنائی دارد. ولی آیا این که نوع جدار سلولی چوب پنبه ای یا کوتینی دریافتهای داخل گیاه نیز وجود دارد یا خیر هنوز به درستی مشخص نشده است. جدارهای چوب پنبه ای در ساولهای مخصوص اندودرم^{۱۴۴} نیز به وجود می آید اسکات^{۱۴۵} (۱۹۶۴)،

141— Setterfield and Bayley

142— Lamport

143— Thompson and preston

144— endoderm

145— Scott

۱۹۵. نشان داده است که سلولهای که در مجاورت هوا قرار دارند با لایه‌ای از مواد چربی پوشانده شده‌اند. از این نوع می‌توان سلولهای مزوفیلی^{۱۴۶} برگ، سلولهای پوستی ریشه در فضاهای بین ساولی و سلولهای اپیدرمی^{۱۴۷} ریشه مانند ریشه‌های موئی را نام برد. سطح خارجی سلولهای اپیدرمی ریشه غالباً از رسوبات لعابی شکل مواد پستیکی پوشیده شده است.

سیتوپلاسم: در داخل سلول لایه‌ای از سیتوپلاسم قرار گرفته که از نظر جنس بین سل^{۱۴۸} و ژل^{۱۴۹} متغیر و لزوجت آن نیز بسیار متنوع است. سیتوپلاسم از ماتریکس^{۱۵۰} یا ماده‌ای تشکیل یافته که از سطح خارجی با پلاسمالما^{۱۵۱} و از سطح داخلی باغشاءهای واکوئول یا تونوپلاست پیوند شده است.

مطالعاتی که بامیکروسپهای الکترونی صورت پذیرفته نشان می‌دهند که ساختمان سیتوپلاسم به مراتب پیچیده‌تر از آنچه بامیکروسکپ نوری دیده و تصور می‌رفت می‌باشد. سیتوپلاسم نه تنها محتوی هسته و پلاستید^{۱۵۲} است بلکه محتوی تعداد زیادی دیگری از اندامهای کوچک مثل میتوکرندریا^{۱۵۳} ریبوزومها^{۱۵۴}، دستگاههای گلجی^{۱۵۵} و شبکه اندوپلاسمی^{۱۵۶} نیز می‌باشد (به شکل ۱-۱۳ مراجعه شود).

146— mesophyll cells

147— epidermal cells

148— sol

149— gel

150— matrix

151— plasmalemma

152— plastid

153— mitochondria

154— ribosomes

155— golgi apparatus

156— endoplasmic reticulum

آنچه برای اکثر ما قابل اهمیت می باشد این حقیقت است که معمولا سیتوپلاسم محتوی مقداری آب بوده که بین تارهای نازک و شبکه پروتئینی پیوند است و سطح غشاء آن قابلیت نفوذ انتخابی دارد به این معنی که ورود و خروج اجسام حل شدنی به داخل آن به وسیله این غشاء کنترل می شود . غشاءهای واکوئولی از نظر مکانیکی مستحکمتر از پلاسمالما بوده و احتمالا مقدار چربی آن نیز بیشتر است . اگر غشاءهای واکوئولی از سیتوپلاسم جدا شوند قابلیت نفوذ انتخابی آنها برای مدتی حفظ می شود ، در صورتی که پلاسمالما به محض جدا شدن از سیتوپلاسم قابلیت نفوذ انتخابی خود را از دست می دهد (فری-ویسلینگ و موله تالر^{۱۵۷}، ۱۹۶۵) . نقش دستگاههای گلجی و شبکه های اندوپلاسمی در جذب آب و املاح زیاد روشن نبوده لذا گفتگو در مورد آن در این جا موردی ندارد . مولن هاور و مور^{۱۵۸} (۱۹۶۶) دستگاههای گلجی را در رابطه با دفع مواد زائد مورد بررسی قرار داده اند . بعضی از پژوهشگران را عقیده بر این است که این دستگاهها در پیدایش واکوئولها نیز مؤثرند (مارینوس^{۱۵۹}، ۱۹۶۳) . هم چنین پیشنهاد شده است که تغییر حالت کیسه های پلاسمالما در سیتوپلاسم (که گفته می شود در آن حل می شوند) ممکن است در جذب آب و اجسام حل شدنی به وسیله سلولهای گیاه دخالت داشته باشند (فری-ویسلینگ و موله تالر^{۱۵۷}، ۱۹۶۵ و ویلینگ^{۱۶۰} ۱۹۶۲) ولی این مطلب نیز تا به حال تأیید نشده است .

نقش پلاسمودزما تا^{۱۶۱} نسبتاً روشن تر است . اینها رشته های نازکی^{۱۶۲}

157— Frey-Wyssling and Muhlethaler

158— Mollenheuer and Morre

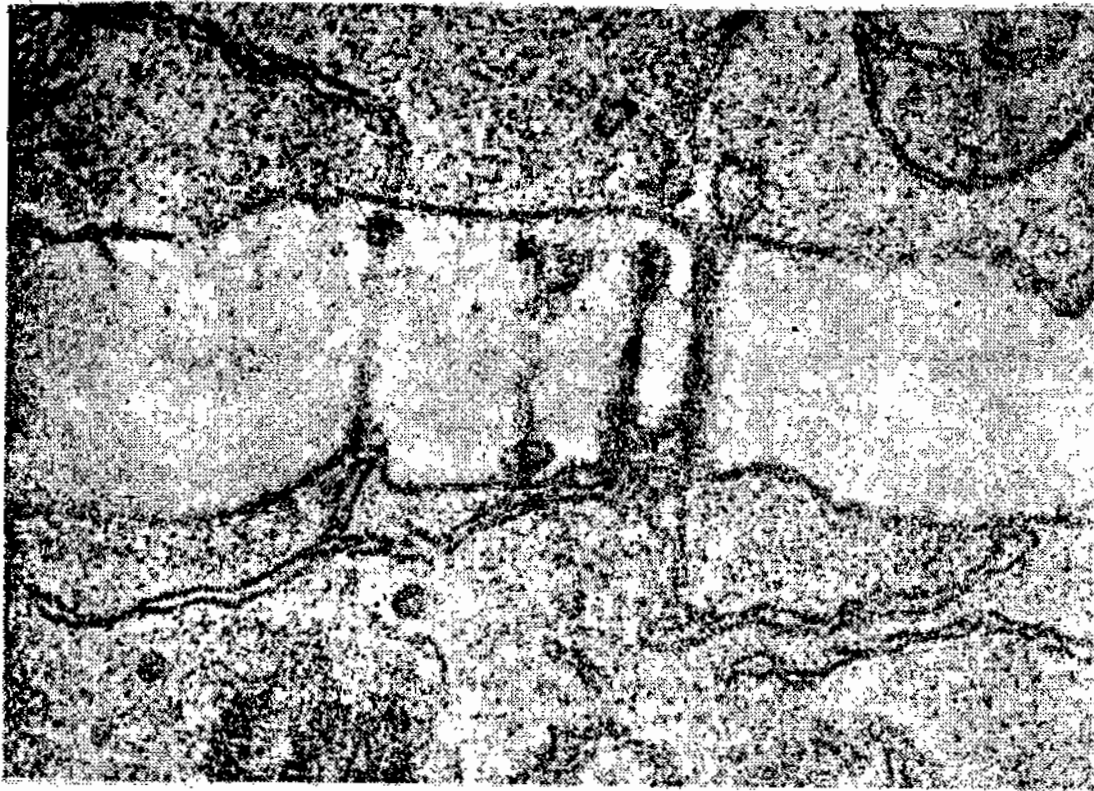
159— Marinos

160— Marinos

161— Plasmodesmata

162— Weiling

به قطر ۰/۲. از سیتوپلاسم می باشد (لوینگ استن^{۱۶۳}، ۱۹۶۴) که سرتاسر جدارهای سلولی کشیده شده و پروتوپلاستهای سلولهای مجاور را به یکدیگر متصل می سازند (به شکل ۴-۱ مراجعه شود). به این ترتیب مجموعه ای از سلولها به صورت بافتی منظم که مونس^{۱۶۴} (۱۹۳۰) و دیگران آن را سیمپلاست^{۱۶۵} نام گذاشته اند تبدیل می گردد. سیمپلاستها قادرند اجسام حل شدنی را بدون عبور از غشاهائی که نفوذپذیری انتخابی دارند تا فواصل قابل توجهی انتقال دهند (آریز^{۱۶۶}، ۱۹۵۶، کرافتز و برویر^{۱۶۷}، ۱۹۳۸).



شکل ۱-۴ يك ميكروگراف الكترونی (بزرگنمایی ۷۰۰۰) از دیواره

←

163— Livingstone

164— Munch

165— symplast

166— Arisz

167— Crafts and Broyer

سلول ریشه پیاز . در این شکل شبکه‌های اندوپلاسمیک و در طرفین جدار، پلاسمو دزمتا و پلاسمالما دیده می‌شوند (از لابراتوار الکترون میکروسکوپ، دانشکده پلی‌تکنیک زوریخ، پروفسور دک. موله‌تالر^{۱۶۸}).

واکوئول: خصوصیات ساختمانی واکوئولها متنوع است. شکل آنها از کروی کوچک بامیله‌ای در بافت‌های مرستیمیک گرفته تا انواع واکوئولهای بزرگ مرکزی در سلولهای پارانشیمی که متجاوز از ۵۰ درصد فضای سلول را پر می‌کند متغیر است. شکل و اندازه واکوئولها ممکن است همواره در تغییر باشد. به این معنی که مجموعه‌ای از واکوئولهای کوچک باهم یکی شده واکوئول بزرگتری را درست می‌کنند و نیز یک واکوئول بزرگ ممکن است به تعدادی واکوئول کوچک تقسیم گردد. مثلاً، در طی زمان رسیدن بذر، واکوئولها آب خود را از دست داده چروکیده می‌شوند و دوباره در موقع جوانه زدن متسع می‌گردند. واکوئولها محتوی مقدار قابل ملاحظه‌ای قند و املاح می‌باشند. این مواد تا اندازه زیادی عامل ایجاد پتانسیل اسمتیک در شیره سلولی هستند. واکوئولها محتوی مقادیر متغیری از مواد دیگر از قبیل آمینواسیدها، آمیدها، پروتئینها، چربیها، صمغها، تاننها، آنتوسیانینها یا مواد رنگی دیگر، اسیدهای آلی و بلورهای کانی مثل اکسالات کلسیم نیز می‌باشند.

