

فصل دهم

تنش آب و رشد گیاه

مقدمه

در این فصل ماهیت و علل تنش آب، اثرات تنش آب بر فرآیندهای اساسی فیزیولوژیکی، اندازه گیری تنش آب گیاه، اختلاف راندمان استفاده از آب و ماهیت مقاومت در مقابل خشکی مورد گفتگو قرار می گیرد. در فصل اول گفته شد که کمبود آب محیط از طریق تغییر فرآیندهای فیزیولوژیکی و شرایط کنترل کننده رشد، بر نمو گیاهان موثر واقع می گردد. بنابراین اثر تنش آب گیاه بر رشد نباتات مستقیم بوده و تنش آب خاك و شرایط جوی بطور غیر مستقیم وارد عمل می شوند.

تنش آب گیاه یا کمبود آب به شرایطی اطلاق می گردد که در آن سلولها و بافتها در وضعیتی قرار گرفته اند که آماس آنها کامل نیست. دامنه تغییرات تنش آب از کاهش جزئی پتانسیل آب که فقط بادستگاههای اندازه گیری قابل ثبت بوده و در اواسط روزهای داغ آفتابی مشاهده می شود تا پژمردگی دائم و خشک شدن گیاه متغیر است. به عبارت ساده تر کمبود آب یا تنش آب زمانی اتفاق می افتد که میزان تعرق بیش از مقدار جذب آب باشد. کاهش مقدار آب، پتانسیل اسمتیک و پتانسیل کل آب همراه با از بین رفتن آماس، بسته شدن روزنه ها و کاهش رشد از

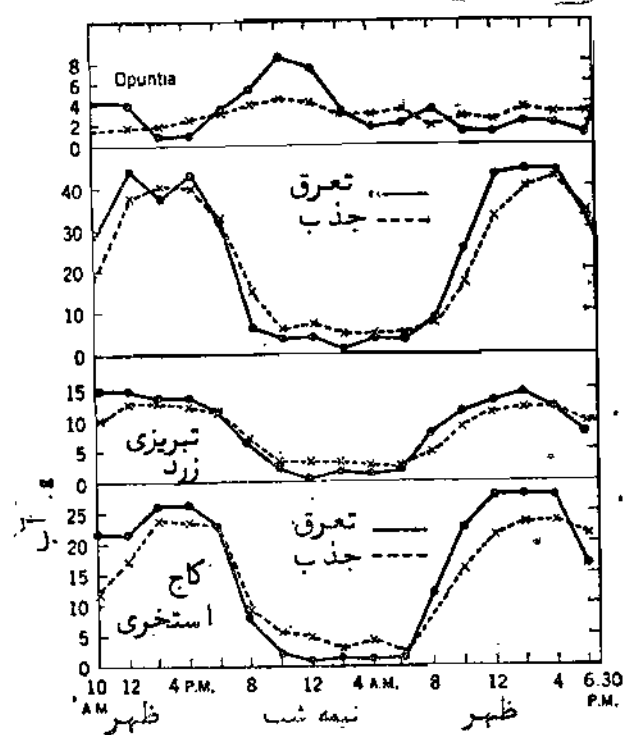
علائم مخصوص تنش آب می‌باشند. اگر چنانچه شدت تنش آب زیاد باشد، موجب کاهش شدید فتوسنتز و مختل نمودن فرآیندهای فیزیولوژیکی، توقف رشد و سرانجام خشک شدن و مرگ گیاه می‌گردد.

علل تنش آب در گیاه

علت پیدایش تنش آب در گیاه افزایش تلفات آب یا کافی نبودن جذب آب و یا ترکیبی از این دو است.

تاخیر جذب آب

کمبود آب در اواسط روز به علت تاخیری است که بین تعرق و جذب مشاهده می‌شود. این موضوع در شکل ۱-۱۰ نشان داده شده است. علت تاخیر جذب آب در اواسط روز مقاومت گیاه در مقابل حرکت



شکل ۱-۱۰: تاخیر بین جذب و تفرق در چهارگونه غیر مشابه. این گیاهان در خاکهایی پرورش یافته‌اند که آبیاری آنها بصورت خودکار انجام شده و به این ترتیب اندازه‌گیری میزان جذب آسان بوده است. به‌افت تفرق آفتاب‌گردان در اواسط روز توجه شود. احتمالاً دلیل این امر کاهش آماس و بسته‌شدن روزنه‌ها در اواسط روز است. به‌نقطه اوج تفرق ارپنسیا^۱ در هنگام شب نیز توجه شود (از کرامر^۲ ۱۹۳۷).

آب (به فصل هشتم مراجعه شود) و نیز این حقیقت که میزان جذب و تفرق با عواملی مختلفی کنترل می‌شوند می‌باشد. میزان تفرق بوسیله (۱) ساختمان و سطح برگ، (۲) اندازه سوراخ روزنه‌ها و (۳) عواملی که بر شیب فشار بخار بین گیاه و هوا مؤثرند کنترل می‌گردد. از طرف دیگر جذب آب توسط (۱) سرعت تلفات آب، (۲) انتشار و کارایی سیستمهای ریشه و (۳) پتانسیل آب و هدایت هیدرولیکی خاک کنترل می‌شود. جای تعجب نیست که بین فرآیندهایی که با عوامل مختلف کنترل می‌شوند هم آهنگی وجود ندارد هر چند که لوله‌های پیوسته آب از ریشه تا برگ این دورا با یکدیگر مرتبط سازد.

چون آب فاقد خاصیت ارتجاعی است، لذا می‌توان انتظار داشت که هرگونه تغییری در تلفات آب یا میزان جذب آن به دیگر فرآیندها نیز منتقل می‌شود. البته مقاومت ریشه در مقابل حرکت آب زیاد است. هم چنین بافتهای پارانشیمی بصورت سیستم بافر^۳ عمل نموده و نقش مخازنی را ایفا می‌نمایند. بطوری که اگر تفرق بیش از جذب باشد این بافتها آب خود را از دست داده و در حالت عکس مقداری آب در خود ذخیره می‌نمایند. در نتیجه، اولین علامت تفرق زیاد، کاهش محتوی

1— Opuntia

2— Kramer

3— Buffer system

آب و از بین رفتن آماس سلولهای برگ‌است که منجر به پژمردگی می‌شود.

تعرق در مقابل جذب

برطبق این نظریه، تعرق مهمترین عامل کمبود آب در گیاه است. این نظریه بخصوص در مورد کمبودهای موقتی اواسط روز صادق است زیرا در روزهای آفتابی حتی در شرایطی که خاک مرطوب بوده و یا محلولهای غذایی به خوبی تهویه شده باشند نیز علائم کمبود آب و پژمردگی دیده می‌شود. پیدایش تنش آب در اواسط روز ممکن است به این دلیل باشد که در هوای گرم رشد گیاه در شب بیش از روز است. مثلاً لومیس^۴ (۱۹۳۴) و تات و لومیس^۵ (۱۹۴۴) دریافته‌اند که در آیوا زیادی تعرق بیش از کمبود رطوبت خاک بر رشد ذرت و دیگر گونه‌های گیاهی موثر است. در کارولینای شمالی رشد درختان جوان کاج در ژوئن و اوایل ژولای که میزان تعرق زیاد است در هنگام شب دوبرابر مقدار آن در روز بوده است (رید^۶، ۱۹۳۹). میلر^۷ (۱۹۳۸) مثالهای دیگری را در این مورد ذکر کرده است. بر خلاف این نظر اورچارد^۸ (۱۹۶۷) در تجارب خود در ایستگاه تحقیقات روتامستد انگلستان نتوانست شواهدی را بیابد که در آن رشد کلم پیچ علاوه بر کمبود رطوبت خاک بوسیله کمبود آب گیاه نیز تحت تاثیر قرار گیرد. شاید در تابستانهای معتدل انگلستان، میزان تعرق به حدی کم است که در گیاهانی که در خاکهای مرطوب می‌رویند

4— Loomis

5— Tuth and Loomis

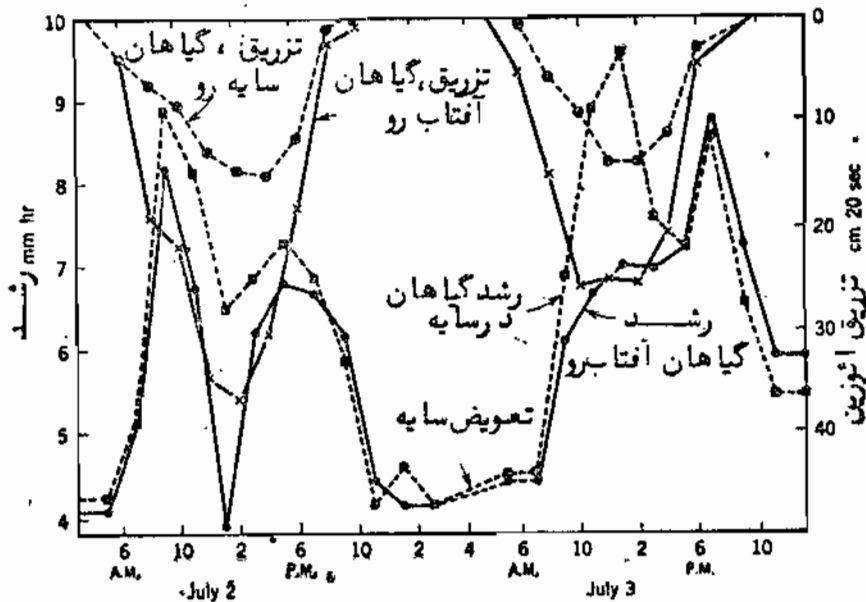
6— Reed

7— Miller

8— Orchard

کمبود آب بوجود نمی‌آید ولی مسلماً این حالت نمی‌تواند در مناطقی که روزها آفتابی و درجه حرارت بالاست صادق باشد. در شکل ۱۶-۹ مثالهایی در مورد تغییرات کوتاه مدت پتانسیل آب برگ در اثر سرعت تعرق آورده شده است.

گرچه تعرق زیاد باعث کمبود روزانه آب در اواسط روز می‌شود، کاهش جذب که در اثر تقلیل قابلیت دسترسی به آب خاک بوجود می‌آید نیز مسئول دوره‌های طویل‌المدت تنش آب بوده و منجر به کاهش شدید رشد گیاه می‌گردد. حداکثر پتانسیل ممکنه آب گیاه بستگی به پتانسیل آب خاک داشته و کاهش روزانه پتانسیل در اثر تعرق نیز به آن افزوده می‌گردد. در قسمت بعد پیدایش تنش آب به تفصیل مورد گفتگو قرار می‌گیرد.



شکل ۱۰-۹: کاهش رشد در اواسط روز برای بوته‌های ذرتی که در سایه و آفتاب قرار داشته‌اند. کاهش رشد به علت کمبود آب در وسط روز بوده است که از طریق تزریق سریع مواد رنگی به داخل برگهای قطع شده مشخص می‌گردد (از تات و لومیس، ۱۹۴۴).

آب خاک و رشد گیاه :

مطالبی که در زمینه کشاورزی ، باغبانی و جنگلداری منتشر شده است مملو از مقالاتی می باشند که اثرات خشکی را بر رشد و محصول انواع گیاهان به زبانهای مختلف بیان می دارند . ریچاردز و وادلایت^{۱۰} (۱۹۵۲) و استان هیل^{۱۱} (۱۹۵۷) اغلب مطالعاتی را که در زمینه رابطه آب خاک و گیاه انجام شده است خلاصه نموده اند . بطور کلی با کاهش آب خاک ، مقدار رشد نیز کاهش پیدا می کند . ولی استثنائاتی نیز مشاهده می شود که بعدا به آن توجه خواهد شد . اگر بشود شرایط محیطی بر حسب تعداد روزهایی که در آن تنش آب شدید بوده و رشد گیاه محدود می گردد طبقه بندی می تواند مفید واقع گردد . دنمیدوشاو^{۱۲} (۱۹۶۲) چنین کوششی را نموده و رشد ذرت را با تعداد روزهایی که مقدار رطوبت خاک کمتر از نقطه پژمردگی بوده است مرتبط ساخته اند (شکل ۱۰-۲) . هم چنین در زمینه طبقه بندی اراضی بر حسب احتمال خشکی و کمبود رطوبت خاک به حدی که بتواند موجب کاهش رشد بشود نیز پیشرفتهائی حاصل شده است (وان باول^{۱۳} ، ۱۹۵۳؛ وان باول و ورلیندن^{۱۴} (۱۹۵۶) .

غالباً بین تنش آب خاک و رشد گیاه رابطه خوبی بر قرار است . مثلاً باست^{۱۵} (۱۹۶۴) از روی آمارهای بارندگی و تعرق مقدار آب موجود در منطقه ریشه ها را محاسبه نموده است . نامبرده سپس این ارقام را

10— Richards and Wadleigh

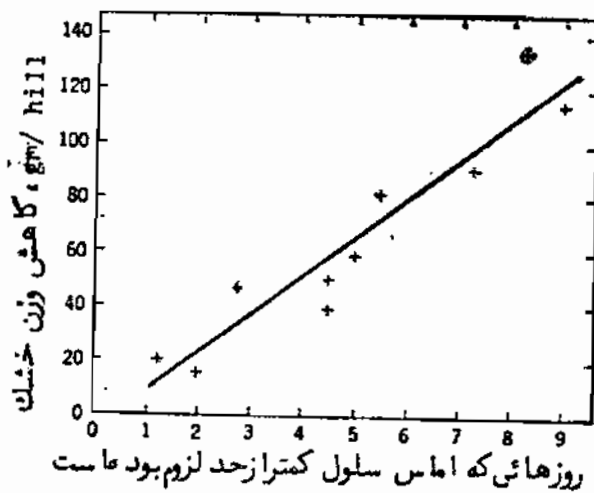
11— Stanhill

12— Denmead and Shaw

13— Van Bavel

14— Van Bavel and Verlinden

15— Bassett



شکل ۳-۱۰: کاهش وزن خشك بوته‌های ذرت بر حسب تعداد روزهایی

که تنش آب خاک به اندازه‌ای بوده است که توانسته است آماس گیاه را از بین ببرد (از دنمیدو شاو، ۱۹۶۲).

برای مدت ۲۰ سال در هر روز از فصل رویش به پتانسیل آب (بسر حسب بار) برگردانده است. وی دریافته است که سرعت رشد سطح قاعده و حجم درختان مخلوط کاج که از روی آمارهای مربوط به رطوبت خاک محاسبه شده یکسان بوده است. طول فصل رشد درختان در جنوب شرقی ایالات متحده که این مطالعه صورت گرفته به قدری زیاد است که اثر دوره‌های کوتاه تعرق یا کمبود زیاد آب خاک بر میزان رشد فصلی به اندازه گیاهان زراعتی یکساله نمی‌باشد.

حتی در مورد درختان نیز رابطه بین بارندگی، رطوبت خاک و رشد ممکن است بعضی اوقات خوب نباشد (مثلاً گلوک و آجرت^{۱۶}، ۱۹۶۲). به علت تاثیر درجه حرارت بر تعرق، رشد گیاه در تابستانهایی که میزان بارندگی و درجه حرارت کمتر از متوسط می‌باشد بیش از تابستانهایی است که بارندگی و درجه حرارت هر دو زیاد می‌باشند. زیرا در این حالت

تلفات آب زیاد می باشد (کوئل^{۱۷}، ۱۹۳۶): هم چنین رشد درختانی که در مناطق مرطوب می رویند در سالهای خشک بیشتر از سالهای مرطوب است. زیرا اشباع بودن خاک و تهویه ناکافی باعث کاهش جذب می گردد (فراسر^{۱۸}، ۱۹۶۲). گذشته از این گاهی اوقات بارندگی یک فصل بر رشد قطر درختان در سالهای بعد اثر قابل توجهی دارد. کرامر^{۱۹} (۱۹۶۴) وزانر^{۲۰} (۱۹۶۸) روابط پیچیده بین ذخیره آب و رشد درختان را مورد بحث قرار داده اند. گفتگوهایی که بعدا در این فصل پیرامون اثرات متفاوت و اختصاصی تنش آب بر فرآیندهای گیاهی خواهد شد در مورد گیاهان چوبی و علفی نیز صادق است.

قابلیت دسترسی نسبی آب خاک

متاسفانه در تعیین نقطه ای از آب خاک که رشد گیاه را محدود می سازد اختلاف نظرهایی وجود دارد. وی مایر و هندریکسون^{۲۱} (۱۹۵۰) اظهار داشته اند که قابلیت دسترسی به آب از ظرفیت زراعی تا پژمردگی دائم یکسان است. حال آنکه دیگران که نظریاتشان توسط ریچاردز و وادلایت^{۲۲} (۱۹۵۹) ابراز شده عقیده دارند که کاهش قابلیت دسترسی به آب خاک قبل از حد پژمردگی باعث کم شدن رشد می شود. هاگن و همکاران^{۲۳} (۱۹۵۹) سعی نموده اند این دو نظریه را با یکدیگر تلفیق نموده و نظریات مخالف را تشریح نمایند. امروزه مورد قبول واقع شده است که با کاهش محتوی آب خاک قابلیت دسترسی به آن نیز کاهش می یابد.

17— Coil

18— Fraser

19— Kramer

20— Zahner

21— Veihmeyer and Hendrickson

22— Richards and wadleigh

23— Hagan et al

ولی نمی‌توان نقطه مشخصی را تعیین نمود که در آن نقطه آب برای گیاه غیر قابل استفاده باشد. در شکل ۲۱-۱۰ کاهش یکنواخت پتانسیل آب خاک مشاهده می‌شود. ولی باید در این جا روشن ساخت که نمی‌توان همیشه انتظار داشت که بین تنش آب خاک و میزان محصول رابطه خوبی برقرار باشد، زیرا رشد گیاه مستقیماً با تنش آب گیاه کنترل می‌شود و رابطه آن با تنش آب خاک غیر مستقیم است. مثلاً، دنمیدوشاوی^{۲۴} (۱۹۶۲) دریافته‌اند که مقدار آب خاک به هنگام محدود شدن رشد ذرت در روزهای آفتابی که تعرق نیز زیاد است بیش از روزهای ابری با تعرق کم بوده است.

چگونگی پیدایش تنش آب

اگر تعرق زیاد باشد، کمبودهای شدید آب و کاهش پتانسیل آب برگ در عرض کمتر از يك ساعت بوجود می‌آید (به بارز و کلیپر^{۲۵}، ۱۹۶۸ و نیز شکل ۱۶-۹ مراجعه شود). ولی اکثر صدماتی که به گیاه وارد می‌آید در اثر تنش‌هایی است که در طی چندین روز کاهش ذخیره آب خاک تولید می‌گردد.

پیشرفت تدریجی تنش آب

اسلاچر^{۲۶} (۱۹۶۷) تفسیراتی را که در اثر کاهش تدریجی پتانسیل آب خاک در طی چندین روز در گیاهان معرق بوجود می‌آید بررسی نموده است. روش نامبرده را می‌توان در شکل ۴-۱۰ مشاهده کرد. در این شکل نوسانات روزانه پتانسیل آب گیاه که در اثر تاخیر بین جذب و تعرق

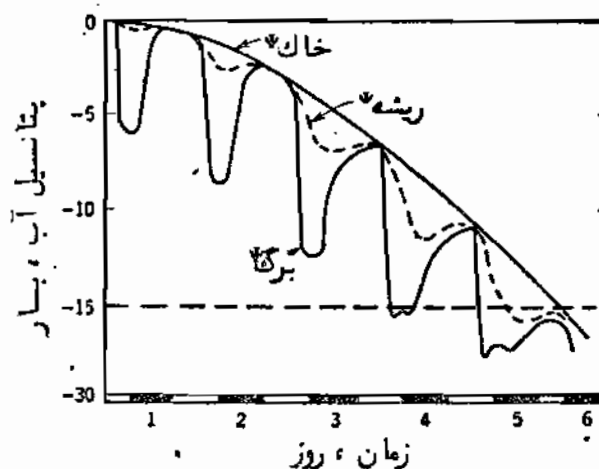
24— Denmead and Shaw

25— Barrs and Klepper

26— Slatyer

بوجود می‌آید مشاهده می‌گردد. هم‌چنین مشاهده می‌شود که در اثر عدم افزایش آب به خاک پتانسیل‌های آب در خاک و گیاه برای چندین روز کاهش پیدا می‌کند تا این که خاک ψ = گیاه ψ شده و جذ آب توسط گیاه متوقف گردد زیرا در این صورت بین خاک و گیاه شیب پتانسیل آب وجود نخواهد داشت. در ابتدا وقتی پتانسیل آب خاک نسبتاً بالا است گیاه ψ در شب هم‌ارز خاک ψ می‌شود ولی با کاهش خاک ψ و هدایت آب خاک این وضعیت اتفاق نمی‌افتد، زیرا سرعت حرکت آب به طرف ریشه به قدری کم است که نمی‌تواند جبران تلفات روز را بنماید. در این نقطه است که مطابق شکل ۴-۱ در روز چهارم و پنجم پژمردگی دائمی بوجود می‌آید.

