

فصل پنجم

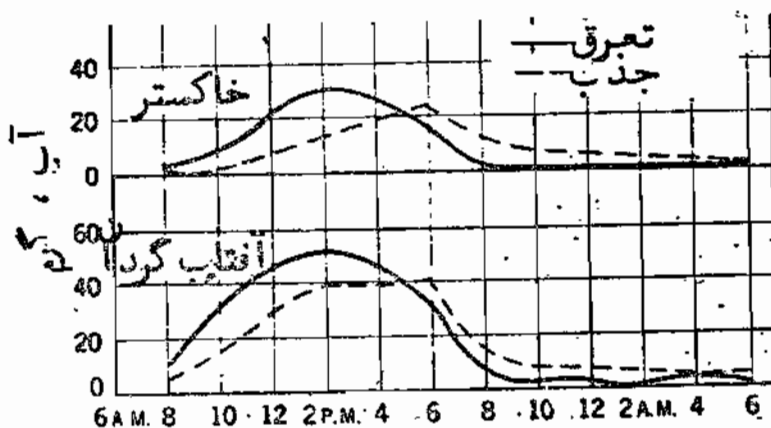
جذب آب

جذب مداوم آب برای رشد و حتی حیات نباتات لازم است . فقط چندتائی از گیاهان مخصوص صحاری گرم و خشك^۱ وجود دارند که میزان تعرق آنها چنان کم است که می‌توانند بدون جذب آب یکی‌دوروز به‌زندگی ادامه دهند . مقدار آبی که گیاه روزانه به‌صورت تعرق از دست می‌دهد غالباً بیش از مقدار آب موجود در گیاه است . مثلاً يك بوته ذرت ممکن است در يك‌روز گرم تابستان ۲ تا ۴ لیتر آب و یا دو برابر وزن آب موجود در خود را از دست بدهد . اگر قسمت اعظم آبی که در اثر تعرق از گیاه خارج شده فوری جایگزین نشود ، نباتات در طی يك‌روز تلف می‌شوند .

رابطه جذب و تعرق

جذب آب فرآیند مستقلی نبوده بلکه به‌میزان آبی که به‌صورت تعرق از نبات خارج می‌شود وابسته است و حتی تا حد زیادی تعرق ، جذب آب را کنترل می‌کند . این امر حداقل در مواردی که آب کافی به‌سهولت در دسترس ریشه نباتات است صادق می‌باشد (به‌شکل ۱-۵ مراجعه شود) . جذب و تعرق به‌وسیله ستون پیوسته آبی که در سیستم آوندی نباتات

وجود دارد بهم مربوط می‌شوند . بنابراین حرکت آب از خاک به هوا از طریق گیاهان به صورت مجموعه به هم پیوسته‌ای از فرایندها در نظر گرفته می‌شود که در آن‌کندترین فرآیند و یا به عبارت دیگر مرحله‌ای که شدیدترین مقاومت نسبت به حرکت در آن رخ می‌دهد میزان کلی تعرق را کنترل می‌کند (کووان^۲، ۱۹۶۵ ؛ گرادمن^۳، ۱۹۲۸ ؛ وان دن هونرت^۴، ۱۹۴۸) . این نظر بانظریه مرسوم که جذب آب را فرایندی مستقل می‌داند و به وسیله فرایندهای اسمزی ریشه کنترل می‌شود کاملاً متفاوت است . در واقع چنانچه بعداً خواهیم دید ، يك مكانيسم جذب اسمزی نیز وجود



شکل ۱-ه : میزان جذب و تعرق گیاهان خشبی و علفی در يك روز

آفتابی و گرم تابستان . درختان در گلدانهای مجهز به وسیله آبیاری خودکار رویانیده شده‌اند (از کرامر^۵، ۱۹۳۷) .

دارد ، ولی ، چنین پدیده‌ای فقط در دورانی که میزان تعرق بسیار کم است و یا درسیستمهای ریشه نباتاتی که قسمتهای هوایی آنها قطع شده پدیدار می‌گردد .

2— Cowan

3— Gradmann

4— Van den Honert

5— Kramer

تغرق کند و سریع در گیاهان و رابطه آن با جذب آب :

وضعیت سیستم هدایت آب در گیاهانی که تغرق آنها کند است با سیستمی که در نباتات سریع التغرق وجود دارد کاملاً متفاوت است . وقتی خاک گرم و مرطوب بوده و میزان تغرق اندک باشد ، آب درآوندهای گیاه تحت فشار مثبت بوده و اگر شکافی در آنها ایجاد گردد خروج و ترشح شیریه نباتی از آن مؤید این نکته خواهد بود . زمانی که تغرق سریع باشد آب موجود در آوندها تحت کشش بوده و خروج شیریه صورت نمی گیرد . اگر قسمتی از ساقه يك نبات غرق را در يك ماده رنگی مثل اسیدفوشین فرو بریم و در قسمتی که زیر مایع رنگی است شکافی ایجاد نمائیم ، تفاوت این دورا می توان نمایش داد . حتی اگر تغرق نبات نسبتاً سریع باشد ، ماده رنگی به سرعت وارد شیار آوند شده و تقریباً به فاصله چندسانتیمتری بالا و پائین شیار ، ساقه رنگی می شود . اگر قبل از ایجاد شکاف در ساقه ، نبات در خاک و هوای مرطوب قرار می داشت ماده رنگی وارد شکاف آوند نمی شد بلکه در گونه های بسیاری از نباتات ، شیریه نباتی از آوند خارج می گردید . چنین آزمایشاتی معرف آن است که آبی که درآوندهای نباتات سریع التغرق جریان دارد تحت فشاری کمتر از يك اتمسفر قرار دارد درحالی که در نباتاتی که تغرق آنها کند است آب موجود درآوندها تحت فشار مثبت است که این فشار اصطلاحاً فشار ریشه نامیده می شود .