فری-ویسلینگ^{۱۶۹} (۱۹۵۳) واکوئولها را به عنوان مناطقی می‌داند که مواد موجود آنها با سیتوپلاسم در حالت ناسازگاری فیزیکی قرار دارند. دلیل این ناسازگاری فعالیتهای فیزیکی مثل کشش سطحی و اختلاف در قابلیت حل مواد است. به عقیده فری-ویسلینگ و موله‌تالر^{۱۷۰} (۱۹۶۵) دلیل

168— Muhlethaler

169— Frey-Wyssling

170— Frey-Wissling and Muhlethaler

پیدایش واکوئولها عدم توانائی گیاه در تهیه پروتئین برای پرکردن فضائی است که در نتیجه بزرگشدن سلول به وجود می آید. قبلاً تصور می شد که واکوئولهای قدیمی تر عامل به وجود آوردن واکوئولهای جدید می باشند ولی اکنون قبول شده است که عامل پیدایش واکوئولها، دگرگونی (تغییر حالت) پلاسمالما یا شبکه های اندوپلاسمیک است (بوات^{۱۷۱}، ۱۹۶۳؛ فری-ویسلینگ و موله تالر، ۱۹۶۵) یونها و واکوئولها و مواد دیگر با انتقال فعال^{۱۷۲} به داخل وارد شده و زمانی که در آن قرار گرفتند به منزله این است که از جریان اصلی متابولیسم خارج شده اند. گرچه وجود یونها در داخل واکوئول بر فشار اسمتیک سلول مؤثر است اما تخلیه آنها از واکوئول بسیار کند صورت می گیرد

توزیع آب در سلول:

آب موجود در گیاهان سیستم پیوسته ای را تشکیل می دهد که در آن جدارهای اشباع شده سلول، سیتوپلاسم قابل نفوذ به آب و اورگانها به هم متصل می باشند. بنابراین، در صورت وجود شیب پتانسیل، آب می تواند از نقطه ای به نقطه دیگر انتقال یابد. در شرایط تعادل آب بین اجزاء سلول بستگی به ظرفیت و قدرت نگهداری آنها دارد. تغییر غلظت اجسام حل شدنی یا مواد پیوندکننده آب و نیز از دست دادن آب با تعرق و تبخیر موجب حرکت آن می شود. حرکت آب در شرایط پتانسیل جدید موجب برقراری تعادل دیگری می گردد. از جایی که آب به آسانی قابل حرکت است، مقدار آن و نیز نیروی نگهدارنده آن در قسمتهای مختلف سلول متفاوت است. این موضوع بعداً مورد گفتگو قرار خواهد گرفت.

آب جدار سلولی: نگهداری آب در جدار سلول به وسیله نیروهای ماتریک، نیروهای جاذبه‌ای (پیوندهای هیدروژنی بین مولکولهای آب و سطوح الیافی) و یانیروهای موئینه‌ای موجود در منافذ بسیار ریز میکروسکوپی بین رشته‌های الیافی کنترل می‌گردد. جدار سلول از رشته‌های الیافی به ضخامت ۱۰ تا ۱۰۰ میلی‌میکرون درست شده است. اتصال این رشته‌ها به همدیگر به نحوی است که می‌توانند حجم قابل توجهی را برای ذخیره و حرکت آب فراهم سازند. گرچه آب با نیروی زیادی به رشته الیافی پیوند شده است اما در منافذ بزرگتر به آسانی قابل حرکت است. در فصلهای بعدی نقش جدارهای سلولی را در جریان حرکت آب و املاح مورد بحث قرار خواهیم داد (برای اطلاعات بیشتر به استراگر^{۱۷۳}، ۱۹۴۹؛ زیگن اسپک^{۱۷۴} ۱۹۴۵ مراجعه شود).

بیش از ۵۰ درصد حجم دیواره سلول از آب درست شده است و به این جهت باز دست دادن آب چروکیده شده و حجم آن به کمتر از نصف، تقلیل می‌یابد (کرافتز،^{۱۷۵} ۱۹۳۱). مطالعه مقاطع بانتهای گیاهی مرده و خشک موجب می‌شود در اندازه‌گیری مقدار ذخیره و حرکت آب نتایج اشتباهی عاید گردد. در طی زمان رسیدن گیاه ترکیبات پتیک، لینین، صمغ و مواد دیگر در جدار سلول رسوب نموده در نتیجه حجم لازم برای ذخیره و حرکت آب کاهش پیدا می‌کند.

آب سیتوپلاسمی: مقدار آب سیتوپلاسم بافتهای فعال متجاوز از ۹۰ درصد است. سیتوپلاسم سلولهایی که دارای واکوئولهای بزرگ هستند نیز محتوی مقدار زیادی آب است. در قسمت مریستم و بافتهای دیگری

173— Strugger

174— Ziegenspeck

175— Crafts

که واکوئولهای کوچک و جدار سلولها نازک است بیشتر آب سلول در سیتوپلاسم جمع می شود . مطالعاتی که از طریق میکروسکب الکترونی صورت می گیرد عقاید کلاسیک مربوط به ساختمان سیتوپلاسم را همواره تغییر می دهد . البته دور از حقیقت نخواهد بود اگر چنانچه فرض شود مولکولهای آب ورشته های پای پتید (سازنده اصلی سیتوپلاسم) بپیوندهای هیدروژنی به همدیگر متصلند . در فضای خالی بین رشته های پروتئین نیز مقدار قابل توجهی مولکولهای آب قرار گرفته اند که بانروی ضعیفی نگهداری شده به آسانی قابل حرکتند . اسپانسر و همکاران^{۱۷۶} (۱۹۴۰) شرایط سیتوپلاسم را از نظر نگهداری آب به ژلاتین تشبیه کرده اند . با افزایش مقدار آب در ژلاتین (تا ۳۰ الی ۴۵ درصد) فضای لازم برای نگهداری و حرکت آن نیز افزایش می یابد . چنانچه محتوی آب ژلاتین به بیش از ۴۵ درصد برسد مراکز نگهداری آب پر شده فضای جدیدی برای جذب آب به وجود نخواهد آمد . خاصیت روانی و لزوجت کم سیتوپلاسم به دلیل مقدار آب نسبتاً آزاد آن است . کاهش مقدار آب سیتوپلاسم موجب می شود آب پیوسته در آن باقی مانده و سبب افزایش لزوجت سیتوپلاسم گردد . پیدایش شرایط ژل در بلرهای خواب رفته و اندامهای خشکی که از نظر فیزیولوژیکی غیر فعالند نیز به همین دلیل است .

هسته ها، پلاستیدها، میتوکندریها و اورگانهای دیگر هر کدام باغشائی که نفوذپذیری انتخابی دارد پوشیده شده به نوبه خود بر فشار اسمتیک سیتوپلاسم مؤثرند این اعضاء حاوی مقدار نسبتاً کمی آب می باشند که بحث جداگانه پیرامون هر کدام از آنها ضروری به نظر نمی رسد . خاصیت آب دوستی پروتئینها ، که اسکلت سیتوپلاسم از آنها تشکیل یافته است

باجذب، مقداری از انواع یونها تکمیل می‌گردد. در اسکلت سیتوپلاسم نقاط متعددی برای پیوند یونها وجود دارد. همچنین در قسمت مایع سیتوپلاسم نیز یونهای آزاد زیادی دیده می‌شوند. وجود یونهای دوظرفیتی کاهش و یونهای یک‌ظرفیتی افزایش قدرت جذب آب سیتوپلاسم را موجب می‌گردند. طرز قرار گرفتن یونها در سیتوپلاسم بر حسب اثر آنها بر روی جذب آب و دیگر خواص سیستم کلوئیدی و غشائی است. این طریق قرار گرفتن را اصطلاحاً لیوتروپیک^{۱۷۷} گویند. غلظت یونهای هیدروژن اثر جذب آب به وسیله مواد آمفوتریک^{۱۷۸} مثل پروتئین را تشدید می‌کنند. حداقل جذب آب در نقطه ایزوالکتریک^{۱۷۹} صورت می‌گیرد.

آب واکوئولی: قسمت اعظم آب موجود در سلولهای گیاهی در واکوئولها است. روابط آب و گیاهان بر مبنای مقدار پتانسیل آب واکوئولی آنها سنجیده می‌شود. در مورد نقش آنها گیلرموند^{۱۸۰} (۱۹۴۱) و فری-ویسلینگ^{۱۸۱} (۱۹۵۳) تأکید کرده‌اند که واکوئولها به عنوان مناطقی می‌باشند که فرآورده‌های متابولیکی و نیز مواد خارجی از قبیل رنگها در آنجا جمع می‌شوند. بعضی از مواد بخصوص قندها و املاح به صورت محلول و برخی دیگر از جمله پروتئینها، تاننها، لعابها، و دکسترینها به صورت کلوئید ظاهر می‌شوند. در نتیجه لزوجت شیره واکوئولی اغلب دو برابر آب بوده (فری-ویسلینگ، ۱۹۵۳) و گاهی اوقات به صورت ژل نسبتاً سختی درمی‌آید (گیلرموند، ۱۹۴۱). خواص واکوئولها مفصلاً به وسیله کرامر^{۱۸۲} (۱۹۵۵) مورد مطالعه قرار گرفته است. نظر به بزرگی نسبی حجم

177— lyotropic

178— amphoteric

179— isoelectric

180— Gilliermond

181— Fery-Wyssling

182— kramer

واکوئولها و نیز غلظت اجسام حل‌شدنی می‌توان کم و بیش ادعا کرد که کنترل پتانسیل آب در اغلب گیاهان از طریق واکوئولها صورت می‌گیرد. آب سیستم آوندی: گرچه وجود آب برای ادامه حیات الزامی است، اما مقدار آبی که در آوندهای چوبی گیاهان علوفه‌ای وجود دارد درصد ناچیزی از حجم کل آنرا تشکیل می‌دهد. امرت^{۱۸۳} (۱۹۶۱) با مطالعاتی که از طریق جذب P32 انجام داده است، میزان آب موجود در آوندهای چوبی لوبیا (گیاه جوان) را کمتر از ۲ درصد حجم کل آن تخمین زده است. این درصد در گیاهان خشبی که قسمت اعظم تنه آنها را آوندهای چوبی تشکیل می‌دهند بیشتر است.

کرامر و کوزلوسکی^{۱۸۴} (۱۹۶۰) خلاصه‌ای از ارقام مربوط به مقدار آب تنه درختان را که بین ۵۰ تا ۲۵۰ درصد وزن خشک آنها در نوسان است انتشار داده‌اند ولی تاجانی که می‌دانیم آمار جداگانه‌ای که مقدار آب‌آوندها و جدار سلولها و یابه‌طور جداگانه محتوی آب قسمتهای فعال و غیر فعال آوندهای چوبی را به دست دهد وجود ندارد.

چوبی‌شدن جدار سلولهای بافتهای خشبی موجب می‌شود که حجم لازم برای نگهداری آب کاهش یابد. مایعی که در داخل آوندها در جریان است محلول واقعی از نمکها و مواد آلی است و به‌طوری که بعداً گفته خواهد شد در هنگام تفرق تحت تنشی متجاوز از ۱۰۰ بار قرار می‌گیرد. در چنین شرایطی بعضی از لوله‌های آوندی شکسته یا منافذی در جدار آنها تشکیل می‌گردد که از هوا یا بخار آب پر می‌شود. نفوذ هوا به داخل آوندها زمانی صورت می‌گیرد که مقدار تنش به اندازه‌ای بالا رود که به‌تواند آب را از خلل و فرج بسیار ریز جدار سلول خارج سازد.