میزان تفرق عامل اصلی کنترل‌کننده تغییرات روزانه تنش آب است، ولی کاهش‌های طویل‌المدت پتانسیل آب گیاه بیشتر بوسیله پتانسیل آب خاک و هدایت آبی خاک کنترل می‌گردد. هدایت هیدرولیکی در خاک‌هایی که رطوبت آنها نزدیک ظرفیت زراعی است (بار ۱- = خاک ψ) نسبتاً زیاد است و گرچه احتمالاً در اواسط روز جذب آب توسط ریشه‌ها با تاخیر صورت می‌گیرد، ولی حتی شیب کوچک پتانسیل آب نیز برای تامین آب در گیاهی که سیستم ریشه‌ای آن بسیار منشعب است کافی



شکل ۴-۱۰: دیاگرام نشان دهنده تغییرات احتمالی پتانسیل آب برگ .
 برگ ψ ، و پتانسیل آب ریشه ، ریشه ψ ، از يك گیاه معرق در خاکی که
 پتانسیل آب آن از صفر (خاک مرطوب) پتانسیلی که گیاه پژمرده می شود
 متغیر است . قسمتهای مشکی محور نمایانگر طول مدت تاریکی است .
 (از اسلاچر^{۲۷} ، ۱۹۶۷) .

می باشد . در نتیجه برگشت به حالت خاک ψ = گیاه ψ در هنگام شب
 اتفاق می افتد . ولی با کاهش مقدار آب خاک و خاک ψ هدایت هیدرولیکی
 نیز سریعاً کاهش یافته (به شکل ۱۲-۲ مراجعه شود) و برای حرکت آب
 کافی از خاک به ریشه و جبران تعرق به شیب پتانسیل زیادتری بین
 ریشه و خاک احتیاج می باشد . بالاخره پتانسیل آب گیاه تا حد پتانسیل
 اسمتیک تقلیل پیدا کرده و پژمردگی ، زدست دادن آماس ، و بسته شدن
 روزنه ها را باعث می گردد . بسته شدن روزنه ها به نوبه خود موجب کاهش
 تعرق می گردد . در چنین شرایطی حرکت آب به طرف ریشه ها بقدری کند
 می شود که برگشت به حالت عادی در شب امکان پذیر نبوده و گیاه بطور
 دائم پژمرده می شود . از این تجزیه و تحلیل چنین برمی آید که در صد
 پژمردگی دائم بیشتر بوسیله پتانسیل اسمتیک برگها کنترل می شود تا
 بوسیله خصوصیات خاک (به فصل سوم و اسلاچر ، ۱۹۶۷ ، ۱۹۵۷ مراجعه
 شود) . آمارهای واقعی که گاردنرونیمن^{۲۸} (۱۹۶۴) بدست آورده اند
 مشابه ارقام فرضی شکل ۴-۱۰ و نیز موید نظریه اسلاچر در مورد
 تنش آب و پژمردگی دائم است . رابطه نزدیک بین پتانسیل آب برگ ،
 پتانسیل آب ریشه و پتانسیل آب خاک در شکل ۱-۱۰ نیز موید این
 نظریه می باشد .

تغییرات محتوی آب

همان طور که مقدار آب در گونه‌های مختلف و مراحل رشد متغیر است محتوی آب قسمتهای مختلف گیاه نیز بسیار متغیر است. در جدول ۱-۱ مقدار آب موجود در بافتها و اعضاء مختلف گیاه نشان داده شده است. کرامر و کوزلوسکی^{۲۹} (۱۹۶۰ صفحات ۳۴۲ تا ۳۵۹) و کوزلوسکی^{۳۰} (۱۹۶۴) تغییرات مقدار آب را در قسمتهای مختلف گیاهان چوبی مورد بحث قرار داده‌اند.

جدول ۱-۱: مقایسه پتانسیل آب ریشه و برگهای سرزنی و کاج استخری با کاهش پتانسیل آب خاله. نمونه برداری در ساعت ۲: ۱۱ صورت گرفته است (از کوفمان^{۳۱}، ۱۹۶۸).

پتانسیل آب برگ	پتانسیل آب ریشه	پتانسیل آب خاله
-۴	-۴	-۱
-۹	-۵	-۴
-۱۳	-۸	-۸
-۱۴	-۱۲	-۱۲
-۱۸	-۱۶	-۱۶

مقدار آب پوست درخت در بیشتر گونه‌ها (به جز موارد استثناء) بیش از مغز تنه درخت بوده است. بنا به گفته استوارت^{۳۲} (۱۹۶۷) متوسط

29— Kramer and Kozlowski

30— Kozlowski

31— Kaufman

32— Stewart

مقدار آب پوست درخت در گیاهانی که مقطع تنه آنها حلقوی است^{۳۳} ۷۵ درصد در گیاهانی مقطع تنه غیر حلقوی دارند^{۳۴} ۱۰۰ درصد و در گیاهان که چوب ثانوی فاقد آوند است^{۳۵} ۱۳۰ درصد می باشد. بطور کلی مقدار آب پوست درخت در گیاهان خزان شونده در اوایل تابستان حداکثر و در اواخر تابستان به حداقل می رسد و دوباره در اواخر پائیز و اوایل زمستان افزایش می یابد.

تغییرات روزانه محتوی آب تنه درختان و دیگر ساختمانهای گیاه موجب تغییرات قابل سنجش قطر درخت (به شکل ۵-۱۰ مراجعه شود) شده و خشکی ممکن است باعث متوقف شدن رشد گیاه در یک دوره طولانی و نیز انقباض تنه درخت گردد (شکل ۶-۱۰). کوزلوسکی^{۳۶} (۱۹۶۷) تغییرات قطر تنه نهالهای درختان را به تفصیل مورد بحث قرار داده است.

تغییرات محتوی آب در برگها و ساختمانهای دیگر گیاهان علفی نیز ممکن است بسیار زیاد باشد. ولی تغییرات وزن خشک گیاه موجب می شود نتوان تغییرات روزانه و فصلی محتوی آب برگها را مشخص نمود (هالوی و مونسلایس^{۳۷}، ۱۹۶۳؛ فاریس^{۳۸}، ۱۹۶۷). به علت افزایش فصلی وزن خشک محتوی آب برگها با پیشروی فصل کاهش پیدا می کنند (به اکلی^{۳۹}، ۱۹۵۴ مراجعه شود). در شکل ۷-۱۰ تغییرات توام محتوی آب در اندامهای مختلف آفتابگردان مشاهده می شود. پیشنهاد شده است که به علت حجم نسبتاً زیادی که ساقه گیاهان دارا

33— Ring - Porous

34— Diffuse - Porous

35— non porous

36— Kozlowski

37— Halevy and Monselise

38— Pharis

39— Ackley

می‌باشند این اندامها نقش مخزنی را ایفا می‌کنند که گیاه آب مورد احتیاج خود را در هنگام تفرق سریع از آن دریافت می‌دارد. بنابراین با توجه به این که تنفیرات روزانه و فصلی محتوی آب تنه درختان زیاد است می‌توان اظهار داشت که تنه درخت در ذخیره آب نقش موثری بعهده دارد.

رقابت برای آب در داخل گیاه

تلفات آب از شاخه‌ها باعث ایجاد شیب نزولی پتانسیل آب بین ریشه و برگها شده و به این ترتیب مهمترین عامل کنترل‌کننده حرکت آب در داخل گیاه به شمار می‌آید. البته این شیب به طرق مختلف تغییر پذیر است. چون قسمتهای مختلف گیاه بطور متفاوت در معرض عوامل محیطی قرار دارند لذا تلفات آب از قسمتهای گوناگون شاخه یکنواخت نبوده و کمبود آب و نیز پتانسیل آن متفاوت می‌باشد. هم‌چنین توانائی گیاه در جذب آب در مراحل مختلف رشد مختلف است. آب مورد نیاز برگهای جوان و میوه‌ها از برگهای مسن تامین می‌شود و اگر گیاه با تنش شدید آب مواجه گردد در ابتدا برگهای مسن از بین می‌روند. راس ساقه گوجه فرنگی حتی در زمانی که برگها پژمرده می‌شود نیز به نمو خود ادامه می‌دهد اسلاچر^{۴۰} ۱۹۵۷؛ ویلسون^{۴۱} ۱۹۴۸. وی نمو ساقه پنبه (بالز^{۴۲}، ۱۹۰۸) و ذرت (لومیس^{۴۳}، ۱۹۳۴) با پژمردن برگها متوقف می‌گردد. بین برگها و میوه‌ها نیز از نظر آب رقابت شدید وجود دارد

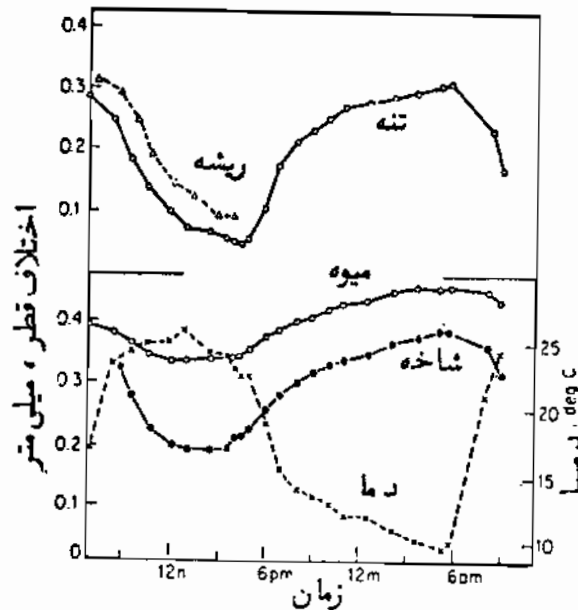
40— Slatyer

41— Wilson

42— Balls

43— Loomis

(بارتولونو^{۴۴}، ۱۹۲۶، فوروتیلر^{۴۵}، ۱۹۳۹، هندریکسون و ویمایر^{۴۶}،
 ۱۹۴۱، ماکنز و همکاران^{۴۷}، ۱۹۳۵، توکی^{۴۸}، ۱۹۶۴، شرودرویلند^{۴۹}،
 ۱۹۵۶).



شکل ۱۰-۵: انقباض قسمتهای مختلف درخت آوکادو در وسط روز
 که به علت کمبود آب حاصله از تعرق زیاد صورت می‌گیرد (از شرودر و
 ویلاندر، ۱۹۵۶).

بزرگ شدن انواع میوه‌ها در ساعاتی که تعرق سریع‌است کاهش
 می‌یابد هم‌چنین نمو میوه‌ها در شب سریع‌تر از روز است (به شکل ۱۰-۵
 مراجعه شود).

گفته می‌شود که کاهش نمو میوه‌ها در درختان لیمو خود یکی از
 علائم ایجاد تنش آب در گیاه است (فوروتیلر، ۱۹۳۹). بنا به گفته

44— Bartholonew

45— Furr and Taylor

46— Hendrickson and Veihmeyer

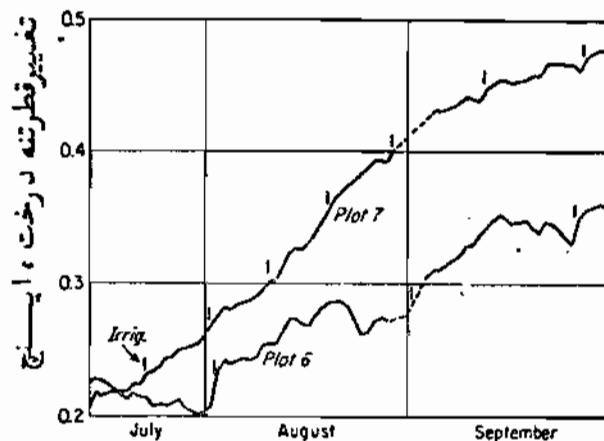
47— Magness et al

48— Tukey

49— Schroeder and Wieland

روکاج^{۵۰} (۱۹۵۳) میوه‌ها جوان پرتقال آب خود را به برگ منتقل نمی‌سازند و تلفات آب از میوه به برگ زمانی صورت می‌گیرد که قطر میوه‌ها به ۳۵ میلی‌متر برسد.

اندرسون و کر^{۵۱} (۱۹۴۳) نیز چنین شرایط مشابهی را در مورد غوزه‌های جوان پنبه تشخیص داده‌اند (به شکل ۸-۱۰ مراجعه شود). تغییرات مقدار آب و پتانسیل آن در قسمتهای مختلف گیاهان معرق و رقابت اعضاء مختلف برای کسب آب اشکالات فراوانی را در نمونه‌گیری و تعیین مقدار تنش آب گیاهان ایجاد می‌نماید. این مسائل در قسمت مربوط به اندازه‌گیری تنش آب بحث شده‌است.



شکل ۶-۱۰: رابطه بین تنش آب خاک و رشد قطر تنه درخت آوکادو. درختان کرت شماره ۷ هنگامی آبیاری شده‌اند که پتانسیل ماتریک خاک به کمتر از ۰/۵ - بار رسیده‌است. کرت شماره ۶ زمانی آبیاری شده‌است که پتانسیل ماتریک کمتر از ۱۰- بار بوده‌است. خطوط کوچک عمودی زمان آبیاری را نشان می‌دهند. به توقف رشد و انقباض تنه درختان قبل از آبیاری کرت‌های خشک توجه شود (از ریچاردز و همکاران ۱۹۵۸).

اثرات تنش آب بر رشد گیاه

تنش آب بر هریک از جنبه‌های رشد موثر بوده و موجب تغییرات آناتومی، مرفولوژی، فیزیولوژی و بیوشیمیائی می‌گردد. برخی از این اثرات مربوط به کاهش آماس، بعضی مربوط به کاهش پتانسیل آب و شاید بقول هوبر^{۵۲} (۱۹۶۵) برخی از آنها مربوط به کاهش پتانسیل اسمتیک می‌باشد. برای مطالعه این موضوع خوانندگان می‌توانند به کرافتز^{۵۳} (۱۹۶۸)؛ اوناری^{۵۴} (۱۹۶۰)؛ گیتز^{۵۵} (۱۹۶۸)؛ کوزلوسکی^{۵۶} (۱۹۶۸)، اسلاچر^{۵۷} (۱۹۶۷)؛ اسلاویک^{۵۸} (۱۹۶۵)؛ استوکر^{۵۹} (۱۹۶۰) و وادیا و همکاران^{۶۰} (۱۹۶۱) مراجعه نمایند. در این قسمت فقط تعداد معدودی از اثرات تنش آب بر رشد گیاه و فرآیندهای مربوط به آن مورد بحث قرار می‌گیرند. بسیاری از اثرات دیگر در قسمت‌های مختلف این کتاب بحث شده است.

اثرات عمومی تنش آب

بر همه کس واضح است که تنش طولانی آب موجب کاهش اندازه گیاه می‌شود. گرچه کاهش آماس ساول مهمترین عامل کوچک ماندن اندازه گیاه است ولی تنش آب تقریباً بر هر فرآیندی از گیاه موثر بوده و علاوه بر آماس عوامل دیگری نیز دخالت دارند. فشار آماس در ساولهای در حال رشد کم است، ولی برای اتساع ساولها به حداقلی از

52— Huber

53— Grafts

54— Evenari

55— Gates

56— Kozlowski

57— Slatyer

58— Slavik

59— Stocker

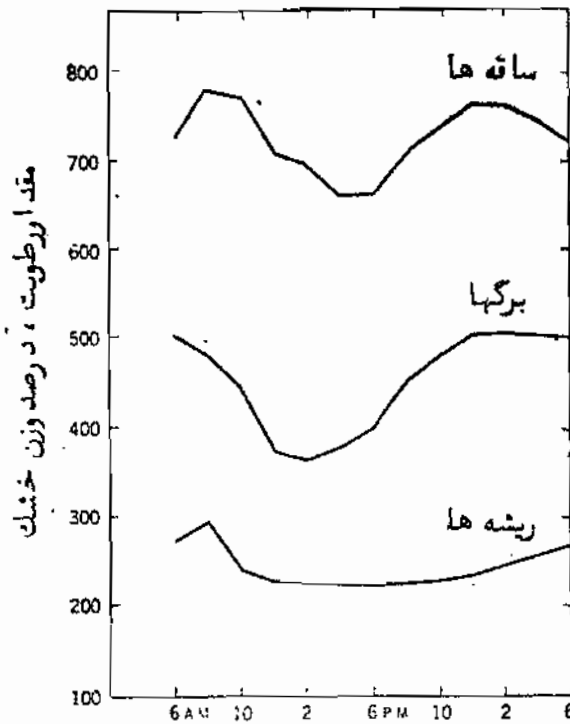
60— Vaadia et al

و فشار آماسی نیاز می‌باشد. رابطه بین آماس و نمو سلول در قسمت مربوط به تنش آب و نمو سلول بحث شده است. آماس از نظر باز و بسته شدن روزنه‌ها، رشد برگ‌ها، گل‌ها و حرکات مختلف اعضاء گیاه نیز حائز اهمیت از طرف دیگر فرآیندهای آنزیمی نیز محتملاً بطور مستقیم با است. پتانسیل آب کنترل می‌شوند. گاهی اوقات این سؤال پیش می‌آید که آیا کاهش پتانسیل آب به مقدار چندبار می‌تواند ساختمان پروتئینها را به حدی تغییر دهد که بر عمل آنزیمها موثر واقع گردد (گیل و همکاران^{۶۱} ۱۹۶۷). بهر حال بطوریکه بعداً خواهیم دید کمبود آب به مقدار چند بار موجب تغییر متابولیسم کربوهیدراتها وازت شده و روشن‌ترین دلیل آن این است که تغییر ساختمان پروتئینها در اثر کاهش پتانسیل آب بر فعالیت آنزیمها موثر واقع می‌گردد. اثر احتمالی دیگر مختل نمودن ساختمان ظریف سلول و منحرف نمودن مواد غذائی از مسیر متابولیسم طبیعی خود می‌باشد. والتر^{۶۲} (۱۹۶۵، ۱۹۶۳) بر اهمیت پتانسیل اسمتیک تاکید نموده و خاطرنشان ساخته است که پروتوپلاسم ساول و اجسام حل شدنی باید از نظر اسمزی بحالت تعادل قرار داشته باشند. بنابراین در سلولهایی که پتانسیل اسمتیک آنها ۲۰ - بار است مقدار آب پروتوپلاسم کمتر از سلولهایی است که پتانسیل اسمتیک ۱۰ - بار دارند. در حالیکه اگر در حالت آماس کامل قرار داشته باشند پتانسیل آب هر دوی آنها صفر است. بنظر می‌رسد در زمان حاضر ارزیابی اهمیت نسبی پتانسیل اسمتیک و پتانسیل آب در رابطه با متابولیسم گیاه غیر ممکن باشد. اسلاویک^{۶۳} (۱۹۶۵) به نقل از کارهای دانشمندان روسی و آلمانی اظهار داشته است که

61— Gale et al

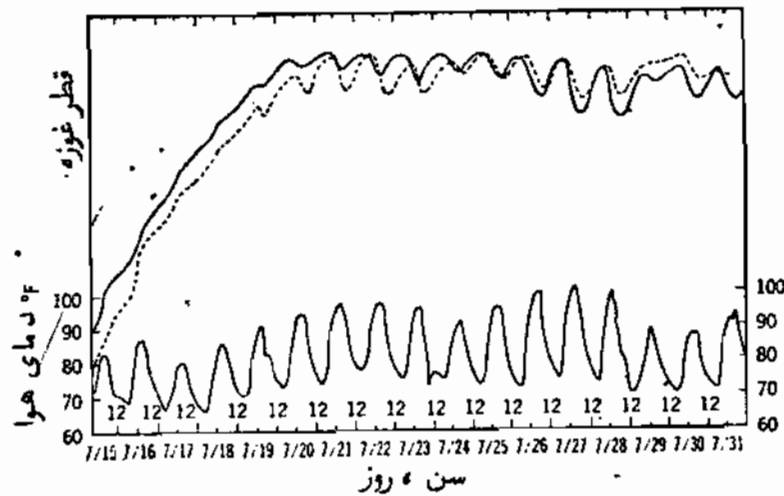
62— Walter

63— Slavick



شکل ۷-۱۰: تغییرات روزانه محتوی آب ریشه، ساقه و برگهای
آفتابگردان در خاکهای مرطوب و در یک روز داغ تابستانی (ویلسون و
همکاران^{۶۴} ۱۹۵۳).