وجود چنین تفاوتها حاکی از آن است که ، جذب آب توسط گیاهان سریع التغرق ممکن است به علت مکانیسمی باشد که طرز کار آن بامکانیسم موجود در نباتاتی که تغرق کند دارند متفاوت باشد . مدتها پیش رنر^۶

(۱۹۱۲، ۱۹۱۵) پی برد که جذب در اثر فشار ریشه فقط در ریشه‌های سالم که از تهویه خوبی برخوردارند به وقوع می‌پیوندد و به نظر می‌رسد که فشار ریشه‌ای به فعالیت سلولهای زنده ریشه بستگی داشته و از این نظر آن را اصطلاحاً جذب فعال گفته‌اند. برعکس، جذب آب به وسیله شاخه‌های معرق از طریق ریشه‌های بی‌رمق و مرده و یا حتی بدون ریشه نیز امکان‌پذیر است. به نظر می‌رسد نقش ریشه در نباتات معرق شبیه سطوح جذب‌کننده غیر فعال باشد که در آن حرکت آب به صورت جریان توده‌ای صورت می‌گیرد. از این نظر رنر این فرآیند را جذب غیر فعال نام نهاده است. چون اصطلاحاتی که رنر به کار برده است در کتابها مصطلاح گردیده ما نیز از آنها استفاده خواهیم کرد. ولی به خواننده هشدار داده می‌شود که جذب فعال به نحوی که در این کتاب یا به وسیله رنر مورد استفاده قرار گرفته است به آن معنی نیست که آب در اثر جذب غیر اسمزی یا انتقال فعال وارد ریشه نبات می‌شود. بعد از مطالعه بخش بعدی این کتاب، این نکته نیز بر خواننده روشن خواهد شد.

تمامی جذب آب از خاک به ریشه در امتداد شیب نزولی پتانسیل آب صورت می‌گیرد ولی علت این شیب در جذب فعال و غیر فعال متفاوت است. در جذب فعال که در نباتات کندتغرق رخ می‌دهد کاهش پتانسیل آب در شیره آوندی تماماً و یا اکثراً به دلیل تجمع اجسام حل‌شدنی در آوندها بوده و فشار شیره آوندی مثبت است. در اثنای جذب غیر فعال در گیاهان سریع‌التغرق غلظت اجسام حل‌شدنی در شیره آوندی کم بوده و پائین افتادن پتانسیل آب در درجه اول در اثر کاهش فشار یا ایجاد مکش در شیره آوندی است. پتانسیل آب در شیره آوندی را می‌توان در رابطه زیر نشان داد.

$$\psi = \psi^s + \psi^p \quad (5-1)$$

(شیره آوندی)

در اثنای جذب فعال مقدار ψ/s نسبتاً کم و معادل ۱- و یا ۲- بار و ψ/p معمولاً مثبت بوده و مقدار آن معادل ۱ بار است. در حین جذب غیر فعال مقدار ψ/s نسبتاً بالا بوده (مثال: شیره آوندی بسیار رقیق است) ولی مقدار ψ/p کم و اغلب منفی است. از این جهت ممکن است (شیره آوندی) ψ به مقدار چند یا چندین اتمسفر منفی باشد. بسته به سرعت تعرق حالات بینابینی نیز می‌تواند وجود داشته باشد.

جذب غیر فعال در نباتات معرق

صاحب نظران در این مورد متفق القولند که منشاء نیروهائی که باعث جذب غیر فعال در نباتات معرق می‌شوند نه در ریشه‌ها بلکه در شاخ و برگ گیاه متمرکز است. مقدار جذب آب به وسیله میزان آبی که شاخه‌ها از دست می‌دهند کنترل می‌شود نه به وسیله فعالیت ریشه‌ها.

مکانیسم جذب غیر فعال

وقتی آب از برگ‌ها تبخیر می‌شود، کاهش پتانسیل آب در سلولهای برگ موجب حرکت آب از آوندها به طرف رگبرگ‌ها می‌شود. خروج آب از آوندها فشار شیره آوندی و در نتیجه پتانسیل آن را تقلیل می‌دهد. این کاهش از طریق ستونهای آب پیوسته آوندها و دیواره‌های اشباع شده از آب به سیستم ریشه‌ها منتقل می‌شود. کاهش پتانسیل آب در آوندهای ریشه شیبی را ایجاد می‌کند که آب در امتداد آن از سطح ریشه و بافت‌های میانی حرکت کرده وارد آوندها می‌گردد. وقتی میزان تعرق کم باشد آب از سلولهای زنده ریشه پخشیده شده و وارد برگ‌ها می‌گردد. در هر حال

حرکت آب به داخل ریشه با مقدار قابل ملاحظه‌ای مقاومت روبرو است . از این جهت با افزایش میزان تعرق تأخیر بین جذب و تعرق و نیز پخشیدگی به قدری کم می‌شود که میزان جذب قادر نخواهد بود نیاز نبات را نسبت به آب تأمین نماید (لویت^۷، ۱۹۵۶) . فشار شیره آوندی کاهش یافته و بالاخره به زیر صفر تنزل می‌کند و از این جهت آب تحت کشش قرار می‌گیرد . تحت این شرایط می‌توان گفت عبور آب از نبات به وسیله جریان توده‌ای به صورت ستونهای پیوسته‌ای در اثر نیروهای جذب کننده یا ماتریک ایجاد شده در سطوح تبخیر ساونهای برگ انجام می‌شود .

با این توضیحات می‌توان قبول کرد که تئوری چسبندگی در مورد بالا رفتن شیره نباتی صادق است . از تئوری چسبندگی در فصل هشتم به تفصیل صحبت خواهد شد و در این جا کافی است گفته شود بحث‌هایی که در باره چگونگی کار این تئوری می‌شود به مراتب مثبت‌تر از نظریاتی است که این تئوری را نفی می‌کند . نظریه‌ای که بیان می‌دارد میزان جذب آب در نباتات معرق معمولاً با مقدار آبی که از گیاه هدر می‌رود کنترل می‌شود با رابطه‌ای که بین این دو فرآیند در جدول ۱-۵ نشان داده شده است تائید می‌شود . وقتی تعرق شدید است جذب آب تا اندازه‌ای نسبت به آن لنگش دارد ولی جذب هم ال‌راماً همان مسیر تعرق را دنبال می‌نماید .

