

فصل هشتم

حرکت آب در داخل گیاهان

مقدمه

برای حیات نباتات ، حرکت مداوم آب از سطح جذب کنند ریشه‌ها به برگهای معرق امری الزامی است . در این فصل ساختمان و سیستم هدایت کننده آب ، پیوستگی آب در گیاهان ، نیروهای مؤثر و مقاومت قسمتهای مختلف سیستم هدایت کننده مورد بحث قرار می‌گیرد .

وجود گیاهان بلند روی زمین فقط در صورتی امکان پذیر بود که يك سیستم آوندی وجود می‌داشت تا بتواند به سرعت آب را از ریشه‌ها به شاخه‌ها برساند . در حقیقت برای گیاهانی که فاقد سیستم آوندی باشند بسیار مشکل است که طولی متجاوز از ۲۰ یا ۳۰ سانتی‌متر داشته باشند زیرا پخشیدن آب از سلولی به سلول دیگر بقدری کنداست که نمی‌تواند آب مورد نیاز قسمتهای بالائی گیاه را تامین نماید . علاوه بر این، پیوستگی آب در سیستم هدایت کننده موجب ارتباط ریشه‌ها و شاخه‌ها شده و به این وسیله بین سرعت جذب و تعرق توازنی برقرار می‌گردد .

بنابراین ، موقعی که تعرق افزایش می‌یابد ، احتیاج برگها به آب بیشتر موجب تقلیل پتانسیل آب شیره آوندی شده و به این ترتیب با انتقال آن به ریشه‌ها مقدار جذب آب افزایش می‌یابد . برعکس ، موقعی که جذب آب کاهش می‌یابد ، این اطلاعات به سرعت به برگها رسیده و کاهش

پتانسیل آب در شیره آوندها موجب می شود که سلولهای محافظ آماس خود را از دست داده و روزنه ها بسته گردند. این وضعیت، تلفات آب را بوسیله تعرق کاهش می دهد. البته عکس العمل برگها از نظر زمانی همراه با تاخیری است که در فصل دهم از آن بحث خواهد شد. بطور کلی سیستم پیوسته آب در گیاهان بخوبی وظیفه يك سیستم کنترل کننده موثر را ایفا می کند. (راولینز^۱، ۱۹۶۳).

سیستم هدایت کننده ریشه ها

منطقه جذب ریشه ها و حرکت شعاعی آب و اجسام حل شدنی از سطح ریشه ها به آوندها در فصل قبل مورد گفتگو قرار گرفت. در اینجا کافی است که بخاطر خوانندگان آورده شود که در ریشه های جوان آب بایستی در هنگام عبور از يك لایه سلولی فشرده بنام اپیدرم و گاهی از لایه فشرده دومی بنام هیپودرم بگذرد. در بین این سلولها استوانه های از پارانشیمهای پوستی که معمولاً ضخامت آن از چندین لایه سلولی تشکیل یافته قرار دارند این سلولها در سطح داخلی بسیار فشرده بوده و اندودرم را تشکیل می دهند. اندودرم از این جهت مورد توجه زیاد قرار گرفته است که جدار سلولهای تشکیل دهنده آن ضخیم، کوتینی یا چوب پنبه ای بوده و تولید رشته های بنام کاسپارین را می نماید. گفته می شود که این رشته ها ایجاد مانع در حرکت آب و اجسام حل شدنی می نمایند. البته در مقابل رشته های آوندی، سلولهای عبور دهنده جدار نازک قرار گرفته و در بسیاری از موارد انشعابات متعدد ریشه ها ایجاد سوراخهای زیادی را در اندودرم می نماید. از آن گذشته وقتی رشد پسین صورت می گیرد اپیدرم، پارانشیم پوستی و اندودرم همگی

از بین می‌روند. ریشه‌هایی که این تغییرات در آنها صورت گرفته است بوسیله لایه خارجی چوب پنبه‌ای که خود روی لایه آوندهای آبکش پسین واقع شده پوشانیده می‌شوند. در بعضی از ریشه‌ها این لایه نازک‌تر از لایه پوستی است که جایگزین شده است از این جهت ریشه‌های مسن مقاومت کمتری در مقابل حرکت آب نشان می‌دهند تا ریشه‌های جوان (کرامر و بولاک^۲، ۱۹۶۵؛ کوئین^۳، ۱۹۶۷).

بعد از رسیدن آب به آوندهای چوبی، آب، برای حرکت طولی خود با مقاومت نسبتاً کمتری روبرو می‌شود. گرچه گفته می‌شود در برخی از عناصر آوندی پروتوپلاستها در فاصله چند سانتی‌متری از راس ریشه قرار گرفته‌اند ولی معمولاً آوندهای چوبی از چند میلیمتری بالای راس ریشه سرچشمه می‌گیرند. (آندرسون و هاوس^۴، ۱۹۶۷؛ اسکات^۵، ۱۹۶۳). حرکت طولی آب ممکن است در خارج از آوندهای چوبی نیز صورت گیرد ولی در این حالت با مقاومت شدید بافت‌های پارانشیمی مواجه می‌گردد (به قسمت هدایت آب از خارج از سیستم آوندی که بعداً در این فصل خواهد آمد مراجعه شود).

سیستم هدایت کننده ساقه‌ها

حداقل از زمان هیلز^۶، د راوایل سده هیجدهم، آوندها بعنوان مسیر اصلی حرکت صعودی آب شناخته شده‌اند. بطور سطحی، می‌توان آوندهای ساقه اصلی گیاه را به طنابی تشبیه کرد که رشته‌های دو سر آن

2— Kramer and Bullock

3— Queen

4— Anderson and House

5— Scott

6— Hales

از یکدیگر مجزا شده‌اند (آوندهای انشعابات ریشه و ساقه) . سپس این طناب تبدیل به نخهائی شده (انشعابات كوچك) و بالاخره برشته‌هائی (فیبر) مبدل می‌گردد که همان آوندهای كوچك رگبرگها می‌باشد . البته آوندها مثل يك لوله ، سیستم هادی پیوسته‌ای را تشکیل نمی‌دهند بلکه مجموعه‌ای از لوله‌ها و یا تراکئیدهائی است که روی یکدیگر سوار شده و آب در مسیر خود به برگها ملزم است از صدها یا هزارها دیواره عبور نماید . علی‌رغم این دیواره‌ها ، مقاومت آوندها در مقابل حرکت آب در مقایسه با بافتهای خارجی ساقه و ریشه بقدری کم است که عملاً حرکت صعودی تمام آبها از داخل آن صورت می‌گیرد . وجود دیواره‌های عرضی از این جهت حائز اهمیت است که اگر آوندها پیوسته می‌بودند ممکن بود با حبابهای هوا کاملاً مسدود گردند . از این جهت وجود دیواره‌های عرضی موجب می‌شود که حبابهای هوا بجای این که در سرتاسر اولیه پراکنده گردند در يك محفظه حبس شوند .

ساختمان سیستم هدایت کننده :

منطقه عبوری ریشه - ساقه : در منطقه عبوری ریشه تا ساقه (طوقه) ، بخصوص در گیاهان علفی ، تغییرات زیادی در نحوه قرار گرفتن بافتهای آوندی مشاهده می‌شود (به شکل ۸-۱ مراجعه شود) آوند چوبی در مرکز ریشه‌ها قرار گرفته ولی به شاخه‌های متعدد آوندی تقسیم می‌گردد که بصورت حلقه‌هائی مغز ساقه گیاهان علفی دولپه را احاطه می‌کند . در منطقه عبوری سیستم آوندی الگوهای ساختمانی متعدد بوجود می‌آید . در بعضی موارد در قسمتهای بالا و پائین منطقه عبوری اختلافات فیزیولوژیکی بروز می‌نماید . مثلاً ، در بعضی گونه‌ها غلظت نمک در ریشه‌ها به مراتب بیشتر از شاخه‌ها است (به فصل هفتم مراجعه

شود) .

ساقه‌های چوبی: کوزلوسکی^۷ (۱۹۶۱) مطالب بسیار زیادی را که در زمینه حرکت آب از ساقه‌های چوبی نوشته شده بررسی نموده است. در مخروطیان قسمت اعظم حرکت آب از داخل تراکئید^۸ ها صورت می‌گیرد. تراکئیدها سلولهای دوکی شکلی هستند که به ندرت طول آنها به ۵ میلی متر و قطرشان به ۳۰ میکرون می‌رسد. با تکامل آنها پروتوپلاسمشان مرده و تجزیه می‌گردد. جدار آنها نیز چوبی و حفره‌دار است. قسمت اعظم حرکت آب در گیاهان هسته دار از داخل لوله‌هائی صورت می‌گیرد که از شکستن دو انتهای یک سری سلولهای که روی هم قرار گرفته و سپس پروتوپلاسم آنها از بین رفته است، درست شده‌اند در نتیجه یک ساختمان لوله‌ای درست می‌شود که قطر آن بین ۲۰ تا ۸۰۰ میکرون و طول آن از چند سانتی متر تا چندین متر متجاوز است. این لوله‌ها در بعضی گونه‌ها^۹ کوتاه و در بعضی دیگر^{۱۰} بخصوص درختان، طویل می‌باشند (گرینج^{۱۱}، ۱۹۵۲؛ کرامر و کوزلوسکی^{۱۲}، ۱۹۶۰). عفیده برای این است که در درختانی که مقطع ساقه آنها حلقوی است، آوندها بطور انفرادی و پیوسته بوده (پرستلی^{۱۳}، ۱۹۳۵) ولی در بسیاری از گونه‌ها طول موثر این لوله‌ها بوسیله تیاها^{۱۴} (لایمینگ^{۱۵}، ۱۹۳۴)، حبابهای هوا، صمغها و سایر مواد مسدود کننده محدود می‌گردد.

7— Kozlowski

8— tracheid

9— diffuse - porous species

10— ring - porous species

11— Greenidge

12— Kramer and Kozlowski

13— priestley

14— Tyloses

15— Liming

معمولاً کار آوندها در درختانی که مقطع آنها حلقوی است پس از يك یا دو سال انجام وظیفه مختل می‌شود در صورتی که در آن دسته از درختان که مقطع ساقه آنها حلقوی نیست این آوندها برای سالیان سال به وظیفه خود عمل می‌کنند. از این جهت بیشتر شیره صعودی در آخرین حلقه متراکم می‌شود. حال آنکه در بعضی گونه‌ها و نیز کاجها بسیاری از حلقه‌های سالیانه فعال می‌باشند (گرامروکوزاوسکی، ۹۱۶۰ صفحات ۳۳۳ تا ۳۳۶ و کوزلوسکی و وینجت^{۱۶}، ۱۹۶۳). بنظر می‌رسد که آخرین حلقه ساقه به عنوان مسیر اصلی جریان شیره باشد زیرا این حلقه مستقیماً به برگهای جوان متصل بوده و کمتر مسدود می‌گردد. ولی این وضعیت همواره صادق نیست.

در نهالهای کاج خواب رفته حرکت آب تا سن چهار سالگی از تمام حلقه‌ها صورت می‌گیرد. ولی آزمایشاتی که با محلول فوشین قلبائی انجام شده نشان می‌دهد که حرکت آب در آخرین حلقه کمتر از مقدار حرکت از حلقه ما قبل آخر است. هم‌چنین مقدار آبی که از تراکئیدهای گشاد اولیه می‌گذرد بیش از مقدار آبی است که از تراکئیدهای کوچک پسین می‌گذرد (کوزلوسکی و همکاران^{۱۷}، ۱۹۶۶). سوانسون^{۱۸} (۱۹۶۶) گزارش کرده است که حداکثر انتقال آب در کاج لاج پل^{۱۹} و صنوبر انجلمن^{۲۰} از فاصله ۱۵ تا ۲۰ میای متری سطح ساقه صورت گرفته و مقداری آبی که از شعاع ۵ میلی متری چوب به بالا صعود می‌کند ناچیز است. موضعی بودن سیستم هادی در گونه‌هایی که مقطع ساقه حلقه‌ای دارند بیشتر

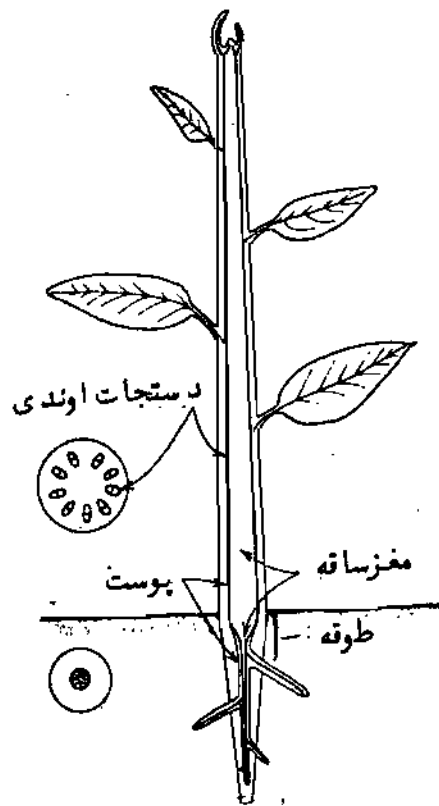
16— Kozlowski and Winget

17— Kozlowski et al

18— Swanson

19— Lodgepole pine

20— Engelmann spruce



شکل ۸-۱: تصویر يك گیاه دولپه‌ای كه در آن پیوستگی سیستم هدایت‌كننده مشاهده می‌شود. در این مقطع طرز قرار گرفتن بافت‌های آوندی در ریشه و شاخه‌ها نشان داده شده‌است. برداشت از منابع مختلف.

موجب انسداد لوله‌ها بوسیله حبابهای هوا و یا صدمات مکانیکی، مثل بریدن حلقه وار پوست، می‌شود تا آوندهای گونه‌هائی که مقطع ساقه آنها حلقه‌ای نیست. هوبر^{۲۱} (۱۹۳۵) اظهار می‌دارد که باوطهای همیشه سبز منطقه مدیترانه از نوع دوم بوده و این سؤال را مطرح می‌سازد که آیا يك درخت همیشه سبز که مقطع ساقه آن بدون حلقه‌است می‌تواند در مقابل انسداد لوله‌های آوندی استقامت کند. در گیاهان تك لپه مثل خرما، سیستم هدایت‌كننده بسیار پیچیده است (تام لینسون^{۲۲}،

۰ (۱۹۶۳)

کسانی که به آناتومی گیاهی آشنا نیستند می‌توانند به کتاب و یا قسمتهایی ایساو^{۲۳} (۱۹۶۵) از کتاب مایرواندرسون^{۲۴} (۱۹۵۲) مراجعه نموده اطلاعات مفصل‌تری پیرامون ساختمان سیستم هدایت کننده کسب نمایند.

رشد مارپیچی آوندهای چوبی: آنچه در آوندهای چوبی درختان اکثر گونه‌ها جالب توجه است رشد مارپیچی آنها می‌باشد. بنابراین حرکت صعودی آب نیز بجای آن که مسیری مستقیم داشته باشد بصورت مارپیچی انجام می‌گیرد. کوزلوسکی و وینجت^{۲۵} (۱۹۶۳) مطالبی را که در این زمینه منتشر شده است بررسی نموده و مسیر حرکت آب را در چندین گونه بوسیله مواد رنگی مشخص نموده‌اند. این محققین اظهار می‌دارند که گونه‌هایی مثل بلوط سنجاقی که در آن جریان تعریقی در قسمتهای بالای گیاه پخش می‌شود بیش از بلوط سفید که در آن آب بطور عمودی بالامی‌رود از جمله قارچ سفیدک باوط صدمه می‌بینند. در بلوط سفید حمله قارچ بیشتر موضعی و در قسمتهای بالای گیاه دیده می‌شود. این عقیده مؤید نظریه رودینسکی و وایت^{۲۶} (۱۹۵۹) است که اظهار می‌دارند حرکت مارپیچی آب در توزیع آن در تاج درخت مؤثرتر از حرکت مستقیم آن است. توماس^{۲۷} (۱۹۶۷) گزارش کرده است که حرکت مارپیچی آب در ذغال اخته حدود ۹۰ درجه از محیط ساقه را در هر متر شامل می‌شود.