برخلاف آوندهای چوبی که آب در جدار یا منافذ سلولهای مرده آنها جمع می‌شود، در آوندهای آبکش پیدایش آن در سلولهای زنده یا لوله‌های مشبك صورت می‌گیرد. آوندهای آبکش محتوی شیرهای هستند که محتوی غلظت زیادی از اجسام حل‌شدنی آلی است. این آوندها در نقل و انتقال مواد حل‌شدنی آلی نقش مهمی را ایفا می‌کنند. قدرت آوندها در نقل مکان دادن مواد بستگی به مقدار تنش آب داخل گیاه دارد (رابرتز^{۱۸۵}، ۱۹۶۴). بین آوندهای چوبی و آبکش که در مجاورت همدیگر واقع شده‌اند تبادل آب و اجسام حل‌شدنی صورت می‌گیرد و بدین ترتیب گردش بعضی اجسام حل‌شدنی انجام می‌پذیرد (به فصل هفتم مراجعه شود)

نفوذپذیری سلول

لازمه هرگونه گفتگویی پیرامون حرکت آب و اجسام حل‌شدنی در گیاه توجه به نفوذپذیری غشاهائی است که این مواد را عبور می‌دهند. یکی از خصایص بسیار مهم سلولهای زنده این است که محتوی اجسام حل‌شدنی باغلظتی به‌غیر از آنچه در محیط اصلیشان دارا هستند می‌باشند. برای مثال، غلظت بسیاری از انواع یونهای موجود در گیاه دهها و شاید صدها برابر بیشتر از غلظت آنها در خاک است که گیاه ریشه دوانیده است. لازمه چنین تجسمی از یونها وجود غشاهائی است که در مقابل این گونه مواد غیر قابل نفوذ باشد و نیز لازم است که این مواد بامکانیسمی فعال از غشاهای عبور نموده داخل سلول گردند.

تعریف نفوذپذیری:

نفوذپذیری خاصیتی است که به غشاهای اطلاق می‌شود نه به اجسامی

که از آن عبور می‌کنند . بروکس و بروکس^{۱۸۶} (۱۹۴۱) نفوذپذیری را سرعت عبور از غشاء در تحت نیروی مشخصی تعریف کرده‌اند. آسینگ^{۱۸۷} (۱۹۵۴) غشاء را به عنوان مرزی تعریف می‌کند که نفوذپذیری آن کمتر از منطقه‌ای است که آن را مجزای سازد. هرگونه توصیف کمی درباره نفوذپذیری غشائی ملزم به داشتن اطلاعاتی در مورد مقدار نیروی محرک آن و نیز حجم ماده‌ای که در واحد زمان از آن عبور کرده می‌باشد. این شرایط در قانون فیک^{۱۸۸} (معادله ۱-۱۳) به روشنی ذکر گردیده‌اند. معادله ۱-۱۳ در پخشیدگی غیر فعال مواد از غشاءها صادق است. غشاءهای پروتوپلاسمی نسبت به ترکیبات قطبی موجود در ساواهای زنده از قبیل املاح و قندها که در متابولیسم گیاه نقش اساسی دارند، نسبتاً غیر قابل نفوذاند. حرکت این مواد اصلی به داخل و خارج ساول به طریق مکانیسم انتقال فعال که انرژی آن از تنفس تأمین می‌شود صورت می‌پذیرد. بنابراین نفوذپذیری غشاءهای سلولی و نیز مقدار نیروئی که حرکت مواد را موجب می‌شود بستگی به انرژی متابولیکی گیاه دارند. این حقیقت مطالعه نفوذپذیری غشاء را با اشکال روبرو می‌سازد زیرا استعمال موادی که تنفس و در نتیجه نیروی لازم برای حرکت را کاهش دهند ممکن است بر نفوذپذیری غیر فعال^{۱۸۹} غشاءها نیز مؤثر واقع گردند (بورستروم^{۱۹۰}، ۱۹۶۲).

ساخته‌مان غشاء:

غشاءهای سلولی بسته به ضخامت، ساختمان و نفوذپذیری شان

186— Brooks and Brooks

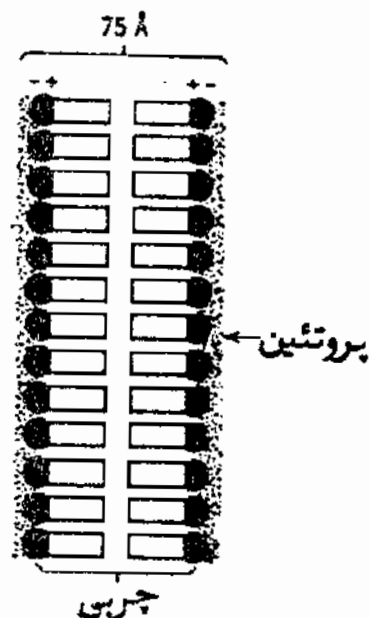
187— Ussing

188— Fick's law

189— Passive Permeability

190— Burstrom

بسیار متنوعند. برخی از غشاءها از لایه‌های چند سلولی مثل اپیدرم یا اندودرم و بعضی دیگر از لایه‌هائی تشکیل یافته‌اند که بر روی آنها پوششی از کوتین یا صمغ رسوب کرده است. چنین غشاءهائی به آسانی بامیکروسکپ نوری قابل رؤیت می‌باشند. در مقابل آنها غشاءهای پروتوپلاسمی تحت میکروسکپی قرار دارند که می‌توان از جمله پلاسمالما و غشاءهای واکوئولی را اسم برد. حتی باکمک میکروسکپهای الکترونی نیز ساختمان کامل غشاءهای پروتوپلاسمی مشخص نشده و عقاید مختلفی که در مورد آنها موجود است بر مبنای مطالعه نفوذپذیری، کشش سطحی و دیگر خواص فیزیکی آنها است. معمولی‌ترین شکل غشاءها که بیش از همه مورد قبول واقع شده به وسیله داوسون و دانیلی^{۱۹۱} (۱۹۵۲) پیشنهاد گردیده است. به عقیده این دو هر غشاء از دو لایه مولکولی جهت‌یابی شده تشکیل یافته است. این لایه‌ها از مولکولهای چربی درست شده‌اند که یک طرف آنها را پوششی از مولکولهای پروتئین دربر گرفته است. شکل ۱۵-۱ چنین غشائی را نشان می‌دهد. این ساختمان با آنچه از طریق مشاهده به دست آمده است مطابقت دارد. مشاهدات نشان داده‌اند که غشاءهای پروتوپلاسمی علاوه بر این که نقش غربالهای مولکولی را ایفا می‌کنند مانند سیستمهائی نیز رفتار می‌نمایند که اجسام را بر حسب قابلیت حل شدنشان متمایز می‌سازند. این مطلب بر مبنای مشاهدات کلاندر و همکاران (کلاندر^{۱۹۲}، ۱۹۵۹) و دیگر کسانی است که نشان داده‌اند نفوذپذیری بعضی از سلولها برای اجسام غیر الکترولیتی که اندازه مولکولهایشان بایکدیگر برابر است بستگی به قابلیت حل شدن آنها در روغن دارد و نیز نفوذپذیری آنها برای اجسام غیر الکترولیتی که قابلیت حل آنها در روغن یکسان است با اندازه مولکولهای آنها نسبت معکوس دارد



شکل ۱۵-۱ شکل ساختمانی غشاء سیتوپلاسمی ، این شکل نشان می‌دهد که مولکولهای چربی به طرز خاصی ردیف شده‌اند و یک طرف آنها را پوششی از پروتئین فرا گرفته است ، این نوع ساختمان به وسیله داونس و دانیلی (۱۹۵۲) پیشنهاد شده است .
۱۹۳

مولکولهای بسیار ریز از قاعده بالا مستثنی هستند زیرا به سرعت به داخل غشاءها نفوذ کرده و سرعت نفوذ آنها بیشتر از مقداری است که می‌توان از روی اندازه مولکولیشان حدس زد در تئوری غربال مولکولی مربوط به نفوذپذیری گاهی اوقات اصطلاح منافذ^{۱۹۴} به کار می‌رود که نباید زیاد از نظر لغوی روی آن تکیه نمود زیرا این اصطلاح صرفاً به مناطق هیدروفیل موجود در لایه لیپوئید (چربی‌مانند) که احتمالاً از نفوذ مولکولهای پروتئین به داخل آن تشکیل شده و می‌توانند اجسام قطبی را از خود عبور دهند اطلاق می‌گردد . بعید به نظر می‌رسد که در غشاءهای پروتوپلاسمی منافذ بزرگ و بایاتی که مملو از آب باشند وجود داشته باشد (دینتی^{۱۹۵} ، ۱۹۶۳)

193— Davson and Danieli

194— Pore

195— Dainty

و گوتنچ^{۱۹۶}، ۱۹۶۷). بعضی از مؤلفین اظهار داشته‌اند که ساختمان کلیه غشاءهای پروتوپلاسمی یکسان است. این ایده‌ها منتج به نظریه غشاء واحد^{۱۹۷} شد که به وسیله رابرتسون^{۱۹۸} پیشنهاد گردیده است. به عقیده کورن^{۱۹۹} (۱۹۶۶) پیشنهاد غشاء واحد یک ساده‌سازی بیش از حد است. به نظر وی غشاءهای بیولوژیکی از نظر ترکیبات شیمیایی، ترکیبات آنزیمی، نفوذپذیری و حتی تصاویر میکروسکپ الکترونی آنها با یکدیگر متفاوتند. فری-ویسلینگ و موله‌تالر^{۲۰۰} (۱۹۶۵ صفحه ۱۴۹) خاطر نشان می‌سازند که ساختمان ثابتی شبیه آنچه در شکل ۱-۱ نشان داده شده است نمی‌تواند گویای وظایف متعدد غشاءهای پروتوپلاسمی باشد. غشاءها علاوه بر آنکه مانع پخشیدگی اجسام حل‌شدنی گردیده و در جذب فعال آنها مؤثرند حاوی آنزیم بوده و در نرآیندهای متابولیکی که منجر به رسوب‌گذاری دیواره سلول می‌شود نیز دخالت دارند. به نظر کوانو^{۲۰۱} (۱۹۶۴) ساختمان غشاءها پیچیده‌تر از ساولهای معمولی است که ارائه داده شده است. تصویرهای الکترونی شبیه شکل ۱-۱۶ که از سطح پلاسمالما گرفته شده نشان می‌دهند که این سطوح کاملاً یکنواخت نبوده بلکه مخلوطی از ترکیبات مختلف می‌باشند.

عوامل مؤثر بر نفوذپذیری غشاءهای پروتوپلاسمی:

همان‌طور که انتظار می‌رود، جنس غشاءهای زنده به وسیله مواد و

196— Guthnecht

197— unit membrane

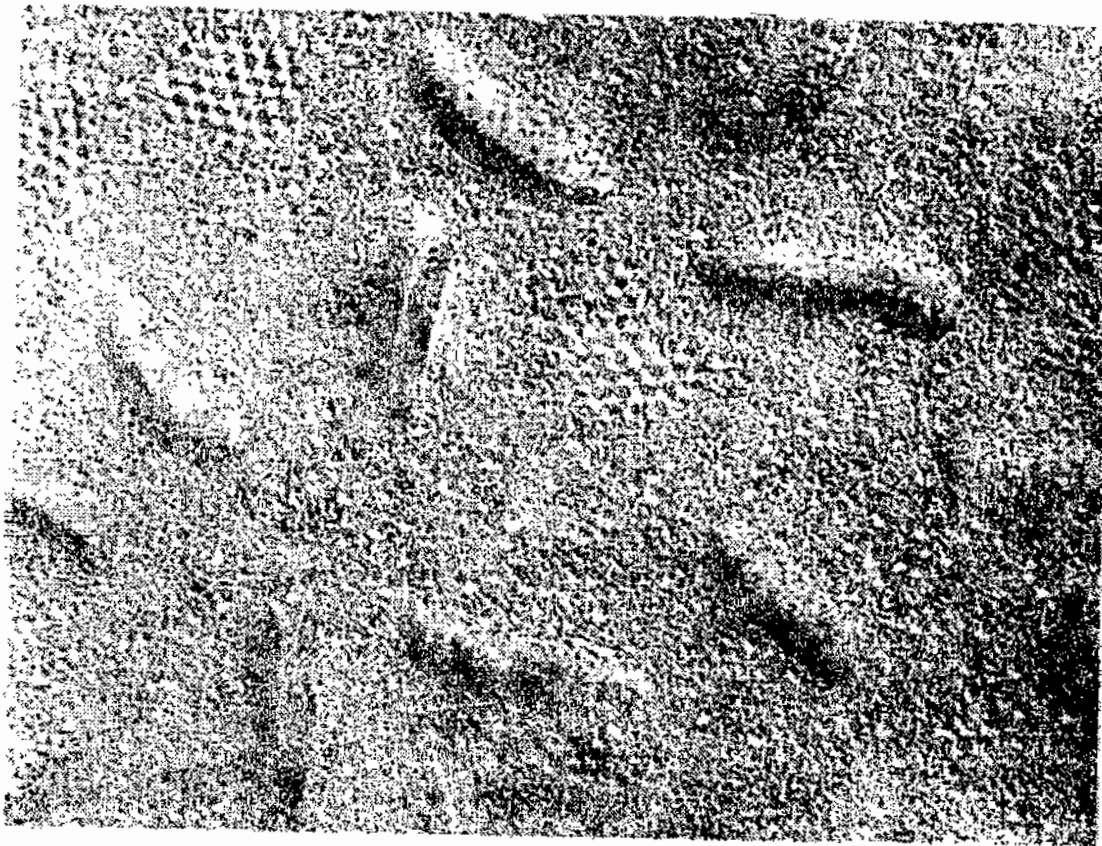
198— Robertson

199— Korn

200— Fery-Wyssling and Muhlethaler

201— Kavanau

عملیات گوناگون چه از طریق غیر مستقیم (تأثیر بر روی متابولیسم) و چه از طریق مستقیم (اصلاح ساختمان غشاء) تحت تأثیر قرار می‌گیرد. این مطالب توسط کرامر^{۲۰۲} (۱۹۵۵) (صفحات ۲۰۵ تا ۲۰۹) و عده دیگری از مؤلفین در جلد دوم کتاب دائرةالمعارف فیزیولوژی گیاهی اثر رولاند^{۲۰۳}



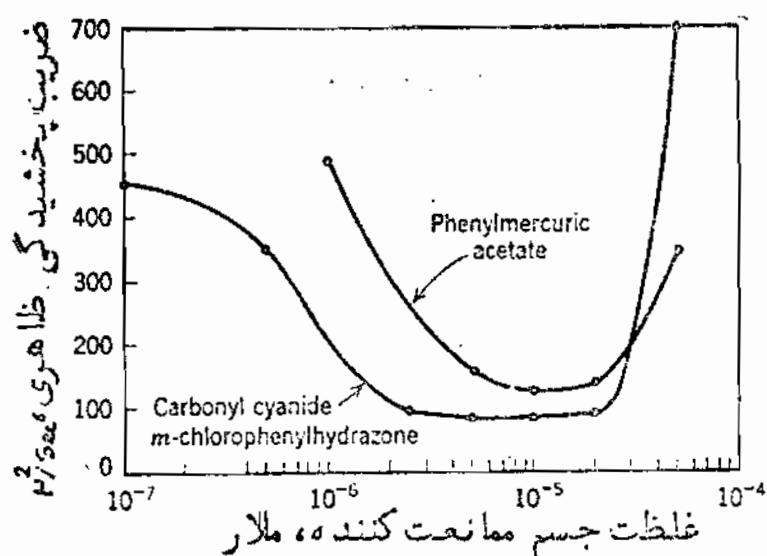
شکل ۱۶-۱: منظره بزرگ شده (۱۵۰۰۰ برابر) سطح پلاسمالما در

سلول مخمر. تصویر نشان می‌دهد که سطح دارای چین خوردگیهای بزرگی است. مرادی که برای این مطالعه تهیه شده به‌طریقه انجماد و حکاکی به‌کار گرفته شده است. (از لابراتوار میکروسکپ الکترونی دانشکده پلی‌تکنیک زوریخ به‌وسیله پروفیسور موله تالر^{۲۰۴}).

تشریح شده است و در این جا فقط چند مثال محدود مورد بحث قرار می گیرد. عموماً نفوذپذیری سلولها و بافتها به آب با کم شدن غلظت مواد گوناگون سمی و دیگر موادی که به پروتوپلاسم صدمات غیر قابل جبرانی وارد می سازند تقلیل پیدا کرده و با بالا رفتن غلظت این مواد نفوذپذیری نیز افزایش پیدا می نماید.

برای مثال، گلینکا و رین هولد^{۲۰۵} (۱۹۶۴) این اختلاف را در تأثیر کلروفرم بین غلظتهای 2×10^{-5} و 5×10^{-5} ملار مشاهده نموده اند (به شکل ۱۷-۱ مراجعه شود).

غلظتهای متوسط محلولهای حل کننده چربی از قبیل بنزن، کلروفرم و اتر معمولاً موجب افزایش نفوذپذیری می گردند. این خاصیت به دلیل



شکل ۱۷-۱ تأثیر غلظت مواد شیمیایی بر نفوذپذیری ریشه های ذرت

به آب حاوی تریتیوم. اولین اثر کاهش نفوذپذیری بوده ولی چون افزایش غلظت ماده شیمیایی موجب خسارت می گردد نفوذپذیری نیز به طور ناگهانی افزایش پیدا می کند. (وولی^{۲۰۶}، ۱۹۶۵).

تأثیری است که این محلولها بر جزء چربی غشاء دارند . کوپر^{۲۰۷} (۱۹۶۴) گزارش داده است که محلول^{۳-۱۰} ملار اسیددی سنیل سوسینیک^{۲۰۸} نفوذپذیری ریشه را در برابر آب ۸ مرتبه بالا می برد در حالی که همین غلظت اسیددی سنیل سوسینیک نفوذپذیری ریشه را ۵۵ درصد کاهش می دهد . وی همچنین پیشنهاد کرده است که به هم پیوستن زنجیرهای غیر اشباع هیدروکربن در لایه های چربی^{۲۰۹} غشاءهای ساولی موجب افزایش نفوذپذیری آنها نسبت به آب می گردد . البته قبول نتایجی که کوپر به دست آورده با تردیدهایی روبرو است زیرا مطالعات بیشتری که در این زمینه صورت گرفته نشان داده است که اسید دسینیل سوسینیک^{۲۱۰} صدماتی را به ریشه ها وارد می سازد (نیومن و کرامر^{۲۱۱}، ۱۹۶۶) .

عواملی از قبیل کمبود اکسیژن ، سرما و مواد بازدارنده تنفس که کاهش متابولیسم را موجب می گردند معمولاً نفوذپذیری را نیز تقلیل می دهند . برای مثال می توان از پژوهشهای بوگن^{۲۱۲} و همکارانش (بوگن، ۱۹۵۳، بوگن و پرل^{۳۱۳}، ۱۹۵۳) و بورسترم^{۲۱۴} دریافته است که محلول^{۴-۱۰} مواد NaN_3 نفوذپذیری سلولهای یک نوع گیاه^{۲۱۵} را نسبت به گلیسرین کاهش داده و آنها را در برابر قند کاملاً غیر قابل نفوذ می سازد . اگر چنانچه هیپوکوتیل^{۲۱۶} آفتاب گردان در داخل آب اشباع شده از دی اکسید کربن قرار گیرد نفوذپذیری آن و نیز نفوذپذیری تمام سیستمهای ریشه ای

207— Kuiper

208— decenyl succinic acid

209— lipid layer

210— decenyl succinic acid

211— Newman and Kramer

212— Bogen

213— Bogen and prell

214— Burstrom

215— Rhoexo dixcolor

216— hypocotyle

کاهش می‌یابد (گلینکا و رین هولد^{۲۱۷}، ۱۹۶۴).

غلظت‌های کم یونهای مختلف، احتمالاً بسته به این که چطور دردهیدراته شدن جزء پروتئین غشاء مؤثرند، بر روی نفوذپذیری اثرات گوناگونی دارند. مطالعات کلاسیکی که توسط آسترهوت^{۲۱۸}، استایلز^{۲۱۹} و دیگران صورت گرفته در کتاب میلر^{۲۲۰} (۱۹۳۸ صفحات ۹۷ تا ۱۰۸) و بروکس و بروکس^{۲۲۱} (۱۹۴۱) و در جلد دوم دائرةالمعارف فیزیولوژی گیاهی اثر رولاند^{۲۲۲} خلاصه گردیده است. کافی است متذکر گردد وجود کلسیم برای نگهداری ساختمان معمولی غشاءهای ساولی و انجام وظیفه آنها لازم بوده و عدم وجود آن موجب اختلالاتی در جذب یونها می‌گردد (اپستاین^{۲۲۳}، ۱۹۶۱؛ رینز و همکاران^{۲۲۴}، ۱۹۶۴). معمولاً کلسیم نفوذپذیری غشاءها را نسبت به آب تقلیل داده و سدیم و پتاسیم آن را افزایش می‌دهند (برای کسب اطلاع بیشتر به مقاله کرامر^{۲۲۵}، ۱۹۵۵ در صفحه ۲۰۷ کتاب دائرةالمعارف فیزیولوژی گیاهی مراجعه شود).

کوپر^{۲۲۶} گزارش داده است که غلظت کم NaNO_3 نفوذپذیری را به مراتب بیشتر از همان غلظت KNO_3 افزایش می‌دهد. پائین رفتن درجه حرارت بر روی نفوذپذیری غشاءها نسبت به آب و اجسام حل‌شدنی اثر قابل ملاحظه‌ای دارد. به نظر می‌رسد که اگر کاهش درجه حرارت ناگهانی باشد اثر آن محسوستر از زمانی است که به‌طور تدریجی کاهش یابد. از دست

217— Glinka and Reinhold

218— Osterhout

219— Stiles

220— Miller

221— Brooks and Brooks

222— Ruhland

223— Epstein

224— Rains et al

225— Kramer

226— Kuiper

دادن مقدار اندك آب گاهی اوقات باعث بالارفتن نفوذپذیری می‌گردد (بوگن^{۲۲۷}، ۱۹۴۰؛ مایر^{۲۲۸}، ۱۹۵۱). احتمالاً این افزایش به‌طوری‌که هوپر^{۲۲۹} و هوفلر^{۲۲۹} (۱۹۳۰) اظهار داشته‌اند به‌دلیل این است که در ساولهای آماس شده پروتوپلاستها فشاری را بر دیواره ساول وارد آورده در نتیجه نفوذپذیری کاهش می‌یابد. در هر حال اگر چنانچه پتانسیل اسمیتك محلولی که در مجاورت سلولهای گیاه نایتلا^{۲۳۰} قرار دارد کاهش یابد، نفوذپذیری آن نسبت به آب و اوره تقلیل پیدا می‌کنند (دینتی و گینزبرگ^{۲۳۱}، ۱۹۶۴). این حالت احتمالاً به‌دلیل انقباضی است که با ازدست دادن آب ساختمان غشاء به وجود می‌آید. اثر حرارت، تهویه و خشکی بر روی نفوذپذیری ریشه‌ها در مقابل آب در فصل ششم و اثر آنها بر جذب نمکها در فصل هفتم مورد مطالعه بیشتری قرار خواهند گرفت.