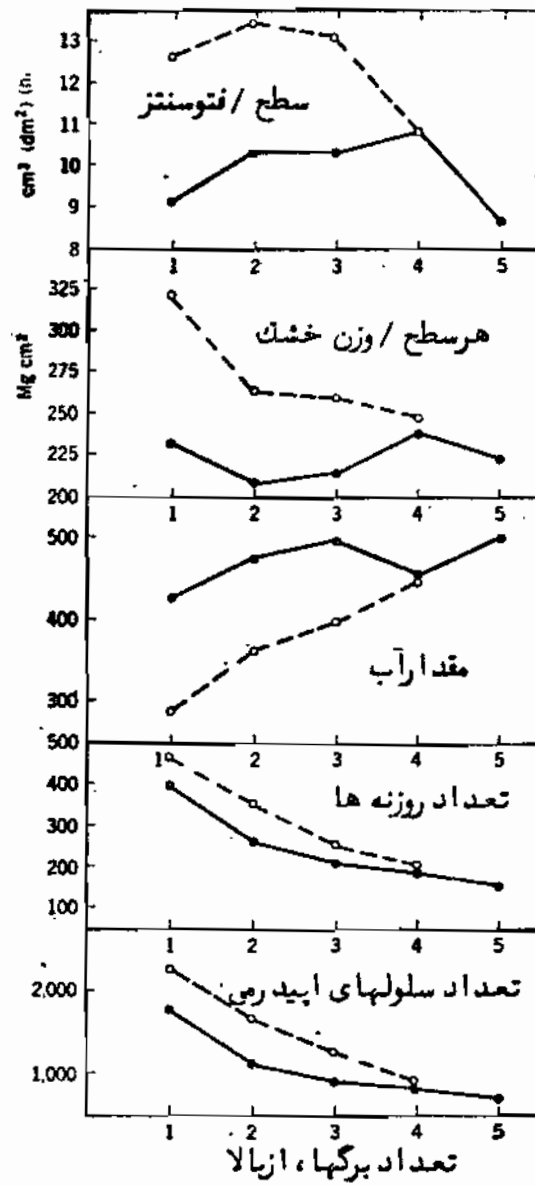
کاهش محصول تعدادی از گیاهان زراعتی از لحاظ کمیت با کاهش پتانسیل اسمتیک شیره گیاه مرتبط است. کریب^{۶۵} (۱۹۵۷) گزارش نموده است که به ازاء هریک بار کاهش متوسط پتانسیل اسمتیک میزان محصول دانه‌های جو ۶۰ کیلوگرم در هکتار و میزان کاه آن ۱۰۰۰ کیلوگرم در هکتار تقلیل پیدا می‌کند. حتی در سبزیجات میزان تقلیل محصول به ازاء کاهش هر واحد پتانسیل اسمتیک از این نیز بیشتر است. البته ممکن است کاهش جزئی پتانسیل اسمتیک با کاهش شدید آماس و پتانسیل آب همراه (به شکل ۱۱-۱ مراجعه شود) باشد که آخری به نوبه خود از عوامل



شکل ۸-۱۰: تغییرات قطر دو غوزه پنبه در دوره ۱۱ تا ۲۷ روز پس از گل‌دادن. غوزه‌های جوان با کمبود آب اواسط روز منقبض نمی‌شوند ولی غوزه‌های مسن همان‌گونه که در سایر میوه‌ها مشاهده می‌شود در اواسط روز منقبض می‌گردند (آندرسون و کر^{۶۶} ۱۹۴۳).

کنترل‌کننده به حساب می‌آید.

معمولاً اثر تنش آب بر رشد گیاه تصاعدی است. مثلاً با بسته شدن روزنه‌ها میزان فتوسنتز تقلیل پیدا کرده و تامین اکسیدکربن نیز تقلیل می‌یابد. ولی تنش آب هم‌چنین توانائی پروتوپلاسم را برای عمل فتوسنتز کاهش داده و کاهش فتوسنتز باعث می‌شود جابجائی کربو-هیدراتها و مواد تنظیم‌کننده رشد تقایل یافته و اختلال در متابولیسم ازت نیز به کاهش آماس و رشد می‌افزاید. کاهش رشد باعث کاهش سطوح سنتزکننده نور شده و مقدار نسبی کربوهیدرات موجود برای رشد در مقایسه با گیاهانی که تحت تنش قرار نگرفته‌اند کم می‌باشد.



شکل ۹-۱۰: اثرات تنش آب بر خواص برگه تریفولیوم اینکارناتوم
 درخاکی که وطوبت آن ۸۰ درصد (—) و ۳۰ درصد (---) است
 ظرفیت نگهداری بوده است (از استوکر ۶۸، برداشت از سیمونیس ۶۹)

67— *Trifolium incarnatum*

68— Stocker

69— Simonis

مرحله‌ای از رشد ۵ ماه که در آن تنش آب بوقوع می‌پیوندد :

بطور کلی صدمات وارده در اثر تنش آب در برخی از مراحل بحرانی مخصوص بیش از مراحل دیگر است . دوره بحرانی زمانی است که اندامهای تناسلی گیاه تشکیل یافته و موقع گرد افشانی و تلقیح فرا می‌رسد . ریزش غوزه‌هایی که مواجه با تنش آب می‌باشند به خوبی شناخته شده است . تنش شدید آب در مرحله تولید ابریشمها و کاکل ذرت میزان محصول را به مقدار زیادی کاهش می‌دهد (دنمیدوشاو^{۷۰} ، ۱۹۶۲ ، رابینز و دومینگو^{۷۱} ، ۱۹۵۳) . اسلاویک^{۷۲} (۱۹۶۵) به نقل از مطالعات دانشمندان روسی اظهار داشته است که تنش آب در مراحل جوانه زدن ، سر در آوردن بوته‌ها و نیز شکوفه دادن موجب کاهش تولید دانه‌ها می‌گردد . بنا به گفته دبلیو ، وی ، براون^{۷۳} (۱۹۵۲) تنش آب در هنگام تولید گل به مقدار زیادی درصد گل‌های کلیستوکاموس^{۷۴} را در استیپالوکوتریکا^{۷۵} افزایش می‌دهد . دی ، اس ، براون^{۷۶} (۱۹۵۲) گزارش نموده است که تنش آب درخت زردآلو در اواخر تابستان موجب کاهش تعداد جوانه‌های گل می‌گردد . از طرف دیگر ، آلوم^{۷۷} (۱۹۶۰) دریافته است که بوته‌های قهوه قبل از آن که آبیاری یا بارندگی موجب بگل نشستن آنها شود باید تحت تنش آب قرار گیرند .

با در نظر گرفتن این حقایق مسلم است که اثر تنش آب در مراحل

70— Denmead and Shaw

71— Robins and Domingo

72— Slavick

73— S. V. Brown

74— Cleistogamous

75— Stipa leucotricha

76— D. S. Brown

77— Alvim

مختلف دوره رشد کاملا متفاوت می باشد . مثلا آبیاری چفندر قند در دیویس کالیفرنیا نه تنها محصول را افزایش نداده است بلکه میزان قند آن را نیز کاهش داده است . ولی ، آبیاری چفندر در لوگان یوتا باعث افزایش محصول و مقدار قند آن شده است (هاگن و همکاران^{۷۸} ، ۱۹۵۹) . این اختلاف احتمالا از این جا ناشی می شود که کشت چفندر در دیویس زودتر از لوگان بود و در نتیجه برای انتشار سیستم ریشه ای و رشد گیاه قبل از گرما و خشکی وقت زیادی هست . اثرات آبیاری و خشکی را در صورتی می توان ارزیابی نمود که بشود تنش آب را در فصل رویش اندازه گیری کرده و مشخص نمود که تنش آب در چه زمانی اتفاق می افتد .

اثرات تنش آب بر ساختمان گیاه

به خوبی شناخته شده است که گیاهانی که در معرض تنش آب قرار دارند نه تنها اندازه شان کاهش می یابد بلکه خصوصیات ساختمانی و بخصوص برگهای آنها نیز تغییر می کند . سطح برگ ، اندازه سلولها ، و حجم منافذ بین سلولی معمولا کاهش پیدا می کند ولی مقدار کوتین ، موها تعداد رگبرگها ، روزنه ها و ضخامت لایه های پارانشیمی برگها افزایش می یابد . نتیجه این وضعیت ضخامت نسبتا زیاد ، چرمی شدن ، کوتینی شدن شاخ و برگ است که از خصایص گیاهان مقاوم به خشکی می باشد . تقریبا هر گیاهی که با تنش آب مواجه گردد یکی از این علائم در آن مشاهده خواهد شد . یکی از مثالهای مربوط به کاهش تنش آب برای کسب ساختمان مورد نظر سایه دادن برگهای توتون است تا بتوان برگهای نازک و بزرگی جهت ساختن سیگار برگ تولید گردد . رشد برگها

به حدی نسبت به تنش آب حساس است که می‌توان از آن به عنوان شاخص احتیاج به آبیاری استفاده نمود (هیگینز و همکاران^{۷۹}، ۱۹۶۴). تفاوت‌های بین ساختمان برگ‌های قسمت‌های بالا و پائین درخت و نیز برگ‌هایی که در سایه قرار دارند با برگ‌هایی که در معرض آفتاب می‌باشند ناشی از اختلاف تنش آب در آنها است (فارکاس و راجهاتی^{۸۰}، ۱۹۵۵، یاپ^{۸۱}، ۱۹۱۲). البته تمام برگ‌های نوع زیر و مورف در محیط‌های خشک بوجود نمی‌آیند. مثلاً استوکر^{۸۲} (۱۹۶۰) مواردی را ذکر نموده‌است که افزایش آب خاک موجب تغییرات زیر و مورفی در ساختمان برگ شده است. این وضعیت ممکن است به این دلیل باشد که با افزایش آب خاک میزان جذب آب کم شده و ایجاد تنش آب در برگ‌ها می‌نماید. ساختمان زیر و مورفی برگ‌های گیاهانی که در باتلاق‌ها می‌رویند ناشی از خشکی فیزیولوژیکی است ولی کاگی^{۸۳} (۱۹۵۴) نسبت به این موضوع تردید دارد. پیدایش این نوع ساختمان زیر و مورفی احتمالا مربوط به کمبود ازت یا دیگر عناصر غذایی است (البرشت^{۸۴}، ۱۹۴۰؛ موث^{۸۵}، ۱۹۳۲؛ استوکر، ۱۹۶۰). لازم است روی این مسئله تحقیقات زیادی صورت گیرد.

کیلان و لمی^{۸۶} (۱۹۵۶) و استوکر (۱۹۶۰) مقدار زیادی از منابع علمی موجود پیرامون رابطه بین محیط و ساختمان گیاه را خلاصه نموده‌اند.

تنش آب در سطح ساولی

بطور کلی وضعیت آب در گیاه بوسیله تنش آب ساول کنترل

80— Farkas and Rajhathy

81— Yapp

82— Stocker

83— Gaughy

84— Albrecht

85— Mothes

86— Killian and Lemee

می‌گردد. در فصل اول جنبه‌های اسمزی و اصطلاحات روابط آب سلول مورد بحث قرار گرفت. در این جا ما توجه خود را به اثرات تنش آب بر تقسیم سلولی، آماس سلول و خواص پروتوپلاسم معطوف می‌داریم.

تنش آب و تقسیم سلولی: مهمترین اثرات کمبود آب در بافت‌های مریستمی بر روی فعالیت‌های سازندگی از قبیل ساختن DNA و RNA و مواد جدار سول می‌باشد. البته برای بزرگ‌شدن سول وجود حداقل آماسی مورد نیاز است. حساسیت منطقه مریستمی نسبت به تنش آب بین گونه‌های مختلف متفاوت است. مطالعاتی که بالز^{۸۷} (۱۹۰۸) روی پنبه، لومیس^{۸۸} (۱۹۳۴) روی ذرت و تات و لومیس^{۸۹} (۱۹۴۴) روی ذرت و گونه‌های دیگر انجام داده‌اند نشان می‌دهد که در تمام موارد تعرق زیاد مانع رشد جوانه‌ها شده است. بر عکس ویلسون^{۹۰} (۱۹۴۸) واسلاچر (۱۹۵۷) دریافته‌اند که نمو ساقه گوجه‌فرنگی حتی در زمانی که بافتها پژمرده می‌باشند نیز ادامه دارد. برای شناخت این تفاوتها نیاز به مطالعات بیشتری می‌باشد.

بنظر می‌رسد که اثر تنش آب بر تقسیم سلولی کمتر از اثر آن بر نمو سول است. به گفته گاردنرونیمن^{۹۲} (۱۹۶۴) اگر پتانسیل آب برگهای تربچه به ۲- بار برسد مقدار در برگهای DNA کوتیلودونی آن به ۴۰ درصد و اگر پتانسیل آب به ۸- بار برسد مقدار DNA به ۲۰ درصد تقلیل پیدا می‌کند. اگر پتانسیل آب برگ بیشتر کاهش یابد مقدار DNA را کاهش نمی‌دهد چون مقدار DNA مربوط به تعداد سلولها است این

87— Balls

88— Loomis

89— Tuth and Loomis

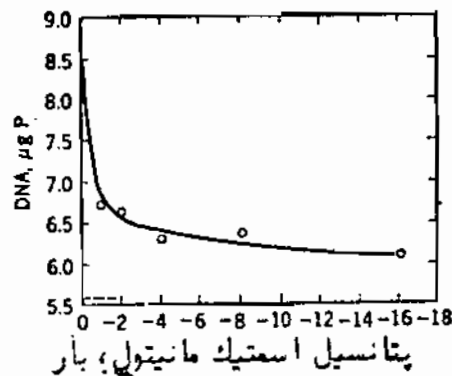
90— Wilson

91— Slatyer

92— Gardner and Nieman

مشاهدات نشان می‌دهد که حتی در مواقعی که آماس سلول کمتر از صفر بوده‌است نیز تقسیم سلولی متوقف نشده‌است. گیتز و بونر^{۹۳} (۱۹۵۹) دریافته‌اند که تولید DNA در بوته‌های گوجه فرنگی که در معرض تنش آب قرار دارند ادامه پیدا کرده و خود موکد این‌است که تقسیم سلولی نیز ادامه خواهد یافت.

تنش آب و اتساع سلول: کاهش آماس باعث تقلیل نمو سلول می‌شود که بنوبه خود موجب کاهش نمو برگ، شاخه و ریشه‌ها می‌گردد. کاهش آماس همچنین بر دیگر فرآیندهای وابسته به آماس سلول از قبیل باز-شدن روزنه‌ها موثر است. رابطه بین آماس و سلول را عده زیادی از پژوهشگران مطالعه نموده‌اند (بروور^{۹۴}، ۱۹۶۳؛ بورستروم^{۹۵}، ۱۹۵۳؛ اوردین^{۹۶}، ۱۹۶۰؛ اوردین و همکاران^{۹۷}، ۱۹۵۶؛ پروبین و پرستون^{۹۸}، ۱۹۶۲). در شکل ۱۱-۱۰ نمونه‌ای از اثر کاهش آماس بر نمو برگهای نوبیا مشاهده می‌شود. در این آزمایش کاهش پتانسیل اسمتیک برگ به میزان یک بار رو کاهش پتانسیل آب از ۸- تا ۱۴- بار و تغییرات فشار آماس در دامنه تغییرات پتانسیل بالا بین ۵ تا صفر بوده‌است.



93— Gates and Bonner

95— Burstrom

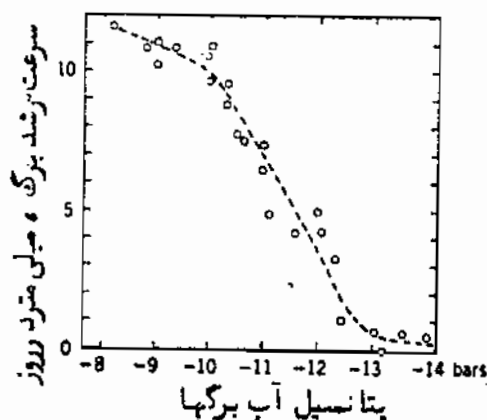
97— Ordin et al

94— Brouwer

96— Ordin

98— Probine and Preston

شکل ۱۰-۱: مقدار DNA برگهای کوتولیدونی تریچه که به مدت ۲۸ ساعت در محلولهای پتانسیل اسمتیک مختلف رویانده شده است. خط مقطع مقدار DNA را در آغاز آزمایش نشان می‌دهد. گرچه تولید DNA در ۱- بار شدیداً کاهش یافت ولی در ۱۶- بار نیز مقدار کمی از آن تولید شده و نشان می‌دهد که تقسیم سلولی در این پتانسیل نیز انجام می‌شود (از گاردنر و نیمن^{۹۹}، ۱۹۶۴).



شکل ۱۰-۱۱: تغییرات میزان رشد برگهای لوبیا نسبت به پتانسیل آب (از بروور^{۱۰۰}، ۱۹۶۳)

وادلایت و گاج^{۱۰۱} (۱۹۴۸) و دیگران نشان داده‌اند که بین کاهش آماس و کاهش نمو اندامهای گیاه رابطه نزدیکی برقرار است. بویر^{۱۰۲} (۱۹۶۸) گزارش نموده است که اگر پتانسیل آب برگ به کمتر از ۶/۸ بار برسد نمو برگهای آفتاب گردان متوقف می‌گردد. اوردین^{۱۰۳} (۱۹۶۰، ۱۹۵۸) سعی نموده است اثرات کاهش آماس

99— Gardner and Nieman

100— Brouwer

101— Wadleigh and Gauch

102— Boyer

103— Ordin

را از اثرات کاهش پتانسیل اسمتیک بر نمو برگهای اولیه جو دوسر مجزا نماید. نامبرده با ایجاد تنش آب بوسیله مانیتول (با خاصیت تجمع کم) و کلرورسدیم (با خاصیت تجمع زیاد) توانست در مقادیر مختلف پتانسیل اسمتیک و آماس، پتانسیلهای آب یکسانی را تولید نماید. مانیتول باعث شد که نمو سلول شدیداً کاهش یافته و در نتیجه آماس سلول نیز متعاقباً تقلیل پیدا کرد. درحالیکه تغییرات پتانسیل اسمتیک ناچیز بود. ازاین موضوع می‌توان نتیجه گرفت که اهمیت آماس بیش از پتانسیل اسمتیک است.

اوردین (۱۹۶۰) تصور نمود که کاهش فشار آماس، از طریق ساختن مواد سلولزی، بر نمو و متابولیسم جدار ساولها موثر است. به گفته وایت مور و زاهنر^{۱۰۴} (۱۹۶۷) توانائی بافت آوندی چوبی جوان در ترکیب با گلوکز محتوی C^{14} نشان دار با کاهش پتانسیل آب شدیداً تقلیل می‌یابد.

اثرات پروتوپلاسمی تنش آب: احتمالاً می‌توان گفت که اغلب اثرات تنش آب، بجز آنهایی که مستقیماً از طریق کاهش آماس وارد عمل می‌شود، بستگی به از دست دادن آب پروتوپلاسم دارد. خارج ساختن قسمتی از آب اطراف مولکولهای پروتئینی باعث تغییر ترکیب آن می‌شود که بر نفوذ پذیری، درجه آبی بودن، لزوجت و فعالیتهای آنزیمی آن موثر می‌باشد (کلوتز^{۱۰۵}، ۱۹۵۸، تانفورد^{۱۰۶}، ۱۹۶۴). گاف^{۱۰۷} (۱۹۶۶) گزارش نموده‌است که از دست دادن آب در مولکولهای پروتئین برگهای کلم باعث تغییر ترکیب آن و در نتیجه تغییر مقدار

104— Whitmore and Zahner

105— Klotz

106— Tanford

107— Gaff

سولفیدریل می‌شود. به گفته چن و همکاران^{۱۰۸} (۱۹۶۴) تغییرات نسبتا ناچیز پتانسیل اسمتیک باعث تغییرات زیاد ساختمان پروتئین و فعالیتهای آنزیمی می‌گردد.

استوکر^{۱۰۹} (۱۹۶۰) با ارائه نظریات مختلفی که پیرامون این موضوع پیچیده وجود دارد، مطالب علمی منتشر شده را بررسی نموده است. استوکر دو مرحله را درازدست دادن آب مشخص کرده است مرحله واکنش، که مرحله اولیه برخورد گیاه با تنش آب است و مرحله جبران یا سخت شدن که در صورتی اتفاق می‌افتد که طول مدت تنش آب از چندین روز تجاوز نماید. گفته می‌شود که این دو مرحله از طریق ساختمان پروتوپلاسم و فرآیندهای فیزیولوژیکی مثل تنفس قابل تشخیص می‌باشند. از خصوصیات مرحله واکنش می‌توان کاهش ازوجت پروتوپلاسم، افزایش نفوذپذیری نسبت به آب، آورده و گلیسیرین تجزیه پروتئینها و افزایش تنفس را نام برد. اگر تنش آب ادامه یابد مرحله جبران بروز می‌کند که از خصوصیات آن افزایش لزوجت به مقدار بیش از حد اولیه خود، کاهش نفوذپذیری نسبت به آب و آورده و کاهش فرآیندهای فیزیولوژیکی از قبیل تنفس می‌باشد. اگر گیاه قبل از صدمات حاصله از پرمردگی دائم آبیاری شود، این فرآیندها برگشت نموده و شرایط گیاه به وضعیت طبیعی خود می‌رسد. البته در بعضی موارد رسیدن شرایط اولیه امکان پذیر نمی‌باشد. وقوع علائمی که استوکر ذکر نموده در مورد خشک شدن و بهبود تدریجی بوده و این دو مرحله همواره از یکدیگر متمایز نیستند. در شکل ۱۰-۱۲ نمونه‌ای از تغییرات پروتوپلاسمی در گیاهانی که در معرض تنش قرار گرفته‌اند مشاهده

می‌شود. به گفته‌هنکل^{۱۱۰} (۱۹۶۴) فیزیولوژیستهای روسی نیز از نظریه استوکر در مورد عکس‌العمل دو مرحله‌ای تنش آب پشتیبانی نموده‌اند. برخی از پژوهشگران عقیده دارند که ماهیت صدمات حاصله از خشکی، گرما و یخ‌بندان یکسان است ولی عده‌ای این مطلب را قبول ندارند (لارچر^{۱۱۱}، ۱۹۶۳). لویت^{۱۱۲} (۱۹۵۶) مطالب زیادی را در تایید این نظریه خلاصه نموده‌است. نامبرده بعداً پیشنهاد نموده است که مقاومت در مقابل گرما، سرما و از دست دادن آن مربوط به مقاومت در برابر اکسیدشدن سولفیدریل (SH-) به دی سولفید (SS-) است (لویت، ۱۹۶۲). گاف^{۱۱۳} (۱۹۶۶) گزارش نموده‌است که مقدار SH- در پروتئینهای قابل حل برگهای کلم که در معرض تنش آب قرار گرفته‌اند شدیداً کاهش می‌یابد. هم چنین در زمانی که گیاه در اثر خشکی از بین می‌رود مقدار قابل توجهی از SH- به SS- تبدیل می‌گردد. گاف صدمات و مرگ غشاهای لیپوپروتئین را مربوط به تغییرات ترکیب ساختمان مولکولهای پروتئین دانسته‌است. پژوهشگران روسی نیز مقاومت در مقابل خشکی و گرما را با یکدیگر مرتبط دانسته و اظهار داشته‌اند که صدمات حاصله از درجه حرارت زیاد بر روی گیاهان خشک به علت کاهش تعرق آنها است. این محققین مقاومت گیاه را به خواص پروتوپلاسم از قبیل لزوجت، مقدار آب، و نفوذپذیری آن نیز مرتبط نموده و تاکید نموده‌اند که خیساندن بذرها با محلولهای نمک غلیظ مقاومت پروتوپلاسم را در مقابل از دست دادن آب افزایش می‌دهد. هنکل (۱۹۶۴) مطالب عامی روسی را در این

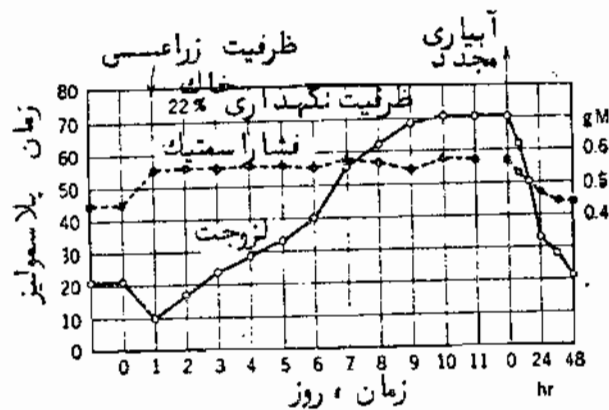
110— Henckel

111— Larcher

112— Levitt

113— Gaff

زمینه بررسی نموده است . اثرات پروتوپلاسمی تنش آب در این فصل نیز در قسمت مربوط به سخت شدن مورد بحث قرار گرفته است .