غده‌ها: الگوی سیستمهای آوندی در غده‌ها بسیار پیچیده است

23— Esau

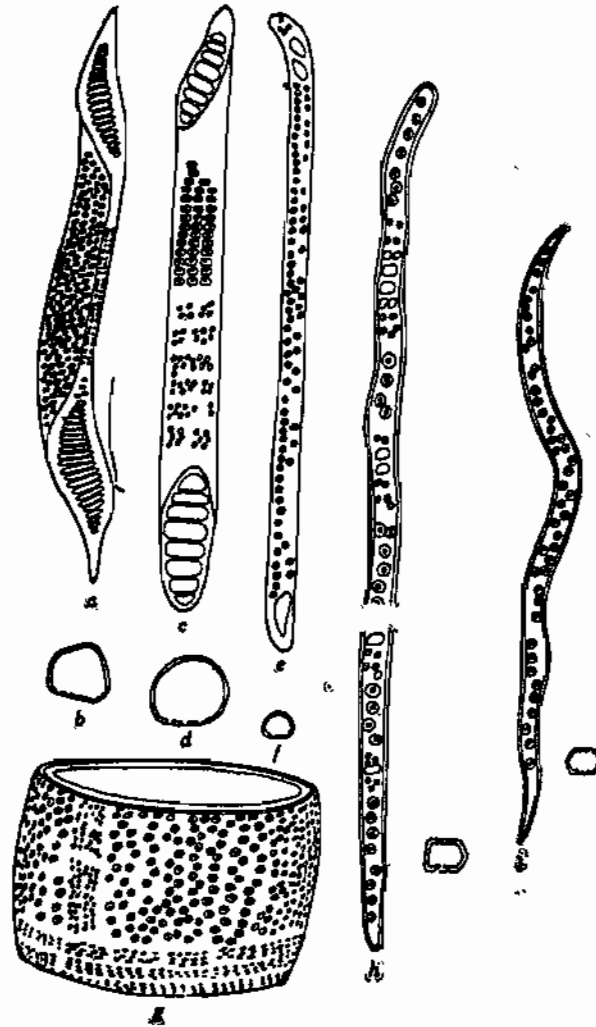
24— Meyer and Anderson

25— Kozłowski and Winget

26— Rudinsky and Vite

27— Thomas

زیرا در این وضعیت انشعابات آوندهائی که به برگها متصل شده‌اند به



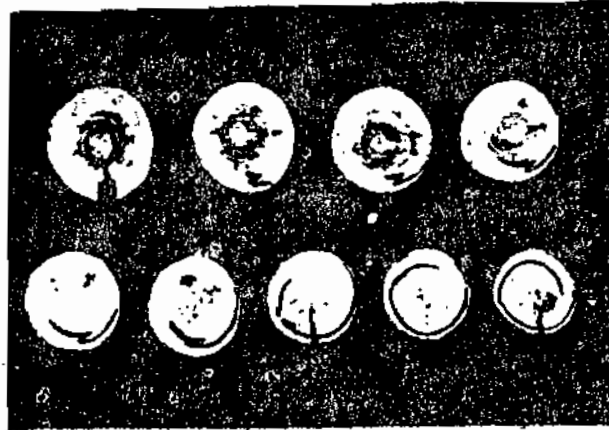
شکل ۲-۸: عناصر لوله‌ای تراکیده‌ها . بسیاری از لوله‌ها از دو انتها بهم متصل می‌باشند . دیواره محل اتصال سوراخدار بوده و لوله‌هائی را ایجاد می‌کنند که طول آنها از چند سانتی‌متر گرفته تا چندین متر می‌رسد . قطر این لوله‌ها بین ۲۰ تا ۸۰ میکرون است. لوله‌های **a** و **b** از بتولا^{۲۸} **c** از لیریدندرون تولیپی^{۲۹} **d**، **e**، **f** از لوبلیا^{۳۰} **g** از

28— *Betula alba*

29— *Liriodendron tulipifera*

30— *Lobelia cardinalis*

کورکوس آلبا^{۳۱} تراکید h از پاینوس استوربوس^{۳۲} (یک سوم طول نشان داده شده است) و i از کورکوس آلبا است. تراکیدها به ندرت بیش از ۵ میلی متر طول و ۲۰ میکرون قطر دارند. لوله ها (آوندها) و تراکیدها به یک اشل نشان داده شده اند (از ایمز و مک دانیل^{۳۳} چاپ دوم، ۱۹۴۷)



شکل ۳-۸: مسیر مارپیچ صعود شیره درکاج اروپائی. اسیدفوشین به داخل ریشه تزریق شده و در یک مسیر مارپیچی صعود نموده است. هرچه ماده رنگی بیشتر بالا می رود به داخل ریشه نزدیکتر شده بطوری که بعضی اوقات در ساقه دایره کاملی را درست می کند. خط عمودی بالای نقطه ای را نشان می دهد که مواد رنگی تزریق شده است. مقاطع به فواصل ۶۰ سانتی متری بریده شده اند. تصویر بالا و سمت چپ پائین ترین مقطع را نشان می دهد. (برداشت با اجازه تی. تی. کوزلوسکی)

همدیگر نیز متصلند. در شکل ۶-۸ تصویر این آوندها در سیب زمینی نشان داده شده است.

صدمات وارده به سیستمهای هدایت کننده: سیستمهای هادی در اغلب گیاهان بیش از ظرفیت مورد لزوم برای ادامه حیات بوده و می توان بدون آنکه گیاه از بین برود قسمت قابل توجهی از آوندهای چوبی را برداشت. در واقع، جمیسون^{۳۴} (۱۹۴۴) مشاهده کرده است

31— Quercus alba

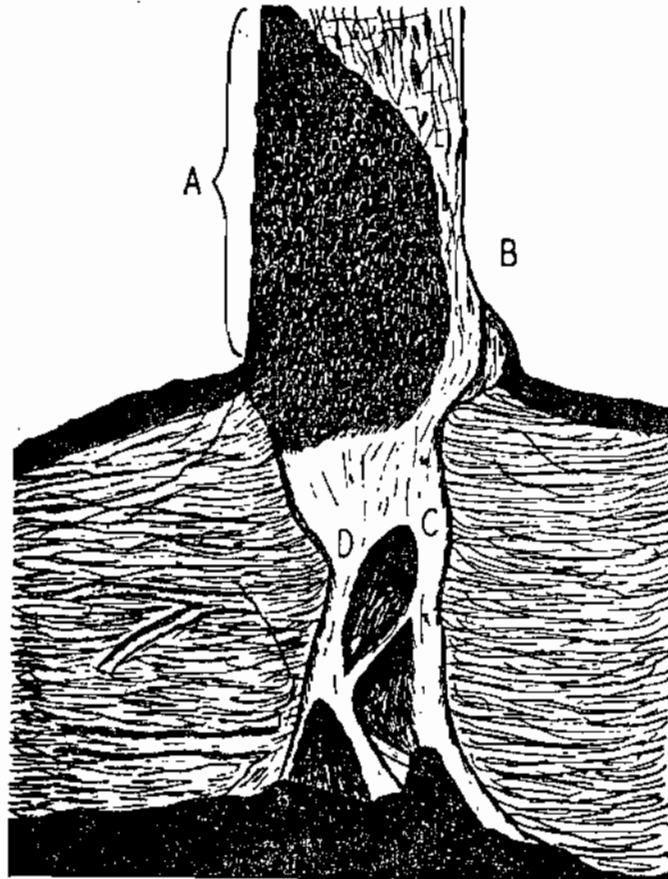
32— Pinus storbus

33— Eames and MacDaniels

34— Jemison

که درختانی که حدود ۵۰ درصد طوقه آنها در اثر آتش سوزی از بین رفته است توانسته‌اند تا مدت ۱۰ سال پس از آن مثل درختان سالم به حیات خود ادامه دهند. آوندهای چوبی که در اثر زخم‌هایی صدمه می‌بینند غالباً تغییر جهت داده و آب به آسانی از اطراف زخم مسیر خود را طی می‌کند.

مشاهده شده است که اگر دو برش عرضی تا مرکز تنه درخت ایجاد نموده بطوری که یکی در بالای دیگری قرار گرفته و در دو جهت مخالف یکدیگر باشند این برشها مانع بالارفتن شیره نمی‌گردند. (الازاری -



شکل ۴-۸: آوندهای چوبی و آبکش جدید تغییر جهت داده تا در اطراف زخم حاصله از آتش‌سوزی مسیر مؤثر جدیدی پیدا کنند. A محل سوختگی و C ریشه‌هایی است که بابافتهای هادی پوستی B بهم متصل

می‌باشند . (ازکرامر و کوزلوسکی^{۳۵} ، ۱۹۶۰ برداشت از جیمسون^{۳۶} ۱۹۴۴)

ولکانی^{۳۷}، ۱۹۳۶؛ گرینج^{۳۸}، ۱۹۵۵؛ پرستون^{۳۹}، ۱۹۵۲. در حقیقت پوستلت ویت و راجرز^{۴۰} (۱۹۵۸) نشان داده‌اند که حرکت مواد رادیواکتیو در بسیاری از گونه‌ها حتی از ۴ برش که بفواصل ۶ اینچی در تنه درخت ایجاد شده‌اند نیز گذشته‌است . اسکلاندر و همکاران^{۴۱} (۱۹۵۷) گزارش کرده‌اند که هوا از محل بریدگیها وارد آوندهای چوبی شده و در داخل لوله‌های بازآوندی محبوس می‌گردد . گرچه موادی که آوندها را سد می‌کنند باعث افزایش مقاومت در مقابل جریان می‌گردند . ولی حرکت آب از اطراف این موانع و نیز از داخل آوندهای کوچکتر که بدون هوا است ادامه می‌یابد . انشعابات آوندی در داخل غده‌های ساقه گیاهان علوفه‌ای بقدری بهم متصلند که می‌توان بدون آسیب رساندن به گیاه و جلوگیری از جریان آب قسمتی از آنها را برداشت . این وضعیت در دستجات آوندی گوجه‌فرنگی صادق است ولی در مورد غده‌های کوچکتر صادق نیست . (دیموند^{۴۲}، ۱۹۶۶) .

علی‌رغم ضریب اطمینان بزرگی که در سیستم هادی اغلب گیاهان وجود دارد معه‌ذا فعالیت‌های باکتریها، قارچها و حشرات غالباً باعث وارد آمدن خسارات و انسداد آوندهای چوبی شده که نتیجه آن کاهش و جلوگیری از جریان صعودی آب است . درباره این موضوع که بیماری به اصطلاح پوسیدگی به علت انسداد جریان آب در آوندهای چوبی و نیز به

35— Kramer and Kozłowski

36— Jemison

37— Elazari - Volcani

38— Greenidge

39— Preston

40— Postlethwait and Rogers

41— Scholander et al

42— Dimond

دلیل توکسین حاصله از قارچ است گفتگوهای زیادی بعمل آمده (دیموند، ۱۹۵۵؛ بکمن^{۴۳}، ۱۹۶۴). بعید به نظر می‌رسد که میسلیمهای قارچ بتوانند آوندهای چوبی را بطور کامل مسدود نمایند. شواهد کافی در دست است که حداقل در مورد بعضی بیماریها از جمله پوسیدگی الوط، سیستم آوندی درختان آلوده بوسیله تیلها و صمغها مسدود شده و انسداد جریان آب موجب خشك شدن درخت می‌گردد (کوزلوسکی و همکاران^{۴۴}، ۱۹۶۲؛ کانتس و ریکر^{۴۵}، ۱۹۵۵). انسداد سیستم آوندی در موارد بیماری درختان نارون آلمانی، پوسیدگی ورتی‌سلیومی یارون و افرا و پوسیدگی درخت ابریشم نیز مشاهده شده است. احتمالا بنظر می‌رسد توکسین حاصله از قارچ بر ساولهای مجاور عناصر آوندی اثر گذاشته و باعث تحريك آنها در جهت تولید صمغ و تیلها می‌گردد. از طرف دیگر گامن^{۴۶} عقیده دارد که پوسیدگی فوزایم گوجه فرنگی به علت ماده یا مواد سمی است که از قارچ ترشح می‌گردد (برای اطلاع بیشتر به دیموند، ۱۹۵۵ مراجعه شود). دیموند (۱۹۶۷) اظهار می‌دارد که نقش توکسینها در این مورد ناچیز بوده و صدمات وارده به گیاه را در اثر انسداد جریان آب در آوندهای چوبی می‌داند. بطوریکه تال‌بویز^{۴۷} (به کوزلوسکی^{۴۸}، مراجعه شود) خاطر نشان ساخته است ماهیت صدمات حاصله از انسداد سیستم آوندی یا بیماری پوسیدگی پیچیده بوده و نمی‌توان آن را به يك عامل واحد مرتبط نمود.

43— Beckman

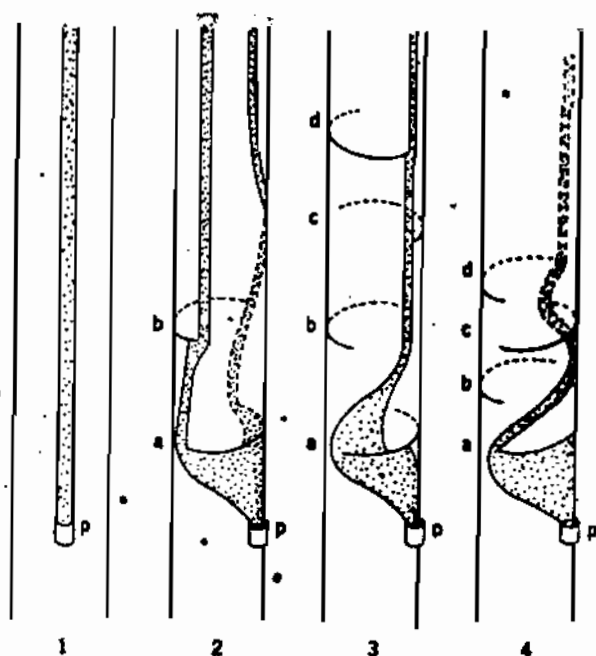
44— Kozlowski et al

45— Kuntz and Ricker

46— Gaumann

47— Talboys

48— Kozlowski



شکل ۸-۵: دیاگرام نشان‌دهنده حرکت P32 در اطراف بریدگیهای

تنه درخت کاج. بریدگیها به a, b, c, d نشان داده شده‌اند. P32

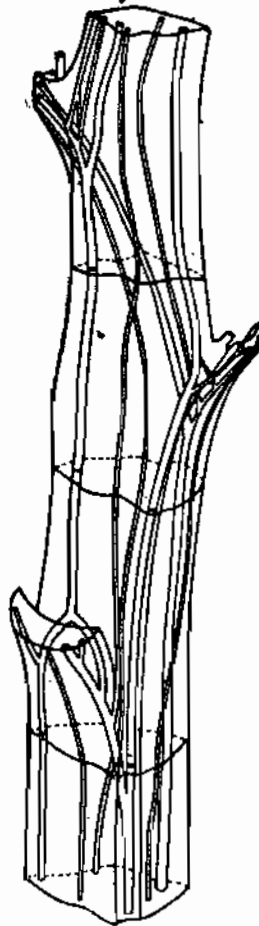
در نقطه P تزریق شده‌است. مناطق نقطه‌گذاری شده نشان‌دهنده مسیر

حرکت ایزوتوپها است (از پوستل ویت و راجرز ۱۹۵۸) ^{۴۹}.

کارآئی سیستم هادی

این حقیقت که می‌توان بدون از بین رفتن گیاه مقداری زیادی از آوندهای چوبی را از گیاه خارج ساخته یا آن را از کار انداخت مبین این نکته است که کارآئی سیستم هادی بسیار زیاد است. این کارآئی را می‌توان بر حسب هدایت مخصوص در شرایط معلوم یا بر حسب هدایت نسبی، که عبارت است از نسبت سطوح هدایت‌کننده به سطوح تعرق باشد، توصیف نمود. هوبر^{۵۰} (۱۹۵۶b) اطلاعات منتشره در این زمینه را خلاصه نموده‌است. وی هدایت مخصوص را بر حسب حجم آب

انتقال یافته در ساعت در تحت فشار مشخص و در طول و سطح مقطع معین بیان داشته است. مثلاً میلی‌متر در ساعت در سانتی‌متر مربع در



شکل ۸-۶: سیستم آوندی ساقه سیب‌زمینی (سولانم توبروسوم) که پیچیدگی انشعابات آن را در محل برآمدگیهای ساقه نشان می‌دهد. خوانندگان به مقاله دیمنند^{۵۱} (۱۹۶۶) در مورد «روابط جریان در ساقه گوجه فرنگی» که ساختمان آن بسیار شبیه ساختمان ساقه سیب‌زمینی است مراجعه نمایند. (از ایمس و مک‌دانیلز^{۵۲} چاپ دوم، ۱۹۴۷، برداشت از ارت شواگر^{۵۳}).

51— Dimond

52— Eames and MacDaniels

53— Artschwager

هر بار برای فاصله يك متر . هویر هدایت مخصوص (مقادیر نسبی) کاجها را ۲۰، درختان برگ پهن را ۶۵ تا ۱۲۸ و تاکهای انگور را ۲۳۶ تا ۱۲۷۳ ذکر نموده و حتی در مورد ریشه ارقام بالاتری را ارائه نموده است . اعداد مربوط به هدایت مخصوص شاخه و برگها معمولا کمتر از تنه درختان است . گفته می شود که هدایت مخصوص تنه درخت نیز از طوقه به بالا کاهش می یابد . ولی مقاومت در مقابل حرکت آب متناسب با طول ساقه نیست .

بنا به گفته هویرت، مقدار هدایت نسبی یا نسبت سطوح هادی بر حسب میلی متر مربع به سطوح تعریق کننده بر حسب گرم وزن خشک ، در مورد درختان ۵/۰ برای گیاهان علوفه ای سایه دار ۲/۰ برای گیاهان آبدار کویری ۱/۰ بوده ولی برای ساقه گیاهان کویری ۴/۳ و در مورد برخی از گیاهان آبی ۲/۰ است . در شکل ۷-۸ ارقام مربوط به هدایت نسبی ساقه و شاخه های درخت صنوبر (آبیس کون کالور^{۵۴}) بر حسب اجزاء صدم میلی متر مربع مقطع آوند در هر گرم برگ خشک نشان داده شده است . در این گونه ، هدایت نسبی ، نسبت سطح هادی به سطح تعریق کننده از پائین تا بالای ساقه افزایش یافته و در شاخه ها بیش از تنه اصلی است .