جدول ۱-۵ مقدار پتانسیل نسبی آب در خاک، پوست ریشه و شیره
آوندی برای نباتات کند و سریع التفرق در رطوبت حدود ظرفیت زراعی.
(تخمین ارقام برحسب بار می باشد، فشار مثبت در شیره آوندی
گیاهان کند تفرق ممکن است به تشریح داده به خارج منتج گردد).

گیاهان کند تفرق، جذب فعال		گیاهان سریع التفرق جذب غیر فعال		خاک
پوست ریشه	شیره آوندی	پوست ریشه	شیره آوندی	
—۰/۵	—۲/۰	—۰/۵	—۰/۵	ψ —۰/۱
—	—	—	—	ψ_m —۰/۲
۲/۰	۰/۵	۱—۰	—۵/۰	ψ_p —
—۱/۰	—۱/۵	—۴/۰	—۵/۵	ψ_w —۰/۳

لنگش بین جذب و تفرق به علت مقاومتی است که در مقابل حرکت آب در سیستم و مخصوصاً در سلولهای ریشه پدید می آید. بدیهی است که قسمت اعظم مقاومت در مقابل حرکت آب در سلولهای زنده رخ می دهد زیرا مقاومت در مقابل عبور آب در ریشه هائی که تحت شیب فشاری قرار دارند با کشته شدن آنها به مراتب کاهش می یابد (رنر^۸ ۱۹۲۹؛ کرامر^۹ ۱۹۳۲؛ بروور^{۱۰}، ۱۹۵۴). اوردین و کرامر^{۱۱} (۱۹۵۶) نشان داده اند که کشته شدن ریشه ها مقاومت در مقابل ورود آب به طریقه پخشیدن را نیز کاهش می دهد. کندن ریشه ها منجر به افزایش موقتی میزان جذب آب گردیده و دوره لنگش جذب را به هنگام تغییر میزان تفرق کاهش می دهد.

8— Renner

9— Kramer

10— Brouwer

11— Ordian and Kramer

این مطلب در شکل ۱۷-۸ نشان داده شده است. اهمیت نسبی مقاومت ریشه‌ها، ساقه و برگها در فصل هشتم مورد بحث قرار خواهد گرفت. گوبر^{۱۲} (۱۹۶۴ و ۱۹۶۴) گزارش داده است که ترکیباتی مثل اسید سوکسینیک مقاومت ریشه‌ها را در برابر حرکت آب تقلیل می‌دهد. علت این امر چنین فرض شده است که این اسیدها برلایه‌های چربی غشاء سیتوپلاسمی اثر می‌گذارند. ولی احتمال می‌رود که کاهش ذکر شده در واقع به علت صدمه‌ای است که به ریشه‌ها وارد می‌آید (نیومن و کرامر^{۱۳}، ۱۹۶۶). از طرف دیگر ریشه‌هایی که در شرایط غلظتهای کم مواد بازدارنده تنفس (بروور ۱۹۵۴؛ لوپوشینسکی^{۱۴}، ۱۹۶۴)، کمبود تهویه و دمای کم قرار می‌گیرند مقاومتشان در مقابل حرکت آب افزایش می‌یابد. این مطلب در فصل ششم که مربوط به عوامل مؤثر بر جذب آب است بحث خواهد شد.

مسیر شعاعی حرکت آب

در این جا مناسب به نظر می‌رسد که به بحثی که در فصل چهارم کردیم باز گردیم. در آن فصل عبور آب و اجسام حل‌شدنی از سلولهای بین پوست ریشه و آوندها مورد گفتگو قرار گرفت. از کندی تعادل بین آب واکوئولی در ریشه نباتات معرق و آب ردیاب چنین برمی‌آید که برخلاف آنچه معمولاً تصور می‌شد جریان اصلی آب به جای عبور از سلولهای پارانشیمی از واکوئولهای سلولهای پارانشیمی عبور می‌کند (بیدولف و

12— Kuiber

13— Newman and Kramer

14— Lopushinsky

همکاران^{۱۵}، ۱۹۶۱؛ کلین^{۱۶}، ۱۹۵۳؛ رینی و وادیا^{۱۷}، ۱۹۶۵) و درای و همکارانش (به ودرلی^{۱۸}، ۱۹۶۳ مراجعه شود) با استفاده از روشی کاملاً متفاوت به این نتیجه رسیده‌اند، که قسمت اعظم حرکت آب در ریشه‌ها، به‌جز عبور از اندودرم، از دیواره ساولها صورت می‌گیرد. به‌نظر می‌رسد که یونها نیز ممکن است در مسیر خود به‌طرف آوندها از واکنش‌های سلولهای ریشه عبور نمایند (به‌فصل هفتم مراجعه شود).

این ایده که حرکت آب در درجه اول در دیواره‌های سلول رخ می‌دهد ممکن است بامشاهداتی که در آنها عوامل مؤثر بر نفوذپذیری پروتوپلاسم به‌مقدار زیادی بر حرکت آب در داخل ریشه نیز مؤثر بوده‌اند مفایرت داشته باشد. این وضعیت متعارض با توجه به نکاتی که ذیلاً می‌آید روشن می‌شود. اولاً، تمامی حرکت آب در دیواره ساولها صورت نمی‌گیرد بلکه بدیهی است که مقداری از آن از پروتوپلاسمهائی که به موازات دیواره سلولها کشیده شده‌اند عبور می‌کنند. توزیع ظرفیت حمل بین این دو مسیر به سطح مقطع و مقاومت آنها بستگی دارد. ثانیاً، دیواره‌های ساول کاملاً مرده نیستند بلکه رشته‌هائی از سیتوپلاسم، پلاسمادزمتا که شرایط فیزیکی‌شان باید بر مقاومت در مقابل جریان آب در دیواره ساولها اثر بگذارد در جوار ساولها پراکنده است، ثالثاً در بیشتر ریشه‌ها، در یکی از مراحل آب باید از یک مانع پروتوپلاسمی، که در ریشه‌های جوان ممکن است در اندودرم و در ریشه‌های مسن‌تر در کامبیوم باشد عبور کند. حتی اگر حرکت آب اساساً از دیواره‌ها باشد، عواملی که بر حالت فیزیکی پروتوپلاسم مؤثر می‌باشند مقاومت در مقابل حرکت آب را تغییر می‌دهند.