شکل ۱۰-۱۲ : تغییرات لزوجت پروتوپلاسم لامیوم ماکولاتوم^{۱۱۴} در طی از دست دادن آب (مرحله واکنش) و جذب آب (مرحله جبران) . در روز سمر خاک شروع به خشک شدن نموده و گفته شده است که قبل از آبیاری مجدد به مدت ۱۱ روز رطوبت خاک معادل ۲۲ درصد ظرفیت زراعی بوده است .
از استرکروراس^{۱۱۵} ، (۱۹۵۶)

اثرات تنش آب بر تنفس و فتوسنتز

تنش آب از طریق کاهش سطح برگ ، بسته شدن روزنه ها ، کاهش فعالیت های سیستم خشک شده پروتوپلاسمی موجب تقلیل فتوسنتز می گردد . برخی از پژوهشگران اظهار داشته اند که اغلب اثرات شدید خشکی عبارت از کاهش سطوح سنتز کننده نور و تولید مواد خشک است . علاوه بر این کاهش مقدار فتوسنتز در هر واحد سطح برگ نیز مهم است . کاهش زیاد فتو سنتز را در واحد سطح برگ های گیاهانی

که با تنش آب مواجه می‌باشند مربوط به بسته شدن روزنه‌ها دانسته‌اند. این حقیقت که کاهش تعرق و فتوسنتز به يك میزان صورت می‌گیرد مویده نظریه فوق می‌باشد (به شکل ۱۰-۱۳ و ۱۰-۱۴ مراجعه شود). البته همان‌طور که اسلاچر^{۱۱۶} (۱۹۶۷ صفحات ۲۹۳ تا ۲۹۴) و دیگران خاطر نشان ساخته‌اند در مسیر حرکت دی‌اکسیدکربن مقاومتهای دیگری نیز وجود دارد. بنابراین بسته‌شدن روزنه‌ها تعرق را بیش از جانب دی‌اکسیدکربن کاهش می‌دهد. بارز^{۱۱۷} (۱۹۶۸) نسبت به این موضوع تردید دارد زیرا دریافته‌است که تغییرات فتوسنتز و تعرق به ازاء مقادیر مختلف تبادل گازی یکسان بوده‌است (به شکلهای ۱۰-۱۲ و ۱۰-۱۴ مراجعه شود).

آزمایشاتی که روی گونه‌های آبری و گیاهانی مثل گل‌سنگ و خزه، که فاقد روزنه می‌باشند، انجام شده نشان می‌دهد که افزایش تنش آب موجب تقلیل فتوسنتز می‌گردد انسگرابر^{۱۱۸}، ۱۹۵۴؛ گرین فیلد^{۱۱۹} ۱۹۴۲؛ اسلاویک^{۱۲۰}، ۱۹۶۵، استوکر و هولدهاید^{۱۲۱}، ۱۹۳۷). بویر^{۱۲۲} (۱۹۶۵) دریافت که ایجاد تنش آب بدون افزایش مقاومت روزنه‌ها، میزان خالص فتوسنتز پنبه را کاهش داده‌است. (به شکل ۱۰-۱۵ مراجعه شود). بنابراین واضح‌است که کاهش مقدار آب پروتوپلاسم مستقیماً موجب کاهش فتوسنتز می‌گردد.

بطور کلی، کاهش سرعت فتوسنتز از چند بار کمبود آب شروع شده و تقریباً در آماس صفر متوقف می‌شود (بوردو^{۱۲۳}، ۱۹۵۴،

116— Slatyer

117— Barrs

118— Ensgraber

119— Greenfield

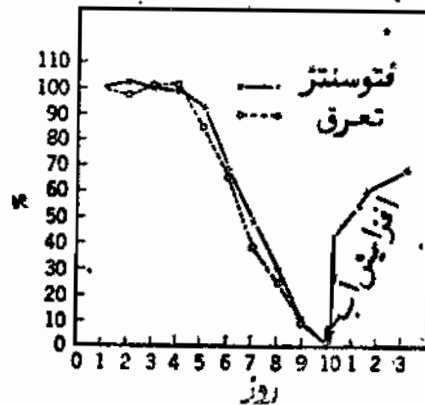
120— Slavick

121— Stocker and Holdheide

122— Boyer

123— Bourdeau

بریکس^{۱۲۴} ، ۱۹۶۲ ؛ لوستالوت^{۱۲۵} ، ۱۹۶۵) و اگر تنش بیش از فتوسنتز باشد مقدار آن به پائین تر از حد اولیه نیز می‌رسد . گاهگاهی فتوسنتز بین آماس کامل و نقطه شروع کاهش به مقدار جزئی افزایش می‌یابد (به شکل ۱۶-۱۰ مراجعه شود) .



شکل ۱۰-۱۲ : کاهش توام فتوسنتز و تعرق بوته‌های گوجه‌فرنگی در اثر تنش آب و برگشت آن به حالت طبیعی با آبیاری مجدد خاک (از بریکس ، ۱۹۶۲)

استالفلت^{۱۲۶} (۱۹۳۵) این وضعیت را مربوط به افزایش اندازه سوراخ روزنه‌ها دانسته است که پس از کاهش جزئی آماس سلولهای برگ ایجاد می‌شود . هنگامی که گیاهان تحت تنش آبیاری می‌شوند ، برگشت فتوسنتز به حالت اولیه کندتر از برگشت تعرق است (به شکل ۱۷-۱۰ مراجعه شود) . این مطلب نشانه آن است که بازگشت مجدد به ظرفیت سنتز کنندگی پرتوپلاسم (پس از خشک شدن) به مقدار زیادی وقت نیاز دارد .

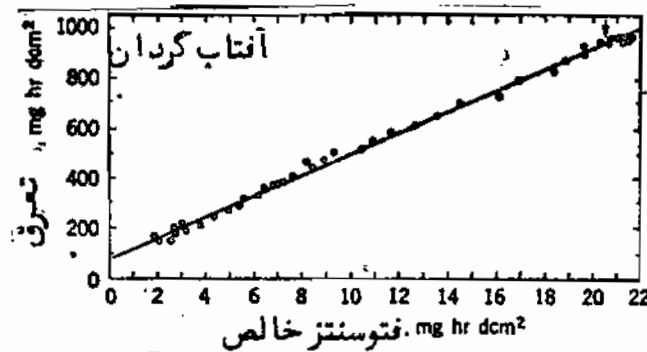
استوکر^{۱۲۷} (۱۹۶۰) مطالعاتی را یادآور شده که نشان می‌دهند میزان فتوسنتز در واحد سطح برگ برای گیاهانی که بدفعات در معرض پژمردگی

124— Brix

125— Loustalot

126— Stalfelt

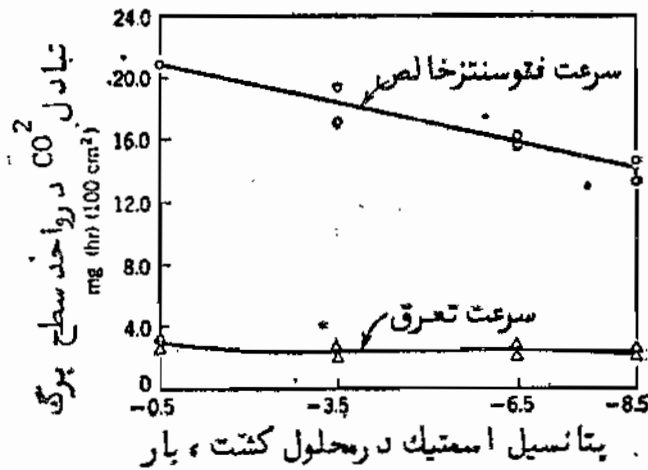
127— Stocker



شکل ۱۰-۱۴: رابطه بین تعرق و فتوسنتز در يك برگ خشك شونده آفتاب گردان. نقاطی که در ست چپ فلش قرار دارند مربوط به پس از قطع برگ و شروع خشکیدن است این آمار نشان می دهد که مقدار کاهش تعرق و فتوسنتز به يك میزان است و این موضوع احتمالاً به علت بسته شدن روزنه ها است (از بارز^{۱۲۸}، ۱۹۶۸).

یا تنش آب قرار گرفته اند بیش از گیاهانی بوده است که در معرض تنش آب قرار نداشته اند. وی افزایش میزان فتوسنتز برگهارا (دراثر تنش آب) مربوط به مرحله جبران (برگشت به حالت اولیه) عکس العمل گیاه در مقابل تنش می داند. بنظر می رسد که این اختلاف بیشتر ناشی از تغییرات ساختمان برگ یا طرز کار روزنه ها است تا تغییرات پروتوپلاسم.

اثرات کمبود آب بر تنفس متغیر است. در بعضی آزمایشات تنفس موقتاً افزایش یافته و هرچه تنش آب شدید گردد سرعت تنفس کاهش می یابد (بریکس^{۱۲۹}، ۱۹۶۲؛ پارکر^{۱۳۰}، ۱۹۵۲). دلیل این موضوع هیدرولیز نشاسته به قند است که در گیاهانی که در معرض تنش آب قرار دارند مشاهده می گردد. در بیشتر آزمایشات با افزایش تنش آب سرعت تنفس نیز بطور یکنواخت کاهش می یابد. بهر حال سرعت کاهش آن از فتوسنتز کمتر بوده و میزان خالص فتوسنتز در گیاهانی که در معرض تنش آب



شکل ۱۵-۱۰: فتوسنتز و تنفس بوته‌های پنبه در محلولهای غذایی با پتانسیل اسمتیک متفاوت. در تمام بوته‌ها روزنه‌ها باز بوده‌است بنابراین کاهش فتوسنتز در پتانسیلهای آب کم به علت اثرات کمبود پتانسیل آب بر پروتوپلاسم بوده‌است (از برویر^{۱۳۱}، ۱۹۶۵) قرار دارند تقلیل پیدا می‌کند.

تنش آب و متابولیسم کربوهیدراتها:

تنش آب موجب تغییرات زیادی در انواع و مقادیر کربوهیدراتهای گیاه می‌شود. ده‌ها سال است که تشخیص داده‌اند با افزایش تنش آب در برگها میزان نشاسته آنها کاهش یافته (مثلاً لاندگارد^{۱۳۲}، ۱۹۱۴؛ مولیش^{۱۳۳}، ۱۹۲۱) و معمولاً مقدار قند افزایش پیدا می‌کند (به‌لویت^{۱۳۴} ۱۹۵۶ صفحات ۱۶۶ تا ۱۶۸ مراجعه شود). البته افزایش مقدار قند در تمام گونه‌ها صادق نیست. وادلایت و آیرز^{۱۳۵} (۱۹۴۵) مشاهده نمود که در بوته‌های لوبیائی که در معرض تنش شدید آب قرار گرفتند میزان

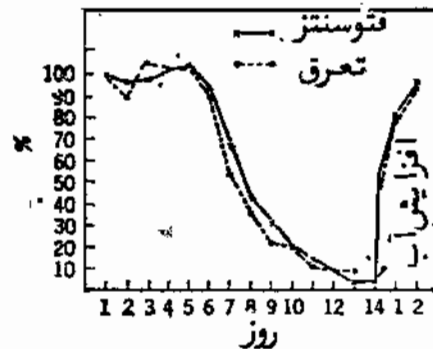
131— Broyer

132— Lundegardh

133— Molisch

134— Levitt

135— Wadleigh and Ayers



شکل ۱۰-۱۶: تغییرات سرعت تعرق و فتوسنتز در کاج استخری نسبت به کاهش مقدار آب خاک پس از آبیاری مجدد. به افزایش جزئی سرعت قبل از شروع کاهش توجه شود. استال فلت این موضوع را به بزرگ شدن اندازه سوراخ روزنه‌ها و نیز کاهش جزئی آماس مرتبط نموده است. سرعتها برحسب درصد مقادیر آنها درخاکی که رطوبت آن معادل ظرفیت زراعی رده است توصیف شده‌اند (ازبریکس^{۱۳۶}، ۱۹۶۲).

نشاسته کاهش پیدا نمود و اسی بر مقدار قند افزوده نشد. ودهامز و کوزاوسکی^{۱۳۷} (۱۹۵۴) دریافت که در لوبیا و گوجه فرنگی بالا رفتن تنش آب در یک دوره زمانی باعث کاهش نشاسته قند و مقدار کل کربوهیدراتها گردید (به شکل ۱۹-۱۰ مراجعه شود).

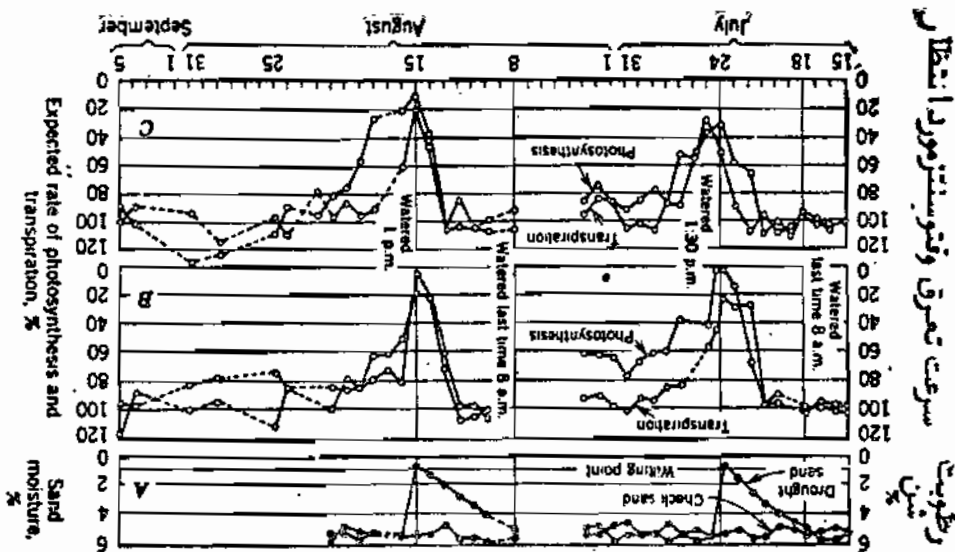
احتمالاً تغییرات نسبت قندها و پلی ساکاریدها مربوط به تغییرات فعالیت‌های آنزیمی است. اسپو هر و میلنر^{۱۳۸} (۱۹۳۹) گزارش کرده اند که تنش آب برگها موجب افزایش فعالیت آمیلازها می گردد ایتون و ارگل^{۱۳۹} (۱۹۴۸) گزارش کرده است که در برگهای پنبه‌هایی که روزانه در معرض پژمردگی قرار داشته‌اند، میزان فعالیت آمیلاز چهار برابر بوته‌های آبیاری شده شاهده بوده است حال آن که میزان نشاسته یک سوم و مجموع

136—Brix

137—Woodhams and Kozlowski

138—Spoehr and Milner

139—Eaton and Ergle



شکل ۱۷-۱۰: اثرات کاهش آب خاک بر فتوسنتز و تعرق گردوی امریکائی

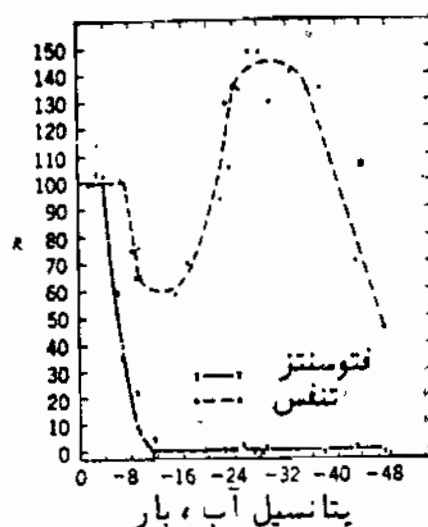
که در شن رویانده شده است. A محتوی آب شن، B سرعت فتوسنتز و تعرق در بعد از ظهر بر حسب درصد آن در گیاهان آبیاری شده، C سرعتهای فوق در صبح. اثرات خشکی خاک در بعد از ظهر شدیدتر بوده است زیرا کمبود آب برگها در بعد از ظهر زیادتر است (از لوستالوت^{۱۴۰}، ۱۹۴۵).

کربوهیدراتها نصف گیاهان شاهد می باشد. به گفته اسپوهر^{۱۴۱} (۱۹۱۹) کاهش مقدار آب در کاکتوس باعث تجمع پالی ساکاریدها شده و گفته می شود که تنش آب در برخی از گیاهان موجب تجمع پنتوزها می شود (روزا^{۱۴۲}، ۱۹۲۱). روشن است که بین گونه های مختلف از نظر اثرات تنش آب بر متابولیسم کربوهیدراتها اختلافات زیادی وجود دارد. این واکنش از این لحاظ پیچیده است که غالباً کاهش تنفس کندتر از فتوسنتز بوده و باعث تخلیه ذخیره مواد غذایی و تغییر خواص کربوهیدراتهای مختلف می گردد.

140— Loustalot

141— Spoehr

142— Rosa



شکل ۱۸-۱۰: اثر افزایش تنش آب بر سرعت فتوسنتز و تنفس نهالهای کاج استخری. تنش آب برحسب پتانسیل آب Ψ برگها توصیف شده است. سرعتهای فتوسنتز و تنفس برحسب درصد سرعتها برای گیاهانی که در خاکهایی با رطوبت معادل ظرفیت زراعی می‌رویند تعیین شده است (از بریکس^{۱۴۳}، ۱۹۶۲).

تنش آب و متابولیسم ازات:

عده‌ای از محققین گزارش کرده‌اند که پژمردگی گیاهان باعث افزایش اسیدهای آمینه شده و هیدرولیز پروتئینها بحد قابل ملاحظه‌ای بالا می‌رود (بارنت و نیلور^{۱۴۴}، ۱۹۶۶، چن و همکاران^{۱۴۵} ۱۹۶۴؛ چبنال^{۱۴۶}، ۱۹۵۴؛ موتس^{۱۴۷}، ۱۹۵۶؛ پتری و وود^{۱۴۸}، ۱۹۳۸). چن و همکاران^{۱۴۹} (۱۹۶۴) با افزایش تنش آب در یک دوره ۱۰ روزه مشاهده کرده‌اند که در مرکبات

143— Brix

144— Barnett and Naylor

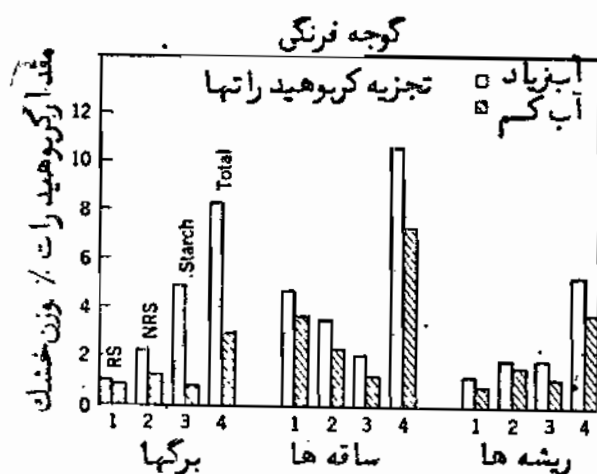
145— Chen et al

146— Chibnall

147— Mothes

148— Petrie and Wood

149— Chen et al



شکل ۱۹-۱۰: تغییرات مقدار کربوهیدراتها در دو گروه بوته‌های کوجه

فرنگی پس از ۸ هفته در خاکی که وطوبت آن معادل ظرفیت زراعی بوده (آب زیاد) و در خاکی که بمدت چهار دوره آبیاری نشده بود RS قندهای کاهش یافته و NRS قندهای کاهش نیافته می‌باشد (از وودهامز و کوزلوسکی^{۱۵۰}، ۱۹۵۴).