سرعت جریان شیره در ساقه ها

اختلاف هدایت مخصوص در ساقه گونه های مختلف^{۵۵} موجب بروز تفاوتهای زیادی در سرعت جریان آب می گردد (به جدول ۱-۸ مراجعه

54— *Abies concolor*

55— ring - porous and diffuse - porous species

شود). بعضی روشهای اندازه گیری از طریق تزریق مواد رنگی (گرینج^{۵۶}، ۱۹۵۸) یا مواد ردیاب رادیواکتیو (فراسروماسون^{۵۷}، ۱۹۵۳؛ مورلند^{۵۸}، ۱۹۵۰؛ کانتل وریکر^{۵۹}، ۱۹۵۵) بوده است. ولی این روش از این جهت مناسب نیست که با بریدن آوندهای چوبی این احتمال بوجود می آید که مقدار جریان تغییر نماید. هوبر^{۶۰} (۱۹۵۶) روشهای اندازه گیری جریان شیره را تشریح نموده است. قابل اطمینان ترین روش، گرچه تا اندازه ای کیفی است، روش ترموالکتریک یا روش نبض حرارتی است که توسط هوبر و شاگردانش (هوبر و اشمیت^{۶۱}، ۱۹۳۷) ابداع و عده زیادی آن را به کار برده اند (بلاد ورس و همکاران^{۶۲}، ۱۹۵۶؛ لادفوجد^{۶۳}، ۱۹۶۰؛ اسکا و سوانسون^{۶۴}، ۱۹۶۳؛ کورتسمان^{۶۵}، ۱۹۶۶). با چسباندن یک عنصر حرارتی به تنه درخت به جریان شیره گرما داده و سرعت حرکت آن از روی مدت زمان لازم برای رسیدن آب گرم به نقطه ای که ترموکوپل در داخل و یا روی چوب در بالای عنصر حرارتی نصب شده است اندازه گیری می شود. مارشال^{۶۶}، (۱۹۵۸) شیره بیش از سرعت نبض حرارتی است ولی این روش در اندازه گیری سرعت نسبی جریان شیره روش مفیدی بشمار می رود. آمار جدول ۱-۸ نشان می دهد که در گونه هایی که آوندها بصورت حلقه ای قرار گرفته و جریان شیره

56— Greenidge

57— Fraser and Mawson

58— Moreland

59— Kuntz and Ricker

60— Huber

61— Huber and Schmidt

62— Bloodworth et al

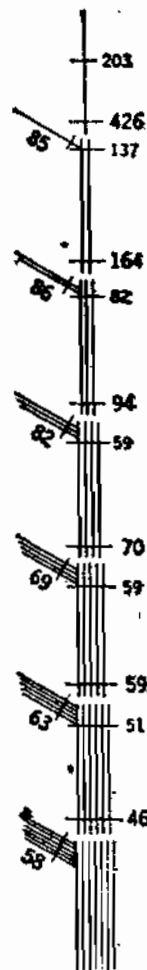
63— Lodefoged

64— Skau and Swanson

65— Kurtzman

66— Marshall

محدود به يك حلقه می باشد ، سرعت جریان شیره بیش از گونه هائی مثل مخروطیان که در آنها آوندها در تمام مقطع پراکنده است می باشد . در شکل ۸-۸ اختلاف سرعت شیره در قسمتهای مختلف يك درخت و در شکل ۸-۹ تغییرات روزانه آن مشاهده می شود .



شکل ۸-۷ : اختلاف مقدار نسبی سطوح هدایت کننده در طول ساقه اصلی و شاخه های نهالهای شش ساله آبیس کون کالور^{۶۷} بر حسب اجزاء صدم میلی متر مقطع آوند چوبی در هر گرم وزن تازه برگهای سوزنی . هدایت نسبی در محل اتصال انشعابات شاخه به تنه اصلی کمتر (اعداد ریز) از هدایت

نسبی در بین گره‌ها است (اعداد درشت) . ولی هدایت نسبی از طوقه تا راس تنه بطور پیوسته افزایش می‌یابد (از هوپر^{۶۸} ، ۱۹۲۸) .

بلادورس و همکاران^{۶۹} (۱۹۵۶) ولادفوجد (۱۹۶۰) روش نبض حرارتی را در مطالعه اثرات عوامل مختلف بر سرعت جریان شیره به عنوان شاخص تغییرات سرعت جذب و تعرق به کار برده‌اند . دوام^{۷۰} (۱۹۶۷) این دستگاه را بر روی تنه و دو انشعابات اصلی يك نوع درخت قرار داده و جریان آب را در هر نقطه اندازه‌گیری نموده‌است . جریان شیره از صبح زود در سمتی که مقابل مشرق قرار گرفته بود شروع شده و سرعت آن در شاخه سمت مشرق در صبح بیش از عصر بوده است . در بعضی موارد جهت جریان در يك شاخه صعودی و در شاخه دیگر نزولی بوده‌است . این حالت نشانه انتقال آن از شاخه‌های کند تعرق به سمت شاخه‌های سریع‌التعرق است . باران شدید بعد از ظهر پس از يك دوره تعرق سریع موجب تغییر جهت جریان آب در تنه درخت می‌شود . حرکت نزولی آب برای مدتی از شاخ و برگ خیس شده به سمت ریشه‌ها به جریان می‌افتد .

جهت جریان شیره

در این بحث فرض می‌شود حرکت آب صعودی و بطرف خارج است این فرض به این جهت است که معمولاً حرکت آب از منطقه‌ای با پتانسیل آبی زیاد بطرف منطقه‌ای با پتانسیل آبی کم صورت گرفته و تلفات آب بوسیله تعرق موجب کاهش پتانسیل آب برگها می‌گردد . ولی امکان

68— Huber

69— Bloodworth et al

70— Daum

جدول ۸-۱ سرعت حرکت آب در آوندهای چوبی که بطرق مختلف اندازه‌گیری شده‌است .

سرعت متر در ساعت	گیاه مورد استفاده	روش	پژوهشگر
۰/۸ - ۱/۱	پنبه	ترمو الکتریک	بلادورس و همکاران ^{۷۱} ، ۱۹۵۶
۱/۵ - ۴/۵	آسرسا کاروم ^{۷۳}	اسید فوشین	گرینیچ ^{۷۲} ، ۱۹۵۸
۴/۳ - ۱۵/۵	الموس امریکانا ^{۷۴}	اسید فوشین	هوبر و اشمیت ^{۷۵} ، ۱۹۳۷
کمتر از ۰/۵	کاج	ترمو الکتریک	
۲/۶	لیریوندورم تولیپی فر ^{۷۶}		
۴۳/۶	کورکوس پنداکولا ^{۷۷}		
۲۵/۷	فر اکسینوس اکسلیور ^{۷۸}		
± ۳/۰	بنو لاوردو کوزا ^{۸۰}	فسفر	کلم و کلم ^{۷۹} ، ۱۹۶۴
۲۷/۵ - ۶۰	تورکوس ماکرو کارپا ^{۸۲}	روبینیوم ^{۸۶}	کانتس و ریکر ^{۸۱} ، ۱۹۵۵
۱/۲	پاینوس تدا ^{۸۴}	فسفر	مورلند ^{۸۳} ، ۱۹۵۰
71— Blodworth et al	72— Greenidge		73— Acer saccharum
74— Ulmus americana	75— Huber and Schmidt		76— Liriodendron tulipifera
77— Quercus pendunculata	78— Fraxinus exelsior		79— Klemm and Klemm
80— Betula Verrucosa	81— Kuntz and Ricker		82— Quercus macrocarpa
83— Morland	84— Pinus taeda		

حرکت آب در جهت مخالف نیز وجود دارد. این وضعیت در آزمایشات هیاز و دیگر پژوهشگران اولیه نشان داده شده است. در واقع در سال ۱۹۶۹ جان ری^{۵۸} نتایج تجاربی را ارائه داد که نشان می‌دهد حرکت آب در داخل شاخه‌ها در هر جهتی امکان پذیر است و با این گفته عقیده‌ای را که در داخل سیستمهای هادی يك نوع شیر کنترل حرکت آب وجود دارد رد نمود. ویلیامز^{۸۶} (۱۹۳۳) کارهای اولیه‌ای را که در این زمینه صورت گرفته است بررسی نموده و نشان داده‌است که در برگهایی که در آب فرو برده می‌شوید بقدر کافی جریان آب وجود دارد تا به این وسیله آماس برگهایی که در هوا قرار دارند برای مدت چند روزی تامین گردد. اسلاچر^{۸۷} (۱۹۵۶) و جنسن و همکاران^{۸۸} (۱۹۶۱) نشان داده‌اند که حرکت آب در گیاهان در هر دو جهت بطور مساوی صورت می‌گیرد. دوام^{۸۹} (۱۹۶۷) نیز حرکت برگشتی شیره را مشاهده نموده‌است که در قسمتهای قبل از آن یاد شد. این آزمایش و تجارب دیگر نشان می‌دهند که مقاومت در مقابل حرکت آب در جهت عکس بیش از مقدار مقاومت در جهت معمولی نیست و حرکت آزاد آب در هر سودر اثر شیب پتانسیل آب است.

علل صعود شیره

مکانیسم صعود شیره گیاه به نوك درختان بلند موضوعی است که از زمان استفن هیلز^{۹۰} تا کنون مورد بحث و مجادله قرار دارد. این

85— John Ray

86— Williams

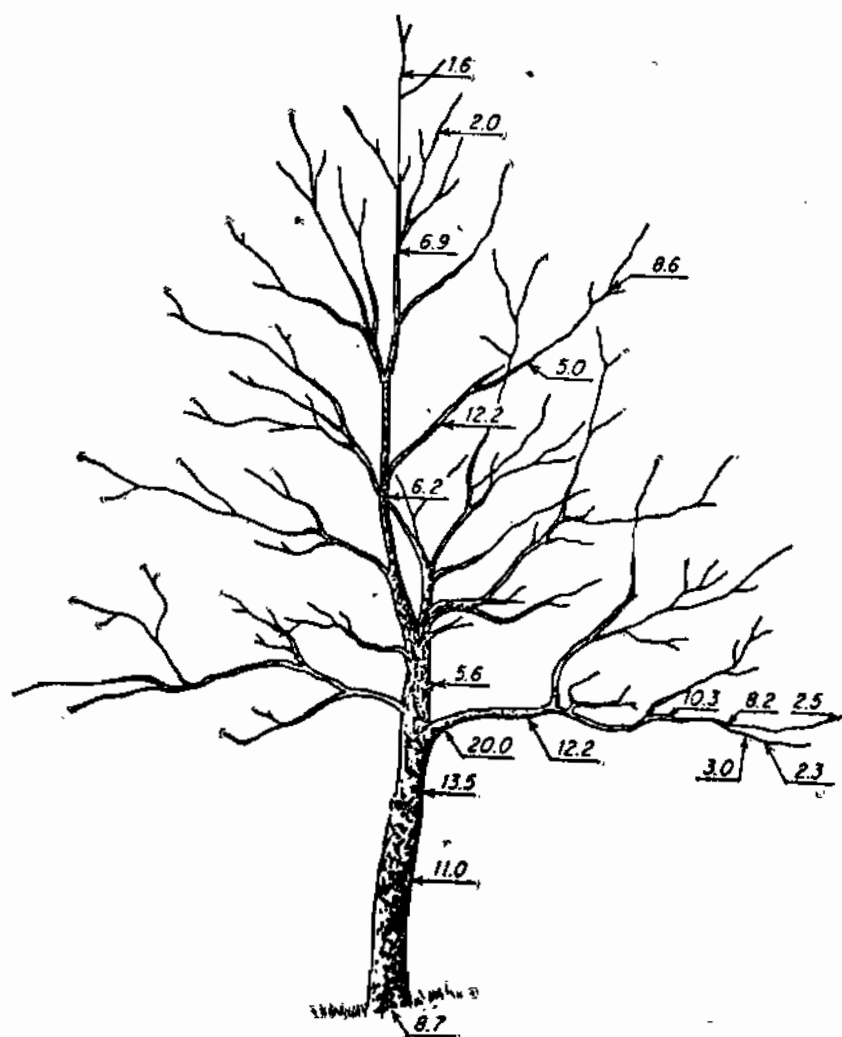
87— Slatyer

88— Jensen et al

89— Daum

90— Stephen Hales

مسئله بخصوص در مورد درختان بصورت مشکلی ظاهر می شود. زیرا در ایام گرم تابستان روزانه صدها لیتر آب تا ارتفاع ۱۰ الی ۱۰۰ متر بالا آورده شده و در اختیار قسمتهای معرق گیاه قرار می گیرد. کرامر^{۹۱} (۱۹۴۹) نظریه های مختلف را بررسی نموده است. آن تعداد از نظریه ها که منسوخ شده است فقط به اختصار بحث می شوند.

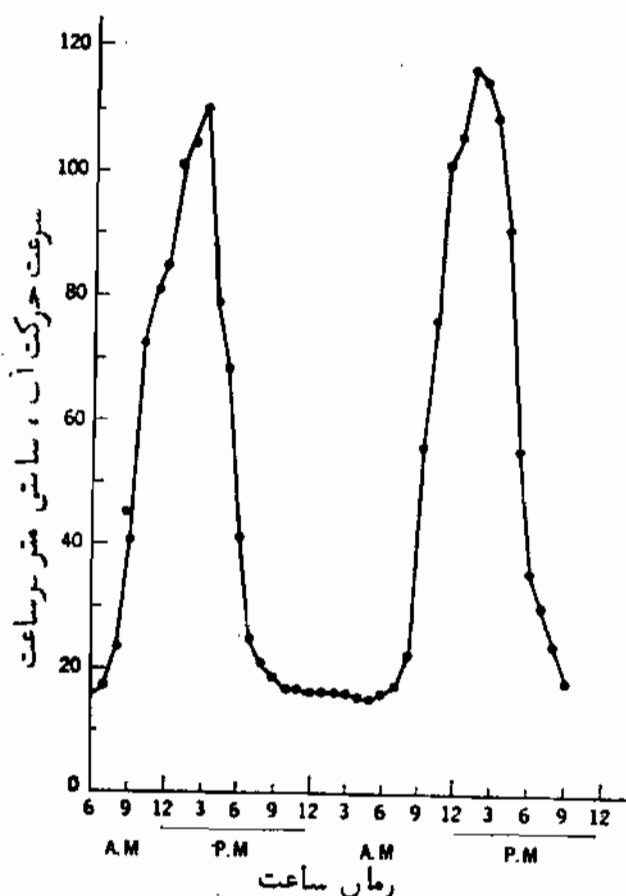


شکل ۸-۸: سرعتهای حرکت آب بر حسب متر در ساعت در قسمتهای مختلف درخت بلوط در وسط روز. سرعت جریان بطرف نوك درخت کاهش

می‌باید زیرا هدایت نسبی (مراجعه شود به شکل ۷-۸) از قاعده به طرف نوک درخت افزایش می‌یابد. درغان، هدایت نسبی کاهش یافته و سرعت جریان بطرف نوک درخت افزایش می‌یابد. (از هوپر^{۹۲}، b، ۱۹۵۶ برداشت از هوپر و اشمیت^{۹۳}، ۱۹۳۷)

بررسی تاریخی

اغلب فرض بر این است که فشار ریشه در بالابردن شیرۀ نقش مهمی را ایفا می‌کند، و هنوز بعضی نویسندگان آن را با اهمیت تاقی می‌نمایند (رافلت^{۹۴}، ۱۹۵۶؛ وایت^{۹۵}، ۱۹۳۸، ۱۹۵۸). هیچ شکی نیست



92— Huber

93— Huber and Schmidt

94— Rufelt

95— White

شکل ۸-۹ : تغییرات روزانه سرعت حرکت آب در داخل ساقه پنبه

کاشته شده در مزرعه . اندازه گیری باروش ترموالکتریک انجام شده است .
(از بلادورس و همکاران^{۹۶} ، ۱۹۵۶) .

که گاهی اوقات فشار ریشه در بعضی از گونه های علفی و نیز گیاهان خشبی مثل انگور و غان بالا رفته و در زمانی که تعرق گیاه کم است موجب بالا بردن آب به قسمتهای بالائی آن می شوند . این پدیده بوسیله پیدایش ترشحات گیاه نشان داده شده است . در ۲/۵ قرن قبل هیلز^{۹۷} مشخص کرد که فشار ریشه در گیاهان سریع التعرق قابل اندازه گیری نبوده و نیز در گیاهانی که در خاکهای خشک می رویند فشار ریشه تولید نمی گردد . فشار ریشه معمولاً در کاجها نیز ظاهر نمی شود . ممکن است این فشار در بعضی از گونه ها در پر کردن مجدد آوندهای چوبی که با حبابهای هوا مسدود شده اند موثر باشد ولی در بالا بردن شیره گیاهان سریع التعرق نقش اساسی ایفا نمی کند .