15— Biddulph et al

16— Cline

17— Raney and Vaadia

18— Weatherley

جذب فعال و نظریه‌های فشار ریشه‌ای

گوناگونی اظهار نظرها در مورد علل فشار در ریشه و ساقه نباتات به حدی است که در بین فرآیندهای گیاهی تعداد معدودی را می‌توان یافت که از حیث تنوع نظریات بر آن پیشی گیرند. علت این امر ناشی از آن است که کوشش گردیده است پدیده‌های مختلف از قبیل خروج اجسام حل‌شدنی آلی از شهد گل و غدد برگهای گیاهان حشره‌خوار، تراوش شیره از شکافهای ساقه و خروج مواد از گیاه را براساس يك مکانیسم واحد بیان گردد.

نظریات متعددی را که پیرامون جذب فعال و پیدایش فشار ریشه موجود است می‌توان به سه گروه تقسیم کرد. دسته اول شامل نظریاتی است که می‌پندارد سلولهای ریشه دارای فعالیتی در جهت تراوش اجسام بدخارج است. دسته دوم تئوریهای الکترواسمزی را در نظر داشته، در حالی که نظریه دسته سوم براین فرض استوار است که جذب فعال يك فرآیند ساده اسمزی است و عمل سلولهای ریشه دراین فرآیند شبیه غشاء نیمه تراوای اسمزسنج (اسمومتر) است.

نظریات تراوش در رابطه با فشار ریشه

عده‌ای از نویسندگان، تفاوت بین نفوذپذیری قسمت داخلی و خارجی سطوح سلولهای ریشه را موجب تراوش آب به داخل آوندها می‌دانند. اورسپرانگ^{۱۹} (۱۹۲۹) مدعی است که نیروی مکش در قسمت‌های داخلی سلولهای اندودرم و پارانشیم آوندی بیش از قسمت‌های خارجی این

ساواها است . استرهوت^{۲۰} (۱۹۴۷) پیشنهاد کرده است که اگر غلظت اجسام حل شدنی در يك طرف سلول از طرف دیگر آن بیشتر باشد تراوش يك جهت آب امکان پذیر است ولی شاهدهی که مؤید وجود این حالت باشد در دست نیست . فرانک و مایر^{۲۱} (۱۹۴۷) يك سیستم ابتکاری را پیشنهاد کرده است که در آن هر کدام از حلال یا اجسام حل شدنی ممکن است با صرف مقداری انرژی در جهت مخالف شیب غلظت حرکت نمایند . اما این که به توان به وسیله انرژی حاصل از تنفس تفاوت های قابل توجهی از نظر نفوذ پذیری ، غلظت و یا پتانسیل شیمیائی در دو طرف سلول ایجاد نمود ، مورد شك و تردید است بنابراین در چگونگی اثر این مکانیسم به منظور ایجاد حرکت آب به مقدار قابل ملاحظه ، جای تردید است .

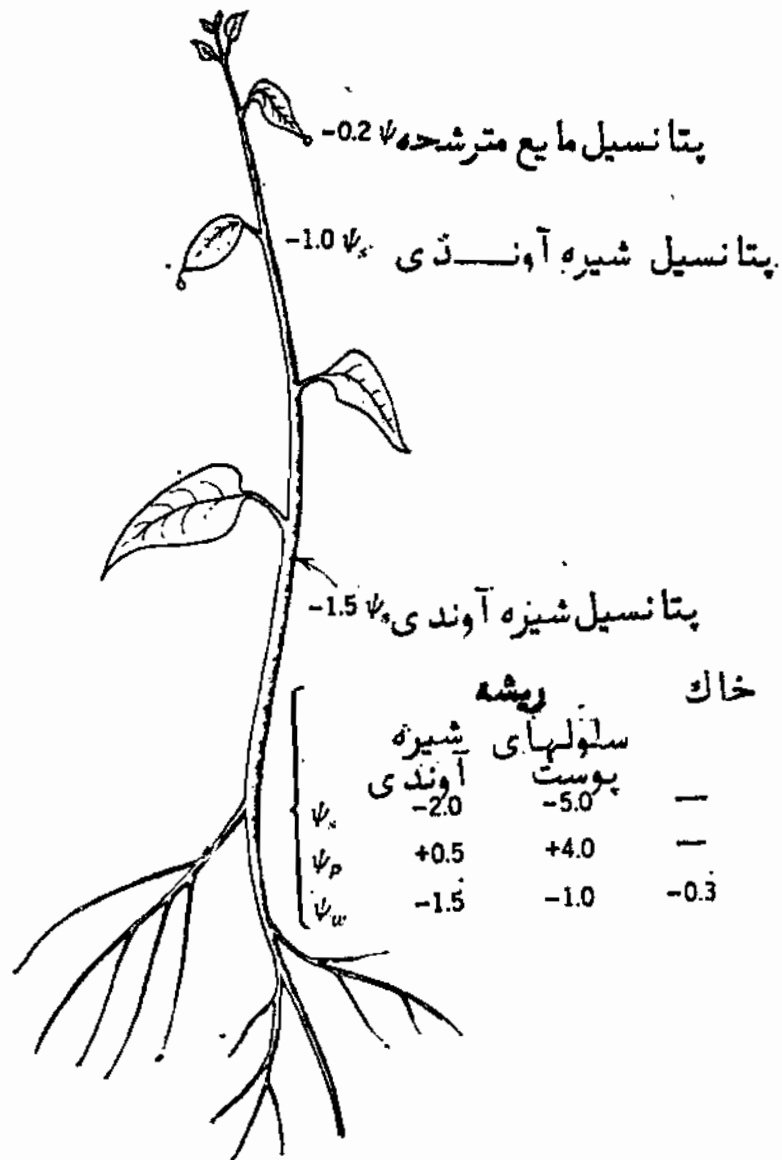
به علت عدم کفایت تئوریهای تراوش در بیان حرکت آب ، توجه به آن در اثنای ربع اول این قرن رو به خاموشی گرائید . در حدود سال ۱۹۴۰ پیدایش شواهد جدید مبنی بر این که عاملی غیر اسمزی ممکن است در جذب آب به وسیله سلولهای ریشه دخالت داشته باشد ، دوباره توجه را به سوی نظریه های حرکت آب معطوف ساخت . درباره این موضوع کرامر^{۲۲} (۱۹۵۶) مطالب زیادی را بررسی نموده است . وان اوربیک^{۲۳} (۱۹۴۲) گزارش نموده است که فشار مایعی که از سیستم ریشه ای گوجه فرنگی خارج می شود تا اندازه ای کمتر از فشار اسمزی محلولی است که می تواند ترشح را متوقف سازد . وی این اختلاف را به منزله معیار تراوش غیر اسمزی آب به داخل آوندها دانسته است . گزارش دیگر او حاکی از آن است که ۵۰ تا ۷۰ درصد فشار را می توان با استفاده از KCN خنثی نمود