سه مرحله به چشم می‌خورد. در ابتدا، قبل از پژمردگی، مقدار آب شدیداً کاهش یافته و به مقدار بسیار کمی پروتئینها افزوده می‌شود. علت این امر احتمالاً ادامه تولید RNA است هیدرولیز پروتئینها در خلال پژمردگی بشدت ادامه پیدا می‌کند. بالاخره مقدار پروتئینها بطور ظاهری افزایش می‌یابد. البته این افزایش در واقع بیشتر مربوط به پپتیدها است تا پروتئینها. بارنت و نیلور^{۱۵۱} (۱۹۶۶) دریافته‌اند که تنش آب در چمن نوع برمودا باعث کاهش مقدار پروتئین محلول و نیز کاهش پیوندهای پروتئینی آرجینین می‌گردد. در گیاهان تحت تنش مقدار پرولین بحد زیادی افزایش یافته و نقش یک ترکیب ذخیره‌ای را ایفا می‌نماید. کدوف^{۱۵۲} (۱۹۶۷) گزارش کرده است که در بوته‌های پژمرده کدو پرولین آزاد به مقدار

150—Woodhams and Kozlowski

151—Barett and Naylor

152—Kudrev

زیادی افزایش یافته ولی افزایش اسید گلو تامیک آزاد زیاد نبوده است .
 شاه و لومیس^{۱۵۳} (۱۹۶۵) گزارش کرده اند که در چغندر قند ،
 میزان تولید RNA و پروتئین قبل از شروع پژمردگی کاهش می یابد . تنش
 آب و سن گیاه هردو بر تولید پروتئین مؤثر بوده و بنظر می رسد که تنش
 و آب تغییراتی را که در اثر پیری بروز می کند تشدید می نماید . گیتز و
 بونر^{۱۵۴} (۱۹۵۹) گزارش داده اند که تولید RNA در گوجه فرنگیهای تحت
 تنش ادامه می یابد ولی به علت شکستن مولکولها مقدار کل RNA تقلیل پیدا
 می کند . به گفته دو^{۱۵۵} (۱۹۶۷) تنش آب در گوجه فرنگی باعث افزایش
 فعالیتهای ریبونوکائیکی می گردد . وست^{۱۵۶} (۱۹۶۲) گزارش داده است که
 تنش آب در برگهای جوانه های کوچک ذرت باعث افزایش RNA می شود .
 ولی مقاومت بوته های بسیار جوان در مقابل تنش آب بیش از گیاهان مسن
 است . به گفته تادویو^{۱۵۷} (۱۹۶۴) اگر برگهای گندم را جدا نموده و تحت
 تنش قرار گیرند مقدار پروتئین آنها و نیز فعالیت عده ای از آنزیمها کاهش
 می یابد . باید در زمینه اثر تنش آب بر متابولیسم ازت مطالعات زیادتری
 صورت گیرد .

تنش آب و مواد تنظیم کننده رشد

اطلاعات موجود پیرامون اثرات تنش آب بر تولید و انتقال مواد تنظیم-
 کننده رشد بسیار اندک است . بهر حال از روی اثرات آن بر متابولیسم
 ایت و کربوهیدراتها چنین بنظر می رسد که تولید تنظیم کننده های رشد
 نیز تحت تأثیر قرار می گیرد . لارسون^{۱۵۸} (۱۹۶۴) پیشنهاد نموده است که

153— Shah and Loomis

154— Gates and Bonner

155— Dove

156— West

157— Toood and Yoo

158— Larson

تنش آب تولید اکسین را در نوك درختان متوقف ساخته و ذخیره این ماده برای کامبیوم قطع می‌گردد بطوری که فعالیت‌های آن را تغییر می‌دهد. اینای و وادیا^{۱۵۹} (۱۹۶۵) گزارش کرده‌اند که فعالیت‌های سیتوکینین در ترشحات آوندهای چوبی ریشه بوته‌های آفتاب‌گردانی که در معرض تنش آب قرار داشته‌اند در مقایسه با گیاهان شاهد به مقدار زیادی کاهش یافته است. بنزیونی و همکاران^{۱۶۰} (۱۹۶۷) دریافتند که اگر توتون باتنش آب مواجه گردد ظرفیت دیسکهای بافت برگ آن در تبدیل ال-لوسین نشان شده باکربن ۱۴ به پروتئین به میزان ۵۰ درصد کاهش می‌یابد. اگر چنانچه بوته‌ها آبیاری شده و تنش آب در مدت ۷۲ ساعت به حالت اول خود برگردد، دیسکها نیز بهبود یافته و توانائی تولید لوسین از سر گرفته می‌شود. هم‌چنین اگر دیسکهای برگهای تحت تنش قبل از پروراندن باتوالوسین در معرض کینتین قرار گیرند، قسمتی از توانائی خود را بازیافته و به تولید لوسین ادامه می‌دهند. از این نتایج برمی‌آید که سیتوکینین ریشه‌ها در متابولیسم برگ مهم بوده و تنش آب موجب کاهش آن می‌شود. هم‌چنین احتمال می‌رود که جیبرالین‌های مورد نیاز شاخه در ریشه‌ها ساخته شود (جونز و لیسلی^{۱۶۱}، ۱۹۶۸؛ اسکین^{۱۶۲}، ۱۹۶۷).

از احتمال کاهش مواد تنظیم‌کننده رشد (که توسط ریشه‌ها ساخته و در اختیار شاخ و برگ قرار می‌گیرد) با کمبود آب می‌توان به برخی اثرات تنش آب پی برد. مثلاً مایروچین‌گریچ^{۱۶۳} (۱۹۶۴) دریافتند که حتی اگر قسمتی از سیستم ریشه گندم با کمبود جزئی آب (۱- بار) مواجه شود بر متابولیسم آن مؤثر واقع خواهد شد. کاهش رشدی را که در اثر

159— Itai and Vaadia

160— Ben - Zioni et al

161— Jones and Lacey

162— Skene

163— Meyer and Gingrich

افزودن نمک و تقلیل پتانسیل آب محیط ریشه حاصل می شود نمی توان صرفاً بر مبنای کم شدن میزان جذب توصیف نمود (برنشتاین^{۱۶۴}، ۱۹۶۱؛ اسلاچر^{۱۶۵}، ۱۹۶۱). شاید کاهش مقدار مواد تنظیم کننده رشد مثل سیتوکینینها یا جیبرلینها در ریشه یکی از عوامل مهمی باشد که در کاهش رشد گیاهان تحت تنش مشاهده می گردد. هم چنین ممکن است عامل پیری زودرس برگهای تحت تنش نیز همین مواد باشند. این مسئله نیز نیاز به کاوش بیشتری دارد.

تنش آب و جابجای شدن مواد

بنظر می رسد که با تنش آب در گیاهان جابجایی ترکیبات آلی به مقدار زیادی کاهش می یابد. هم چنین نحوه انتقال مواد نیز تغییر می کند. رابرتس^{۱۶۶} (۱۹۶۴) و ویب و ویرهایم^{۱۶۷} (۱۹۶۲) مطالب عامی منتشر شده در این رشته را بررسی نموده اند. متأسفانه فقط در تعداد معدودی از این آزمایشات میزان تنش آب بطور کمی اندازه گیری شده است. ویب و ویرهایم^{۱۶۸} (۱۹۶۲) گزارش نموده اند که اگر پتانسیل آب برگهای آفتابگردان به ۱۰- تا ۲۱- بار تقلیل یابد، انتقال موادی که بوسیله فتوسنتز ساخته شده و باکربن ۱۴ نشان دار شده اند به یک سوم کاهش پیدا می کند. با کاهش نسبی مقدار آب برگهای اوبیا به میزان ۸۰ درصد انتقال ۲-۴- نشان شده باکربن ۱۴ به خارج از برگها کاهش می یابد. به گفته رابرتس^{۱۶۹} (۱۹۶۴) کمبود آب به میزان ۱۶ تا ۲۰ درصد انتقال مواد ساخته شده

164— Bernstein

165— Slatyer

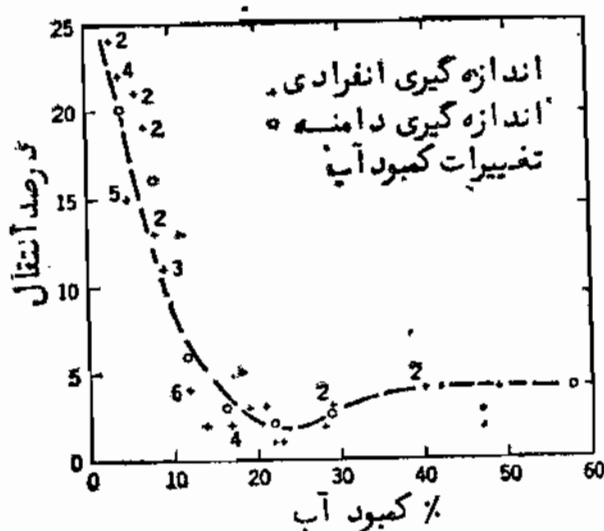
166— Roberts

167— Wiebe and Wihreim

168— Wiebe and Wihreim

169— Roberts

نشان‌دار با C^{14} را به‌خارج از برگ‌های تبریزی زرد 169 تقلیل می‌دهد (به‌شکل ۱۰-۲۰ مراجعه شود). گیتز 170 (۱۹۵۵) گزارش نموده‌است که با پژمرده شدن بوته‌های گوجه‌فرنگی نحوه انتقال ترکیبات آلی و معدنی تغییر می‌نماید.



شکل ۱۰-۲۰: اثرات تنش آب، بر حسب کمبود آب برگ، بر انتقال C^{14} به‌خارج از برگ‌های تبریزی زرد ۵ ساعت پس از مقابله با CO_2^{14} . منحنی درصد کل C^{14} را بر حسب تعداد شمارش در دقیقه که از برگ‌ها خارج می‌شوند نشان می‌دهد علامت به‌اضافه متوسط تعداد مشاهدات و دایره‌ها مقدار کمبود آب را نشان می‌دهند. (از رابرتس، ۱۹۶۴).

احتمالاً بنظر می‌رسد که کاهش انتقال مواد تولیدی در برگ‌ها یکی از عوامل تقلیل فتوسنتز در گیاهانی باشد که تحت تنش آب قرار گرفته‌اند. کاهش انتقال اکسید و دیگر مواد تنظیم‌کننده رشد ممکن است به همان اندازه کاهش انتقال کربوهیدرات‌ها مهم باشند ولی روی این موضوع تحقیقی صورت نگرفته‌است. بطوری که قبلاً گفته شد تنش آب موجب کاهش انتقال علف‌کش‌ها می‌گردد (باسلر و همکاران 171 ۱۹۶۱، پالز و ویایامز 172).

169— yellow - poplar

170— Gates

171— Basler et al

172— Pallas and Williams

. (۱۹۶۲)

تنش آب در رابطه با مقاومت گیاه در مقابل حشرات و بیماریها

شواهدی در دست است که نشان می‌دهد گاهی اوقات مقاومت گیاه در مقابل صدمات حاصله از حمله حشرات و بیماریها بامیزان تنش آب گیاه مرتبط است. در واقع، جی، پارکر^{۱۷۳} (۱۹۶۵) تنش آب را یک نوع بیماری فیزیولوژیکی دانسته و علائم مختلف صدمات حاصله از خشکی را ذکر نموده است. بیر^{۱۷۴} (۱۹۵۹) گزارش داده است که حمله قارچهای از بین برنده پوست درخت بید در صورتی مؤثر است که مقدار نسبی آب (آماس نسبی) به کمتر از ۸۰ درصد برسد. نامبرده در مورد از بین رفتن پوست درخت تبریزی (پاپاوس تریکوکارپا^{۱۷۵}) نیز به چنین نتیجه مشابهی رسیده است. ا. اف. پارکر^{۱۷۶} (۱۹۶۱) اطلاعات موجود پیرامون رابطه بین بیماریها و مقدار آب را بررسی نموده و چنین نتیجه گرفته است که فساد پوست تنه درختان بامقدار آب پوست درخت مرتبط است. گفته می‌شود که پوسیدگی دم میوه گوجه فرنگی نیز در گیاهانی که تحت تنش شدید آب قرار دارند بیشتر مشاهده می‌شود (کارولوس و همکاران^{۱۷۷}، ۱۹۶۵).

شواهدی نیز وجود دارد که نشان می‌دهد حمله حشرات خورنده‌ای که در قسمت داخلی پوست (خارج از چوب) زندگی می‌کنند در فصلهای خشک بیش از فصلهایی است که تنش آب کمتر اتفاق می‌افتد (ویته^{۱۷۸}، ۱۹۶۱). به گفته ویته حمله سوسکها به کاج پاندر روز در درختانی که با کمبود

173— J. Parker

174— Bier

175— *Populus trichocarpa*

176— A. F. Parker

177— Carolus et al

178— Vite

آب مواجهند بیش از درختان آبیاری شده است. اوریو و هاجز^{۱۷۹} (گفتگوهای شخصی) گزارش کرده اند که درختان کاج استخری در مناطق خشک نسبت به حمله سوسکها حساستر از مناطق مرطوب است. فشار ترشح اولئورزین در درختانی که تنش آب کمتری دارند زیاد بوده و این شرایط از نظر فعالیت سوسکها نامناسب است.

اثرات مفید تنش آب

تنش آب همواره زیان آور نیست. در بعضی شرایط، تنش جزئی آب با وجودی که رشد را تقلیل می دهد می تواند در بهبود کیفیت محصولات گیاهی موثر واقع شود. ریچارد و وادلایت^{۱۸۰} (۱۹۵۲) به مطالعاتی اشاره کرده اند که نشان می دهد تنش جزئی آب کیفیت میوه های سیب گلابی و هلو و آلو را افزایش داده است. گفته می شود که با افزایش تنش آب در طی رسیدن دانه های گندم میزان پروتئین آن بالا می رود. بطوری که در شکل ۲۱ - ۱۰ مشاهده می شود، گرچه تنش آب رشد شاخ و برگ گیول را کاهش می دهد ولی میزان کائوچوی آن را بالا می برد. با این توضیح می توان تشخیص داد چرا اولین کشت اقدامات در مورد کشت گیول با آبیاریهای سنگین موفقیت آمیز نبود زیرا مقدار کائوچوی تولیدی اندک بوده است.

تنش آب بر خاصیت معطر بودن توتون ترکی می افزاید (ولف^{۱۸۱}، ۱۹۶۲). ولی، تنش آب باعث افزایش ازت و نیکوتین توتون سیگار نیز می شود که خاصیت خوبی به شمار نمی رود (وان باول^{۱۸۲}، ۱۹۵۳).

179— Lorio and Hodges

180— Richards and Wadleigh

181— Wolf

182— Van Bavel

اوناری^{۱۸۳} (۱۹۶۰) نقل قول کرده است که تنش آب میزان آلکالوئیدها را در آتروپابلادونا^{۱۸۴}، تاتوره و هیوسیاموس موتیکوس^{۱۸۵} افزایش می دهد. ولی، لوستالوت و همکاران^{۱۸۶} (۱۹۶۷) گزارش نموده اند که تنش آب مقدار آلکالوئید سینکونالجه ریانا^{۱۸۷} را تقلیل می دهد. هم چنین گفته شده است که تنش آب مقدار روغن نعناع و چربی میوه های زیتون را افزایش می دهد (اوناری، ۱۹۶۰). هم چنین تنش آب موجب افزایش درصد روغن در سویا نیز می شود ولی محصول روغن را در هراکر تقلیل می دهد (میلروبرد^{۱۸۸}، ۱۹۶۷).

مقاومت در مقابل بی آبی

تضاد عقاید در مورد معنی «مقاومت در مقابل بی آبی» بقدری زیاد است که اوناری (۱۹۶۰) از استعمال آن صرف نظر نموده است. بهر حال طبق تعریف ما، مقاومت در برابر بی آبی عبارت است از هر نوع روشی که گیاه بوسیله آن بتواند دوره های تنش آب محیط را تحمل نماید. بطور کلی مقاومت گیاهان در برابر بی آبی به دو روش عملی می شود یکی اینکه پروتوپلاسم قادر است بدون وارد آمدن خساراتی کمبود آب را تحمل نماید. دیگر این که خصوصیات ساختمانی و فیزیولوژیکی به نحوی است که اثرات کشنده تنش آب را به تعویق انداخته یا خنثی می کند. پارکر^{۱۹۰} (۱۹۶۸) مکانیسمهای مختلفی را که در مقاومت گیاهان نسبت به بی آبی دخالت دارند تشریح نموده است.

183— Evenari

184— Atropa belladonna

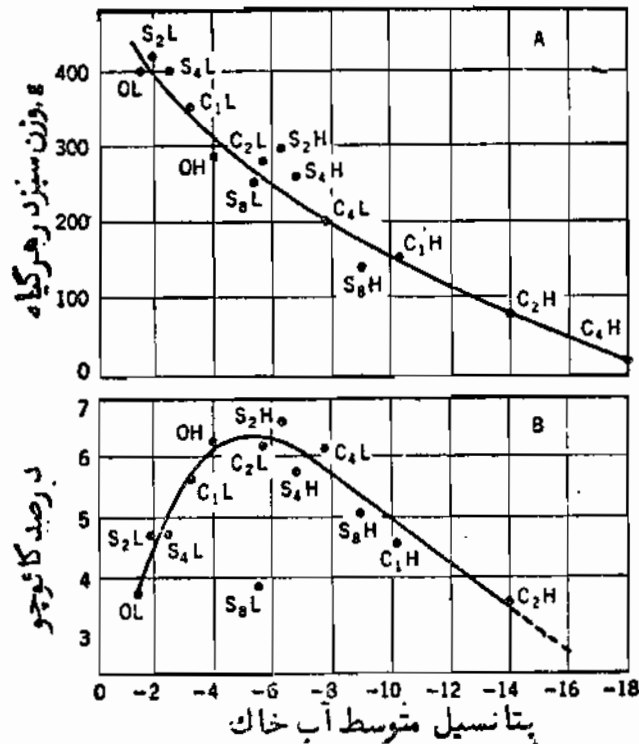
185— Hyoscyamus muticus

186— Loustalot et al

187— Cinchona ledgeriana

188— Miller and Beard

190— Parker



شکل ۲۱-۱۰: رابطه بین متوسط تنش رطوبت در فواصل آبیاری و (A) وزن تازه گیاهان گیول و (B) درصد کائوچو در گیاه (از وادلایت و همکاران^{۱۸۹}، ۱۹۶۴). علائم مختلف بشرح زیر می‌باشند:

O = افزایش ۰/۲ درصد $S_2 = Na_2SO_4$ بدون افزایش نمک
 افزایش ۰/۴ درصد $S_4 = Na_2SO_4$ افزایش ۰/۱ درصد $C_1 = NaCl$
 افزایش ۰/۸ درصد $S_8 = Na_2SO_4$ افزایش ۰/۲ درصد $C_2 = NaCl$
 افزایش ۰/۴ درصد $C_4 = NaCl$

مقاومت در مقابل خشکی

ساختمان پروتوپلاسم تعدادی زیادی از گل‌سنگها، خزده‌ها، برخی از سرخسها و بذر گیاهان به نحوی است که می‌توانند شرایط خشکی

هوای آزاد را بدون آنکه از بین بروند تحمل نمایند. از گیاهان بلری می‌توان علفها و بوته‌های مختلف کویری مثل درمنه (آرتمزیا^{۱۹۱}) و بوته‌های کرئوزوت (لارتریدنتاتا^{۱۹۲}) را نام برد. بین گونه‌های مختلف علفها، بوته‌ها و درختان مناطق نیمه کویری نیز از نظر مقاومت در مقابل خشکی تفاوت‌هایی موجود است. این تفاوتها در مواردی که زنده ماندن گیاه بیش از محصول ارزش داشته باشد حائز اهمیت است. شایدزیتون مثال بارزی در این مورد باشد زیرا می‌تواند به علت مقاومت زیاد برگها در مقابل خشکی در شرایطی که برای اغلب گیاهان بیش از حد خشک است رشد نماید.

در گیاهان زراعتی اختلاف مقاومت در برابر خشکی بی اهمیت می‌باشد زیرا اگر خشکی زیاد ادامه یابد این گیاهان از بین می‌روند. در این گیاهان به مقدار محصول بیش از زنده ماندن گیاه توجه می‌شود و میزان محصول هم از زمانی که پتانسیل آب خاک به ۱ - یا ۲ - بار یعنی به مراتب قبل از مواجه شدن با خط خشکی می‌رسد شروع به کاهش می‌کند. بهر صورت توانائی برگشت ذرت و بعضی گیاهان دیگر به حالت اولیه خود یکی از خصایص خوب آنها می‌باشد. برای درک علل این توانائی بایست مطالعات بیشتری صورت گیرد.

اجتناب یا به تعویق انداختن خشکی

بیشتر مقاومت گیاهان مزوفیت در مقابل خشکی احتمالاً ناشی از خصوصیات فیزیولوژیکی و مورفولوژیکی آنها است که موجب اجتناب یا به تعویق انداختن تنش آب گیاه می‌گردد. سه نوع از این مقاومتها

وجود دارند که عبارتند از:

تطبیق فصل رویش: در بسیاری از گیاهان یکساله گویری جوانه-زدن، رشد و گل دادن در طی چند هفته پس از بارندگی و خیس شدن سطح خاک صورت می گیرد. این گیاهان قبل از ایجاد تنش شدید آب دوره زندگی خود را به اتمام می رسانند. گیاهان یکساله زمستانی نیز از خشکی تابستان دوری جسته و برخی از گونه ها مثل چمن های نوع مدیترانه ای در طی فصل گرم و خشک به خواب می روند (مک ویلیام^{۱۹۳}، ۱۹۶۸). مقدار محصول در انواع گیاهان زراعتی که بشود آنها را زود کشت نموده تا قبل از رسیدن خشکی تابستان رشد خود را تکمیل نمایند بیش از انواع دیر رس است.