در طی نیمه دوم قرن نوزده ، عده ای از فیزیولوژیستهای آلمانی چنین نتیجه گرفتند که سلولهای پارانشیمی آوندهای چوبی نقش یکنوع پمپ را ایفا نموده که موجب صعود شیره به قسمتهای بالائی گیاه می شود . این نظریه که سلولهای زنده در بالا بردن شیره نقش اساسی به عهده دارند تا زمان حاضر نیز بوسیله نویسندگان مختلف عنوان می شود (هاندلی^{۹۸} ، ۱۹۳۹ ؛ پرستلی^{۹۹} ، ۱۹۳۵ ؛ پرستون^{۱۰۰} ، ۱۹۵۲) . بوس^{۱۰۱} (۱۹۲۳) اظهار داشته است که اندازه گیری پتانسیالهای الکتریکی

96— Bloodworth et al

97— Hales

98— Handley

99— Priestley

100— Preston

101— Bose

ساقه‌ها وجود امواج ریتمی (دوره‌ای) را که فعالیت آنها نبضی می‌باشد نشان می‌دهد و عقیده دارد که این امواج باعث صعود شیره می‌گردند. ولی عده‌ای از محققین که از بوشری^{۱۰۲} شروع و تا زمان حاضر ادامه دارند (کورتزمن^{۱۰۳}، ۱۹۶۶) نشان داده‌اند که اگر ساقه و یا قسمت‌هایی از ساقه بوسیله حرارت یا مواد سمی از بین برده شود صعود آب ادامه خواهد یافت. درست است که جریان در ساقه‌های مرده و یا قسمت‌هایی از ساقه مرده بزودی کاهش می‌یابد ولی این بیشتر به دلیل تولید صمغ و انسداد عناصر آوندی ساقه‌های مرده و یا در حال مرگ است تا سلولهای زنده که عامل جریان آب می‌باشند (کرامر^{۱۰۴}، ۱۹۳۳). البته این احتمال هست که وجود سلولهای زنده برای جلوگیری از نفوذ هوا و نگهداشت و پیوستگی ستون آب در آوندهای چوبی الزامی است.

نظریه چسبندگی^{۱۰۵}

نظریه چسبندگی صعود شیره از قبل توسط هیلز پیش‌بینی شده بود و ساچس و استراسبورگر^{۱۰۶} نیز نتیجه گرفته‌اند که تعریق موجب کششی می‌شود که در نتیجه آن شیره به بالا صعود می‌کند. البته بوهم^{۱۰۷} (۱۸۹۲) نشان داده‌است که شاخ و برگ معرق می‌توانند جیوه را به بالاتر از فشار بارومتریک صعود دهند.

نکات ذیل اساس نظریه چسبندگی را در مورد صعود شیره تشکیل می‌دهند.

102— Boucherie

103— Kurtzman

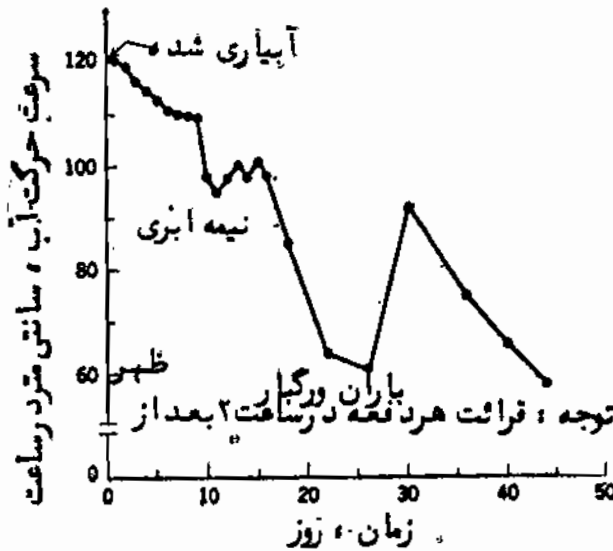
104— Kramer

105— Cohesion Theory

106— Sachs and Strasburger

107— Boehm

(۱) نیروی چسبندگی بین مولکولهای آب زیاد بوده و اگر آب در لوله کوچکی قرار گیرد که بتواند جدار آن را خیس نماید قبل از شکسته شدن ستون آبی که با جدار لوله تشکیل می‌گردد، می‌تواند نیروی کششی زیادی را تولید نماید (۳۰ تا احتمالاً ۳۰۰ بار یا بیشتر)



شکل ۱۰-۸: اثرات تغییرات رطوبت خاک و هوا بر سرعت حرکت

آب در داخل ساقه‌های پنبه‌ای که در مزرعه رشد داده شده‌اند (از بلادورس و همکاران^{۱۰۸}، ۱۹۵۶).

(۲) پیوندهای بین آب و جدار سلولها مثل سلولهای مزوفیل برگها، که از آنها آب تبخیر می‌گردد، بسیار زیاد است.

(۳) آب موجود در گیاه از جدار اشباع شده سلولها به‌مدیگر مرتبط بوده و سیستم پیوسته‌ای را تشکیل می‌دهد.

(۴) وقتی که آب از هر قسمتی از گیاه مثل سلولهای برگ تبخیر می‌شود، کاهش پتانسیل سطوح تبخیر کننده موجب حرکت آب از آوندها بطرف سطوح تبخیر می‌گردد. این امر باعث کاهش فشار آوندها شده

و اگر تلفات آب از میزان جذب تجاوز کند، فشار آب داخل آوندها ممکن است از صفر پائین تر رفته و مبدل به کشش گردد.

(۵) فشار یا کشش تقایل یافته از طریق سیستم هیدرودینامیک به سطوح ریشه‌ها منتقل گشته و با کاهش پتانسیل حرکت آب از خاک به طرف ریشه‌ها صورت می‌گیرد.

در تحت این شرایط، در گیاهان معرق آب از خاک به ریشه‌ها و سپس ساقه‌ها و از آنجا از طریق سطوح تبخیرکننده برگها به خارج انتقال می‌یابد. دیکسون^{۱۰۹} (۱۹۱۴) تشبیه کرده‌است که آب بصورت



شکل ۸-۱۱: يك مثال در مورد حرکت آب در خلاف جهت معمول که بوسیله چسباندن دوباره گوجه‌فرنگی به‌مدیگر و سپس قطع ریشه‌های یکی از آنها حاصل می‌شود. خطوط مشکی مربوط به مسیری است که آب و اجسام حل‌شدنی طی می‌کنند (از کرامر و کوزلوسکی^{۱۱۱}، ۱۹۶۰ برداشت از زیرمان و کونارد^{۱۱۱}، ۱۹۳۴)

ذرائی است که از سطوح تبخیر معلق بوده و نیروهای جاذبه موجود در جدار سلولها و سطوح تبخیرکننده آن را نگهداشته‌اند.

استدلالات مخالف نظریه چسبندگی

بر نظریه چسبندگی ایرادات شدیدی وارد آمده و برخی از پژوهشگران با اکراه آن را قبول می‌نمایند (گرینج^{۱۱۲}، ۱۹۵۷؛ لاند-گارد^{۱۱۳}، ۱۹۵۴؛ پرستون^{۱۱۴}، ۱۹۵۷؛ پرستلی^{۱۱۵}، ۱۹۳۵). این اعتراضات بیشتر مربوط به کفایت نیروهای چسبندگی آب، ناپایداری ستونهای آب در تخت نیروی کشش، و انسداد آوندهای چوبی با هوا است.

از نظر تئوری، بین مولکولهای آب نیروی جاذبه بسیار زیادی موجود است، ولی در عمل تصور می‌شود که مقدار این نیروها از ۳۰ تا ۳۰۰ اتمسفر تجاوز ننماید. در حقیقت عده‌ای از پژوهشگران شک دارند که این مقدار از ۳۰ اتمسفر هم تجاوز کند (گرینج، ۱۹۵۷؛ لومیس و همکاران^{۱۱۶}، ۱۹۶۰). ولی همین مقدار نیرو نیز، برای بالا

110— Kramer and Kozlowski

111— Zimmerman and Connard

112— Greenidge

113— Lundegardh

114— Preston

115— Priestley

116— Loomis et al

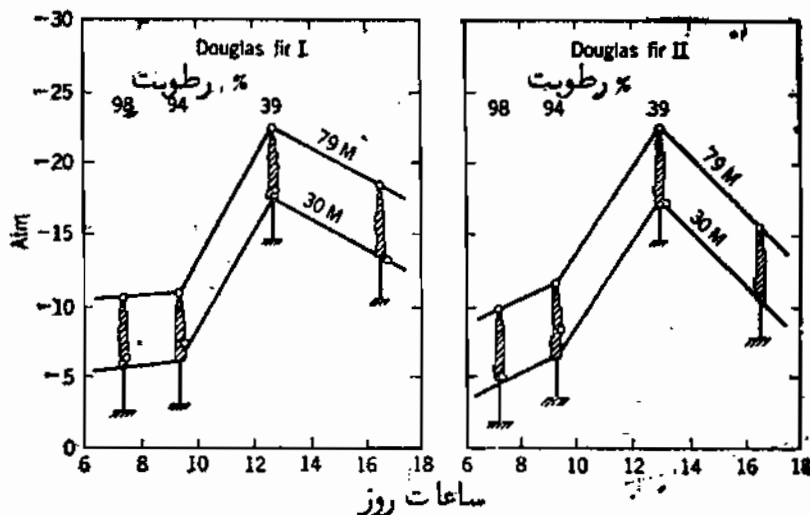
بردن آب به نوك درختی به ارتفاع ۱۰۰ متر کافی است. شواهد غیر مستقیم نشان می‌دهد که نیروهای کششی موجود در شیره آوندی به مراتب بیش از این است. اسلاچر^{۱۱۷} (۱۹۵۷) مقدار پتانسیلهای آب را در برگ‌نو و بوته‌های پنبه‌ای که در اثر خشکی در حال مرگ بوده‌اند به ترتیب ۷۰- و ۷۷- بار اندازه‌گیری کرده است. آرسیچوسکیچ و اوسی پف^{۱۱۸} (۱۹۳۱) مقدار پتانسیلهای آب را در بوته‌های بیابانی ۱۴۲/۹ - بار اندازه‌گیری نموده‌اند. البته تا زمان اسکولاندر و همکاران^{۱۱۹} (۱۹۶۵) که استفاده از محفظه‌های فشاری را معرفی نموده‌اند اندازه‌گیریهای مستقیمی انجام نشده بود. در این روش يك شاخه تازه را بریده و آن را طوری در داخل محفظه فشار قرار می‌دهند که انتهای بریده شده آن از داخل سوراخی که کاملاً نسبت به هوا آب بندی شده است خارج گردد (شکل ۲۹-۱۰). سپس فشار داخل محفظه را افزایش داده تا این که شیره از محل بریدگی شاخه خارج گردد. مقدار فشاری که لازم است شیره را از گیاه خارج نماید معادل مقدار کشش موجود در آب شیره آوندی قبل از بریدن شاخه است. اندازه‌گیریهایی که با این روش صورت گرفته مقدار کشش شیره را در گیاهان مناطق مرطوب ۵-، در گیاهان مقاوم به شوری ۳۵- تا ۶۰- و در بوته‌های مناطق کویری (کرنوزوت) تا ۸۰- بار تعیین نموده است. کشش در طول مدت روز به میزان قابل توجهی بیش از مقدار آن در طول شب بوده است. اندازه‌گیریهایی که

117— Slatyer

118— Arcichovskij and Ossipov

119— Scholander et al

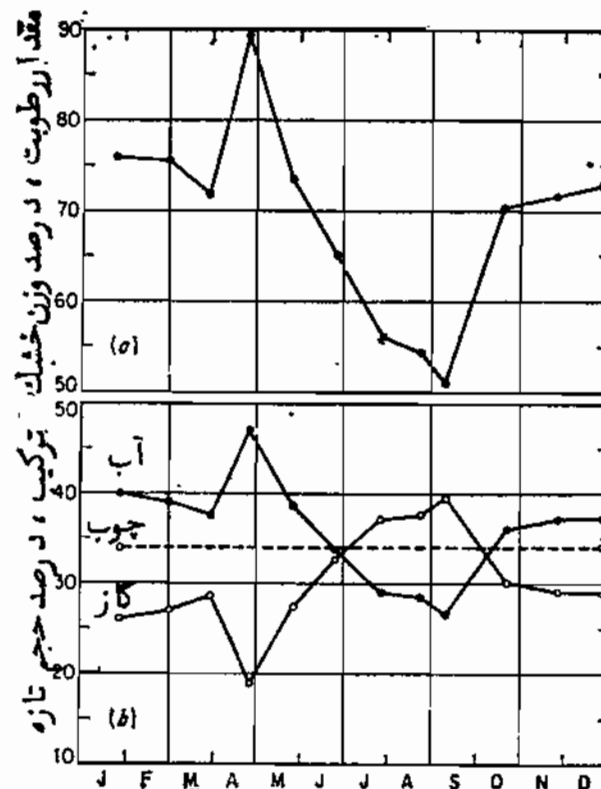
روی شاخه‌های دوگلاس فیر^{۱۲۰} و ردوود^{۱۲۱} (درختان چوب قرمز) در ارتفاعات مختلف شده نشان می‌دهند که هرچه ارتفاع درخت افزایش یابد، مقدار کشش نیز افزایش می‌یابد. گرچه این روش مواجهه با تولید اشتباهات مختلف است، ولی بنظر می‌رسد می‌تواند شواهد مناسبی دال بر وجود کشش حداقل برابر ۸۰- بار در آوندهای چوبی ارائه دهد. در مورد ناپایداری ستونهای آب در اثر نیروهای کششی و نیز شکسته شدن این ستونها به علت حفره‌های موجود در جدار لوله‌های



شکل ۱۲-۸: اختلاف فشار هیدرواستاتیک در قسمتهای بالا و پائین تاج درختان دوگلاس فیر در زمانهای مختلف روز که از روی قراردادن شاخه‌های بریده درخت در محفظه (اطاقک) فشاربندست آمده‌است (از اسکولاندر و همکاران ۱۹۶۵)

مونین مطالب بسیار زیادی نوشته شده‌است. پیشنهاد شده‌است که اگر آوندهای چوبی درختان نیز به همین سادگی شکسته شوند بزودی در اثر عواملی مثل وزش باد از کار می‌افتند. ولی، بنظر می‌رسد محتملاً ماهیت جدار آوندهای چوبی پرآب طوری است که ستونهای آب ساقه

گیاهان ، با دوام تراز ستونهای آب موجود در لوله‌های موئین شیشه‌ای است . میلبرن و جانسون^{۱۲۳} (۱۹۶۶) شواهدی را پیدا کرده‌اند که نشان می‌دهد با افزایش تنش آب در برگهای رسی‌نوس خوردگی جدار در برخی از عناصر آوندی دمبرگ بیش از خوردگی توام جدار در کلیه سیستم آوند چوبی است . این يك واقعیتی است که ستونهای آب در آوندهای بزرگ چوبی شکسته شده و هوا جایگزین آن می‌گردد در حالیکه تراکیده‌ها و لوله‌های کوچکتر پراز آب باقی می‌مانند . آمار کلارک و گیبس^{۱۲۴} (۱۹۵۷) نشان می‌دهد که در فصل تابستان حدود ۵۰ درصد آب موجود در تنه بعضی درختان با هوا جایگزین می‌گردد (به شکل ۱۳-۸ مراجعه شود) . ولی تجارب اسکولاندروهمکاران (۱۹۵۷) نشان می‌دهد که این



شکل ۱۲-۸: (a) تغییرات فصلی مقدار آب موجود در تنه درخت غان

زرد که از روی مقاطع بریده شده از قاعده ، وسط و بالای ساقه تعیین شده

است. (b) تغییرات فصلی مقدار آب و گاز در تنه درخت غان زرد که برحسب

درصد حجم کل محاسبه شده است (از کلارک و گیبس^{۱۲۵} ۱۹۵۷).

هوا بطور مجزا در داخل لوله های بزرگ قرار گرفته و موجب انسداد تمام سیستم هادی نمی گردند. این مسئله قبلا در رابطه با صدمات وارده به سیستم هادی مورد بحث قرار گرفت.

یکی از اشکالات دیگر این است که در اثر نیروهای انجماد گازها در داخل محلول حل شده و حبابهای تشکیل شده احتمالا اغلب و یا تمام عناصر آوندی را مسدود می نماید (اسکولاندر^{۱۲۶}، ۱۹۵۸). ولی، هامل^{۱۲۷} (۱۹۶۷) چنین گزارش نموده است که انجماد ساقه و شاخه های شوکران مقاومت آنها را در مقابل جریان آب (پس از گرم شدن) افزایش نداده است. در حالیکه در گیاهان هسته دار مقاومت در مقابل جریان آب بشدت افزایش یافت. وی چنین پیشنهاد نموده است که در تراکیده های کوچک گیاهان ژیمنوسپرم^{۱۲۸}، فشار حاصله در اثر انجماد موجب حل شدن مجدد حبابهای کوچک هوامی گردد. ولی این وضعیت در آوندهای بزرگ آنژیوسپرمها^{۱۲۹} دیده نمی شود زیرا در آنها حبابهای هوا بزرگ بوده و نیز مقدار فشار بحدی کم است که نمی تواند آنها را در خود حل نماید. زیمرمن^{۱۳۰} (۱۹۶۴) پیشنهاد کرده است که در آنژیوسپرمها، مثل بلوط، لوله های مسن پراز هوا بوده و در اوایل بهار قبل از باز شدن کامل برگها لوله های تازه ای بوجود می آید. در گروه دیگر، مثل غان و انگور، فشار

125— Clarck and Gibbs

126— Scholander

127— Hammel

128— gymnosperm

129— Angiosperm

130— Zimmerman

ریشه در اوایل بهار موجب حل نمودن حبابهای هوای داخل آوندها شده و باعث می‌گردد که این لوله‌ها مجدداً پر از آب گردند. غالباً عکس‌العمل تمام گونه‌هایی که در آنها آوندها در مقطع ساقه بطور یکنواخت پراکنده شده‌اند شبیه ژیمنوسپرمها بوده و آوندهای باریک آنها هرگز مسدود نمی‌گردد. با توجه به این مشاهدات، انسداد عناصر آوندی پس از انجماد بدان گونه که قبلاً تصور می‌شد تولید اشکال نمی‌کند.