20— Osterhout

21— Franck and Mayer

22— Kramer

23— Overbeek



شکل ۲-۵: کاهش پتانسیل اسمزی ψ_s شیره آوندی در طی حرکت آن در داخل گیاه به علت انتقال نمک به داخل سلولهای مجاور آوندها . ارقام داده شده نظری بوده ولی مقدار کاهش براساس اندازه گیریهای کلیپر و کوفمان^{۲۴} (۱۹۶۶) و اورتلی^{۲۵} (۱۹۶۶) ذکر شده است . ارقام ریشه نشان می دهند که چطور شیب پتانسیل آب ψ_w در گیاهان کم تعرق از خاکی که

رطوبت آن درحد ظرفیت زراعی است از میان پوست ریشه بابتانسیل اسمتیک کمتر از خاک با آوندها ولی بابتانسیل آبی متوسط بطرف آوندها ایجاد می‌شود .

و این فشار خنثی را جزء غیر اسمزی نامیده‌است . روزن^{۲۶} (۱۹۴۷) ، (۱۹۴۴) ادعا کرده‌است که فشار ریشه تماماً غیر اسمزی است و علت این که موادی مثل KCN نمی‌توانند آن را کاملاً خنثی نمایند این است که این مواد نمی‌توانند کاملاً مانع تنفس گردند . اخیراً هوس و فیندلی^{۲۷} (۱۹۶۶) پیشنهاد نموده‌اند که وقتی محلول خارجی و شیرۀ آوندی که از تنه درخت خارج می‌شود دارای پتانسیل اسمزی یکسانی باشند ، مقدار کمی آب به صورت غیر اسمزی وارد ریشه می‌گردد . ولی بادر نظر گرفتن این واقعیت که در حینی که شیرۀ آوندی به طرف بالا می‌رود مقدار قابل ملاحظه‌ای نمک از آن خارج می‌شود ، پتانسیل اسمزی موادی که در اثر فشار از ریشه خارج می‌شود احتمالاً بالاتر از پتانسیل اسمزی در مناطقی است که آب از آن جاها جذب می‌گردد (کلیپر^{۲۸}، ۱۹۶۷ ؛ کلیپر و کوفمن^{۲۹}، ۱۹۶۶ ؛ اورتلی^{۳۰}، ۱۹۶۶) . افزایش پتانسیل اسمزی شیرۀ آوندها در شکل ۲-۵ نشان داده شده‌است . خوانندگان باید به خاطر داشته باشند که پتانسیل اسمزی در حینی که نمک خارج می‌شود افزایش پیدا کرده و یا کمتر منفی می‌شود . این اوضاع می‌تواند مبین تناقضاتی باشد که وان اوربیک و دیگران گزارش داده‌اند . درسالهای اخیر اغلب فیزیولوژیستها به تئوریهای تراوش فشار ریشه‌ای توجهی نمی‌کنند ، زیرا نفوذپذیری زیاد غشاءهای سلولی

26—Rosene

27—House and Findlay

28—Klepper

29—Klepper and Kaufmann

30—Oertli

در مقابل حرکت آب ، جذب فوق العاده غیر اسمزی آب را بسیار غیر محتمل می سازد (لویت^{۳۱}، ۱۹۴۷، ۱۹۴۸) اوردین و کرامر^{۳۲}، ۱۹۵۶.

نظریه های الکترو اسمزی

در سالهای اخیر تعدادی از محققین ، فشا ریشه را به حرکت الکترو اسمزی آب به داخل آوندها منسوب کرده اند (کالر^{۳۳}، ۱۹۳۰ ؛ لاند^{۳۴}، ۱۹۳۱ ؛ هیل^{۳۵}، ۱۹۳۳) این تبیین جالب توجه است زیرا این امر به خوبی شناخته شده است که می توان تحت تأثیر یک جریان الکتریکی ، آب را از یک غشاء عبور داد . اگر نفوذ پذیری غشاءها ثابت بماند ، حجم جریان کم و بیش با تفاوت بین پتانسیل الکتریکی سبب مستقیم داشته و جهت جریان به طرف قطبی است که با غشاء مورد نظر هم علامت باشد . از آنجائی که غشاءهای سلولزی که با آب در تماسند دارای بار منفی می باشند ، آب به طرف قطب منفی ، که در قسمت داخلی ریشه قرار دارد حرکت می کند . لاندگرا^{۳۶} (۱۹۴۰) اختلاف پتانسیل بین سطح و قسمت داخلی را حدود ۱۰۰ میلی ولت اندازه گیری کرده است ولی به نظری چنین کمیتی ناچیزتر از آن است که به تواند موجب حرکت مهمی گردد . بلینکز و ایرت^{۳۷} (۱۹۵۱) با بکار گرفتن پتانسیل الکتریکی معادل ۱۰۰ تا ۲۰۰ میلی ولت نتوانستند در سلولهای نایتلا موجبات حرکت آب را فراهم سازند .

فنسون^{۳۸} (۱۹۵۸ ، ۱۹۵۷) علاقه به حرکت الکترو اسمزی آب را احیا کرده است . وی مشاهده کرد که بین دوره های پتانسیل الکترو اسمزی

31—Levitt

32—Ordin and Kramer

33—Keller

34—Lund

35—Heyl

36—Lundegradh

37—Blinks and Airth

38—Fenson

و دوره‌های ترشح مایعات از ریشه همبستگی وجود دارد. دینتی^{۳۹} (۱۹۶۳) به محدودیتهای الکترواسمزی به عنوان يك وسیله مؤثر در حرکت آب اشاره نموده و بعید به نظر می‌رسد که الکترواسمز در حرکت آب عامل مهمی باشد.