نفوذپذیری نسبی غشاءهای سلولی مختلف :

آبی که به داخل سلول وارد می‌شود قبل از آن که به واکوئول برسد لازم است که مسیر جدار، پلاسمالما، سیتوپلاسم و دیواره واکوئول را طی کنند. معمولاً نفوذپذیری جدار سلولهای پارانشیمی خیلی زیاد بوده و مقاومت آنها در برابر حرکت آب ناچیز است (لویت و همکاران^{۲۳۲}، ۱۹۳۶؛ راسل و ولی^{۲۳۳}، ۱۹۶۱). البته جدارهای چوب‌پنبه‌ای یا کوتینی در مقابل حرکت آب مقاومت زیادی از خود نشان می‌دهند و نیز نفوذپذیری

227— Bogen

228— Myers

229— Huber and Hofler

230— Nitella

231— Dainty and Ginzberg

232— Levitt et al

233— Russel and woolley

جدارهای چوبی شده کمتر از جدارهای سلولزی است. مشکل به توان مقاومت قسمتهای مختلف پروتوپلاست را ارزیابی نمود ولی در مجموع پروتوپلاستها در مقابل حرکت آب از خود مقاومت زیادی نشان می دهند

این حقیقت که باکشتن ریشه های يك نوع گیاه^{۲۳۴} نصف زمان لازم برای بخشیدن آب بداخل ریشه ها از ۶/۰ به ۲/۰ الی ۱/۰ دقیقه کاهش پیدا می کند دلیلی بر این مدعا است (اوردین و کرامر^{۲۳۵}، ۱۹۵۶). همچنین کشتن سیستمهای ریشه ای همواره با حرکت توده ای آب به داخل ریشه ها همراه است (بروور^{۲۳۶}، ۱۹۵۴؛ کرامر^{۲۳۷}، ۱۹۲۳). یعنی مرگ پروتوپلاسم کاهش مقاومت آنرا در برابر حرکت آب موجب می گردد.

دینتی و گینزبرگ^{۲۳۸} (۱۹۶۴) با پژوهشهایی که در سطح سلول انجام داده اند دریافتند که نفوذپذیری پلاسما به اوره ۳۰ برابر نفوذپذیری غشاء واکوئولی است. همچنین آمار بدست آمده به وسیله آنها نشان می دهد که نفوذپذیری پلاسما نسبت به آب نیز بیش از غشاء واکوئولی است. مک روبی و دینتی^{۲۳۹} (۱۹۵۸) نشان داده اند که نفوذپذیری گیاه نایت لوپسیس^{۲۴۰} به یونها بیش از غشاء واکوئولی است. ولی در گیاهان چارا^{۲۴۱} و ناتیللا^{۲۴۲} نفوذپذیری غشاء واکوئولی بیش از پلاسما است (مک روبی^{۲۴۳}، ۱۹۶۲).

اندازه گیری نفوذپذیری:

اسلاچر^{۲۴۴} (۱۹۶۷، فصل ششم) اندازه گیری نفوذپذیری سلول و

234— Vicia faba

235— Ordin and Kramer

236— Brouwer

237— Kramer

238— Dainty and Ginzbery

239— MacRobbie and Dainty

240— Nite'lopsiis

241— Chara

242— Nitella

243— MacRobbie

244— Slatyer

بافتها را به تفصیل مورد بحث قرار داده است. بنابراین در این جا فقط تعداد معدودی از روشها اجمالاً از نظر می‌گذرد. دوروش اساسی در اندازه‌گیری نفوذپذیری معمول است ولی به دلیل مشکلات گوناگونی که در نهاد این روشها نهفته است به ندرت می‌توان آمار قابل اطمینانی را در این زمینه یافت. نفوذپذیری با هدایت هیدرولیکی اغلب از روی میزان تغییراتی که در حجم بافت یا پروتوپلاست در اثر اختلاف پتانسیل مشخصی که بین سلولها و محلولی که آن را احاطه کرده است به وجود می‌آید تخمین زده می‌شود (هوپر و هوفلر^{۲۴۵}، ۱۹۳۰؛ لویت و همکاران^{۲۴۶}، ۱۹۳۶؛ استادلن^{۲۴۷}، ۱۹۶۳). اشکالاتی که در اندازه‌گیری تغییرات حجم و پتانسیل آبی شیره سلولی وجود دارد موجب پیدایش اشتباهاتی در اندازه‌گیری نفوذپذیری می‌گردد. یکی دیگر از روشهای تخمین نفوذپذیری روش اندازه‌گیری میزان بخشیدگی ایزوتوپهای آب از سلول یا بافتها است به خارج. برای این منظور لازم است قبلاً سلول یا تکه‌های بافت گیاهی در محلولهای دوتریم یا تریتم قرار گرفته و با آن به حالت تعادل درآیند. ولی باید توجه داشت که اندازه‌گیری غلظت ایزوتوپها در داخل سلول مشکل است. روش سومی که وجود دارد اسمز میان سلولی است (به شکل ۱۸-۱ مراجعه شود).

در این روش دو انتهای سلول در محلولهای با غلظتهای متفاوت قرار می‌گیرد (کامیا و تازاوا^{۲۴۸}، ۱۹۵۶؛ دینتی و گینزبرگ^{۲۴۹}، ۱۹۶۴). هدایت آبی سلولهای بزرگ آلف که به این روش به دست آمده معادل $10^{-5} \times 10$

245— Huber and Hofer

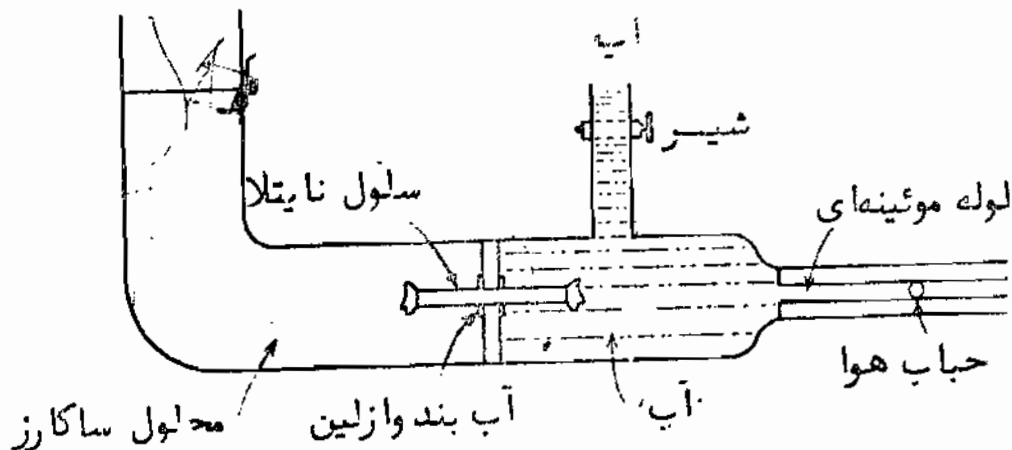
246— Levitte et al

247— Stadelmann

248— Kamiya and Tazawa

249— Dainty and Ginzburg

10×2 سانتیمتر بر ثانیه (بار) گزارش شده است در حالی که باروش پلاسومتری مقدار آن 10×5 سانتیمتر بر ثانیه (بار) بدست آمده است.

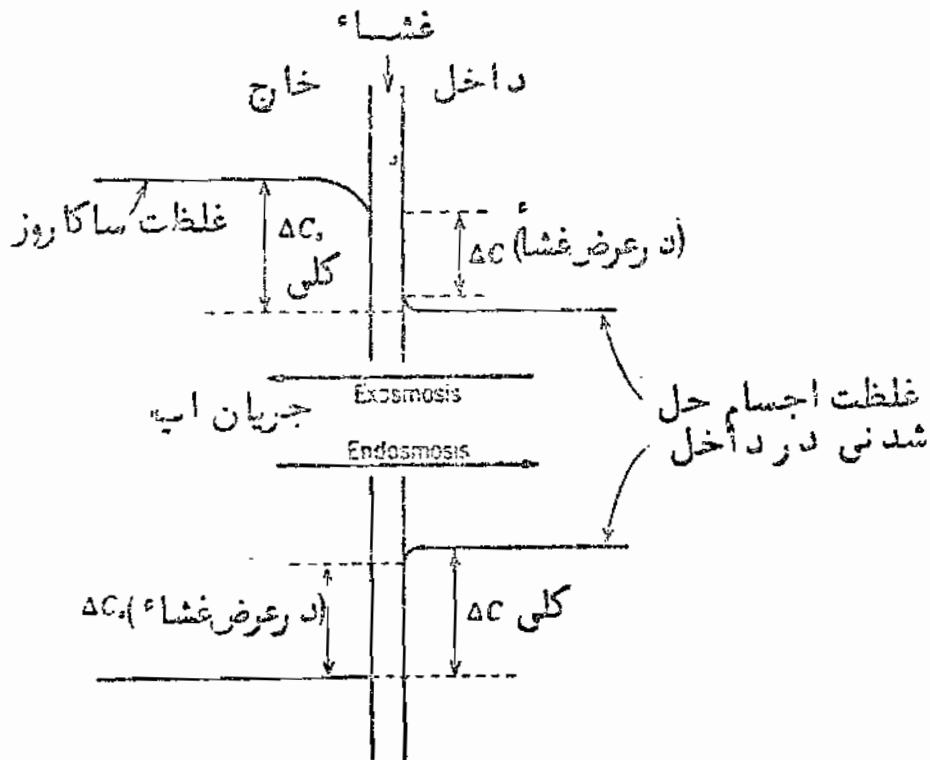


شکل ۱۸-۱ دستگاه اندازه‌گیری نفوذپذیری یا هدایت آبی سلولهای

نایتلا^{۲۵۰} باروش اسمز میان سلولی، میزان جریان آب بستگی به غلظت

ساکاروز در محفظه سمت چپ دارد (دینتی و گینزبرگ ۱۹۶۴).

در اندازه‌گیری نفوذپذیری معمولاً فرض می‌شود که محلولهای دو طرف غشاء به‌نحو کامل مخلوط شده باشند، به‌طوری‌که غلظت در فواصل مختلف غشاء یکنواخت باشد. ولی اغلب در مجاورت غشاء لایه‌ای به ضخامت ۲۰ تا ۵۰۰ میکرون و حتی یک میایومتر وجود دارد که مخلوط نبوده و غلظت آن با محلول اصلی به‌نحو بارزی متفاوت است (به شکل ۱۹-۱ مراجعه شود) بنابراین ممکن است علاوه بر نفوذپذیری غشاء لایه‌ای که در حد فاصل قرار گرفته نیز میزان پخشیدگی را محدود سازد.



شکل ۱۹-۱: پروفیل غلظت اجسام حل‌شدنی در مجاورت غشاء برای
 حالات اسمز برونی^{۲۵۱} (بالا) که سلول در داخل محلول ساکاروز قرار گرفته
 و اسمز درونی^{۲۵۲} (پائین) که سلول در آب قرار دارد. فرض شده است که
 اثر ضخامت لایه مخلوط نشده در طرف داخلی غشاء کمتر از طرف خارجی
 غشاء است. همچنین اختلاف غلظت ΔC در عرض غشاء برای اسمز
 برونی بیشتر از اختلاف غلظت برای اسمز درونی است (دینتی^{۲۵۳}، ۱۹۶۳).
 در سلول‌هایی که دارای جریانات سیتوپلاسمی هستند احتمالاً لایه
 مخلوط‌نشده مجاور غشاء کم‌اهمیت بوده ولی اثر این لایه‌ها بر اندازه‌گیری
 نفوذپذیری از اهمیت زیادی برخوردار است (دینتی و هوپ^{۲۵۴}، ۱۹۵۹؛
 دینتی^{۲۵۵}، ۱۹۶۳).