علی‌رغم برخی از اشکالات و سئوالها، نظریه چسبندگی تنها نظریه‌ای است که در توضیح علت صعود آب در درختان بلند می‌تواند مورد قبول واقع گردد. هم‌چنین این نظریه مبین این حقیقت که جذب آب معمولاً به ته به مقدار تلفات آب از طریق تعرق است نیز می‌تواند باشد. اصل پیوستگی سیستم آب از سطوح جذب تا سطوح تعریق بهترین تبیین برای پدیده‌های مختلفی است که در روابط آب و گیاهان ملاحظه می‌کنیم.

حرکت در برگها

حرکت آب در داخل برگها و انتقال آن به بافت‌های مختلف، مرحله نهائی هدایت آب را در داخل گیاه تشکیل می‌دهد. در محل هر گرهی که برگها بدان متصل شده‌اند عضوی از سیستم آوندی موجود است که به آن دستجات آوندی^{۱۳۱} می‌گویند. این دستجات آوندی از سیستم آوندی ساقه سرچشمه گرفته و از داخل دم‌برگ به پهنک رسیده و در آن جا مسیرهای متعددی را جهت عبور آب و اجسام حل‌شدنی فراهم می‌سازد.

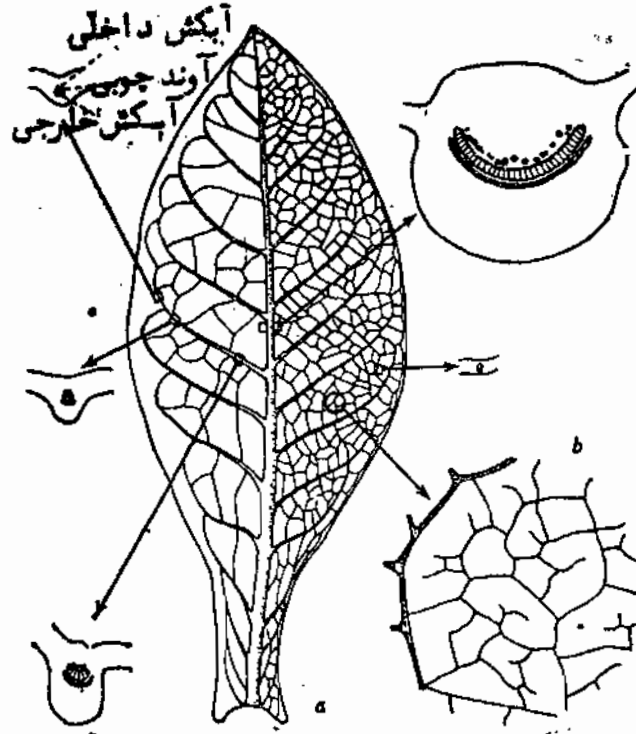
رگبرگها

ترتیب قرار گرفتن سیستم آوندی در برگهای مختلف متفاوت است. در بسیاری از مخروطیان يك رگ ساده از مرکز برگ عبور می کند. در چمنها رگبرگهای متعددی بطور موازی سرتاسر برگ را فرا گرفته و در نوك برگ در يك نقطه بهم متصل می گردند. این رگبرگها بوسیله رگهای كوچك و عرضی كه از داخل بافتهای مزوفیل می گذرند بیکدیگر مرتبط می باشند. برخی از گیاهان دواپه دارای رگبرگهای پنجه ای شكل می باشند. به این ترتیب كه چند رگبرگ بزرگ از قاعده برگ خارج شده و بوسیله سیستم پیچیده ای از رگهای كوچك بیکدیگر متصل می گردند. رگبرگهای سایر گیاهان دواپه ای بشكل پرمی باشد، به این ترتیب كه از اطراف يك رگبرگ میانی تعداد متعددی رگبرگ كوچك منشعب می گردند. این آوندهای ثانویه در داخل غلافهائی قرار گرفته اند كه حاوی آوند چوبی، كامبیوم و آوندهای آبکش است. در واقع توزیع آب در داخل مزوفیل بیشتر توسط آوندهای كوچك كه انشعابات آوندهای ثانویه می باشند صورت می گیرد. این انشعابات و انشعابات كوچكتر آن ابتدا كامبیوم و سپس آوند آبکش و بالاخره غلاف خود را از دست داده و بصورت يك عنصر آوندی واحد در داخل مزوفیل مدفون می گردند. تعدادی از عناصر آوندی به بافتهای اپیتم^{۱۳۲} در نزدیکی هیداتودها^{۱۳۳} منتهی می گردند. در بسیاری از گونه ها رگبرگهای كوچك بیکدیگر متصل شده و شبکه پیچیده ای را تولید می کنند. تعداد این رگبرگهای كوچك بقدری زیاد است كه فواصل اغلب سلولهای برگ از رگبرگ مجاور

متجاوز از چند سلول نمی‌باشد. والی^{۱۳۴} (۱۹۳۸) مشاهده کرد که در گیاهان مزومورف^{۱۳۵} فاصله هیچ سلولی تا یک عنصر آوندی بیش از ۵۰ میکرون نبوده است. بنظر می‌رسد ظرفیت هدایت اغلب برگها بقدری زیاد است که با شکستن رگبرگ اصلی باز هم به حیات خود ادامه می‌دهند، این مطلب در شکل ۸-۱۵ نشان داده شده است.

هدایت آب در خارج از رگبرگها

در مورد مسیر حرکت آب به اپیدرم عقاید مختلفی در میان است. مدتها قبل لارو^{۱۳۶} (۱۹۳۰)، گزارش کرد که در مچلارپنس^{۱۳۷} بشره و مزوفیل معمولاً از یک دیگر مجزا بوده و بدون رساندن آسیبی به گیاه می‌توان در سطح وسیعی از برگهای سایر گونه‌ها این دولایه را بطور تجربی از



134— Wylie

135— mesomorph

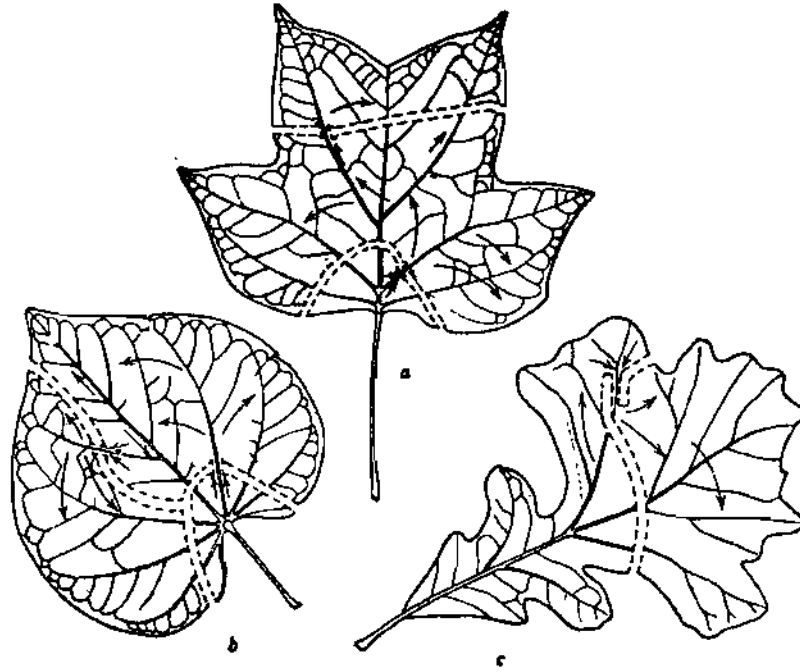
136— Larue

137— Mitchella repens

شکل ۸-۱۴ (a) تصویر رگبرگهای برگ کامل توتون که در آن رگبرگ اصلی و انشعابات عرضی مشاهده می‌شود. هم‌چنین مقطع عرضی رگبرگ میانی و انشعابات آن در اندازه‌های مختلف نشان داده شده است. آوندهای آبکش فقط در رگبرگ میانی و شاخه‌های اصلی آن دیده می‌شود (b) تصویر بزرگ مقطع کوچکی از پهنک برگ که در آن شبکه نهائی آوندها دیده می‌شود. در هر سانتی‌متر مربع پهنک برگ ۵۴۳ میلی‌متر رگبرگ موجود است (آوری ۱۹۳۳، ۱۳۸).

یکدیگر مجزا ساخت.

لارو و بعداً ویلیامز^{۲۳۹} (۱۹۵۰) چنین نتیجه گرفتند که آب‌مورد نیاز بشره مستقیماً توسط رگبرگها تامین می‌گردد نه لایه مزوفیل زیرین. بسیاری از دستجات آوندی دارای انشعابات می‌باشند که بصورت توده‌های عمودی سلولهای بی‌رنگ از دستجات خارج و بطرف بشره بالا و پائین ادامه یافته و با ساختن دیواره‌های منافذ هوای مزوفیل را به تعداد زیادی محفظه کوچک تقسیم می‌نماید. ویلی^{۱۴۰} (۱۹۵۲) گزارش نمود که انشعابات دستجات آوندی (غلافهای آوند) در برگهای خزان شونده حداکثر و در برگهای پهن همیشه سبز حداقل می‌باشد. وی پیشنهاد کرد که این غلافهای آوندی، حداقل در مورد گونه‌های مزومورف، آب و اجسام حل‌شدنی را از آوندهای چوبی تا سلولهای اپیدرمی منتقل می‌سازند (ویلی، ۱۹۴۳). ممکن است برای آب ساده‌تر باشد که بجای حرکت عرضی در داخل مزوفیل، ابتدا توسط غلافهای آوندی به طرف سلولهای بشره رفته و سپس به مزوفیل برگشت نماید. زیرا تعداد اتصالات مزوفیل محدود می‌باشد.



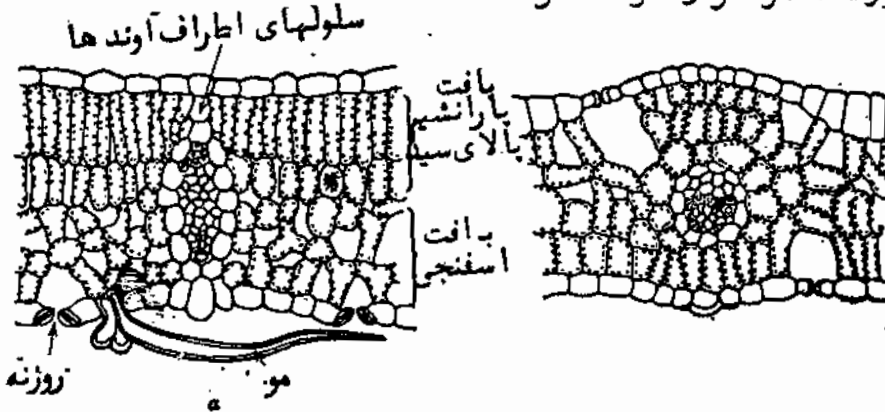
شکل ۱۵-۸: قدرت برگها در ادامه حیات با انسداد مسیر طبیعی حرکت آب بوسیله قطع رگبرگهای اصلی. خطوط مقطع نشان می‌دهد که برگها از کجا قطع شده‌اند. مناطق سایه‌دار بافتنهائی را نشان می‌دهد که باعث خشک شدن از بین رفته‌اند. این آزمایش نشان می‌دهد که ظرفیت هدایتی از طریق رگبرگهای کوچک و نیز حرکت آزاد آب در جهت عکس زیاد است. این آزمایش در فضای آزاد و روی برگهایی صورت گرفته‌است که به درخت متصل بوده و مدت ۲۰ روز به طول انجامیده‌است. برگ *a* لیرودندرون تولی بی فرا^{۱۴۱}، برگ *b* سرسیس کانادینسیس^{۱۴۲} و برگ *c* کورکوس و لوتینا^{۱۴۳} می‌باشد (از پلی مال و وایلی^{۱۴۴}، ۱۹۴۴).

گفته می‌شود که ممکن است مقدار قابل توجهی از حرکت آب بسوی اپیدرم بصورت بخار از لابلای منافذ بین سلولی انجام گیرد (راسل و

141— *Liriodendron tulipifera*142— *Cercis*142— *Cercis canadensis*143— *Quercus velutina*

144— Pylmale and Wylie

ولی^{۱۴۵}، ۱۹۶۱). به عقیده ویلیامز^{۱۴۶} (۱۹۵۰) این نظریه از مدتها قبل رد شده است زیرا در مواردی که سطوح داخلی با لایه‌ای از مواد ضد آب آغشته شده بود باز هم اپیدرم زنده باقی ماند. علاوه بر این حرکت آب به صورت بخار کمتر از حرکت آن بصورت مایع بوده و نمی‌تواند در تامین احتیاجات بشره‌ها مهم واقع گردد. شواهدی در دست است که نشان می‌دهد مقدار زیادی از آب از داخل جدار سلولها عبور می‌کند تا از داخل پروتوپلاستها (ودرلی^{۱۴۷}، ۱۹۶۳). این مطلب در قسمت بعد مورد گفتگو قرار خواهد گرفت.



شکل ۱۶-۸: مقطع عرضی رگها بادستجات آوندی a و بدون دستجات آوندی b. مقطع a مربوط به یک برگ بلوط بوده که در آن بافتهای مشخصی و محاط شده اسفنجی باروزنه و موی برگ در بشره تحتانی دیده می‌شود. مقطع b مربوط به برگ یولاف می‌باشد که روزنه‌ها در دوبشره دیده می‌شوند (از ایمس و مک‌دانیلز^{۱۴۸}، ۱۹۴۷).

هدایت آب در خارج از سیستم آوندی

گرچه بر حرکت آب از داخل آوندها تاکید شده است، ولی اکنون

145— Russell and Woolley

146— Williams

147— Weatherley

148— Eames and MacDaniels

برای خوانندگان بایستی واضح باشد که حرکت آب خارج از سیستم آوندی نیز امکان پذیر است . آبی که وارد ریشه ها می گردد قبل از رسیدن به آوندهای چوبی بایستی چندین سلول را قطع و در برگها نیز قبل از رسیدن به مقصد نهائی در داخل بشره یا مزوفیل از چندین سلول عبور نماید . اگر آب بتواند عرضاً از سلولهای پارانشیمی بگذرد مسلم است که می تواند طولاً نیز از آنها عبور کند و احتمالاً مقدار کمی از آب به طور طولی از سلولهای پارانشیمی پوست ریشه و مغز ساقه عبور می نماید . البته مقاومت سلولهای زنده در مقابل جریان آب به مراتب بیشتر از مقاومت آوندهای چوبی بوده بطوریکه عملاً تمام حرکت آب از داخل آوندها صورت می گیرد .

این مطالب را می توان بشرح زیر نمایش داد . طول متوسط تراکیده ها ۵ میلی متر است ، بنا براین آب در هنگام عبور از هر متر آوند چوبی حداقل از ۲۰۰ تراکید می گذرد . اگر متوسط قطر سلولهای پارانشیمی ۵۰ میکرون فرض شود در هر متر از ساقه متجاوز از ۲۰۰۰ سلول وجود خواهد داشت . اگر مقاومت تراکیده ها و جدار سلولهای پارانشیمی در مقابل حرکت آب یکسان باشد ، مقاومت پارانشیم حدود ۱۰۰ مرتبه بیش از مقاومت تراکیده ها در برابر حرکت آب می باشد . علاوه براین در هر سلول پارانشیمی مقاومت پروتوپلاست نیز به آن افزوده می گردد که در 10^{-5} سانتی متر در ثانیه در بار متجاوز از ۱۰۰۰۰ برابر مقاومت جدار تراکیده ها است (بریگز^{۱۴۹} ، ۱۹۶۷ ، صفحات ۸۸-۸۷) حتی اگر آب از پروتوپلاستها گذشته و طولاً جدار سلولهای پارانشیمی را طی نماید ، مقاومت آن در برابر جریان آب بیش از تراکیده ها می باشد . مسلماً

مقاومت آوندهای چوبی در مقابل حرکت آب کمتر از مقاومت تراکیده‌ها است .

در زمینه مسیر واقعی رشته‌های آب بحث‌های زیادی شده است . آیا آب در داخل سلولها از واکوئولی به واکوئول دیگر می‌رود ؟ آیا آب واکوئول را قطع نموده و از داخل سیتوپلاسم عبور می‌کند ؟ آیا بیشتر از جدار سلولها می‌گذرد ؟ و یا این که ترکیبی از این مسیرها را انتخاب می‌نماید . استراجر^{۱۵۰} (۱۹۴۹) با توجه به آزمایشاتی که با مواد رنگی فلور سانت انجام داده عقیده دارد که حرکت آب از داخل جدار سلولها زیاد است . گاف و همکاران^{۱۵۱} (۱۹۶۴) و ودرلی^{۱۵۲} (۱۹۶۳) نیز همین عقیده را دارند . محاسبات راسل وولی^{۱۵۳} (۱۹۶۱) نیز مبنی بر پشتیبانی از این عقیده است . نامبردگان پس از تصحیح این که حجم کمی از جدار سلولها برای حرکت دادن آب در دسترس است مقاومت جدارها را در مقابل حرکت آب فقط ۵ درصد مقاومت پروتوپلاستهای پوست ریشه دانسته‌اند . آمارهای ودرلی^{۱۵۲} (۱۹۶۳) نشان می‌دهد جریان آب در جدار سلولها ۵۰ یا ۶۰ برابر سریع‌تر از جریان آب در داخل سلولهای مزوفیل برگ است . بریگز (۱۹۶۷ صفحات ۸۹ تا ۹۱) هدایت آبی جدار ساوها و پروتوپلاستها را به گونه دیگری ارزیابی نموده است . وی نتیجه گرفته است که برای عبور آب از پروتوپلاستهای لایه‌ای که متشکل از ۵ سلول ریشه باشند سرعت $10^{-5} \times 1/4$ سانتی‌متر در ثانیه و اختلاف فشاری معادل ۲۸ بار لازم است . حال آن‌که برای عبور همین میزان آب از داخل سلولهای سلولزی ، اختلاف فشاری معادل $1/4$ بار لازم می‌باشد .