نظریه‌های اسمزی

همان‌طور که در فصل اول اشاره گردید آب در امتداد شیب پتانسیل آن حرکت می‌کند این عبارت به معانی کمبود فشار پخشیدگی، نیروی مکش و پتانسیل مکش توسط نویسندگان دیگر به کار می‌رود که ممکن است تا اندازه زیادی مستقل از پتانسیل اسمزی بافتها باشد.

همان‌طوری که در جدول ۱-۵ و شکل ۲-۵ نشان داده شد آب می‌تواند به وسیله پدیده اسمزی از محلول رقیق خاك که دارای فشاری معادل ۰/۳- بار است وارد شیره آوندی که پتانسیل آن برابر ۰/۲- بار است به شود. آب در حین حرکت از سلولهای پوستی پاراناشیمی متورم با پتانسیل اسمزی ۵- یا ۶- بار ولی با پتانسیل آب فقط ۱- بار می‌گذرد. چنین گیاهی با فشار ایستابی ۰/۵- بار در شیره آوندی خود ممکن است در ریشه چنان فشاری ایجاد نماید که موجب ترشح آن به خارج گردد.

اولین کسی که از این اصول برای تفسیر فشار ریشه استفاده نمود اتکینز^{۴۰} (۱۹۱۶) بود که اظهار داشت (صفحه ۲۰۳) «جریان آب از خاك به قسمتهای چوبی ریشه‌ها از طریق سلولهای پوستی صورت می‌گیرد» زیرا فشار اسمزی خاك به مراتب بیشتر از آوندها بوده و چون در اثر فشار داخلی کاملاً آماس شده هستند صرفاً به عنوان يك غشاء نیمه تراوای

پیچیده عمل می‌کنند. اسکات و پرستی^{۴۱} (۱۹۲۸) و سپس نویسندگان بسیاری اندودرم را به‌مثابه غشاء نیمه‌ترازای ریشه در نظر گرفته‌اند. در تبیین اسمزی ریشه را اسمزسنجی می‌پندارد که در آن آب در امتداد شیب نزولی پتانسیل آب از قسمت خارجی به‌داخلی ریشه و از میان یک غشاء نیمه‌تراوا که از بافت‌های اندودرمی یا بافت‌های دیگر تشکیل یافته‌است جریان دارد.

مشکل اصلی در تفسیر نظریه اسمزی فشار ریشه، توضیح این مسأله است که چگونه می‌توان غلظت مواد محلول در مجاری آوندهای ریشه را به‌نحوی حفظ کرد که به‌تواند شیب لازم جهت ایجاد پتانسیل آب را در ریشه‌ها به‌وجود آورد. اتکینز (۱۹۱۶) پیشنهاد کرده‌است که قند از سلول‌های متصل‌کننده پارانشیمی به‌داخل آوندها تراوش می‌نماید. پرستی (۱۹۲۲) عقیده دارد که ممکن است از سلول‌های متمایزکننده قسمت‌های مجاری آوندی و نیز سلول‌های آماس‌شده اطراف مقدار کافی اجسام حل‌شدنی تأمین گردد. این محققین فرضیه‌های خود را براساس تجزیه شیر حاصله از نباتات خشبی در فصل بهار قرار داده بودند. از این نظر، احتمال دارد در بیان اهمیت قند در حفظ فشار اسمزی شیر آوندی مبالغه کرده باشند. وان‌اوربیک^{۴۲} (۱۹۴۲) نتوانست در شیر آوندی گوجه‌فرنگی قند پیدا نماید و به‌نظر می‌رسد مقدار قند در ترشحات آوندی اکثر گونه‌های علفی ناچیز باشد ولی غلظت نمک ممکن است نسبتاً بالا باشد. ایتون^{۴۳} (۱۹۴۳) گزارش داده‌است که مواد مترشح از ساقه پنبه پتانسیل اسمزی معادل ۱/۵- تا ۲/۴- بار را می‌باشند. استوکینگ^{۴۴}

41— Scott and Priestly

42— Van Overbeek

43— Eaton

44— Stocking

(۱۹۴۵) پتانسیاهای اسمزی در حدود ۱/۹ - بار را در کدو ملاحظه کرده است. وان اوربیک^{۴۵} (۱۹۴۲) پتانسیل اسمزی ریشه گوجه فرنگی را در محلولهای غذائی هوگلاند ۱/۳ - بار و در آب مقطر ۰/۴ - بار ثبت کرده است .

هیلمو^{۴۶} (۱۹۵۳) پیشنهاد نموده است که امکان دارد عناصر تازه تشکیل دهنده آوندها حتی بعد از گسیخته شدن پروتوپلاستها نیز به تجمع نمک در خود ادامه داده و نتیجتاً موجب حرکت اسمزی گردند . این نظریه که شبیه آن قبلاً توسط پرستلی^{۴۷} (۱۹۲۲) ارائه شده ، هنگامی جالب می بود که آوندهای جدید به مقدار کافی جهت تولید نمک ایجاد می گردید . اسکات^{۴۸} (۱۹۶۵ ، ۱۹۴۹) ادعا می کند در برخی ریشه ها پیدایش پروتوپلاستهای زنده در عناصر آوندی و در مناطق جذب صورت می گیرد . اندرسون و هوس^{۴۹} (۱۹۶۷) گزارش کرده اند که بین پروتوپلاستهای زنده آوندها و مقدار نمک جذب شده توسط ریشه های ذرت رابطه ای برقرار است . ولی امکان این که مقدار کافی نمک با این روش جذب گردد کم است . به علاوه در بعضی موارد ریشه های کاملاً به خواب رفته از خود فشار ریشه ای نشان می دهند که حاکی از آن است که جذب فعال حتی زمانی که تقسیم سلولی صورت نمی گیرد نیز اتفاق می افتد . این مسئله نیز در فصل هفتم مورد گفتگو قرار گرفته است .