پراکندگی زیاد سیستم های ریشه: یکی از طریق مطمئن مقابله در برابر صدمات حاصله از خشکی وجود ریشه های عمیق، پراکنده و پر انشعاب شبیه ریشه های ذرت خوشه ای است. گیاهانی که مثل سیب زمینی پیاز و کاهو که دارای ریشه های سطحی و کم انشعاب می باشند سریعتر از گیاهانی که ریشه عمیق دارند مثل یونجه ذرت و گوجه فرنگی صدمه می بینند. ترکیب توانائی گیاه در ساختن ریشه های عمیق و شرایطی از خاک که متناسب ریشه های عمیق باشد وضعیتی را بوجود می آورد که از نظر مقاومت در مقابل بی آبی مفید می باشد.

کنترل تعرق: سومین طریقه به تعویق انداختن تنش آب کاهش تعرق است. برخی از گیاهان مثل لارا^{۱۹۴} باریزش برگهای خود در مقابل تنش آب واکنش نشان می دهند. بسیاری از گیاهان با بستن روزنه ها خود واکنش نشان می دهند. در هر دو روش تلفات آب کاهش می یابد

و طول عمر گیاهانی که با این روشها عمل می‌کنند بیش از سایر گیاهان است. عکس‌العمل روزنه‌ها، که با تنش آب بسته می‌شوند، همراه با لایه کوتینی روی برگ‌ها یکی از عوامل موثر در کنترل تعرق است. تال^{۱۹۵} (۱۹۶۶) موتاسیونهای گوجه‌فرنگی «پژمرده» را که حتی به علت بازبودن دائمی روزنه‌ها قادر به رشد در شرایط مربوط به گلخانه نیز نمی‌باشند تشریح نموده است. واگنر و سیموندز^{۱۹۶} (۱۹۶۶) در سیب زمینی نیز چنین موتاسیونهایی را پیدا کرده‌اند. بهترین مثال ترکیب عمل روزنه‌ها و لایه کوتین را می‌توان در آناناس (آناناس کوموسوس^{۱۹۷})، مشاهده کرد (جوشی و همکاران^{۱۹۸}، ۱۹۶۵) برای آن‌که بتوان برنامه‌های انتخاب و اصلاح نباتات را پیاده نمود لازم است بدوا اطلاعات لازم پیرامون مکانیسم کنترل تلفات آب بررسی گردد.

راندمان استفاده از آب

راندمان استفاده از آب برحسب مقدار آبی که در ساختن هر واحد وزن خشک تولید می‌گردد بخصوص در مواردی که منابع آب محدود است حائز اهمیت می‌باشد. به گفته اسلاچر^{۱۹۹} (۱۹۶۴) راندمان آب از ۲۰۰ تا ۵۰۰ برای زراعت‌های پر محصول تا ۲۰۰۰ یا بیشتر برای گیاهان پراکنده کویری متغیر است. بطور کلی با افزایش محصول ماده خشک راندمان آب نیز بالا می‌رود زیرا تولید مواد خشک سریعتر از تلفات آب می‌باشد. بنابراین اگر تراکم گیاهان پر محصولی که دارای

195— Tall

196— Waggoner and Simmonds

197— Ananas Comosus

198— Joshi et al

199— Slatyer

ریشه‌های عمیق می‌باشند در حد مطلوب بوده و به مقدار کافی کودپاشی شوند مقدار راندمان آبیاری آنها نیز افزایش می‌یابد. ولی حتی در شرایط مطلوب نیز برای تولید هر واحد وزن خشک بین ۲۰۰ تا ۵۰۰ واحد آب مصرف می‌گردد. دلیل این وضعیت این است که ساختمان فعال سنتز کننده نور موجب می‌شود مقدار زیادی اکسیدکربن وارد و مقدار زیادی بخار آب خارج گردد. تنها استثناء در بین گیاهان زراعتی آناناس است که گفته می‌شود میزان تولید مواد خشک آن در سال معادل نیشکر است در صورتی فقط ۱۰ یا ۲۱ درصد آن آب مصرف می‌کند (اکرن^{۲۰۰} ۱۹۶۵) کم بودن تلفات آب به این دلیل است که روزه‌های آناناس تمام وقت روز بسته می‌باشند. آناناس دارای مکانیسم اسید کراسولاسه آن بوده و قادر است دی‌اکسیدکربن را بصورت اسیدهای آلی در شب ذخیره نموده و در طول روز آن را به کربوهیدرات مبدل سازد. در نتیجه این بوده و قادر است اکسیدکربن بسیار زیادی باشد.

اگر می‌شد که سایر گیاهانی که دارای متابولیسم اسید کراسولاسه آن هستند نیز مشخص شوند می‌توانست مفید واقع گردد. ولی انجام این کار بعید بنظر می‌رسد. استفاده از مواد شیمیائی تقلیل دهنده تعرق تا بحال عملی نشده است (به فصل نهم مراجعه شود). ظاهراً امید بخش‌ترین روش در افزایش راندمان آب این نیست که میزان استفاده از آب کاهش یابد بلکه افزایش تولید مواد خشک می‌باشد. ویت^{۲۰۱}، (۱۹۶۲) مسائل مربوط به افزایش راندمان آب را مورد گفتگو قرار داده است. وی اشاره کرده است که رسیدن به حداکثر راندمان استفاده از آب عملی نیست زیرا برای کسب آن لازم است که احیاناً حداکثر

محصول تقلیل پیدا کند و این دو اغلب مواقع بصرفه نمی باشد. مثلاً ممکن است با افزایش دفعات آبیاری مقدار محصول افزایش پیدا کند ولی اگر میزان آبیاری زیاد شود مقدار محصول به ازاء هر واحد آب مصرف شده تقلیل می یابد. در بعضی موارد کودپاشی راندمان آب را بعد زیادی افزایش می دهد ویت (۱۹۶۲) در جدول ۲ - ۱۰ مثالهایی در مورد اختلاف بین گونه ها و جنسهای مختلف در رابطه با اثر کودپاشی بر راندمان آب مشاهده می شود.

سخت شدن

اکثر نویسندگان عقیده دارند که صدمات وارده در اثر تنش ناگهانی آب بیش از تنش تدریجی در طی يك دوره طولانی است. گیاهانی که يك یا چند دوره با تنش آب مواجه بوده اند به اصطلاح «سخت» شده و صدمات وارده به آنها در اثر خشکی کمتر از گیاهانی است که قبلاً با تنشی مواجه نبوده اند. بعضی از محققین اروپائی و روسی سخت شدن را مربوط به تغییرات پروتوپلاسم در جهت افزایش لزوجت و ظرفیت آب پیوندی و نیز کاهش نفوذپذیری آن می دانند (هنکل^{۲۰۸}، ۱۹۶۴). این نظریه دانشمندان روسی را وادار نموده است که با برخی عملیات قبل از بذرافشانی مقاومت گیاه را در مقابل خشکی افزایش دهند. قبل از کشت بذرها را در آب خیسانده و سپس در هوا خشک می کنند و یا اینکه دوباره در محلول آب نمک قرار می دهند. هنکل اظهار داشته است که نتایج خوبی از این عمل گرفته است ولی این نتایج قابل تکرار نبوده اند (می و همکاران^{۲۰۹}، ۱۹۶۲). مولف عقیده دارد که تغییرات مشاهده

جدول ۱-۲: اثرات خشکی و ازت براندامان استفاده از آب در انواع علوفه‌های چمنی (از برتون و همکاران^{۲۰۲}، ۱۹۵۷-۲۰۰۲)
(در تابستان سال ۱۹۵۲ میزان بارندگی بیش از حد متوسط و سال ۱۹۵۴ بسیار خشک بوده است. ارقام داده شده برحسب بوند آب برای هر بوند ماده خشک تولید می‌باشد).

بوند ازت دراکر	بوند ازت دراکر		
	۱۹۵۳	۱۹۵۴	
۱۹۵۴	۱۹۵۳	۱۹۵۴	۱۹۵۳
۴۳۳۶	۱۵۴۶	۹۷۳۸	۶۸۱۲
۶۴۱	۸۰۳	۱۵۴۷	۲۴۷۸
۴۵۲	۶۹۲	۱۱۰۷	۱۹۲۳
۱۲۹۳	۸۷۰	۳۱۰۳	۲۲۰۰
۳۰۱۶	۲۲۴۰	۲۸۴۳	۲۲۴۹
			چمن نوع برمودای معمولی ^{۲۰۳}
			چمن نوع برمودای ساحلی ^{۲۰۴}
			چمن نوع برمودای سوانی ^{۲۰۵}
			چمن نوع باهیپنساکولا ^{۲۰۶}
			چمن نوع پانگولا ^{۲۰۷}

- 202— Burton et al
204— Csastal Bermudagrass
206— Pensacola Bahiagrass
203— Common Bermudagrass
205— Suwannee Bermudagrass
207— Pangolagrass

شده در پروتوپلاسم گیاهان در اثر تنش آب بیشتر نتیجه خود این تنش می باشد تا سازگاری و افزایش مقاومت . بهر حال لازم است در مورد مقاومت پروتوپلاسم نسبت به تنش آب مطالعات زیادتری صورت گیرد . زیرا پروتوپلاسم بعضی از بذرها و گیاهان می توانند بدون هیچ گونه صدمه ای شرایط خشکی در هوای آزاد را تحمل نمایند .

افزایشی که در نسبت ریشه به شاخه ، کوچکی برگها ، ضخامت لایه کوتینی و رگبرگهای متراکم گیاهان تحت تنش مشاهده می شود احتمالاً در مواردی که گیاه مجدداً مواجه با تنش آب می شود مفید است . این خصوصیات موجب می شود موقمی که روزنه ها با تنش آب بسته می شوند آب کافی در اختیار بافتها قرار گرفته و میزان تعرق پائین نگهداشته شود . بنابراین گیاهانی که قبلاً با تنش آب مواجه شده اند ممکن است بر تلفات آب کنترل بهتری داشته باشند تا گیاهانی که قبلاً تحت تنش نبوده اند . ازسویا می توان به عنوان يك مثال نام برد که پس از مواجه شدن با تنش آب میزان تعرق آن پائین می آید . زیرا ، مقدار چربی در سطح برگ گیاهان تحت تنش زیادتر از سایر گیاهان است (کلارک و لویت^{۲۱۰} ، ۱۹۵۶) .

کلی و همکاران^{۲۱۱} (۱۹۵۴) دریافته اند که گیاهان گیول اگر با تنش آب روبرو شوند رشد سریع پیدا نموده و بهتر از گیاهانی که مقدار زیادی آب در اختیار دارند به حیات خود ادامه می دهند . بوته های جوان گونه های علفی غالباً قبل از نشاء با کاهش مقدار آب «سخت» می شوند . خصوصیات فیزیولوژیکی این موضوع هنوز بقدر کافی مطالعه نشده است . اورچارد^{۲۱۲} (۱۹۶۷) گزارش کرده است که طول عمر برگهای گیل

210— Clarck and Levit

211— Kelley et al

212— Orchard

(براسیکا اوله راسه آنسوع فروتیکوزا^{۲۱۳}) که در طی دوران خشکی متسع می‌گردند بیش از گیاهانی است که با آبیاری روزانه متسع می‌گردند. روشن نیست که چه مقدار از فواید ناشی از تنش آب مربوط به ساختمان و چه مقدار آن مربوط به پروتوپلاسم است. برای تعیین عکس العمل گیاهان نسبت به خشکی و مجزائ نمودن تغییرات ساختمانی و پروتوپلاسمی و نیز ارزیابی اهمیت نسبی آنها نیاز به تحقیقات بیشتری است.

اگرچه تنش آب باعث کاهش رشد می‌شود، ولی مشاهده شده است که رشد گیاهان تحت تنش پس از آبیاری مجدد سریعتر از گیاهان مشابهی بوده است که مواجه با تنش آب نبوده‌اند. از میان چنین گزارشاتی می‌توان مطالعات گیتز^{۲۱۴} (۱۹۵۵) روی پنبه، اون و واتسون^{۲۱۵} (۱۹۵۶) روی چغندر قند و پتری و آرتور^{۲۱۶} (۱۹۴۳) را روی توتون نام برد. میار^{۲۱۷} (۱۹۶۵) مشاهده کرده است که اگر با آبیاری مجدد تنش آب نهالهای کاج استخری برطرف گردد نمو ساقه برای مدت زیادی افزایش می‌یابد. شاید در گیاهان تحت تنش کربوهیدراتها و ترکیبات از ته تجمع حاصل نموده و با تامین مجدد آب مورد استفاده قرار گرفته و انگیزه برای رشد را فراهم می‌سازد.

اندازه‌گیری تنش آب گیاه

مهمترین قسمت روابط آب و گیاه عبارت از توازن داخلی آب یا میزان تنش آب است. زیرا این توازن موجب کنترل فرآیندهای فیزیو-

213— Brassica Oleracea var.

214— Gates

215— Owen and Watson

216— Petrie and Arthur

217— Miller

لوژیکی و شرایطی می‌شود که کیفیت و کمیت رشد گیاه به آنها بستگی دارد. تخمین تنش آب از روی اندازه‌گیری مقدار آب خاک یا سرعت نغرق و تبخیر در بعضی موارد مفید می‌باشد. ولی با این روش نمی‌توان اطلاعات قابل اطمینانی را در مورد ارزیابی اثرات مقدار آب بر فرایندها و رشد گیاهان کسب نمود. تنها شاخص قابل اطمینان برای تنش آب اندازه‌گیری مستقیم آن در گیاه است. عدم موفقیت در اندازه‌گیری تنش آب گیاه عامل بسیاری از نتایج غیر قطعی و متضادی است که در روابط بین آب و رشد گیاهان به چشم می‌خورد.

چه باید اندازه‌گیری شود؟

از اوایل قرن جاری اکولوژیستها و فیزیولوژیستها اهمیت اندازه‌گیری تنش آب گیاه را تشخیص داده‌اند. بطوری که منابع علمی اولیه حاوی تعداد زیادی از مقالات مربوط به اندازه‌گیری پتانسیل اسمتیک می‌باشد (فیتینگ^{۲۱۸}، ۱۹۱۱؛ هاریس^{۲۱۹}، ۱۹۳۴؛ کورستیان^{۲۲۰} ۱۹۲۴، میلر، ۱۹۳۸ صفحات ۳۹ تا ۴۵). ولی توجه دانشمندان از اندازه‌گیری پتانسیل اسمتیک به طرف آنچه در حال حاضر بنام پتانسیل آب مصطلح است تغییر نموده‌است (به فصل اول مراجعه شود). متأسفانه اشکالاتی که در اندازه‌گیری پتانسیل آب به چشم می‌خورد عده زیادی از دانشمندان را مایوس کرده‌است. از این جهت چندین بار سعی شده‌است که تنش آب بر حسب مقدار آب، آماس نسبی یا مقدار نسبی آب، کمبود اشباع و حتی اندازه سوراخ روزنه‌ها ارزیابی گردد.

218— Fitting

219— Harris

220— Korstian

پیشرفتهای اخیر که در روش اندازه‌گیری پتانسیل آب بافت‌های گیاهی شده است موجب گردیده است که علاقه دانشمندان به اندازه‌گیری آن تشدید شود. در این جا روشهای مهم مختصراً بحث می‌شود ولی علاقه‌مندان می‌توانند اطلاعات بیشتری را در این زمینه از اسلاچر^{۲۲۱} (۱۹۶۷) صفحات ۱۵۰ تا ۱۶۰؛ اسلاچر و شمولی^{۲۲۲} (۱۹۶۷) و مقاله بارز^{۲۲۳} (۱۹۶۸) کسب نمایند.

شاید یکی از دلایل عدم وجود یک روش مشخص در اندازه‌گیری تنش آب گیاه این است که معلوم نیست چه چیزی باید اندازه‌گیری شود. مسلماً باید خاصیتی اندازه‌گیری شود که رابطه آن با فرآیندهای فیزیولوژیکی اساسی گیاه بسیار نزدیک باشد. علاوه بر مقدار آب سه خاصیت دیگر سؤل مهم می‌باشند - پتانسیل اسمتیک، فشار یا پتانسیل آماس و پتانسیل آب.

والتر^{۲۲۴} (۱۹۶۵، ۱۹۵۵) بر اندازه‌گیری پتانسیل اسمتیک به عنوان شاخص وضعیت آب سلول تاکید نموده است، زیرا پتانسیل اسمتیک ساولها بر مقدار آب آنها موثر است. این مطلب در فصل اول قسمت هیداتود بحث شده است. در هر صورت پتانسیل اسمتیک در این گونه‌های مختلف گیاهان متفاوت بوده و مقدار طبیعی آن در هالوفیتها (گیاهان مناطق شور) به مراتب کمتر از مزوفیتها (گیاهان مناطق شیرین) می‌باشد.

جای سؤل نیست که پتانسیل آماس در نموسلول و اندازه سوراخ روزنه‌ها مهم می‌باشد ولی اندازه‌گیری مستقیم فشار آماس مشکل می‌باشد. گاهی اوقات مقدار آن را از روی تشدید فرکانس قطعات

221— Slatyer

222— Slatyer and Shmueli

223— Barrs

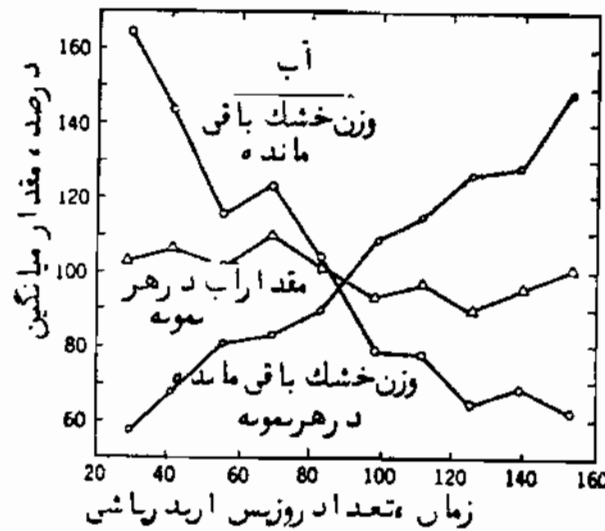
224— Walter

یافتی که در روش فالك و همكاران^{۲۲۵} (۱۹۵۸) و بورستروم و همكاران^{۲۲۶} (۱۹۶۷) تشریح شده است بدست می آورند. ولی معمولاً اندازه آن از اختلاف پتانسیل آب سلول و پتانسیل اسمتیک مطابق معادله ۱۰ - ۱ تعیین می شود.

مشکلات نمونه گیری

صرف نظر از روشی که به کار گرفته می شود، استفاده از نمونه های قابل مقایسه حائز اهمیت فراوان است. بسیاری از اندازه گیریها بر روی برگ انجام می شوند، زیرا دسترسی و امکان نمونه گیری آسان بوده و برگها از نظر فیزیولوژی نیز مهم می باشند. برگها در برابر تنش آب شاخص حساسی به شمار می روند ولی وضعیت آب آنها بسیار متفاوت است. مثلاً برگهای جوان و مسن از نظر مقدار آب (به شکل ۲۲ - ۱۰ مراجعه شود). و پتانسیل اسمتیک با یکدیگر متفاوت می باشند. این تفاوتها در برگهایی که در سایه یا آفتاب قرار گرفته و یا در پائین و بالای درخت قرار گرفته اند مشاهده می شود. اگر چنانچه برگهایی که از نظر سن متفاوت هستند و یا از نظر نحوه قرار گرفتن متفاوت بوده و یا در زمانهای مختلف روز نمونه برداری شده اند با یکدیگر مقایسه شوند اشتباهات زیادی ببار می آید. باید زیاد دقت شود که در مقدار آب نمونه ها در طی زمان جمع آوری و نیز بعد از آن تغییری حاصل نشود. نمونه ها را باید در ظرف سربسته ای در سایه قرار داده و هرچه زودتر اندازه گیری انجام شود و عمایات آماده نمودن نمونه از قبیل بریدن برگها و قرار دادن در داخل محفظه سایکرومتر باید در داخل اطاقك مرطوبی

انجام گیرد (کریب ۲۳۷، ۱۹۶۶).



شکل ۲۲-۱۰: تغییرات مقدار آب برگهای پنبه براساس وزن خشك آنها.
از افزایش وزن خشك چنین احساس می شود که مقدار آب کاهش می یابد. باشد
که در محتوی آب برگه عملاً تغییری حاصل نشود (از ودلی ۲۲۸، ۱۹۵۰).