150— Strugger

151— Gaff et al

152— Weatherley

153— Russell and Woolley

از جایی که فشار ۲۸ بار در ریشه غیر معمول است. بریگز چنین نتیجه گرفته است بیشتر حرکت آب می‌بایست از جدار سلولها باشد تا از داخل پروتوپلاستها.

آماری در دست است که نشان می‌دهد مسیر جریان توده‌ای آب در داخل ریشه با مسیر آن بصورت پخشیدگی از یکدیگر متمایز است. رانی و وادیا^{۱۵۴} (۱۹۶۵) گزارش کرده‌اند که سرعت تعادل ریشه‌های گیاهان معرق با آب تریتیوم دار کمتر از سرعت در ریشه‌های قطع شده گیاه می‌باشد. از این می‌توان نتیجه گرفت که جریان توده‌ای آب در ریشه‌های گیاهان معرق از داخل واکوئولهای ساولهای پوستی صورت گرفته، ولی حرکت بصورت پخشیدنی بطور یکنواخت از تمام قسمت‌های سلول انجام می‌پذیرد (وولی^{۱۵۵}، ۱۹۶۵) گزارش نموده است که نصف زمان لازم برای حرکت آب تریتیوم دار در داخل ریشه‌های گیاهان معرق حدود ۱۶۰ برابر مقدار آن در پخشیدن آب در داخل ریشه‌های قطع شده است. این در صورتی امکان‌پذیر است که مسیر پخشیدن آب به مراتب وسیع‌تر بوده و مقاومت مسیر در مقابل آن کمتر از مقاومت در برابر جریان توده‌ای باشد.

مقاومت قسمت‌های مختلف سیستم هدایت آب

یکی از پیشرفتهای مهمی که در سالهای اخیر در زمینه روابط آب و گیاه انجام شده قبولی همگانی این نظریه است که در داخل گیاه جریان پیوسته‌ای از آب وجود دارد که به آن زنجیره خاك - گیاه -

امسفر گویند (فیلیپ^{۱۵۶} ۱۹۶۶). این اصل با تاکید بر تشابه بین جریان برق از داخل سیمهای هادی و جریان آب از داخل سیستم خاک - گیاه - اتمسفر پایه گذاری شده است. در این اصل فرض می شود حرکت آب از داخل گیاه به هوا متناسب با اختلاف پتانسیل آب (نیروی محرك) و بطور معکوس متناسب با مقاومت مسیر است. بنظر می رسد که این اصل در ابتدا توسط گرادمن^{۱۵۷} (۱۹۲۸) پی ریزی شده و وان دن هونرت^{۱۵۸} (۱۹۴۸)؛ اسلاچر^{۱۵۹} (۱۹۶۰)؛ راولینز^{۱۶۰} (۱۹۶۳)، فیلیپ (۱۹۵۷a)، (۱۹۶۶) و دیگران آن را توسعه داده اند. کوان و میل ترپ^{۱۶۱} (۱۹۶۸) حرکت آب در داخل گیاه را مفصلاً بحث نموده اند. در قسمت بعد برخی از اشکالات مربوط به این اصل بررسی شده است. در این قسمت از مقاومت قسمتهای مختلف سیستم هدایت آب گفتگو می شود.

مقاومت ریشه

به مقاومت ریشه ها در مقابل جریان آب توجه زیادی مبذول شده است. زیرا معمولاً این مقاومت یکی از دلایل مهم تاخیر بین زمان جذب و تعرق گیاه است که بنوبه خود عامل کمبود آب گیاهان معرق در اواسط روز می باشد. هم چنین کاهش درجه حرارت و کمبود تهویه با افزایش مقاومت ریشه موجب کاهش مقدار جذب آب می گردند. کوششهای اولیه ای که برای اندازه گیری مقاومت ریشه ها شده به این ترتیب بوده است که ابتدا مقدار تعرق اندازه گیری شده سپس شاخه را قطع نموده

156— Philip

157— Gradmann

158— Van den Honert

159— Slatyer

160— Rawlins

161— Cowan and Milthorpe

و مقدار آبی که در همان سیستم ریشه باشیب فشار معینی جریان دارد اندازه‌گیری می‌گردد. رانر^{۱۶۲} (۱۹۲۹) مقدار فشار لازم را برای حرکت دادن آب در داخل ریشه‌ها با سرعتی معادل سرعت تعرق، ۴ تا ۱۱ بار و کوهنلین^{۱۶۳} (۱۹۳۰) آن را ۲۰ تا ۷۳ بار تخمین زده‌است. در این جا فرض شده‌است که نفوذپذیری تغییر نمی‌کند، در صورتی که در حقیقت با افزایش شیب فشار، مقدار نفوذپذیری ریشه‌ها نیز افزایش می‌یابد (به فصل ششم مراجعه شود). به این دلیل تخمینهای فوق زیاد بنظر می‌رسند. ویلسون و لوینگ استن^{۱۶۴} (۱۹۳۷) نتیجه گرفته‌اند که حداکثر مقاومت در برابر حرکت آب در ریشه‌ها و برگهاست. کرامر^{۱۶۵} (۱۹۳۸) اظهار داشته‌است که حداکثر مقاومت در ریشه‌ها می‌باشد، زیرا اختلاف فاز جذب آب و تعرق بابر داشتن (از بین بردن) ریشه‌ها کاهش می‌یابد (به شکل ۱۷-۸ مراجعه شود). ماکلن و ودرلی^{۱۶۶} (۱۹۶۵) اهمیت مقاومت ریشه‌ها را در کمبود آب برگها مورد سؤال قرار داده‌اند. زیرا پتانسیل آب برگهای رسینوس کامونیس^{۱۶۷} در محلول کشت تحت تاثیر تغییرات زیاد سرعت تعرق قرار نمی‌گیرد. در صورتی که همین تغییرات سرعت تعرق در گیاهانی که در خاک ریشه می‌دوانند تغییرات زیادی را در پتانسیل آب برگ بوجود می‌آورد. این می‌رساند که مقاومت در مقابل حرکت آب در واقع در خاک است نه در ریشه‌ها. در رطوبتهای خشک‌تر از ظرفیت زراعی مقاومت ریشه‌ها کمتر از مقاومت خاک می‌باشد، زیرا هدایت هیدرولیکی خاک

162— Ranner

163— Kohnlein

164— Willson and Livingstone

165— Kramer

166— Macklon and Weatherley

167— Ricinus communis

کشت و یا خاکهایی که رطوبت آنها در حد ظرفیت زراعی بوده و مقاومت آنها در مقابل حرکت آب کم می باشد نیز بروز می کند و این می رساند که مقدار مقاومت ریشه ییز بحدی که بتواند بر تامین آب برای برگها موثر واقع گردد، بالا است. اسکیدمور و استون^{۱۷۰} (۱۹۶۴) گزارش کرده اند که مقاومت ریشه پنبه از اواسط روز تا اواسط شب بمقدار زیادی تغییر می کند. بارز و کلیپر^{۱۷۱} (۱۹۶۸) نیز تغییرات روزانه مقاومت ریشه را گزارش نموده اند. علل این گونه تغییرات مشخص نبوده و بایستی مطالعه بیشتری روی آن صورت گیرد.

مقاومت ساقه :

مطالعه دقیق دیموند^{۱۷۲} (۱۹۶۶) بر روی روابط بین فشار و مقدار جریان آب در دستجات آوندی نشان داده است که مقاومت دستجات بزرگ در مقابل جریان آب نسبتا اندک می باشد و نیز سیستم انتقال آب بقدری مشبك است که انسداد لوله ها در دستجات كوچك موجود در دمبرگ برگهای تحتانی بیش از فشار لازم برای انتقال آب از ساقه به دمبرگ است. هم چنین مقدار فشار لازم برای حرکت آب در برگهای وسطی بیش از مقدار آن در برگهای بالائی است. این وضعیت نشانه این است که مقاومت در سرتاسر سیستم هادی یکسان نیست. اسکولاندر و همکاران^{۱۷۳} (۱۹۶۵) دریافتند که مقدار افت فشار در درختان بزرگ و تاکهای انگور متناسب با ارتفاع درخت است. یعنی مقاومت سیستم در برابر جریان آن در تمام نقاط یکنواخت می باشد.

170— Skidmore and Stone

171— Barrs and Klepper

172— Dimond

173— Scholander et al

مقاومت برگ

معمولاً فرض بر این است که مقاومت برگها در مقابل جریان آب بسیار کم است. مر^{۱۷۴} (۱۹۴۰) و وایلی^{۱۷۵} (۱۹۳۸) با قطع رگبرگ اصلی در چندین گونه دریافتند که جریان آب از داخل رگهای كوچك ادامه یافته و قسمت قطع شده به حیات خود ادامه می دهد (به شکل ۱۵ - ۸ مراجعه شود). ولی راولینز^{۱۷۶} (۱۹۶۳) مشاهده کرد که مقدار مقاومت برگهای توتون نسبتاً زیاد است. مثلاً در حالیکه برگهایی که در سایه قرار دارند با طراوت می باشند برگهای مجاور که در معرض آفتاب قرار گرفته اند پژمرده می شوند و حتی در یک برگ، نیمه ای از آن که در سایه قرار داشته با طراوت و نیمه دیگر برگ که در آفتاب بوده پژمرده شده است. گزارش شده است که پژمردگی برگ توتون از حاشیه شروع می شود به عبارت دیگر حرکت آب از رگبرگ میانی به انشعابات آن به کندی انجام می شود. راولینز هم چنین دریافته است که مقاومت در مقابل جریان آب در برگهای پلاسیده شده و یا برگهایی که در تاریکی قرار گرفته اند افزایش می یابد. شاید عامل اصلی اختلاف پتانسیل اسمتیک، فتوسنتز و تنفس بین برگهای قاعده و بالای بوته که اسلاویک^{۱۷۷} (۱۹۶۳) آن را گزارش نموده است مقاومت آنها در مقابل جریان آب باشد. برخی از تفاوتهایی که در مقاومت مشاهده می شود مربوط به اختلاف شرایط رشد برگها بوده که به یوبه خود بر ساختمان ذخیره آب آنها موثر است. برای شناخت برگهای بزرگ از نظر مقاومت در مقابل جریان آب مطالعات

174— Mer

175— Wylie

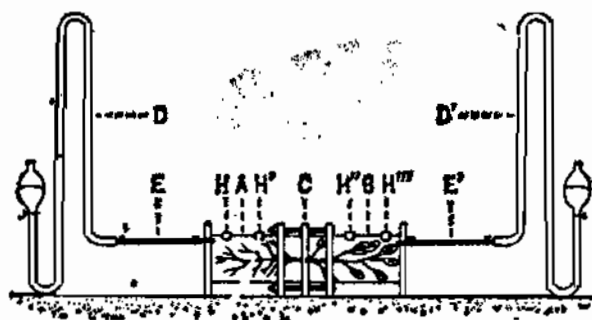
176— Rawlins

177— Slavik

زیادتری بایست صورت گیرد .

مقاومت‌های نسبی

یکی از چند کوششی که در جهت اندازه‌گیری مقاومت‌های نسبی قسمت‌های مختلف سیستم هدایت آب شده‌است توسط جنسون و همکاران^{۱۷۸} (۱۹۶۱) بوده‌است . آنها گیاه را در محفظه‌ای که به‌سه قسمت (به شکل ۱۸-۸ مراجعه شود) تقسیم شده بود قرار داده و آب با فشار در آنها جریان پیدا می‌کند . با قطع ریشه‌ها یا برگ‌های توان هدایت آب را در هر محفظه ارزیابی نمود . گرچه جریان آب طبیعی نبوده و در منافذ داخل سلولی ابتدا آب جایگزین حبابهای هوا می‌گردد . ولی نتایج حاصله جالب و بروفق مراد بوده‌است . نتایج در جدول ۲-۸ آورده شده‌است . بطوریکه دیده می‌شود مقاومت ریشه آفتاب گردان تقریباً دو برابر مقاومت برگ‌ها و سه برابر مقاومت ساقه می‌باشد . مقاومت کل در گوجه فرنگی کمتر از آفتاب گردان است ولی مقاومت ریشه چهاربرابر ساقه و تقریباً دو برابر برگ‌هاست . در این گیاهان مشاهده شد که آب در هر دو جهت بطور مساوی جریان دارد .



شکل ۱۸-۸: دستگاه اندازه‌گیری جریان آب در داخل گیاهان A و B

محفظه‌های بسته و C دیواره‌ای است که ریشه‌ها را از شاخه‌ها جدا می‌سازد .
 E , E عبارت از لوله‌های موئین مدرج می‌باشند که به فشارسنجهای
 جیوه‌ای D' و D متصل می‌باشند H , H' , H'' , H''' پیچهای مسدودکننده هستند
 (از جنسون و همکاران، ۱۹۶۱)

جدول ۸-۲ : مقاومتهای نسبی تقریبی ریشه با ساقه و برگهای گوجه
 فرنگی و آفتابگردان در برابر حرکت آب (جنسون و همکاران)

مقاومت در گوجه‌فرنگی	مقاومت در آفتابگردان	
۱/۴	۲/۴	تمام گیاه
۰/۶	۰/۹	برگها
۰/۲۴	۰/۴	ساقه‌ها
۱/۰۰	۱/۵	ریشه‌ها

عوامل مؤثر بر حرکت آب

بطور کلی می‌توان گفت که حرکت آب در داخل گیاهان در جهت شیب نزولی پتانسیل آب است . البته غیر ممکن است که بتوان خلاصه مفیدی از مقدار نسبی نیروهای محرك و مقاومتها را در مراحل مختلف ذکر نمود . زیرا ، حالت آب از مایع به بخار تغییر نموده و با تغییر سرعت جریان مقدار مقاومتها نیز عوض می‌شود . با این عوامل فرض این مطلب که حرکت آب در داخل سیستم متناسب با اختلاف پتانسیل آب است غیر ممکن می‌باشد . با در نظر گرفتن این موضوع ، ابتدا حرکت آب را مرحله به مرحله مورد رسیدگی قرار داده و سپس نظریه کاربرد

توانم این مراحل مورد گفتگو قرار می‌گیرد.

حرکت آب در داخل خاک

حرکت آب در داخل خاکها به مقادیری که مناسب رشد گیاهان باشد بصورت مایع فرض می‌شود. این حرکت معمولاً در جهت شیب نزولی پتانسیل ماتریک، که در عمل اختلاف پتانسیل کل آب در نظر گرفته می‌شود، صورت می‌گیرد. گرچه مقدار آبی که در خاکهای خشک‌تر از ظرفیت زراعی بصورت بخار حرکت می‌کند نیز قابل اندازه‌گیری است، ولی از نظر رابطه آن با گیاهان زراعی قابل اهمیت نمی‌باشد. بطوری‌که در فصل دوم اشاره شد با کاهش مقدار آب، هدایت هیدرولیکی نیز تقلیل پیدا می‌کند. بنابراین، همان‌طور که در شکل ۱۲-۲ نشان داده شده است، کاهش پتانسیل آب خاک به میزان ۱۵ - بار همراه با تقلیل هدایت آب به مقدار یک هزارم اندازه آن در ظرفیت زراعی است. ولی، اهمیت مقاومت خاک با افزایش تراکم ریشه‌ها کاهش می‌یابد (اندروز و نیومن^{۱۸۰}، ۱۹۶۸).

حرکت آب در گیاه

حرکت آب از سطوح ریشه‌ها به سطوح تبخیر برگها به صورت مایع انجام می‌شود. در بیشتر این مسیر جریان توده‌ای آب و اجسام حل شدنی در داخل عناصر آوندی و در جهت شیب فشار هیدرواستاتیک می‌باشد. حداکثر مقاومت در برابر جریان آب در خلال ورود آن به ریشه‌ها است که ناگزیر از توده‌ای از سلولهای زنده عبور می‌نماید. البته همان‌گونه که قبلاً اشاره شد مقاومت ریشه در مقابل جریان آب با افزایش

شیب فشار کاهش می‌یابد (میزوودرلی^{۱۸۱}، ۱۹۵۷؛ لی پوشینسکی^{۱۸۲}، ۱۹۶۵، و نیز مراجعه شود به شکل a ۲-۶). بنابراین سرعت جریان آب در داخل سیستم را نمی‌توان مستقیماً متناسب با اختلاف پتانسیل آب بین سطوح ریشه و برگ دانست.