هوگلاند^{۵۰} (۱۹۴۴ صفحات ۸۴ تا ۹۲) بر رابطه نزدیک بین تجمع نمک در ریشه ها و پیدایش فشار ریشه و ترشح آب به خارج از گیاه تأکید

45— Van Overbeek

46— Hylmo

47— Priestley

48— Scott

49— Anderson and House

50— Hoagland

نموده است. این فرآیند فقط زمانی رخ می‌دهد که ریشه‌ها سالم بوده و به‌خوبی تهویه شده و در محلولی رقیق از نمک با درجه حرارت متوسط قرار گرفته باشند. اگر چنانچه ریشه‌ها در آب مقطر فرو برده شوند و یا این‌که در معرض کمبود هوا و دمای کم قرار گیرند فشار آنها و نیز ترشح مواد به‌خارج از گیاه متوقف می‌شود.

ایتون (۱۹۴۳) اظهار داشته‌است که برای اثبات وجود فشار ریشه يك عمل اسمزی ساده نیز تكافو می‌نماید. وی گزارش کرده‌است که سرعت ترشح آب به‌خارج از گیاه در سیستم ریشه‌ای پنبه متناسب است با اختلاف فشار اسمزی بین شیرۀ آوندی و محلول خارج. وان‌اندل^{۵۱} (۱۹۵۳) نیز به‌نتیجه‌مشابهی رسیده‌است. اگر چنانچه سیستم‌های ریشه‌ای از آب به‌داخل محلولی با فشار اسمزی حدود ۲ اتمسفر انتقال یافته و سپس دوباره به آب برگردانده شوند به‌فوری عمل ترشح آب به‌خارج از تنه گیاه تبدیل به جذب آب و سپس بالعکس می‌شود. این حرکات که در کمتر از يك دقیقه اتفاق می‌افتد می‌تواند برای بارها تکرار گردد و بیش از هر مکانیسم دیگر به مکانیسم اسمزی شباهت دارد.

گاهی اوقات گفته می‌شود، که کاهش میزان ترشحات گیاه در اثر مواد بازدارنده تنفس یا کمبود تهویه که اکثراً با پی‌یود (دوره) روزانه فشار ریشه همراه است، به دلیل مکانیسمی است که مستقیماً با متابولیسم (سوخت و ساز) گیاه بستگی دارد. مثلاً گراکانین^{۵۲} (۱۹۶۴) گفته‌است که جزئی از فشار ریشه غیر اسمزی است و مبدأ فشار ریشه و تراوش مواد به‌خارج یکی نیست زیرا غلظت مواد بازدارنده تنفس که بتواند این دورا متوقف سازد یکی نخواهد بود. این گفته‌ها این واقعیت را ظاهر می‌سازند که تجمع نمک بسته به صرف مقداری انرژی متابولیکی بوده و

اصلاح نفوذپذیری غشاءهای سلولی که آب و املاح از آنها عبور می‌نماید با عواملی صورت می‌گیرد که بر متابولیسم نیز مؤثرند. این حقیقت که جذب آب و نمک به شدت به وسیله مواد بازدارنده تنفس کاهش می‌یابند به خودی خود دلیل بر این نیست که آیا این مواد مستقیماً جذب گیاه می‌شوند یا جذب آنها به صورت فعال صورت می‌پذیرد. جذب غیر فعال آب به ریشه که در نتیجه وجود شیب فشار انجام می‌شود به شدت به وسیله مواد بازدارنده تنفس (بروور^{۵۳}، ۱۹۵۴؛ لوپوشینسکی^{۵۴}، ۱۹۶۴؛ میز و ودرلی^{۵۵}، ۱۹۵۷، و دیگران) و نیز کمبود تهویه (کرامر^{۵۶}، ۱۹۴۰، ۱۹۵۱؛ کرامر و جکسون^{۵۷}، ۱۹۵۴) تقلیل می‌یابد.

با توجه به اطلاعات موجود، اگرچه توضیح برخی مسائل مشکل است، ولی تبیین فشار ریشه‌ای بر مبنای عمل اسمز احتمالاً بهتر از روشهای دیگر است. مثلاً در مورد توضیح این که تجمع نمک در آوندها چگونه صورت می‌گیرد دلایل قانع‌کننده‌ای وجود ندارد. این مسأله در فصل هفتم مورد گفتگو قرار گرفته است.

پدیده فشار ریشه

فشار ریشه و در نتیجه ترشح شیر گیاهی به خارج از جمله مسائلی است که توجه پژوهشگران را از دیرباز تا به حال به خود معطوف کرده است.

53— Brouwer

54— Lopushinsky

55— Mees and Weatherley

56— Kramer

57— Kramer and Jackson

اختلافات مخصوص

در سالهای اخیر سعی نشده است که لیست گیاهانی که در آنها فشار ریشه‌ای مشاهده می‌گردد تهیه شود ولی این پدیده در صدها گونه گیاهی دیده شده است. ویلر^{۵۸} (۱۸۹۳) شواهدی را جمع‌آوری کرده است که در ۱۲۶ گونه گیاهی متعلق به ۹۳ خانواده از سرخسها گرفته تا نهانزادان و پیدازادان ترشح آب (اشك) به خارج از گیاه مشاهده شده است. و نیز به این لیست ۶۲ گونه دیگر را که خود پیدا نموده افزوده است. متأسفانه ویلر در مجموعه خود علاوه بر گیاهانی که در آنها فشار حقیقی ریشه وجود دارد آنهایی را نیز ذکر کرده است که ترشح مواد در نتیجه زخمهای ساقه و یاموهای غده‌ای بوده است. وی در لیست خود چندین گونه از مخروطیان را نیز ذکر کرده است در حالی که به ندرت در این گیاهان می‌توان فشار ریشه‌ای را مشاهده کرد. وایت و همکاران^{۵۹} (۱۹۵۸) ترشح مواد را در انتهای ریشه‌های بریده شده کاج و صنوبر سفید، و اولری و کرامر^{۶۰} (۱۹۶۴) در بعضی قسمت‌های ریشه کاج استخری و صنوبر سفید گزارش کرده‌اند. تات^{۶۱} (۱۹۳۲) فشار ریشه در گیاهان آبرزی را مورد مطالعه مجدد قرار داده و دریافته است که از شکافهای حاصله در ساقه چندین گونه ترشح شیر به خارج صورت می‌گیرد. حداکثر حجم شیر مترشح در گونه‌هایی که مقدار ریشه آنها اندک یا هیچ بوده است میزان ترشح هیچ بوده است.