اندازه گیری مستقیم مقدار آب

قدیمی ترین روش تعیین وضعیت آب گیاه محاسبه آن بر حسب درصد وزن تازه یا خشك است. مقدار آب براساس وزن خشك: برای محاسبه مقدار آب بر حسب وزن خشك معمولاً مواد مورد استفاده را در حرارت ۸۵ درجه سانتی گراد در گرمخانه خشك می نمایند. زیرا درجات حرارت بالا گاهی اوقات باعث از بین رفتن مواد خشك می شوند. این روش بخصوص در مورد برگهائی که وزن خشك آنها در طی دوره حیات زیاد افزایش می یابد رضایت بخش نمی باشد. مثلاً وزن خشك برگهای گلایی از ماه مه تا اوت حدود ۲۵۰ درصد افزایش می یابد و

موجب می‌شود که درصد مقدار آب نیز به همین نسبت تغییر کند. در صورتی که مقدار مطلق آب هر برگ در اکثر دوره‌ها ثابت باقی می‌ماند (اکلی^{۲۲۹}، ۱۹۵۴). بسیاری از محققین از جمله کوزلوسکی و کلاسن^{۲۳۰} (۱۹۶۵)؛ میلر^{۲۳۱} (۱۹۱۷) و وودرلی^{۲۳۲} (۱۹۵۰) گزارش کرده‌اند که مقدار وزن خشک بسیار متغیر است. در شکل ۲۲ - ۱۰ اثرات این تغییرات مشاهده می‌گردد.

فتوسنتز تنفس و جابجا شدن مواد باعث تغییرات قابل سنجشی در مقدار اجسام حل‌شدنی برگ شده و باعث تغییرات روزانه وزن خشک برگ می‌گردند. دنی^{۲۳۳} (۱۹۳۲) و ماسون و ماسکل^{۲۳۴} (۱۹۲۸) سعی نموده‌اند بوسیله محلول رقیق اسید هیدروکلریک ترکیباتی را که به آسانی هیدرولیز می‌شوند خارج ساخته و با بجای گذاشتن جدار بی اثر سلولها و دیگر مواد بی‌اثر این نوسانات را کاهش دهند. با این روش از تغییرات کوتاه مدت وزن خشک جاوگیری می‌شود ولی نمی‌توان از تغییرات دراز مدت که در اثر افزایش مواد در جدار سلول حاصل می‌شود ممانعت بعمل آورد.

مقدار آب براساس وزن تازه: غالباً مقدار آب برحسب درصد وزن تازه بیان می‌شود. ولی به علت نوسانات زیاد مقدار آب این روش رضایت بخش نیست. از طرف دیگر بطوری که در شکل ۲۳ - ۱۰ دیده می‌شود وزن تازه نسبت به تغییرات کوچک مقدار آب حساس نیست. کرتیس و کلارک^{۲۳۵} (۱۹۵۰ صفحه ۲۵۹) اظهار داشته‌اند که کاهش مقدار

229— Ackley

230— Kozlowski and Clausen

231— Miller

232— Weatherley

233— Denny

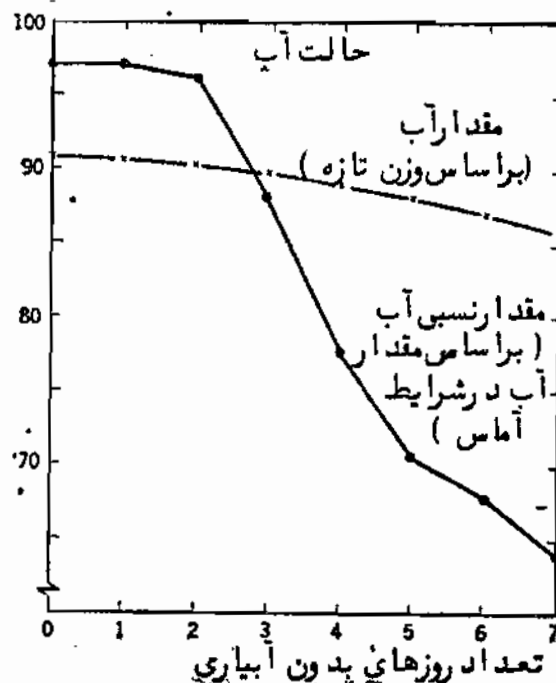
234— Mason and Maskell

235— Curtis and Clark

آب از ۸۵ به ۸۰ درصد وزن تازه نمایانگر تلفات ۲۵ گرم آب در هر ۱۰۰ گرم بافت برگ یعنی ۳۰ درصد مقدار آب اولیه می باشد . براساس وزن خشك کاهش مقدار آب از ۵۶۶ تا ۴۰۰ درصد شاخص دقیق تری است تا بیان آن براساس وزن تازه .

مقدار نسبی آب : به علت اشکالاتی که در به کار گرفتن وزن خشك یا تازه دیده می شود ، برخی از محققین مقدار آب برگ را برحسب درصد مقدار آب آماس ذکر نموده اند . استوکر^{۲۳۶} (۱۹۲۹) برگهای جدا نشده گیاه را در داخل محفظه مرطوبی قرار داد تا وزن آن تثبیت گردد و سپس مقدار به اصطلاح « کمبود آب » را بشرح زیر محاسبه نمود :

$$(۱-۱۰) \quad \text{کمبود آب} = \frac{\text{وزن در مزرعه} - \text{وزن آماس}}{\text{وزن ماده خشك} - \text{وزن آماس}}$$



شکل ۲۳-۱۰: تغییرات مقدار نسبی آب برگهای ذرت در مقایسه با تغییرات مقدار آب برحسب وزن تازه. در محاسبه تغییرات مقدار آب، وزن تازه به قدر کافی حساس نیست (بارز^{۲۳۷}، ۱۹۶۸؛ برداشت از ماتاس و پاولی^{۲۳۸}، ۱۹۶۵).

گاهی اوقات به این مقدار کمبود اشباع نیز اطلاق می‌گردد. گرچه هیولت و کرامر^{۲۳۹} (۱۹۶۳) نتایج خوبی از برگها بدست آورده‌اند، ولی گفته می‌شود که برای تعادل در برگهای جدا نشده وقت زیادی لازم است. ودرلی^{۲۴۰} (۱۹۵۱) پیشنهاد نموده‌است که مقطعی از برگ به کار برده شود که بتوان آنها را در آب شناور ساخت. ولی نفوذ آب از محل بریدگی موجب اشتباهاتی در این روش می‌گردد. کاتسکی^{۲۴۱}، (۱۹۶۵) مقاطع برگ را در داخل محفظه مرطوب نشان داد که جذب آب را می‌توان به دو مرحله تقسیم نمود. مرحله اول از بین بردن کمبود آب است و مرحله دوم صرف رشد می‌گردد. مرحله اول فقط در طی چند ساعت انجام می‌گیرد در حالیکه مرحله دوم احتیاج به چندین روز دارد. این مطلب در شکل ۲۴-۱۰ نشان داده شده‌است. بارز و ودرلی^{۲۴۲} (۱۹۶۲) زمان جذب آب را به ۴ ساعت تقلیل داده و نیاز به نمونه‌گیری مجدد برای رفع اشکال تلفات وزن خشک در اثر تنفس را بر طرف نموده‌اند. زمان کمتر هم‌چنین جذب آب در اثر رشد را نیز به حداقل می‌رساند. میلار^{۲۴۳} (۱۹۶۶) گزارش کرده‌است که اگر درجه حرارت در زمان اندازه‌گیری با درجه حرارت بافت گیاه در حین رشد متفاوت

237— Barrs

238— Mattas and Pauli

239— Hewlett and Kramer

240— Weatherley

241— Catsky

242— Barrs and Weatherley

243— Millar

باشد اشتباهات زیادی بوقوع می‌پیوندد .

ودرلی از روی معادله زیر آنچه را که وی آماس نسبی نام نهاده یا احتمالاً بهتر است مقدار نسبی آب مصطلح گردد محاسبه نموده است .

$$(۲-۱۰) \quad ۱۰۰ \times \frac{\text{وزن خشك} - \text{وزن درمزرعه}}{\text{وزن خشك} - \text{وزن آماس}} = \text{مقدار نسبی آب}$$

کمبود آب و مقدار نسبی آب مکمل یکدیگرند :

$$\text{کمبود آب} - ۱۰۰ = \text{مقدار نسبی آب}$$

روش دقیقی که بتوان با آن مقدار آماس کامل را بصورت رضایت بخشی اندازه‌گیری نمود بسته به نوع گونه گیاهی متغیر است . کلاسن و کوزولوسکی^{۲۴۴} (۱۹۶۵) و هارمزومگ گریگور^{۲۴۵} (۱۹۶۲) دریافتند که استفاده از برگهای سوزنی در مورد عده‌ای از گونه‌های سوزنی برگه رضایت بخش است . کرامر و هیولت^{۲۴۶} (۱۹۶۳) دریافتند که کاربرد تمام برگه در مورد برخی از گونه‌ها بهتر از استعمال قطعاتی از برگه می‌باشد . در تمام روشها باید در نمونه برداری و نقل مکان نمونه‌ها دقت کافی بعمل آید . یکی از منابع اشتباه نفوذ آب به داخل منافذ بین ساولی است . منبع دیگر خشك شدن سطح برگه قبل از توزین است . اندازه‌گیری بایست هرچه زودتر بلافاصله پس از جمع‌آوری نمونه انجام شود .

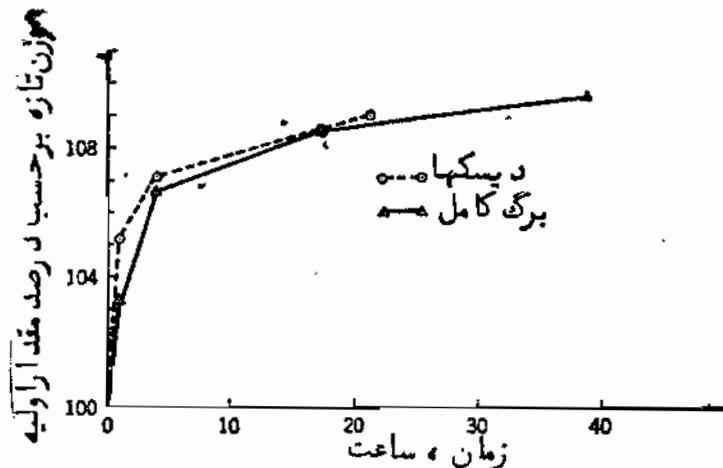
اندازه‌گیری مقدار نسبی آب یا کمبود آب می‌تواند در تعیین تغییرات مقدار آب روش مناسبی به شمار آید زیرا تغییرات وزن خشك موجب بروز اشتباهاتی در اندازه‌گیری نمی‌گردد . متأسفانه ، يك مقدار

244— Clausen and Kozłowski

245— Harms and McGregor

246— Kramer and Hewlett

معین کمبود آب یا مقدار نسبی آب در برگهایی که از نظر سن، گونه، شرایط محیطی متفاوت می‌باشند تولید یک مقدار ثابت پتانسیل آب را نمی‌نمایند. این مطلب در شکل‌های ۲۷-۱۰ و ۲۸-۱۰ نشان داده شده است بنابراین مقایسه مقادیر آن در بافتهای مختلف صحیح نیست.



شکل ۲۴-۱۰: جذب آب توسط دیسک‌های بریده برگ و نیز برگ‌های کامل افزایش سریع اولیه به علت از بین بردن کمبود آب و افزایش کند ممتد و طولانی مربوط به رشد می‌باشد (از بارز و ودرلی، ۱۹۶۲، ۲۴۷).

اندازه‌گیری غیر مستقیم مقدار آب

توسعه دستگاه به اصطلاح اندازه‌گیری بتا توانسته است روش مناسبی را در اندازه‌گیری غیر مستقیم تغییرات مقدار آب برگ فراهم سازد. منبعی از اشعه بتا در یک طرف برگ و گیرنده اشعه در طرف دیگر برگ قرار می‌گیرد. مقدار اشعه جذب شده توسط بافت برگ با تغییرات مقدار ماده در هر واحد سطح متغیر است. در یک زمان کوتاه تغییرات ماده (ضخامت برگ) بطور نزدیکی متناسب با تغییرات مقدار

آب است (مدرسکی^{۲۴۸}، ۱۹۶۱؛ مدرسکی والز^{۲۴۹}، ۱۹۶۸؛ ناکایاما و ارلر^{۲۵۰} ۱۹۶۴). متاسفانه ضخامت برگهای مختلف متفاوت بوده و حتی در يك برگ نیز ضخامت از نقطه‌ای به نقطه دیگر متفاوت است. این تفاوتها واسنجی دستگاه را مشکل می‌سازند. جارویس و اسلاچر^{۲۵۱} (۱۹۶۶) روشی را تشریح نموده‌است که اشکالات واسنجی را به حداقل رسانیده است: ولی، مدرسکی والز (۱۹۶۸) اظهار داشته‌اند که هیچ روشی را نمی‌توان جانشین واسنجی مستقیم برگهائی نمود که در طی تلفات آب چروکیده می‌شوند.

تخمینهای کمی تنش آب

بطوری که در فصل سوم گفته شد، می‌توان از حالت ظاهری برگهائی که با کاهش جزئی مقدار آب پژمرده می‌شوند، پیدایش تنش آب را بطور کمی تخمین زد. يك شاخص حساس بسته‌شدن بی موقع روزنه‌ها است. زیرا، حاسیت سلولهای محافظ نسبت به تنش آب زیاد است. علاوه براین، بسته شدن روزنه‌ها ازاین نظر مهم است که مقدار دی‌اکسیدکربن مورد لزوم، فتوسنتز را نیز کاهش می‌دهد.

اسلاچر و شمولی^{۲۵۲} (۱۹۶۷) روشهای متنوع تعیین اندازه سوراخ روزنه‌ها را تشریح نموده‌اند. ساده‌ترین روش اندازه‌گیری آن در مزرعه به طریق نفوذی است. ولی پرومترها و مشخص نمودن اثر فیلمها بر روی برگ نیز در بعضی موارد مفید واقع می‌گردند.

248— Medreski

249— Medreski and Ales

250— Nakayama and Ehrlar

251— Jarvis and Slatyer

252— Slatyer and Shmueli

یکی دیگر از روشهای غیر مستقیم تعیین حالت آب در درختان کاج عبارت است از اندازه گیری فشار ترشح اوئورزین (لوریو و هاجز^{۲۵۳} ۱۹۶۸). بنظر می رسد که این فشار با وضعیت آب رابطه نزدیکی داشته و می تواند در تعیین حالت آن در پوست درختان بزرگ مورد استفاده قرار گیرد. ظاهراً می توان وضعیت آب را در گیاهانی که سیستم مجاری شیرابه ای آنها توسعه یافته است از روی فشار شیره تخمین زد (باتری و باتمن^{۲۵۴}، ۱۹۶۶). ولی این روشها فقط شاخص پیدایش تنش آب هستند و هیچ گونه اندازه کمی یا شدت آن را بدست نمی دهند.

اندازه گیری پتانسیل آب

مفیدترین خاصیت واحدی که بتوان از روی آن تنش آب را مشخص نمود، پتانسیل آب است. در این جا تعدادی از روشهای اندازه گیری پتانسیل تشریح می گردد.

تعادل مایع: قدیمی ترین روش اندازه گیری تنش آب این است که بافتها را در محلولهایی که پتانسیل اسمتیک مختلف دارند فرو برده و پتانسیل اسمتیک محلولی که بافت گیاه در آن نه اضافه وزن و نه کاهش وزنی پیدا نموده است تعیین گردد. گاهی اوقات این کار با اندازه گیری تغییرات اندازه سلولها صورت می گیرد ولی غالباً تغییرات طول قطعات بافت تعیین می شود. این روش در مورد بافتهایی که جدار سلولهای آن نازک بوده و فاقد آوندهای بزرگ باشند بخوبی کار می کند. در طریقه وزنی این روش، قطعاتی از بافت را وزن نموده و آنها را برای مدتی در داخل محلولهایی فرو می بریم. سپس قطعات بافت را خارج ساخته

و پس از خشک کردن مجدداً توزین می‌شوند. اشتباهاتی که ممکن است بوقوع پیوندد از نفوذ مخلوط که بافت در آن فرو برده شده است، عدم خشک کردن یکنواخت سطح و کاهش وزن در حین جابجائی و توزین سرچشمه می‌گیرد. اندازه‌گیری در بافت‌هایی که تا حد پلاسمولیز آب خود را از دست داده‌اند غیر ممکن است (اسلاچر^{۲۵۵}، ۱۹۵۸). روش وزنی فقط در مورد بافت‌های گوشتی مناسب است، زیرا تهیه تعداد زیاد نمونه قابل مقایسه از برگ‌های نازک با دیگر قسمت‌های گیاه عملی نیست.

روش مفید دیگر در طریقه تعادل مایع، که در آن می‌توان برخی از اشکالات ذاتی روش توزین را برطرف نمود، اندازه‌گیری تغییرات غلظت محلولی است که بافت در آن فرو برده می‌شود. در یک روش نمونه‌هایی از بافت متشابه را در داخل محلول‌های ساکاروز که دامنه تغییرات پتانسیل اسمتیک آنها در حد تغییرات پتانسیل بافت تحت آزمایش می‌باشد قرار می‌گیرند. اندازه‌های رفراکتومی (انکسار سنجی) هر کدام از این محلول‌ها قبل و پس از قرار گرفتن نمونه بمدت چند ساعت اندازه‌گیری می‌شود. بافت‌ها در محلول‌هایی که پتانسیل آنها کمتر است آب خود را از دست داده و از محلول‌هایی که پتانسیل آنها زیاده‌تر است آب دریافت می‌دارند. و از این رو تخمین پتانسیل آب ساده می‌شود. بنظر می‌رسد که این روش ابتدا در روسیه ابداع شده و آشبی و ولف^{۲۵۶} (۱۹۴۷) برای اولین بار آن را به انگلیسی تشریح نموده‌اند. اطلاعات بیشتر را می‌توان در مقالات بارز^{۲۵۷} (۱۹۶۸) کِنِپلینگ^{۲۵۸} (۱۹۷۰ a)؛ کرامر و

255— Slatyer

256— Ashby and Wolf

257— Barrs

258— Knipling

بریکس^{۲۵۹} (۱۹۶۵)؛ رد رو کریب^{۲۶۰} (۱۹۶۱) و دیگران جستجو نمود . حالت دیگری از این روش که غالباً به کار گرفته می‌شود استفاده از مواد رنگی است که گاهی اوقات روش شارداکوف (بنام اولین فرد روسی که آن را ابداع نموده است) نامیده می‌شود (شارداکوف^{۲۶۱}، ۱۹۴۸) در این روش به وجود فراکتومترهای گران قیمت نیازی نیست . لوله‌های آزمایش را در سربهای دوگانه از محلولهای ساکاروز که دامنه تغییرات پتانسیل اسمتیک آنها در حد تغییرات پتانسیل بافت است پر می‌نمایند. نمونه‌هایی از بافت برگ را در داخل هر محلول قرار داده و یک سری از لوله‌ها بعنوان شاهد باقی می‌مانند . پس از مدتی ، معمولاً بین ۲ تا ۸ ساعت ، بافتها را خارج نموده و به هر کدام از لوله‌ها مقداری ماده رنگی از قبیل متیلن آبی یا متیان نارنجی اضافه می‌شود تا اندکی رنگین شوند . قطره‌ای از محلول رنگین را با قطره چکان طبی برداشته و به لوله شاهد مربوطه منتقل می‌سازند . اگر چنانچه محلول رنگین را با آزمایش بوسیله بافت گیاهی رقیق شده باشد قطره رنگی صعود می‌کند. اگر چنانچه محلول با بافت گیاه غلیظ شده باشد قطره به پائین سقوط می‌نماید . پتانسیل محلولی که در آن قطره تحت آزمایش نه صعود نموده و نه به پائین کشیده شود برابر پتانسیل آب برگ است . این روش بصورت دیاگرام در شکل ۲۵ - ۱۰ مشاهده می‌شود .

این روش برای کار در مزرعه مناسب است . ولی ، در بعضی گونه‌ها اشتباهات زیادی تولید می‌شود (بریکس^{۲۶۲}، ۱۹۶۶؛ نیپلینگ و کرامر^{۲۶۳} ۱۹۶۷) . این اشتباهات بیشتر در اثر بهم خوردن غلظت محلول مورد

259— Kramer and Brix

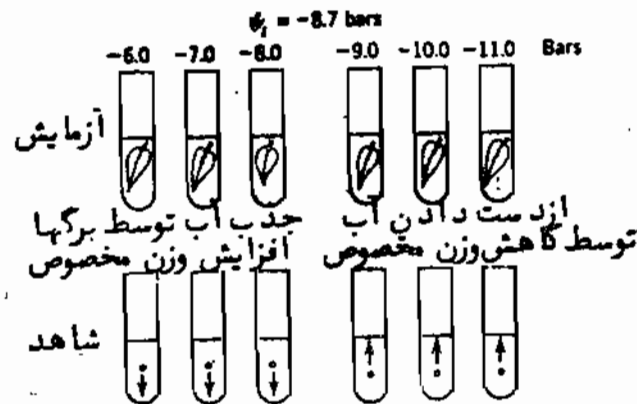
260— Rehder and Kreeb

261— Shardaikov

262— Brix

263— Knipling and Kramer

آزمایش در اثر اجسام حل شدنی است که از محل بریدگی سطح بافت وارد محلول می‌شوند. با افزایش زمان فرو بردن نمونه در محلول می‌توان تا اندازه‌ای از این اشتباهات جلوگیری به عمل آورد. برای برگهای گوجه فرنگی، توتون، تبریزی زرد یک دوره تعادل ۲ ساعته کافی است ولی در مورد برگهای ذغال اخته و گونه‌های باو ط و افرا مدت ۴ تا ۸ ساعت وقت لازم است. اگر برگهای ذغال اخته و گوجه فرنگی بطور کامل به



شکل ۲۵-۱۰: دیاگرام نشان دهنده طرز استفاده از ماده رنگی در اندازه‌گیری پتانسیل آب. فرض می‌شود پتانسیل آب بین پتانسیل محلولی باشد که قطره در آن صعود و نزول می‌کند (از کیپلینگ^{۲۶۴}، ۱۹۶۷).