این که چه مقدار از حرکت آب در داخل ریشه بصورت جریان توده‌ای بوده و چه مقدار آن به صورت پخشیدنی است قابل بحث می‌باشد. در گیاهان کند تعرق، پخشیدن آب به داخل آوندهای چوبی ریشه (جذب فعال) بیش از تلفات آب بوده و نتیجه آن تولید فشار مثبت در داخل آوندهای چوبی است. ولی، در گیاهان سریع‌التعرق سرعت پخشیدن آب کافی نبوده و آب موجود در سلولهای ریشه و نیز آوندهای چوبی تحت کشش می‌باشد. در چنین شرایطی حرکت شعاعی آب در بافت‌های ریشه بصورت توده‌ای نیز انجام می‌گیرد. احتمالاً در گیاهانی که تعرق آنها با سرعت انجام می‌شود، حرکت آب در داخل تمام سیستم از سطوح ریشه تا سطوح تبخیر کننده سلولهای مزوفیل و بشره برگها بصورت جریان توده‌ای است. ظاهراً در گیاهان سریع‌التعرق حرکت پخشیدنی آب بسیار کم است. ولی اختلاف فشار هیدرواستاتیک که عامل جریان توده‌ای آب می‌باشد معادل اختلاف پتانسیل آب است.

حرکت آب به خارج از گیاه

حرکت آب از سطوح تبخیر به هوا بصورت بخار بوده و بطریقه پخشیدن انجام می‌گیرد. سرعت جریان متناسب با نیروی محرك (اختلاف فشار بخار یا غلظت بخار بین سطوح تبخیر و هوا) و بطور معکوس متناسب

بامقاومت‌های مختلف (کوتین، روزنه، هوا) مسیر می‌باشد (به فصل نهم مراجعه شود). تغییر حالت آب از مایع به بخار موجب می‌شود که استعمال قانون اهم در مورد حرکت آب در این مرحله منجر به تولید اشتباهاتی گردد.

عوامل کنترل کننده حرکت آب

همان طور که در اوایل این فصل گفته شد، وان دن هونرت^{۱۸۳}، (۱۹۴۸) کوشش نمود که نظریه واحدی را بر مبنای تشابه جریان آب با جریان در داخل سیم‌های هادی به کار برد تا عوامل کنترل کننده حرکت آب مشخص گردند.

$$\text{جریان} = \frac{\text{مقاومت}}{\text{پتانسل}} \quad (۸-۱)$$

وان دن هونرت برای يك جریان یکنواخت بدین گونه نوشته است که:

$$\text{سرعت حرکت آب} = \frac{\text{ریشه} - \text{سطوح ریشه} \psi - \text{خاک} \psi}{\text{ریشه} - \text{خاک} r}$$

بطوریکه فیلیپ^{۱۸۴} (۱۹۶۶) گفته است، این الگو مفید است ولی بیش از حد در آن ساده سازی شده است. در مرحله اول این الگو يك جریان یکنواخت را نشان می‌دهد که به ندرت در گیاهان اتفاق می‌افتد. در حال حاضر کوشش می‌شود که خصوصیات دینامیکی حرکت آب در مسیر خاک - گیاه - اتمسفر، شبیه آنچه وووهمکاران^{۱۸۵} (۱۹۶۶) انجام

183— Van den Honert

184— Philip

185— Woo et al

داده‌اند. تعیین گردد. ثانیاً فرض شده‌است که مقدار مقاومت در هر مرحله ثابت است در صورتی که مقاومت خاک، ریشه‌ها و برگها با سرعت جریان آب متغیر می‌باشند. ثالثاً چون حرکت آب در داخل خاک و گیاه بصورت مایع و از گیاه به هوا به صورت بخار انجام می‌گیرد از این جهت نیز اشکالاتی تولید می‌گردد.

بنابراین خاک و گیاه در برابر جریان آب مایع و برگها و هوا در برابر جریان بخار مقاومت می‌نمایند. نیروی محرك اساسی در هر دو حالت حرکت مایع و بخار، اختلاف پتانسیل آب ψ است. البته جریان مایع مستقیماً متناسب با شیب پتانسیل است در حالیکه جریان بخار با این شیب بستگی نداشته و متناسب با فشار بخار یا شیب غلظت بخار است. نا متناسبی پتانسیل آب با فشار بخار ناشی از رابطه لگاریتمی است که در معادله زیر نشان داده شده‌است.

$$\psi \omega = \frac{RT \ln e/e^0}{V \omega} \quad (۸-۲)$$

وان دن هونرت^{۱۸۶} در مباحث اولیه حرکت آب در سیستم خاک - گیاه - هوا به افت پتانسیل از برگ تا هوا تاکید زیادی نموده‌است. مثلاً وان دن هونرت (۱۹۴۸) فرض نموده است که افت پتانسیل آب در گیاه ۵ بار است ولی افت پتانسیل از برگ تا هوا ۵۰ بار بوده‌است. بنابر این بر طبق قانون اهم مقاومت هوا در مقابل حرکت آب می‌بایست ۱۹ بار برابر مقاومت گیاه بوده و کنترل حرکت آب در حالتی که بصورت بخار است صورت گیرد زیرا در این حالت است که حداکثر مقاومت مشاهده می‌شود.

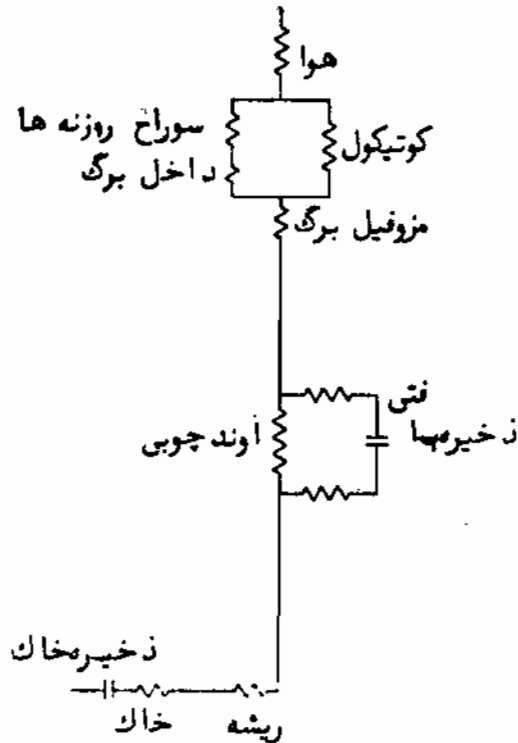
در حالت بخار استعمال پتانسیل آب به عنوان معیاری در اندازه

گیری شیب اشتباهانی را در رابطه با اهمیت مقاومت هوا در مقابل پخشیدن بخار آب تولید می‌نماید. بطوری که قبلاً گفته شد، حرکت بخار آب بوسیله فشار بخار یا شیب غلظت بخار کنترل می‌شود نه بوسیله شیبهای پتانسیل آب. تبدیل شیب فشار بخار به شیب پتانسیل آب که در معادله ۷-۱ نشان داده شده است. افت پتانسیل را بیش از آنچه که هست نشان داده و افزایش مقاومت لازم در مقابل حرکت آب به صور مایع و بخار که در قانون اهم مشاهده می‌شود نتایج گمراه‌کننده‌ای را ببار می‌آورد.

بیشترین مقاومت در مقابل حرکت آب در داخل زنجیره خاك - گیاه - اتمسفر در حد فاصل برگ - هوا می‌باشد و این به دلیل وضعیت ساختمانی برگ است نه تشابه فیزیولوژیکی آن با قانون اهم. مجموع مقاومت‌های برگ پنبه و هوا در برابر تلفات آب با روزنه‌های باز معادل $4/9$ و $1/1$ ثانیه بر سانتی‌متر (در شرایط سرعت باد $6/0$ تا $3/1$ سانتی‌متر بر ثانیه) است، در همین سرعت باد مقاومت کاغذ صافی مرطوب در مقابل تبخیر $3/5$ تا $1/6$ ثانیه بر سانتی‌متر است. ولی مقاومت کوتیکول پنبه با روزنه‌های بسته در آزمایشات اسلاچروبرهوزین^{۱۸۷}، (۱۹۶۴) معادل 32 ثانیه بر سانتی‌متر بوده است. هیچ شکی نیست که ورود و خروج آب از گیاه در حد فاصل برگ - هوا کنترل می‌شود ولی این به دلیل مقاومت کوتیکول و روزنه‌ها نسبت به جریان بخار آب است. مقاومت زیادی که وان‌دن‌هونرت در زمینه کاربرد پتانسیل آب در قانون اهم به آن اشاره کرده‌اند با کنترل تلفات آب رابطه‌ای ندارد. زیرا تلفات آب با شیب و فشار بخار و مقاومت ذاتی ساختمان برگ و قشر هوای

اطراف آن در مقابل پخشیدن بستگی کامل دارد .
 علی‌رغم نکات ضعفی که در ماهیت این روش مشاهده می‌شود ،
 معیناً انگیزه توسعه الگوهای جالبی شبیه آن چه در شکل ۱۹-۸ مشاهده
 می‌شود نیز شده است . اسلاچر^{۱۸۸} (۱۹۶۷) نتایجی را که از این روش
 بدست آورده است بشرح زیر خلاصه نموده است (۱) کنترل جریان کلی
 آب در وهله اول موقعی صورت می‌گیرد که آب بصورت بخار از سطوح
 تبخیر برگها به هوا خارج می‌گردد (۲) روزنه‌ها تنظیم‌کننده اصلی جریان
 آب در گیاه می‌باشند (۳) افزایش مقاومت سایر قسمت‌های سیستم در
 مقابل جریان آب (مثلاً ریشه‌ها) موجب کاهش آماس برگ و بسته شدن
 روزنه‌ها شده و در نتیجه اثر آنها غیر مستقیم است .

این روش کنترل غیر مستقیم را اسلاچر (۱۹۶۷) تشریح نموده و در
 شکل ۲۰-۸ نیز مشاهده می‌شود . در این دیاگرام فرض شده است که در
 مبداء زمان به گیاهی که در تاریکی و در محلول کشت ریشه دوانیده است
 ($0 = \text{برگ} \psi$ ، $0 = \text{ریشه} \psi$) در تحت شرایط ثابتی نور داده شود .
 مقدار تعرق به مدت ۳۰ دقیقه بطور یکنواخت افزایش می‌یابد ، پس از
 یکساعت مقدار تعرق و جذب برابر شده و سرعت آنها یکنواخت می‌گردد .
 شیب پتانسیل آب (برگ ψ - محلول $\psi = \Delta\psi$) و اختلاف فاز بین تعرق و
 جذب با مقدار یکنواخت برگ ψ مشخص می‌شود سپس با خنک نمودن
 آب اطراف ریشه‌ها ، نفوذپذیری آنها کاهش پیدا نموده و جذب به نصف
 مقدار اولیه آن تقلیل می‌یابد . حتی اگر با کاهش برگ ψ (افزایش $\Delta\psi$)
 مقدار جذب افزایش یابد ، باز هم بین جذب و تعرق اختلاف فازی وجود خواهد

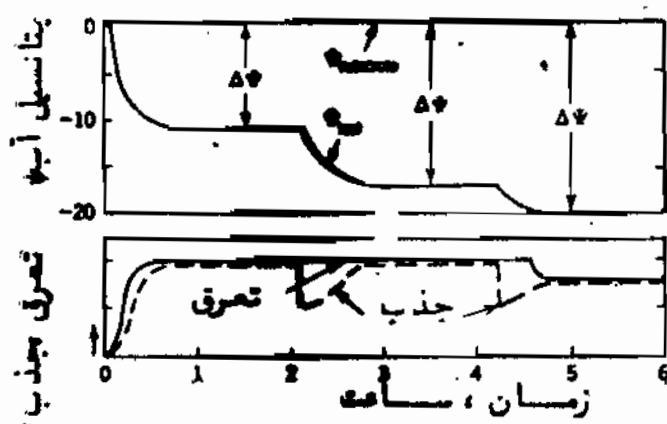


شکل ۸-۱۹: تصویر ساده‌ای از تشابه حرکت آب در داخل سیستم خاک - گیاه - اتمسفر با جریان الکتریسته از داخل یک سری مقاومت و خازن. این دیاگرام را کوان^{۱۸۹} (۱۹۶۵) و کاربرد جریان دینامیکی را وو^{۱۹۰} و همکاران ۱۹۶۶، بطور مبسوط تشریح نموده‌اند.

داشت. بالاخره سرعت جذب دوباره با سرعت تعرق برابر شده و مقادیر آنها یکنواخت می‌گردد.

حال برای کسب سرعت اولیه آب به داخل ریشه‌ها، اختلاف پتانسیل آب ($\Delta\psi$) بیشتری مورد نیاز است. فرض شده است که سرعت تعرق با کاهش جذب تقلیل پیدا نمی‌کند. زیرا افت برگه ψ برای مسدود نمودن روزنه‌ها یا تغییر فشار بخار در سطح برگ کافی نمی‌باشد. حال اگر فرض شود که نفوذ پذیری ریشه برای مرتبه دوم کاهش

یابد، سرعت جذب نیز دوباره به نصف کاهش پیدا کرده و این وقایع دوباره تکرار می‌گردد. البته در این حالت قبل از آنکه $\Delta\psi$ به اندازه کافی افزایش یابد تا سرعت جذب و تعرق برابر گردند، برگ ψ کاهش پیدا کرده و موجب انسداد روزنه‌ها شده و در نتیجه سرعت تعرق نیز تقلیل پیدا می‌کند. فرض می‌شود که انسداد روزنه‌ها مقدار تعرق را کاهش داده و از کاهش بیشتر برگ ψ جلوگیری می‌نماید و در نتیجه سرعت تعرق کاهش یافته و برابر سرعت جذب می‌گردد.



شکل ۲۰-۸: دیاگرام نشان دهنده رابطه بین جذب، تعرق، پتانسیل آب برگ، برگ ψ ، و اختلاف بین برگ ψ و محیط ریشه ($\Delta\psi$) موقعی که مقاومت ریشه‌ها با سردنمودن محیط افزایش می‌یابد (از اسلاچر^{۱۹۱}، ۱۹۶۷).

این مثال نشان می‌دهد که گرچه روزنه‌ها عامل مستقیم کنترل آب می‌باشند ولی مقاومت زیاد ریشه‌ها در مقابل جریان آب نیز یکی از عوامل مهم کنترل سرعت تعرق می‌باشد. به گفته دیگر جواب این سؤال که مکانیسم کنترل درجه محلی قرار گرفته است بسته به تعبیری است که از پاسخ بتوان نمود. زیرا بیان این مطلب که کاهش نفوذپذیری ریشه موجب کاهش تعرق می‌شود نیز صحیح است در صورتی که باز و بسته شدن

روزنه‌ها عامل مستقیم کنترل تلفات آب است .
 این سؤال که منبع اصلی کنترل تعرق در کجا قرار گرفته است مجدداً بوسیله لوی^{۱۹۲} (۱۹۶۶) عنوان شده است . ولی عده‌ای از پژوهشگران از جمله اسلاچر و لیک^{۱۹۳} (۱۹۶۷) ؛ کوان و میلترپ^{۱۹۴} ، (۱۹۶۷) این نظریه نهائی را تأیید نموده‌اند که عامل کلی کنترل در بین سطح تبخیر برگ و هوای آزاد خارج قرار گرفته است .

حرکت آب در اثر احتیاج

گرچه اندازه سوراخ روزنه‌ها در تنظیم جریان آب در سیستم خاک - گیاه - اتمسفر نقش مهمی ایفا می‌کند ولی در واقع سرعت جریان بسته به وضعیت آب و خاک و نیز عوامل جوی است که بر تعرق گیاه مؤثرند . علاوه بر این ، واکنشهای بین این عوامل و پتانسیل آب برگ بر باز و بسته شدن روزنه‌ها موثر است . مثلاً در شرایطی که پتانسیل تعرق زیاد بالا باشد امکان دارد که برگ $\frac{1}{2}$ بحدی کاهش یابد که موجب انسداد روزنه‌ها گردد (باشد که گیاه در محلول کشت یا در خاکی رشد نماید که رطوبت آن در حد ظرفیت زراعی است) ولی اگر پتانسیل سرعتهای تعرق خیلی پائین باشد ، حتی اگر پتانسیل آب خاک نیز کم باشد برگ $\frac{1}{2}$ در حدی بالا باقی خواهد ماند . در نتیجه عوامل اصلی کنترل‌کننده سرعت تعرق عبارتند از (۱) عواملی که بر ذخیره آب خاک مؤثرند ، مثل پتانسیل آب خاک ، هدایت هیدرولیکی خاک و توزیع ریشه‌ها و (۲) عواملی که بر اندازه سوراخ روزنه‌ها و کنترل تعرق مطلق

192— Levitt

193— Slatyer and Lake

194— Cowan and Milthorpe

مؤثرند .

کوششهای زیادی شده است که عوامل فوق در تجزیه و تحلیل این مسئله به حساب آورده شوند [برای مثال مراجعه شود به فیلیپ^{۱۹۵} ، (۱۹۵۷) ، گاردنر^{۱۹۶} (۱۹۶۰) و ویسر^{۱۹۷} (۱۹۶۴) ، گاردنر (۱۹۶۵) و کوان^{۱۹۸} (۱۹۶۵)] .

الگوی کوان (شکل ۱۹-۸) سه وظیفه اصلی را نشان می دهد . اول این که جریان آب خاک را بطرف ریشه ها در قالب پتانسیل آب توده خاک (خاک_پ) و نیز پتانسیل سطوح ریشه (ریشه_پ) ، هدایت هیدرولیکی خاک و تراکم ریشه (طول ریشه در هر واحد حجم خاک) را روشن می سازد و دو وظیفه دیگر اثرات پتانسیل آب برگ و مقاومت روزه ها را در مقابل جریان آب یا به عبارت دیگر ظرفیت گیاه را از نظر انتقال آب مشخص می سازند .