251— exosmosis

252— endosmosis

253— dainty

254— Dainty and Hope

255— Dainty

حرکت آب و اجسام حل‌شدنی در گیاهان :

در ساولها آب و اجسام حل‌شدنی به‌طور مداوم در حرکتند . این حرکت در داخل سلول ، از ساولی به‌سلول دیگر و از بافتی به‌بافت دیگر صورت می‌پذیرد . ناصله‌ای که به‌این ترتیب طی می‌شود در مورد عبور از غشاهای ساولی چند میکرون و در مورد مسیر ریشه تاشاخه‌ها از چندین ر حتی دهها متر متجاوز است . مسلم است که در چنین حرکتی با فواصل متفاوت عوامل و مکانیسمهای گوناگونی دخالت دارند .

عوامل بسیاری در حرکت آب و اجسام حل‌شدنی مؤثرند . به‌طور کلی دو نوع حرکت طبقه‌بندی شده‌است .

۱- حرکت غیر فعال که به‌وسیله پخشیدگی و جریان توده‌ای صورت می‌گیرد .

۲- حرکت فعال که با صرف انرژی متابولیکی انجام می‌پذیرد .

حرکت غیر فعال :

جذب (حرکت) فعال مواد بر اساس قوانین فیزیکی صورت می‌گیرد به‌این معنی که پیدایش حرکت در جهت شیب کاهش پتانسیل یا انرژی آزاد است . اگر چنانچه عامل حرکت شیب فشار پتانسیل یا فشار ایستایی باشد نوع حرکت به‌اسم جریان توده‌ای مصطاح است و اگر شیب پتانسیل کل دخالت داشته باشد حرکت از نوع پخشیدگی خواهد بود .

جریان توده‌ای : پیدایش حرکت مواد به‌وسیله جریان توده‌ای زمانی صورت می‌گیرد که يك عامل خارجی نیروئی را بر مواد وارد آورده و مولکولها نیز در همان جهت به‌حرکت در آیند در حالی که پخشیدگی نتیجه

حرکت بی ترتیب هریک از مولکولها یا یونها است (اسپانر^{۲۵۶}، ۱۹۵۶) جریان آب در انهار به دلیل بار هیدرولیکی است که به وسیله اختلاف ارتفاع (نیروی ثقل) به وجود می آید. همچنین حرکت آب در سیستم لوله کشی ساختمان به سبب نیروی غیر مستقایی است که توسط پمپ به آن وارد می شود. حرکت آب و اجسام حل شدنی در آوندهای گیاه به وسیله جریان توده ای و براساس شیب پتانسیل فشار یا فشار ایستایی بین ریشه ها و شاخه ها صورت می پذیرد. به موجب فرضیه «جریان فشاری» حرکت توده ای اجسام در آوندهای آبکش از طریق لوله های غربالی و براساس فشاری است که در این لوله ها وجود دارد. حرکت دورانی یا جریسان سیتوپلاسم در سلولها نیز به صورت توده ای است.

پخشیدگی^{۲۵۷}: حرکت پخشیدنی در نتیجه تحرك بی ترتیب مولکولها، یونها و ذرات کلوئیدی است که به دلیل انرژی جنبشی آنها صورت می گیرد. درحالی که جریان توده ای فرآیندی است ماکروسکوپی و تمامی جرم ماده را دربر می گیرد. پخشیدگی در سطح مولکولی عمل می کند اسپانر (۱۹۵۶) خاطرنشان می سازد که اختلاف بین حرکت توده ای و پخشیدنی بیشتر آماری بوده و هرچه تعداد مولکولهای مورد مطالعه کمتر شود اختلاف بین این دو حرکت نیز تقلیل می یابد.

تبخیر مایعات، اسمز و جذب مثالهای روشن نوع پخشیدنی حرکت می باشند. این نوع حرکت در سال ۱۸۵۵ برای اولین بار به وسیله فیک^{۲۵۸} به صورت فرمول ریاضی ارائه داده شد. قانون فیک به صورت زیر است:

$$\frac{dm}{dt} = - D A \frac{dc}{dx} \quad (1-13)$$

256— Spanner

257— Diffusion

258— Fick

که در آن dm مقدار ماده‌ای است که در واحد زمان dt حرکت می‌کند ،
 D ضریب پخشیدگی است که بانوع اجسام متغیر بوده و A سطحی است
 که پخشیدگی در آن صورت می‌گیرد . علامت منفی نمایانگر رو به پائین بودن
 پخشیدگی است . به این معنی که پخشیدگی از نقطه باغلظت زیاد به طرف
 غلظت کم صورت می‌گیرد . dc عبارت از اختلاف غلظت یا نیروی محرک و
 dx فاصله‌ای است که مولکولها طی می‌کنند . این معادله نشان می‌دهد
 که برای يك ماده معین و در سطح مشخصی نرخ پخشیدگی با ضریب غلظت
 به طور مستقیم و با فاصله‌ای که پخشیدگی صورت می‌گیرد به طور معکوس
 متناسب است

۲۵۹ در فواصل زیاد پخشیدگی بسیار کند انجام می‌شود . دی‌ویریز
 محاسبه کرده است که در لوله‌ای به سطح مقطع يك سانتی متر مربع که
 محتوی محلول ۱۰ درصد کلرور سدیم باشد مدت ۳۱۹ روز طول خواهد
 کشید تا يك میای گرم نمک طعام يك متر فاصله را طی نماید و برای حرکت
 يك میای گرم ساکاروز در همین شرایط مدت ۹۴۰ روز وقت لازم است .
 البته در فواصل کوتاه پخشیدگی بسیار سریع است زیرا نرخ پخشیدگی
 بامیچون فاصله نسبت عکس دارد . پخشیدگی در فاصله يك میکرون 10^{-8}
 برابر پخشیدگی در فاصله يك سانتی متری است . بنابراین پخشیدگی از
 طرف به خارج به داخل سلول و در داخل آن به سرعت انجام گرفته ولی
 احتمالاً در حرکت آب و اجسام حل‌شدنی در فواصلی که با متر اندازه‌گیری
 می‌شوند دخالت چندانی ندارد .

درپخشیدگی برخلاف جریان توده‌ای سطح مقطعی که حرکت از آن صورت می‌گیرد دخالت چندانی ندارد. در حرکت توده‌ای که از قانون پوازیه^{۲۶۰} تبعیت می‌کند نرخ جریان متناسب با توان چهارم قطر و یا مربع سطح مقطع است. از این جهت تقسیم سطح به قطعات کوچکتر درپخشیدگی امر چندانی نداشته ولی به مقدار زیادی بر میزان جریان توده‌ای مؤثر است. مطاب فوق این حقیقت را روشن می‌سازد که چرا ژلاتین و دیواره‌های اشباع شده از آب سلولها در مقابل پخشیدگی مقاومت کمتری نشان داده ولی در برابر جریان توده‌ای که از داخل رشته‌های کوچک (فیبریل^{۲۶۱}) و یا میسل^{۲۶۲} (واحدهای ساختمانی شبیه ذرات کلوئیدی) صورت می‌گیرد به سختی مقاومت می‌کنند.

حرکت اسمتیک آب: حرکت آب از سلولی به سلول دیگر معمولاً از طریق اسمز انجام می‌شود. اسمز عبارت است از پخشیدگی از غشاءها به دلیل اختلاف پتانسیل شیمیائی. در سالهای اخیر پیشنهاد شده است که اسمز در حرکت توده‌ای مواد از منافذ غشاءهایی که نفوذپذیری انتخابی دارند نیز مؤثر است (دینتی^{۲۶۳}، ۱۹۶۳، مارو^{۲۶۴}، ۱۹۶۰، ری^{۲۶۵}، ۱۹۶۰). این پیشنهاد بر اساس مشاهدات تجربی و نیز ملاحظات تئوری است. ری^{۲۶۵} (۱۹۶۰) نتایج تعدادی از آزمایشات را بررسی نموده و یادآور شده است که حرکت اسمزی آب به مراتب سریعتر از حرکت اجسام ردیاب مثل دوتریم یا تریتم است که می‌بایستی از طریق پخشیدگی صورت پذیرند. دینتی^{۲۶۳} (۱۹۶۳ و ۱۹۶۵) این تفاوت ظاهری را نتیجه تأثیر لایه

260— Poiseuille

261— fibril

262— Micelle

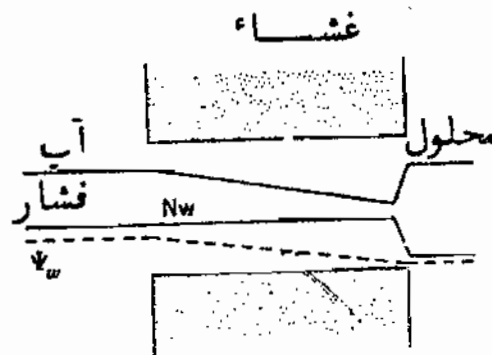
263— Dainty

264— Mauro

265— Ray

مخلوط نشده و نیز اشتباهات تجربی می‌داند زیرا اندازه‌گیری حرکت اسمزی آب و پخشیدگی اجسام ردیاب بسیار مشکل است. نظریه جریان توده‌ای به وسیله تحلیلهای ریاضی نیز ثابت شده است. به موجب این تحلیلها اجسام حل‌شدنی موجود در يك طرف غشاء تولید پتانسیل اسمزی نموده و جریانی شبیه حرکت آب که در اثر اختلاف فشار ایستابی از داخل منافذ صورت می‌گیرد تولید می‌نماید. (دینتسی^{۲۶۶}، ۱۹۶۳، ۱۹۶۵؛ اسلاچر^{۲۶۷} ۱۹۶۷ فصل ششم).

جریان توده‌ای از غشاءهائی که نفوذپذیری انتخابی دارند موجب می‌شود آب و محلول از یکدیگر جدا شوند و این عمل در صورتی قابل توجیه است که فرض شود این غشاءها دارای منافذی مملو از آب باشند. این وضعیت موجب پیدایش شیب تند غلظت در سطح داخلی غشاء می‌گردد.



شکل ۱-۲۰ افت فشار در غشاء به طوری که با خط Nw (نمایش جزء ملی آب) نشان داده شده است فرض شده غشاء از آب مملو باشند. همچنین فرض شده است که فشار در دو طرف غشاء برابر است ولی با مقاومت منفذ در برابر عبور آب مرجع می‌شود که در داخل آن از طرف خارج به داخل از مقدار فشار کاسته شود. پتانسیل آب در ψ نیز در سراسر فشار کاهش می‌یابد.

درچنین شرایطی تمایل مولکولهای آب به عبور از داخل منافذ زیاد شده و به علت ایجاد افت فشار آب در جهت شیب فشار ایستایی از داخل منافذ به جریان می افتد (به شکل ۱-۲۰ مراجعه شود).

به طوری که قبلاً تذکر داده شد شواهدی که دلالت بر وجود منافذ پر آب در غشاءهای ساوای گیاه نمایند متعاقب کننده نیستید. شاید بتوان گفت که به جز در مورد کسانی که علاقمند به مطالعه دقیق ساختمان و وظایف غشاء هستند این اشکالات بیشتر مربوط به معنی و تفسیر کلمات است. به طور کلی نیروئی که موجب عبور آب از غشاء می شود اختلاف پتانسیل آب در دو طرف غشاء می باشد. در انتقال آب به طریق پخشیدنی حداقل در يك مرحله آن حرکت اسمتیک مؤثر است و این احتمالاً مرحله محدود کننده میزان عبور آب است.