کار برده شوند وقت کمتری مورد نیاز است. زیرا تغییرات غلظت در اثر بریدگیهای برگ کمتر است. ولی برای برگهای سوزنی کاج استخری مدت ۲۴ ساعت وقت لازم است و بنظر می‌رسد که تعیین اندازه‌های قابل اعتماد در مورد بعضی از سوزنی برگان مشکل یا غیر ممکن باشد. در بعضی گونه‌ها برگهای سالم نتایج قابل اطمینان تری را عاید می‌دهند ولی عکس آن نیز در مورد بعضی گونه‌ها صادق است (نیپلینگ،

۱۹۶۷).

تعادل بخار: با اندازه‌گیری تنش آب به روش تعادل بخار می‌توان اشتباهات روشهای تعادل مایع جلوگیری نمود. قدیمی‌ترین روش این است که نمونه‌هایی از بافت را توزین نموده و داخل ظروف سربسته که محتوی محلولهایی با پتانسیل اسمتیک مختلف می‌باشند قرار می‌گیرند. این ظروف به مدت چند ساعتی داخل حمام آب گذاشته شده و سپس دوباره توزین می‌شوند. محلولی که وزن آن تغییر نکرده است دارای پتانسیل معادل پتانسیل بافت است. تلفات وزنی در اثر تنفس در دوره‌ای تعادل ممکن است موجب بروز اشتباهاتی بشود. این روش را اسلاچر^{۲۶۵} (۱۹۵۸) که بطور موثری در مورد برگها و خاک به کاربرده تشریح نموده است.

در سالهای اخیر استفاده از رطوبت سنجهای ترموکوپل در اندازه‌گیری پتانسیل آب خاک و بافتهای گیاهی زیاده‌روی یافته است در روش رطوبت سنجی مقدار فشار بخار هوایی که در اطراف بافت بحالت تعادل قرارداد اندازه‌گیری می‌شود. فشار بخار نسبی بر طبق معادله $1 - 7$ با پتانسیل آب مرتبط است. بافت در داخل محفظه کوچکی که داخل حمام آب قرار گرفته واقع شده و درجه حرارت آن تا $\pm 0.1 / 0.1$ درجه سانتی گراد ثابت است. یک نوع رطوبت سنج که اسپانر^{۲۶۶} (۱۹۵۱) پیشنهاد نموده و سپس مونتیث و اون^{۲۶۷} (۱۹۵۸) در آن تغییراتی داده‌اند از اثر پایتیه در تغلیظ آب روی ترموکوپل استفاده می‌شود. وقتی جریان برقرار گردد آب شروع به تبخیر نموده و محل اتصال ترموکوپل سرد می‌شود. می‌کند. مقدار جریان را می‌توان با یک گالوانومتر (برق سنج)

265— Slatyer

266— Spanner

267— Monteith and Owen

اندازه‌گیری نمود . در روش ریچاردز و اوگاتا^{۲۶۸} (۱۹۵۸) قطره‌ای از آب در محل اتصال قرار گرفته و جریان در زمانی که مقدار تبخیر یکنواخت گردد اندازه‌گیری می‌شود . واسنجی هر دو روش از روی محلولها یا قطعات کاغذ صافی که آغشته به محلولی با فشار بخار معین باشد صورت می‌گیرد . در رطوبت سنجهای ریچاردز و اوگاتا علاوه بر این که حالت تعادل سریعتر حاصل می‌شود دامنه تغییرات پتانسیل آب وسیعتری را نیز شامل می‌گردد . راولینز^{۲۶۹} (۱۹۶۴) اشتباهات زیادی را که در اندازه‌گیری به روش رطوبت سنجی در اثر مقاومت بافت برگ در مقابل بخشیدن بخار حاصل می‌شود گزارش نموده‌است ولی بارز^{۲۷۰} (۱۹۶۴) این مشکل را مهم تلقی نکرده‌است . بویرونپلینگ^{۲۷۱} (۱۹۶۵) دریافته‌اند که اشتباهات حاصله از نظر مقاومت برگ جزئی بوده و برای رفع این مشکل روش هم فشار^{۲۷۲} را پیشنهاد نموده‌اند . بویرونپلینگ^{۲۷۳} (۱۹۶۶) گزارش نموده‌است که با این روش پتانسیل آب برگهای آفتاب‌گردان را به دقت اندازه‌گیری کرده‌است . بارز (۱۹۶۴) دریافت که افزایش درجه حرارت در اثر تنفس بافتهای داخل محفظه رطوبت سنج می‌تواند اشتباهات زیادی را تولید نماید . نامبرده سپس روشی را برای رفع این اشتباهات پیشنهاد نمود که عبارت است از استفاده ترموکوپل خشک ثانوی که بتواند درجه حرارت داخل محفظه را اندازه‌گیری نماید . در آزمایشگاه مواف نیز ترموکویلهای تر و خشک زیاد به کار برده می‌شوند . نمک یا اجسام حل شدنی دیگر سطح برگ که از نظر اسمزی فعال می‌باشند می‌توانند بر کمی دقت اندازه‌گیری بیفزایند .

268— Richards and Ogata

269— Rawlins

270— Barrs

271— Boyer and Knipling

272— Isopiestic method

273— Boyer

رطوبت سنجهای ترموکوپل در اندازه‌گیری پتانسیل اسمتیک نیز به کار برده می‌شوند. پس از اندازه‌گیری پتانسیل آب محفظه را در داخل حمام یخ قرار می‌دهند تا بافتها از بین بروند و سپس برای اندازه‌گیری دوم به حمام آب برگردانده می‌شوند. چون با مرگ بافتها فشار آماس از بین می‌رود، اندازه‌گیری جدید فقط شامل پتانسیل اسمتیک است. بارز^{۲۷۴} (۱۹۶۸)؛ اهلینگ^{۲۷۵} (۱۹۶۲)؛ بویرو نیپاینگ^{۲۷۶}، (۱۹۶۵) برخی مسایل مربوط به طرز عمل رطوبت سنجهای ترموکوپل را بحث نموده‌اند. لاتنگ و بارز^{۲۷۷} (۱۹۶۵) ولامبرت و وان شلف گارد^{۲۷۸} (۱۹۶۵) تکنیکهایی را تشریح نموده‌اند که می‌توان به وسیله آنها روی برگهای چسبیده به گیاه نیز اندازه‌گیری بعمل آورد.

روش غیر مستقیم تخمین پتانسیل آب: ودرلی واسلاچر^{۲۷۹}، (۱۹۵۷) پیشنهاد نموده‌اند که اگر بشود منحنی مقدار نسبی آب را بر حسب پتانسیل آب برای يك بافت مشخص ترسیم نمود می‌توان از روی مقدار نسبی آب رابطه‌ای را تخمین زد. متاسفانه این رابطه مطابق شکل ۲۷ - ۱۰ نسبت به زمان و محیط (نیپاینگ^{۲۸۰} ۱۹۶۷) و نوع گونه گیاهی (جارویس و جارویس^{۲۸۱}، ۱۹۶۳؛ اسلاچر^{۲۸۲}، ۱۹۶۰) متغیر است. در شکل ۲۸ - ۱۰ روابط مختلف پتانسیل آب و پتانسیل اسمتیک نسبت به مقدار نسبی آب برای سه گونه مختلف مشاهده

274— Barrs

275— Ehlig

276— Boyer and Knipling

277— Long and Barrs

278— Schifgaarde

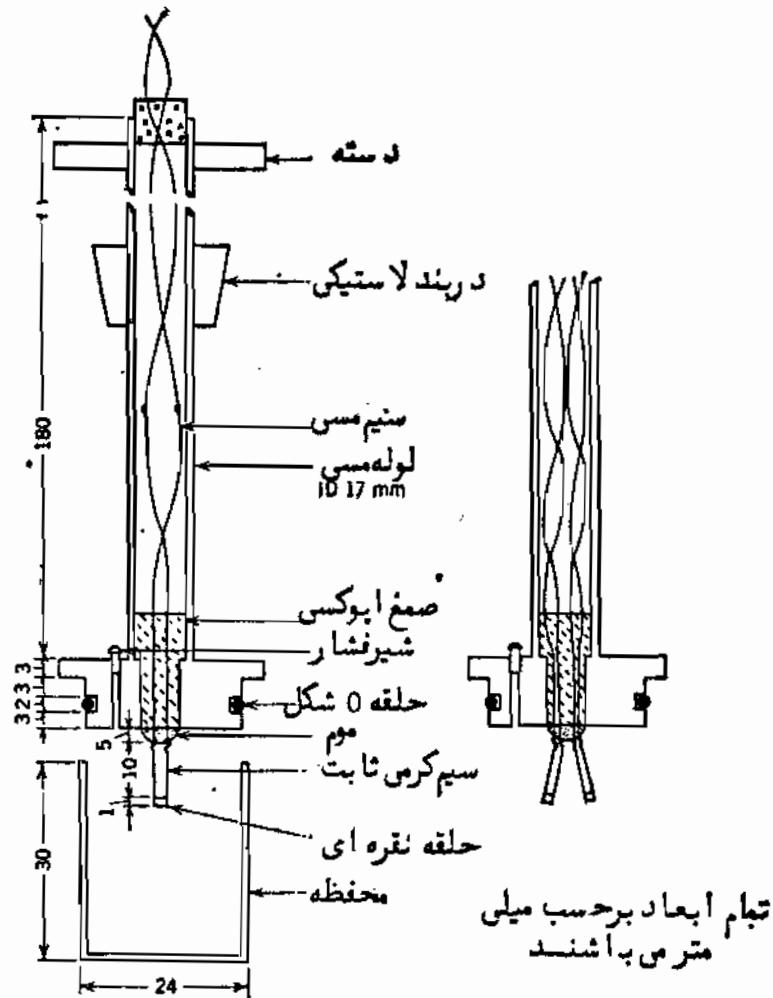
279— Weatherley and Slatyer

280— Knipiling

281— Jarvis and Jarvis

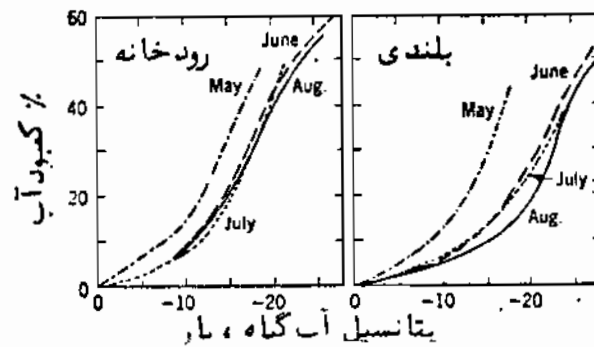
282— Slatyer

می‌شود. با توجه به تغییراتی که در این روابط دیده می‌شود، بنظر می‌رسد در استفاده از کوششهایی که در جهت تخمین پتانسیل آب از



(b) رطوبت سنج ترموکوپل دو (a) رطوبت سنج ترموکوپل يك اتصاله

سر ۶-۱: (a) رطوبت سنج ترموکوپل يك اتصاله (b) رطوبت سنج با اتصال دوگانه (از دیوید لاولور)^{۲۸۶}. برای توضیح ترموکوپلهائی که در شرایط هم فشار اندازه گیری می‌نمایند به بویر و کیپلینگ^{۲۸۷}، ۱۹۶۵ مراجعه شود.



شکل ۲۷-۱: مقایسه رابطه بین کمبود آب و پتانسیل آب در برگهای زغال اخته با افزایش سن در دو محیط مختلف - تغییرات این روابط در برگهای آشکار درختانی که روی تپه قرار دارند بیشتر از برگهای درختانی است که در حاشیه رودخانه واقع شده و آب زیاد در اختیار دارند (کیپلینگ^{۲۸۸}، ۱۹۶۷).

روی مقدار نسبی آب یا کمبود آب شده است محدودیتهائی وجود داشته باشد.

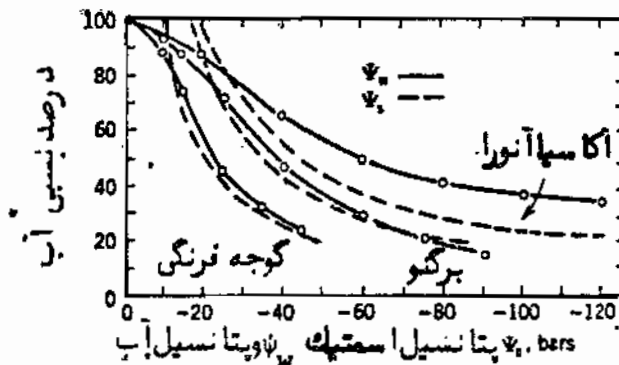
تبادل فشار: اسکولاندر و همکارانش (اسکولاندر و همکاران^{۲۸۹}، ۱۹۶۵، ۱۹۶۴) روشی را پیشنهاد کرده اند که ابتدا توسط دیکسون^{۲۹۰} (۱۹۱۴) تشریح شده و قابلیت کاربرد زیادی دارد. یک شاخه برگ دار را گرفته و مطابق شکل ۲۹ - ۱۰ به نحوی داخل محفظه فشار گذاشته می شود که قسمت بریده آن بیرون قرار گرفته باشد سپس به شاخه فشار وارد می شود تا آن که شیره آوندی در سطح بریدگی ظاهر شود. مقدار فشاری که لازم است از سطح برگ به سلولها وارد آید تا آب را به آوندها برگرداند معادل پتانسیل آب سلولهای برگ است. بویر^{۲۹۱} (۱۹۶۷) دریافت که اندازه گیری پتانسیلهای آب برگ سرخدار و آفتاب

288— Knippling

289— Scholander et al

290— Dixon

291— Boyer

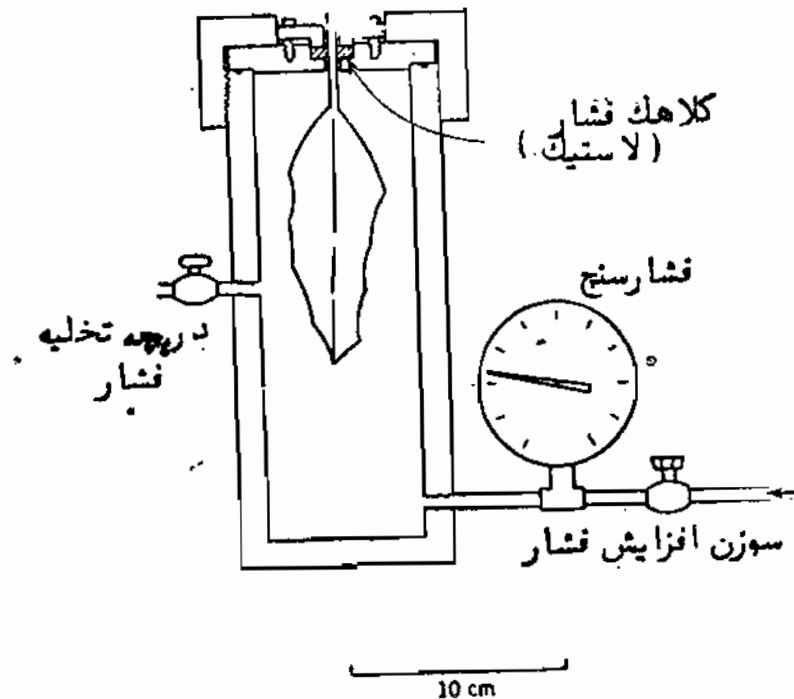


شکل ۲۸-۱۰: رابطه بین پتانسیل آب برگ و پتانسیل اسمتیک و مقدار

نسبی آب در سه گونه غیر مشابه (اسلاچر^{۲۸۹}، ۱۹۶۷، برداشت از اسلاچر^{۱۹۶۰}).

گردان به روش محفظه فشار و به روش رطوبت سنج با یکدیگر بخوبی قابل تطبیق بوده‌اند، ولی اندازه‌گیری‌هایی که با این روش روی رود و دندرن انجام شده با یکدیگر مطابقت ندارند. ظاهراً تضادهایی که در مورد رود و دندرن دیده می‌شود به علت ورود شیره به داخل منافذ بین سلولی است. تغییر شکل ساقه نیز در تحت فشار می‌تواند اشتباهاتی را بار آورد.

اندازه‌گیری‌ها در روش محفظه فشاری به سرعت انجام شده و می‌تواند در مزرعه نیز به کار برده شود (مثلاً وارینگ و کلری^{۲۹۱}، ۱۹۶۷) این روش را ظاهراً می‌توان به منظورهای مختلف مورد استفاده قرار داد. با روش محفظه فشاری می‌توان محققاً مقدار پتانسیل آب را تخمین زد ولی دامنه تغییرات در آن بیش از روش رطوبت سنجی است. در اندازه‌گیری هر نوع بافت جدیدی لازم است که قابلیت اطمینان دستگاه را با مقایسه بروش رطوبت سنجی مقایسه نمود. در این روش لازم است که ساقه‌ها یا دمبرگ‌هایی انتخاب گردند که بنحوی در داخل



شکل ۲۹-۱۰: سطح مقطع محفظه فشار که در اندازه‌گیری پتانسیل آب به‌روش تعادل فشار به‌کار گرفته می‌شود (از کوفمان^{۲۹۰} ۱۹۳۷-۶).
محفظه فشار قرار گیرند.

خلاصه

رشد گیاه با تنش آب آن بطور مستقیم و با تنش آب اتمسفر فقط بطور غیر مستقیم کنترل می‌شود. تنش آب گیاه یا کمبود آب زمانی صورت می‌گیرد که تلفات آب بیش از مقدار جذب آب باشد. کمبودهای موقت وسط روز به این دلیل است که مقاومت ریشه‌ها در مقابل حرکت آب بخدی است که بین جذب و تعرق حتی در خاکهای مرطوب تاخیر ایجاد می‌کند کمبودهای شدید یا طولیل المدت آب زمانی اتفاق می‌افتند که کاهش پتانسیل آب خاک یا هدایت هیدرولیکی باعث کاهش جذب آب گردند. بنابراین دوره‌های روزانه تنش آب بیشتر

بوسیله تعرق کنترل می‌شوند ولی دوره‌های طولانی کمبود آب به علت کاهش قابلیت دسترسی به آب اتفاق می‌افتند.

تنش آب تقریباً بر هرجنبه‌ای از رشد گیاه، تغییرات آناتومی، مورفولوژی، فیزیولوژی و بیوشیمی گیاه موثر است. معلوم نیست که چه مقدار از کاهش رشد مربوط به کاهش آماس، چه مقدار مربوط به کاهش پتانسیل آب و چه مقدار مربوط به کاهش پتانسیل اسمتیک است. در شرایط متوسط کمبود آب در وسط‌روز موجب کاهش رشد ساولها و تا حدی نمو ساقه و نیز کاهش فتوسنتز می‌گردد.

بزرگ نشدن ساولها باعث کوچک ماندن اندازه گیاه ضخیم شدن برگهای همراه با ضخامت لایه کوتین افزایش مواد خشک و افزایش نسبت ریشه به شاخه‌ها می‌گردد. با کاهش مقدار آب خاک، کمبود آب شدیدتر شده و باشکسته شدن DNA، RNA و افزایش پروتئینها میزان فتوسنتز تقلیل و سرعت تنفس افزایش پیدا می‌کند. بالاخره فتوسنتز و رشد متوقف می‌گردند. با افزایش تنش، تولید و انتقال مواد تنظیم کننده رشد احتمالاً متوقف می‌شود و جابجائی سایر ترکیبات نیز مختل می‌شود. کربوهیدراتها و پروتئینها هیدرولیز شده و مقدار قندهای قابل حل و ترکیبات ازتی افزایش می‌یابند. بالاخره از دست دادن آب در پروتوپلاسم بحدی شدید می‌شود که سلولها و بافتها شروع به مرگ می‌نمایند.

لازم است که میزان تنش آب در هر تحقیقی که روی اثرات آب بر رشد گیاه انجام می‌شود اندازه‌گیری گردد. زیرا ارزیابی تنش آب گیاه از روی مقدار آب خاک غیر ممکن است. اندازه‌گیری مقدار آب بر اساس وزن خشک یا وزن مرطوب رضایت بخش نمی‌باشد. زیرا مقدار آب با سن و نوع بافت به مقدار زیادی تغییر می‌کند. میزان آب نسبی،

یعنی ، مقدار آب بر حسب درصد آب در آماس کامل رضایت بخش تر است . ولی ، احتمالاً بهترین حالت این است که تنش آب بر حسب پتانسیل آب تعیین گردد . زیرا بستگی آن با فرآیندهای فیزیولوژیکی و بیوشیمیائی کنترل کننده رشد گیاه زیاد است . استفاده پتانسیل آب این استفاده را نیز دارد که تنش آب خاک و گیاه هر دو بیک واحد توصیف می گردند .

پتانسیل آب گیاه را می توان به دو روش تعادل مایع و بخار اندازه گیری نمود . بنظر می رسد در اندازه گیریهای مزرعه ای روش تعادل مایع بوسیله استفاده از مواد رنگی نسبتاً مناسب است . ولی روش رطوبت سنج ترموکوپل دقیق تر است . روش تعادل فشار سریع بوده و می تواند در مزرعه نیز به همان خوبی آزمایشگاه بکار برده شود ولی در مورد بعضی گونه ها روش ناپطمئی به شمار می رود .