مفروضات اصلی از این عبارتند که سرعت جریان آب ، و در نتیجه تعرق ، متناسب با برگ_پ - ریشه_پ بوده و در يك نقطه بحرانی (بحرانی_پ) برگ_پ با انسداد روزه ها مقدار تعرق بحدی تقلیل پیدا می کند که از کاهش بیشتر برگ_پ جلوگیری می شود . در مقادیر برگ_پ که بیش از ریشه_پ باشد فرض می شود که میزان به حد نهائی خود برسد .

از گفتگوهای قبلی که پیرامون نیروهای محرك و نفوذپذیری گیاه در مقابل جریان آب مایع شده چنین بر می آید که می توان بر این مفروضات انتقادهائی وارد ساخت . بهر حال مفروضات فوق نشان می دهند که در

195— Philip

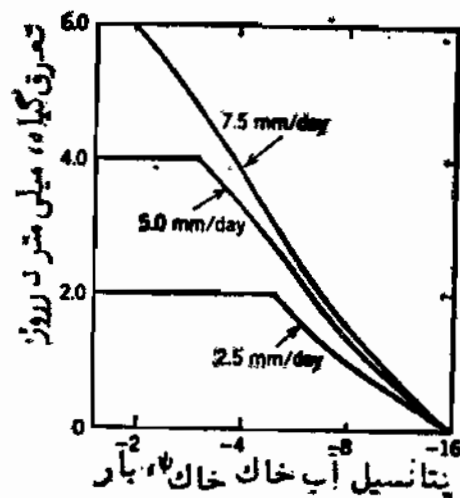
196— Gardner

197— Visser

198— Cowan

گیاه و اتمسفر در نظر گرفته می‌شوند .

تعیین فرضی سرعت تعرق برای يك گیاه مشخص ، واكنشهای بین خاک ،

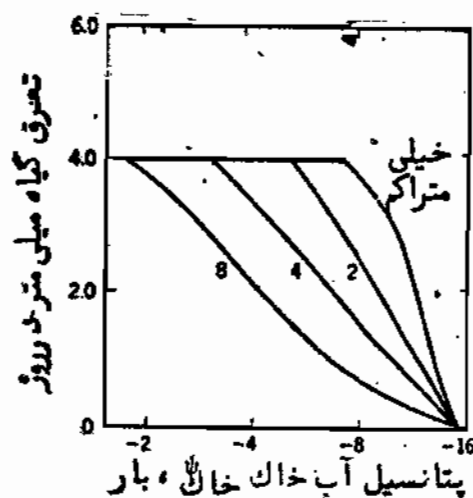


شکل ۸-۲۱: رابطه تخمینی بین سرعت تعرق بر حسب میلی‌متر در روز و پتانسیل آب خاک ، خاک ψ ، برای پتانسیلهای تعرق کم ، متوسط و زیاد . پتانسیل آب خاک (قبل از آنکه ذخیره آب برای گیاه محدود گردد) در مورد سرعتهای تعرق کم به مراتب کمتر از سرعتهای تعرق زیاد می‌باشد . زیرا در سرعتهای تعرق زیاد باید بین توده خاک و سطوح ریشه شیب پتانسیل آب تندتری برقرار باشد که بتواند سرعت آب را بعد لزوم تامین نماید . در مقادیر تعرق مطلق زیاد ، مقدار واقعی تعرق ممکن است همیشه کمتر از تعرق مطلق باشد (از کوان^{۱۹۹} ، ۱۹۶۵) .

در شکلهای ۸-۲۱ تا ۸-۲۳ نتایجی که از بررسی‌های کوان بدست آمده مشاهده می‌شود . در شکل ۸-۲۱ روابطی که بین تعرق و پتانسیل آب خاک برای سه سطح تعرق مطلق انتظار می‌رود نشان داده شده است . در این شکل مشاهده می‌شود که با خشک شدن خاک و کاهش خاک ψ در ابتدا هیچ گونه اثری روی تعرق گذاشته نمی‌شود ، ولی وقتی که هدایت

هیدروایکی به نقطه‌ای می‌رسد که روزه‌ها مسدود شوند (به علت کاهش برگ ψ) مقدار تعرق نیز کاهش می‌یابد. هرچه مقادیر تعرق مطلق افزایش یابد برای رسیدن به این مرحله خاک ψ بیشتری مورد لزوم است و چون برای برقراری جریان شیبهای خاک ψ تندتری مورد نیاز است در نتیجه مقدار ریشه ψ و برگ ψ به ازاء هر مقداری از خاک ψ به سطوح پائین‌تری تقلیل پیدا می‌کند. می‌توان مشاهده کرد که در مواقعی که تعرق مطابق بسیار زیاد باشد، مقدار حقیقی تعرق روزانه در هیچ مرحله‌ای برابر با تعرق مطلق روزانه نخواهد بود.

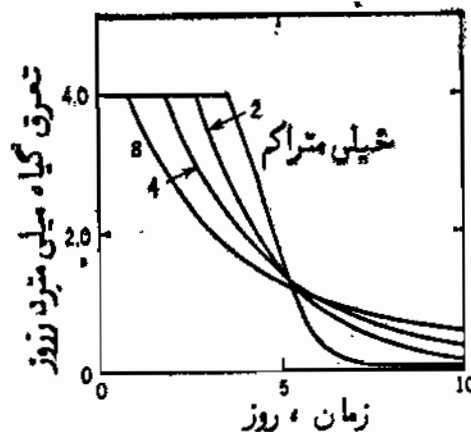
در شکاهای ۸-۲۲ و ۸-۲۳ اثرات تراکم ریشه بر روابط بین تعرق و خاک ψ مشاهده می‌شود. در این حالت فقط مقدار تعرق مطلق متوسط در نظر گرفته شده است. در شکل ۸-۲۲ مشاهده می‌شود که با افزایش



شکل ۸-۲۲: اثر تراکم ریشه بر رابطه بین تعرق روزانه يك گیاه و پتانسیل آب خاک. فرض می‌شود تعرق مطلق مقدار متوسطی باشد که در شکل ۸-۲۱ نشان داده شده است. در زمانی که تراکم ریشه بالا است پتانسیل آب خاک به آن اندازه‌ای که در تراکم ریشه کم دیده می‌شود عامل محدودکننده نخواهد بود. دانسته ریشه عبارت بوده است از ۸، ۴، ۲ سانتی‌متر مکعب خاک و برای هر سانتی‌متر طول ریشه و تراکم خیلی زیاد. این دانسته‌ها معمولاً

کمتر از تراکم ریشه‌ای است که در گیاهان زراعی مشاهده می‌شود (از کوان^{۲۰۰}، ۱۹۶۵).

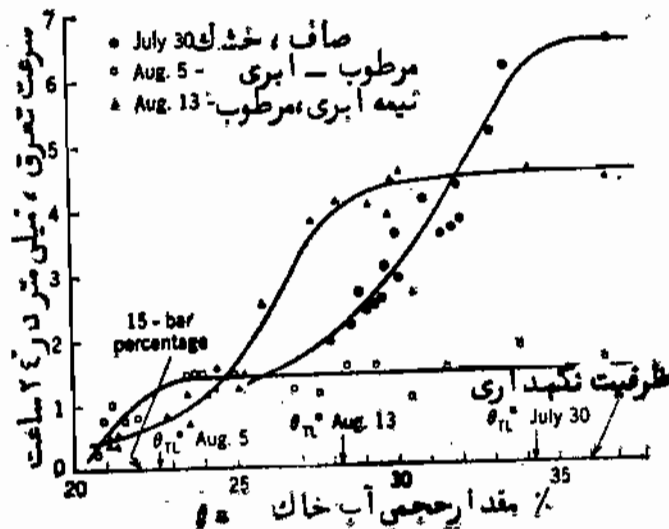
تراکم ریشه‌ها، مقادیر تعرق مطلق نیز به ازاء يك خاك مشخص افزایش یافته و برای برقراری جریان به سرعت که مورد نظر است مقادیر ریشه ψ - خاك ψ کمتری مورد لزوم می‌باشد. در شکل ۸-۲۳ همین ارقام برای خاکی که رطوبت اولیه آن ۲/۰ سانتی‌متر مکعب آب در هر سانتی متر مکعب خاك بوده است نسبت به زمان ترسیم شده است و اثر بارز تراکم ریشه‌ها مجدداً مشاهده می‌گردد. از عكس العملهائی که در این دو شکل مشاهده می‌شود می‌توان چنین نتیجه گرفت که تراکم ریشه موجب کاهش موجودیت آب خاك برای تعرق شده یا این که تا زمایی که خاك ψ به حد مشخصی نرسد اثر تراکم ریشه بر موجودیت آب خاك ناچیز است. نیومن^{۲۰۱} (گفتگوهای شخصی) تخمین زده است که اگر مقدار تراکم ۱۰۰ سانتی‌متر یا بیشتر ریشه در هر سانتی‌متر ریشه در هر سانتی‌متر مربع سطح خاك باشد، مقاومت خاك تا زمانی که پتانسیل ماتریک به کمتر از ۲۵ - بار نرسد عامل محدود کننده نخواهد بود. تراکم ریشه معمولاً بیش از این مقدار بوده و در چنین شرایطی مقاومت خاك به ندرت عامل



شکل ۲۲-۸: کاهش تعرق يك گیاه زراعی بازمان برای تراکمهای ریشه‌ای که در شکل ۲۲-۸ نشان داده شده است. مقدار تعرق در دانسیته‌های زیاد در حد مطلق بوده و زمان آن نیز طولانی‌تر است ولی بعد از آن مقدار افت آن حتی سریعتر از گیاهانی است که جذب آب در آنها کم می‌باشد (از کوان^{۲۰۲} ۱۹۶۵).

محدودکننده خواهد بود.

نتایج اساسی الگوی کوان در بسیاری از مطالعات صحرایی و آزمایشگاهی که بر روی اثر وضعیت آب خاک و شرایط تبخیر بر تعریق و تبخیر انجام شده مورد تأیید قرار گرفته است (مثلاً دنمیدوشاوی^{۲۰۳} ۱۹۶۲، گاردنر و اهلیگ^{۲۰۴} ۱۹۶۲، ۱۹۶۳؛ اهلیگ و گاردنر^{۲۰۵} ۱۹۶۴). ولی تفاوتی نیز مشاهده شده است مثلاً دنمیدوشاوی (۱۹۶۲) خصوصیات تعریق و تبخیر را در رابطه با مقادیر آب خاک برای ذرت در دامنه‌ای مشخص از شرایط تعریق مطلق مطالعه نموده‌اند (به شکل ۲۴-۸ مراجعه شود). در حالیکه نتایج از نظر کیفی با شکل ۲۱-۸ مطابقت دارد ولی مقدار آب



202— Cowan

203— Denmead and Shaw

204— Gardner and Ehlig

205— Ehlig and Gardner

شکل ۸-۲۴: اثر کاهش مقدار آب خاک بر سرعت تعرق برای روزهای
 که تعرق مطلق زیاد (۳۰ ژولای) متوسط (۵ اوت) و کم (۱۲ اوت) بوده
 است. این شکل عکس‌العملی را نشان می‌دهد که با آن چه در شکل ۸-۲۱
 پیش‌بینی می‌شد مطابقت دارد (از دنمیدو شاول^{۲۰۶}، ۱۹۶۲).

خاکی که تا آن نقطه تعریق و تبخیر در سه حالت تعرق مطلق زیاد، متوسط
 و کم در حد مطلق نگهداری شده است کمتر از آن می‌باشد که در الگو
 پیش‌بینی شده بود و منحنیها بجای این که محور را در مقدار بار ۱۵- = خاک $\frac{1}{2}$
 قطع کنند در محلی بهم می‌رسند که تعرق صفر است.

این تفاوتها در مرحله نخست ناشی از فرضیاتی است که در الگو شده
 و نوسانات تعرق مطلق در خلال روز بسیار سریع در نظر گرفته شده است.
 در حالیکه در مطالعات صحرایی روزهای مقدار تعرق کم و متوسط می‌باشد
 که ابری و مرطوب بوده و احتمالاً در رژیم تبخیر روزانه تغییری حاصل
 نمی‌گردد. ثانیاً احتمال داده می‌شود که عامل آن ساده‌سازی بیش از حد
 الگو باشد که فرض شده است. وقتی خاک $\frac{1}{2}$ به یک حد بحرانی، معمولاً
 ۱۵- بار، برسد تعرق نیز متوقف می‌گردد. اگر این دلایل صحیح باشند
 لازم است که اطلاعات بیشتری در زمینه مطالعات نظری از نوع اطلاعاتی
 که کوان^{۲۰۷} (۱۹۶۵) کسب نموده بدست آورده و بایشرفتهائی از نظر
 تکنیک آزمایش این الگوها بیشتر واقعیت را نشان خواهند داد.

خلاصه

برای تکامل گیاهان بزرگ زمینی، وجود یک سیستم هدایت‌کننده
 آب که بتواند توده‌ای از جریان آب را از ریشه به سطوح تبخیر شاخه‌ها
 برساند الزامی بود. مقاومت سلولهای پارانشیمی در مقابل جریان آب

بقدری زیاد است ، که انتقال آب به مقادیری که برای گیاه کافی باشد . از داخل پوست و مغز کاملاً غیر ممکن است . با حرکت آب از داخل بافت‌های پارانشیمی مثل ریشه‌ها و برگ‌ها مقدار حرکت از داخل جدار سلول‌ها بیشتر صورت می‌گیرد تا از داخل پروتوپلاست‌ها .

جریان پیوسته آب در داخل آوندهای چوبی نه تنها مسیری با مقاومت کم را در برابر جریان سریع آب به وجود می‌آورد بلکه سیستم را نیز کنترل نموده و بین جذب و تعرق تقریباً تعادلی را ایجاد می‌نماید . تلفات آب توسط برگ‌ها موجب تقلیل پتانسیل آب شده که به نوبه خود به ریشه‌ها انتقال یافته و مقدار جذب را افزایش می‌دهد . کاهش جذب آب موجب کاهش پتانسیل آب شده که به شاخه‌ها انتقال یافته و با کاهش آماس و سته شدن روزنه‌ها مقدار تعریق نیز تقلیل می‌یابد .

غالباً حرکت آب در داخل گیاهان معرق به جریان الکتریسیته از داخل سیستمی هادی که شامل مقاومت‌های مختلف باشد تشبیه می‌گردد . از کاربرد قانون اهم در انتقال آب ، به عنوان فرآیند پیوسته‌ای (از خاک تا هوا) . می‌توان چنین نتیجه گرفت که بزرگترین مقاومت در مقابل حرکت آب در محلی صورت می‌گیرد که جریان بصورت بخار باشد و این مقاومت است که حرکت آب در داخل گیاه را کنترل می‌نماید . این يك ساده سازی بیش از حد است ، زیرا ، از تغییر حالت آب از مایع (که حرکت آن متناسب است با اختلاف پتانسیل آب) به بخار (که حرکت آن متناسب است با اختلاف فشار بخار) صرف نظر می‌گردد .

بهتر خواهد بود حرکت مایع (که در اثر اختلاف پتانسیل آب از خاک تا سطوح تبخیر شاخه‌ها می‌باشد) و حرکت بخار (که در اثر اختلاف فشار بخار می‌باشد) از یکدیگر مجزا گردند . بطور کلی مقاومت گیاه در مقابل حرکت آب کم می‌باشد . مقاومت ریشه‌ها حداکثر ، مقاومت برگ‌ها متوسط

و مقاومت ساقه که در آن از داخل آوندها عبور می‌کند حداقل است. نیروی محرك جریان مایع در اثر کاهش پتانسیل آب شاخه‌ها و به علت تعرق ایجاد می‌شود. از جایی که اندازه سوراخ روزنه‌ها و شیب فشار بخار عامل کنترل‌کننده تعریق در اکثر گیاهان می‌باشد، سرعت جریان آب از داخل گیاه بوسیله خروج بخار آب کنترل می‌گردد.

هنگامی که در اثر خشك شدن خاک یا مقاومت زیاد ریشه (در اثر پائین بودن درجه حرارت و یا تهویه ناکافی) مقدار جذب آب کاهش می‌یابد، پتانسیل آب تقلیل پیدا کرده و از دست دادن آماس برگها باعث بسته شدن روزنه‌ها می‌گردد. بنابراین افزایش مقاومت خاک و ریشه موجب بالا رفتن مقاومت روزنه‌ها شده و بطور غیر مستقیم تعرق را تقلیل می‌دهد.

سرعت حرکت آب به داخل سطوح ریشه و خارج از برگها نسبتاً کم است ولی سرعت حرکت در داخل سیستم آوندی ساقه‌ها نسبتاً زیاد است. در ذرت تخمین زده شده است که سرعت ورود آب به ریشه و خروج آن از برگها ۰.۱/ سانتی‌متر در ساعت است ولی سرعت عبور آن از داخل آوندهای چوبی قاعده ساقه ۱۰۰۰ سانتی‌متر در ساعت یا ۱۰۰۰۰ برابر آن می‌باشد. اندازه‌گیری سرعت جریان آب از داخل ساقه گیاهان چوبی مقادیر بین ۱۰۰ تا ۶۰۰۰ سانتی‌متر در ساعت را نشان داده است.