ضریب انعکاس: گفتگوی پیرامون پدیده اسمز ملزم به یادآوری اصطلاح ضریب انعکاس^{۲۶۸} است که برای اولین بار توسط استاورمن^{۲۶۸} (۱۹۵۱) عنوان شده است. این ضریب نماینده نفوذپذیری غشاء نسبت به يك جسم حل شدنی بوده و عبارت است از نسبت اختلاف فشار مشاهده شده دو طرف غشاء به مقدار تئوری فشار اسمتیک. اگر چنانچه در برابر يك باشد غشاء کاملاً غیر قابل نفوذ بوده و اگر کوچکتر از يك گردد غشاء نسبت به اجسام حل شدنی نفوذپذیر است.

چنانچه در آزمایشات مربوط به پلاسمولیز این حقیقت که غشاءهای گیاهی اکثراً به نحوی از انحاء نسبت به اجسام حل شدنی نفوذپذیرند در نظر گرفته نشود نتایج آزمایشات منتج به اشتباهاتی خواهد شد. به عنوان مثال اگر غشاءهای سلولی به نحوی نسبت به اجسام حل شدنی نفوذپذیر

باشند (کمتر از يك) در این صورت پتانسیل اسمتیک شیرۀ ساولی ممکن است بیش از پتانسیلی محلولی باشد که برای پلاسمولیز مورد لزوم است. به همین طریق به طوری که وان اوریک^{۲۶۹} (۱۹۴۲) گزارش کرده است اگر ریشه کمتر از يك باشد پتانسیل اسمتیک لازم برای ترشح آب به خارج کمتر از پتانسیل اسمتیک شیرۀ آوندی خواهد بود. مشاهداتی از این قبیل ممکن است دال بر جذب فعال آب نمایند ولی حقیقت این است که غشاءهای ساولی نسبت به اجسام حل شدنی نفوذپذیرند. اندازه گیریهای ضریب انعکاس که اخیراً توسط اسلاچر^{۲۷۰} (۱۹۶۶) شده است نشان می دهد که مقدار این ضریب برای ساکاروز بین ۰/۶ تا ۰/۷ و برای مانیتل بین ۰/۸ تا ۰/۹ است. ممکن است این اعداد به توانند توضیحی برای اختلاف بین مقدار پتانسیل اسمتیک که با اندازه گیری به روشهای کریوسکپی و پلاسمولیتیکی به دست می آید باشد.

جنب فعال یا غیر اسمتیک آب :

آنچه تا به حال پیرامون روابط آب و ساول گفته شد یا فرض بر این بوده است که تبادل آب بین سلولها یا بافتها و محیط اطراف آنها بر اساس حرکت آب در جهت شیب نزولی پتانسیل آب است. عده ای از مؤلفین را عقیده بر این است که حرکت آب در جهت مخالفت شیب پتانسیل آبی نیز صورت می گیرد که به آن جذب فعال گویند. این حرکت به طریقه غیر اسمزی و با صرف مقداری انرژی متابولیکی انجام می شود. کرامر^{۲۷۱} (۱۹۵۵، ۱۹۵۶) بسیاری از مطالب این مؤلفین را مورد مطالعه قرار

269— Van Overbeek

270— Slatyer

271— Kramer

داده و در فصل پنجم این کتاب نیز پیرامون امکانات جذب فعال آب توسط سیستمهای ریشه‌ای بحث گردیده است.

شواهدی که دال بر حرکت فعال یا غیر اسمتیک آب نمایند بر اساس مشاهداتی می‌باشند که نشان داده‌اند مقدار پتانسیل اسمتیک شیره سلولی که به روش عصاره‌گیری اندازه‌گیری شده با آنچه به طریق پلاسمولیتیک از سلولهای دست‌نخورده همان بافت به دست می‌آید متفاوت است (بنت کلارک و همکاران^{۲۷۲}، ۱۹۳۶؛ کوریپر^{۲۷۳}، ۱۹۴۴؛ روبرتس و استیلز^{۳۷۴}، ۱۹۳۹ و دیگران) و یا مواد ممانعت‌کننده تنفس گیاه و زندگی در محیط بدون هوا (غیر هوازی) جذب آب را کاهش (بوگن^{۲۷۵}، ۱۹۵۳؛ بونر و همکاران^{۲۷۶}، ۱۹۵۳؛ هاکت و تیمان^{۲۷۷}، ۱۹۵۲؛ کلی^{۲۷۸}، ۱۹۳۷) و اکسین (هورمن گیاهی) جذب آب را افزایش می‌دهد (ریندرز^{۲۷۹}، ۱۹۳۸ و ۱۹۴۸؛ بونر و همکاران^{۲۷۶}، ۱۹۵۳؛ برونر و هاسمن^{۲۸۰}، ۱۹۵۲؛ هاکت و تیمان^{۲۷۷}، ۱۹۵۲ و دیگران). البته توضیح این مشاهدات بدون دخالت دادن جذب فعال آب نیز امکان‌پذیر می‌باشد.

اختلافاتی که بین اندازه‌گیری به روش کریوسکپی و پلاسمولیتیک وجود دارد بیشتر نتیجه اشتباهاتی است که در بطن طرق نهفته است. از جمله می‌توان به حساب‌نیارودن مقدار نشست اجسام حل‌شدنی پلاسمولیز شوند را به داخل سلولها ذکر کرد (مرسر^{۲۸۱}، ۱۹۵۵؛ اسلاچر^{۲۸۲}، ۱۹۶۶).

272— Bennet - Clark et al

273— Currier

274— Roberts and Styles

275— Bogen

276— Bonner et al

277— Hackett and thimann

278— Kelly

279— Reinders

280— Brauner and hasman

281— Mercer

282— Slatyer

هم چنین در مورد این که در طی زمان عصاره گیری از سلولها چه تغییری در ترکیب و یا پتانسیل اسمزی شیره سلولی پیدا می شود نارسائیهای وجود دارد (کرافتز و همکاران^{۲۸۳}، ۱۹۴۹ صفحه ۱۲۲). مواد مسامعت کننده تنفس و زندگی غیر هوازی گیاه از طریق کاهش نفوذ پذیری غشاءهای سلولی موجب می شوند میزان جذب نمک کاهش پیدا کرده و تغییراتی در مقدار اجسام حل شدنی سلول به وجود آید. کلیه این تغییرات بیش از آنچه با فرایندهای غیر اسمزی بر حرکت آب مؤثر واقع گردند به طور غیر مستقیم در آن دخالت دارند. ثابت شده است که اکسین شدیداً نفوذ پذیری سلولها را به آب افزایش داده (گوتنبرگ و مینل^{۲۸۴}، ۱۹۵۲ و دیگران) و نیز قابلیت اتساع دیواره های سلول را تشدید می کنند. بنابراین افزایش جذب آب به وسیله اکسین در آزمایشات کوتاه مدت نتیجه بالا رفتن نفوذ پذیری و در آزمایشات دراز مدت نتیجه اتساع یا رشد سلول است.

انتقال فعال در آوندهای چوبی: عده ای از پژوهشگران گزارش کرده اند که پتانسیل اسمتیک شیره آوندی در ساقه ها کمتر از مقدار آن در ریشه ها است و این حالت را به دلیل شرکت یونها از شیره آوندی به طرف بافتهای اطراف می دانند (بارز^{۲۸۵}، ۱۹۶۶؛ ایتون^{۲۸۶}، ۱۹۴۳؛ کلپر و کوفمن^{۲۸۷}، ۱۹۶۶؛ اورتلی^{۲۸۸}، ۱۹۶۶). در نتیجه این وضعیت آب از پائین به بالا و از داخل آوندهای چوبی از نقطه ای با پتانسیل آبی کم به نقطه ای با پتانسیل زیاد شروع به حرکت می کنند. البته دلیل حرکت آب

283— Crafts et al

284— Guttenberg and Meinl

285— Barrs

286— Eaton

287— Klepper and Kaufmann

288— Ortli

درداخل آوندها، فشاری است که در ریشه تولید می شود. حرکت آب به داخل ریشه با عمل پخشیدگی از نقطه باپتانسیل زیاد به نقطه باپتانسیل کم صورت می پذیرد. این حرکت از نوع غیر فعال بوده و اختلاف پتانسیل شیره آوندی از ریشه ها تا شاخه ها در آن دخالت ندارد. از این نوع حرکت نمی توان به عنوان مثالی برای حرکت فعال آب نام برد (لویت^{۲۸۹}، ۱۹۶۷).
الکترواسموز^{۲۹۰}: یکی دیگر از روندهائی که گاهی اوقات برای توضیح حرکت خلاف قاعده آب به کار گرفته می شود الکترواسموز است (فنسوم^{۲۹۱}، ۱۹۵۷؛ اسپانر^{۲۹۲}، ۱۹۵۸ و دیگران). واضح است که اختلاف پتانسیل الکتریکی موجب می شود آب از قطب مثبت به طرف قطب منفی به حرکت درآمده از غشاءهائی که بار الکتریکی منفی دارند و حتی از بافت های گیاهی عبور نماید. دینتی^{۲۹۳} (۱۹۶۳) خاطرنشان ساخته است که اگر چه با عمل مکنده های یونی به مقدار قابل ملاحظه ای جریان الکترواسموزی در غشاء های سلولی تولید می گردد ولی نفوذپذیری غشاء های سلولی گیاه در برابر حرکت غیر فعال آب به حدی است، که عمل مکنده های الکترواسموزی موجب می شود جریانی که به این طریق تولید می شود به خارج از مسیر طبیعی تراوش نموده و مسیر چرخشی کوتاه تری را طی می نماید نتایج آزمایشات بلینکز و ایرتس^{۲۹۴} (۱۹۵۱) مؤید این نظریه می باشند. آنها گزارش کرده اند چنانچه بین سطح و داخل ساولهای گیاه نایتلا^{۲۹۵} پتانسیلی معادل ۱۵۰۰ میلی ولت برقرار گردد جریان قابل توجهی از آب به وجود

289— Levitt

290— Electroosmosis

291— Fensom

292— Spanner

293— Dainty

294— Blinks and Airth

295— Nitella

نخواهد آمد. برونر و هاسمن^{۲۹۶} (۱۹۴۶) ده درصد از جریان آب در داخل بافت سیب زمینی را مربوط به الکترواسموز دانسته‌اند. البته به نظر می‌رسد این تخمین نیز زیاده از حد باشد. نقش الکترواسموز در جذب آب به وسیله سلولهای دست نخورده ریشه گرچه دارای اهمیت زیادی نیست ولی در فصل پنجم پیرامون آن بحث شده است.

حرکت قطبی آب: به طوری که گزارش شده است پوسته بعضی از انواع بذر ها نسبت به ورود آب به داخل بذر نفوذ پذیری بیشتری دارند تا خروج آن (دنی^{۲۹۷}، ۱۹۱۷؛ برونر^{۲۹۸}، ۱۹۵۳ و ۱۹۵۶) هم چنین گفته شده است که حرکت قطبی در غشاء حشرات (بی منت^{۲۹۹}، ۱۹۶۵) و پوست عده‌ای از حیوانات نیز وجود دارد. بنت کلارک^{۳۰۰} (۱۹۵۹ صفحات ۱۶۴ تا ۱۶۷) پس از برونر حرکت قطبی را مورد مطالعه قرار داده و آن را با الکترواسموز که از برقراری جریان غیر متقارن در غشاءهای تحت مطالعه به دست می‌آید مرتبط می‌داند. دینتی^{۳۰۱} (۱۹۶۳) پیشنهاد می‌کند که اختلاف بین نرخ جریان ورودی و خروجی ممکن است به دلیل اختلاف موجود در هیدراته شدن دو طرف ساختمان پیچیده غشاء باشد و مثالهای زیادی را مبنی بر جریان قطبی آب ذکر کرده است که آن را در نتیجه وجود لایه مخلوط نشده که در شکل ۱۹-۱ نشان داده شده است می‌داند. کامیا و تازاوا^{۳۰۲} (۱۹۵۶) پژوهشهای جالبی را انجام داده‌اند که در آن سلولهای نایتلا به طور غیر متقارن به دهانه دو محفظه منتهی می‌شود

296— Brauner and Hasman

297— Denny

298— Brauner

299— Beament

300— Bennet - Clark

301— Dainty

302— Kamiya and Tazawa

ابه شکل ۱۸-۱ مراجعه شود).

چنانچه آب یکی از محفظه‌ها بامحلول شکر جایگزین شود جریانی از محفظه پر آب و ازدرون سلول به طرف محفظه پرازساکنارز صورت می‌گیرد اگر يك بار قسمت كوچك سلول و بار دیگر قسمت بزرگ آن در محلول شکر قرار گیرد مقدار جریانی که آن عبور می‌کند متفاوت خواهد بود. این مشاهدات کامیا و تازاوا^{۳۰۳} (۱۹۵۶) را بر آن داشت تا نتیجه به‌گیرند نفوذپذیری سلول به طرف خارج کمتر از نفوذپذیری آن به طرف داخل است. دینتی و هوپ^{۳۰۴} (۱۹۵۹) نیز به نتایج مشابهی دست یافته‌اند و آنها را با وجود لایه‌های داخلی و خارجی دست نخورده سلول مرتبط می‌دانند. این لایه‌ها نیروی محرك آب را به هنگامی که اسمز برونی از طرف انتهای كوچك سلول صورت می‌گیرد بیش از هنگامی که از انتهای بزرگ سلول انجام می‌شود کاهش می‌دهد. پژوهشهای عمیق‌تری که صورت گرفته نشان داده است که لایه‌های دست نخورده از اهمیت کمتری برخوردارند زیرا غشاءهای سلولی در مجاورت محلول قند آب خود را بیشتر از دست می‌دهند تا این که در مجاورت آب قرار گیرند و متعاقب آن نفوذپذیریشان تقلیل پیدا می‌کند (دینتی و گینزبرگ^{۳۰۵}، ۱۹۶۴). به نظر می‌رسد این توضیحات به‌توانند تا اندازه‌ای از راز حرکت قطبی آب پرده بردارند.

دفع آب: هرگونه بحثی پیرامون حرکت غیر اسمزی آب بایستی ذکر موارد دفع یا ترشح آب را توسط ساختمانهای مختلف غده‌ای گیاه شامل گردد. استوکینگ^{۳۰۶} (۱۹۵۶) غدد گیاهی را در رابطه با این مطلب به چهار گروه تقسیم کرده است:

303— Kemiya and Tazawa

304— Dainty and Hope

305— Dainty and Ginzburg

306— Stocking

- ۱- غدد مترشحه روغنها و صمغها .
- ۲- غدد مترشحه قند مایع .
- ۳- غدد مترشحه شهد، لعاب و یا آنزیمهای هضمی در گیاهان گوشتخوار
- ۴- هیداتود^{۳۰۷} یا غدد مترشحه آب .

هیداتودها با تغذیه آب به صورت تراوش مرتبط بوده و در این کتاب از غدد مترشحه روغن و صمغ گفتگویی به عمل نخواهد آمد . دنج محلول قند از غدد مترشحه گلها به خوبی شناخته شده است . هم چنین از غدد مترشحه برگهای بعضی از انواع گیاهان مقدار قابل توجهی قند تراوش می کند . به نظر می رسد دفع اجسام حل شدنی به صورت فعال صورت می گیرد که در نتیجه آن شیب پتانسیل آبی به وجود آمده و نفوذ آب به خارج در امتداد شیب انجام می شود . بنا به گفته استوکیسک بعضی از نویسندگان اظهار داشته اند که دفع آب و اجسام حل شدنی دو فرآیندی هستند که مستقل از یکدیگر عمل می کنند . پیچیده تر از این خروج آب از کیسه های اتریکولاریا^{۳۰۸} و دفع مایعات به گفته استوکیسک بعضی گیاهان حشره خوار است . مسام است که برای شناخت مکانیسم دفع ، مطالعات بیشتری نیاز است . در فصل هفتم غدد ترشحه نمک مورد بحث قرار خواهند گرفت .

جذب غیر اسمزی آب در سلولهای حیوانی : به نظر می رسد برای شناخت حرکت آب در گیاهان ، مطالعه حرکت آن از غشاءهای سلولی حیوانی و مقایسه آن با گیاهان مفید واقع گردد . این مسأله اخیراً در نوزدهمین سمپوزیم جامعه بیولوژی تجربی توسط عده زیادی از مؤلفین

مورد بحث قرار گرفت. بی‌منت^{۳۰۹} (۱۹۶۵) اظهار داشته است که حشرات قادرند رطوبت هوا را که به مراتب پائین‌تر از نقطه اشباع است جذب نمایند و به این سبب می‌بایست مکانیسم جذب آب در آنها از نوع فعال باشد. رایبسون^{۳۱۰} (۱۹۶۵) تنظیم آب در سلولهای حیوانی را شبیه به اسموتر ناقص دانسته ولی اظهار داشته است که نحوه تنظیم آب در سلولهای پستانداران به درستی معلوم نیست. اسمیت^{۳۱۱} (۱۹۶۵) فرآیند عبور آب از روده‌ها را اسمز درون‌رو^{۳۱۲} نام نهاده و این بدان معنی است که عبور يك از غشاء از نوع فعال بوده و همراه با حرکت آب صورت می‌پذیرد. دوربین و مودی^{۳۱۳} (۱۹۶۵) غشاءهای مضاعف را در حرکت آب مؤثر دانسته و اظهار داشته‌اند که یونها از يك غشاء گذشته و وارد فضای بین آن غشاء و غشاء دیگر می‌گردند (به کتاب دیاموند^{۳۱۴}، ۱۹۶۵، صفحه ۳۲۸ مراجعه شود).

دیاموند (۱۹۶۵) برای توضیح چگونگی انتقال مواد از غشاءهای حیوانی هفت تئوری را ارائه داده است که عبارتند از اسمز معمولی، تصفیه، الکترواسمز، پینوسیتوز^{۳۱۵}، اسمز نقطه‌ای، اثر غشاءهای مضاعف و پخشیدگی توأم با حرکت مولکولهای آب همراه بامولکولهای اجسام حل‌شده‌نی. دیاموند در ابتدا مخالف نظریه جذب و دفع آب به طریق غیر فعال بر طبق قوانین پخشیدگی و اسمز بود ولی سرانجام به این نتیجه رسید که اسمز نقطه‌ای (شبیه اسمز درون‌رو اسمیت^{۳۱۱}) عامل انتقال آب می‌باشد. بنابراین صرف نظر از اختلاف موجود در معانی کلمات متخصصین

309— Bearnent

310— Robinson

311— Smyth

312— endogenous osmosis

313— Durbin and Moody

314— Diamond

315— Pinocytosis

فیزیولوژی حیوانی نیز عقیده دارند حرکت آب در بافت‌های حیوانی شبیه حرکت در بافت‌های گیاهی بوده با عمل اسمز انجام می‌گردد. (دیک^{۳۱۶}، ۱۹۶۶ فصل چهارم) البته شرایطی که آنها ذکر کرده‌اند شبیه ساواهای گیاهی و ریشه‌ها است. به این معنی که عبور نمکها از غشاها به صورت فعال بوده حرکت آب به طریق پخشیدگی و در جهت شیب پتانسیل آبی که به وسیله انتقال نمک تولید می‌شود انجام می‌گردد.

از مطالبی که گفته شد چنین مستفاد می‌گردد که هیچ‌گونه شواهد مثبتی که دلالت بر انتقال غیر اسمتیک آب در گیاهان نماید وجود نداشته و پیدایش آن در حیوانات به درستی روشن نیست. بسیاری از شواهد بدون دلیلی که پیرامون حرکت غیر اسمتیک آب ارائه شده است همراه با انتقال فعال نمک نیز می‌باشد. حرکت نمک موجب می‌شود شیب پتانسیل آبی به وجود آمده و جریان غیر فعال آب در امتداد آن به راه افتد. مشکل به توان حرکت فعال آب را حتی اگر حقیقت داشته باشد نشان داد. زیرا نفوذپذیری غشاءهای واکوئولی به آب به قدری است که به مجرد آن که آب وارد واکوئل شد از آن خارج می‌شود. بنابراین، حتی اگر جنب غیر اسمزی وجود داشته باشد نقش آن در روابط آب و گیاه ناچیز است.

خلاصه

نقش آب در گیاهان از لحاظ ماده تشکیل دهنده گیاه، حلال بودن آن، وارد شدن در ترکیبات شیمیائی و نیز ماده تولید آماس دارای اهمیت است. اهمیت اکولوژیکی آب انعکاس از اهمیت فیزیولوژیک آن است. در نقاطی از سطح کره زمین که درجه حرارت مناسب بارش گیاه است پوشش آنها

ناموجودیت آب کنترل می‌شود. اهمیت آب نتیجه تعداد زیادی از خواص منحصر به فرد آن است. اغلب این خواص به دلیل ساختمان مرتبی است که در آن مولکولها به طور مشخص بایوندهای هیدروژنی به یکدیگر متصل شده‌اند. علاوه بر این، پیوندهای آب با پروتئینها، جدار سلولها و سطوح آب دوست دیگر تأثیر مهمی بر فعالیتهای فیزیولوژیکی آنها دارد.

ارقام قابل اعتمادی که بشود از روی آن مقدار آب نسبی موجود در دیواره‌های ساول، سیتوپلاسم و واکوئول را تخمین زد کم است ولی پتانسیل آب واکوئول کنترل کننده روابط آب و گیاه است. آب موجود در جدار سلولها به عنوان سیر انتقال اجسام حل شدنی از ساولی به سلول دیگر قابل اهمیت است. هم چنین آب جدار ساولی، سیتوپلاسم و واکوئولها سیستم پیوسته‌ای را تشکیل می‌دهند که به وسیله غشاءهای بانفوذپذیری انتخابی اجسام حل شدنی موجود در سیتوپلاسم و واکوئولها را از سیستم هیدرودینامیکی مجزا می‌سازد.

آب از نقطه دارای پتانسیل آبی کم به نقطه دارای پتانسیل زیاد حرکت می‌کند. بعضی اوقات اظهار می‌شود که حرکت آب به صورت فعال و در جهت مخالف شیب پتانسیل آبی صورت می‌گیرد ولی شواهدی که آن را اثبات نماید با تردید تلقی شده است. ظاهراً حرکت آب به صورت اسمز و جریان توده‌ای است و اگر چنانچه حرکت فعالی صورت گیرد در روابط کلی آب و گیاه از اهمیت زیادی برخوردار نیست.