دلایل این که چرا برخی از گونه‌ها به ندرت یا هرگز از خود موادی را

58— Wieler

59— White et al

60— O'Leary and Kramer

61— Thut

ترشح نمی‌سازند روشن نشده است. گرچه مشاهدات اخیر اولری^{۶۲}، (۱۹۶۵) موجب شده است که برای این موضوع نیز دلایلی پیشنهاد گردد ولی وی نتوانسته است ترشحات ساقه‌ای را در مورد درختان سالم کاج استخری، صنوبر سفید و نهالهای افرای شکری که در شرایط محیطی مساعد رشد نمایند مشاهده کند. به هر حال نامبرده دریافته است که از قسمتهای راس ریشه این سه گونه و تمام گونه‌های دیگری که مطالعه نموده است موادی به خارج ترشح می‌گردد. عدم پیدایش فشار ریشه نتیجه عدم توانائی گیاه در تجمع نمک در شیره آوندی نیست. البته، ممکن است مقاومت‌های زیاد داخلی در مقابل حرکت طولی آب در ریشه یا حدفاصل ریشه و ساقه همراه با تراوش شیره نباتی از ریشه‌های مسنی که تحت فشارند موجب گردد که شیره نباتی در شاخه‌ها به جریان نیفتاده و این خود باعث به وجود آمدن فشار در قسمت راس ریشه می‌گردد.

خوانندگان باید متوجه باشند که عدم مشاهده جریان شیره نباتی در يك یا دو گیاه نمی‌تواند دلیل این باشد که این موضوع در تمام گونه‌ها صادق است زیرا در بین سیستمهای ریشه‌ای مشابه نیز از نظر ترشح مواد تفاوت‌های خصوصی زیادی وجود دارد.

حجم مواد مترشحه

میزان ترشح مواد در نتیجه فشار ریشه طبیعتاً با اندازه و وضعیت گیاه و عوامل محیطی گوناگون از قبیل درجه حرارت و مقدار رطوبت موجود متغیر است. بنابه گفته کلارك^{۶۳} (۱۸۷۴) يك درخت غان کاغذی^{۶۴} به قطر ۳۷/۵ سانتی‌متر در روز ۲۸ لیتر و در طول مدت بهار معادل ۶۷۵

62— O'Leary

63— Clark

64— Paper birch (*Betula papyrifera* Marsh)

لیتر شیره تولید می‌کند. جانسون^{۶۵} (۱۹۴۴) میزان تولید شیره را در يك فصل در همین نوع درختها که قطر آنها بین ۲۰ تا ۳۸/۵ سانتی‌متر بوده است بین ۲۰ تا متجاوز از ۱۰۰ لیتر گزارش کرده است. تولید شیره متناسب با اندازه درخت نبوده و برخی از درختان کوچکتر بیش از درختان بزرگ شیره تولید کرده‌اند.

ولر^{۶۶} (۱۹۳۱) مشاهده کرده است که میزان ترشح شیره در ساقه نیشکر در مدت ۱۴ ساعت متجاوز از ۴۰۰ میلی‌لیتر و در هفته اول پس از قطع قسمت راس آن ۱۰۰۰ میلی‌لیتر بوده است. اگر قسمتهای راس ساقه ذرت در مرحله‌ای که دانه‌ها شیریه است قطع گردد میزان تولید شیره در سه روز ۵۰۰ میلی‌لیتر و در ۱۵ روز ۱۷۰۰ میلی‌لیتر خواهد بود. کرافتز^{۶۷} (۱۹۳۶) بوته‌های کدوئی را که در محلول غذایی می‌روئیدند به داخل آب معمولی انتقال و قسمتهای راس آنها را قطع نمود. وی مشاهده کرد که میزان تولید شیره در چهار سیستم ریشه‌ای معادل ۵۵۰ میلی‌لیتر در ۲۴ ساعت یا به عبارت دیگر بیش از حجم شیره در تمام سیستم ریشه‌ای بوده است.

اسپرلیک و هامپل^{۶۸} (۱۹۳۶) گزارش نموده است که تغییرات حجم مواد مترشحه از سیستمهای ریشه‌ای آفتاب‌گردان با سن گیاه طوری است که تا مرحله گل‌دادن افزایش یافته و سپس کاهش پیدا می‌کند. اوله‌لا^{۶۹} (۱۹۶۳) نیز چنین ترشح دوره‌ای را در ذرت مشاهده کرده است. حجم شیره با عواملی مثل هوا، عملیات زراعی، فصل، عمر و شرایط گیاه

65— Johnson

66— Weller

67— Crafts

68— Sperlich and Hampel

69— Ulehla

بستگی دارد. برخی اوقات در بین گیاهان مشابه تفاوت‌هایی به چشم می‌خورد که توضیح آن مشکل است.

غلظت و ترکیبات مواد مترشحه

موادی که از تنه و زخم‌های ساقه گیاه بصورت مایع ترشح می‌گردد از نظر غلظت و ترکیبات بسیار متفاوت است. مقدار ساکارز در شیر صنوبر بین ۱ تا ۷ درصد و معمولاً ۲ تا ۳ درصد است (جونز و همکاران^{۷۰}، ۱۹۰۳). در ضمن این شیر حاوی مقدار کمی گلوکز و خیلی کم اسیدهای آلی، نمک‌های معدنی، ترکیبات ازتی مثل آمونیاک، پنتیدها و اسیدهای آمینه (پولارد و اسپرستون^{۷۱}، ۱۹۵۴)، آمیلاز (می‌یوز^{۷۲}، ۱۹۵۲) و ترکیبات آلی ناشناخته (تیلر^{۷۳}، ۱۹۵۴) است. میزان قند در شیر غان نصف شیر صنوبر بوده و قندهای آن عمدتاً فروکتوز و گلوکز است (جونز^{۷۴}، ۱۹۴۴). پرستی و ورمال^{۷۵} (۱۹۲۵) گزارش کرده‌اند که شیر آوندی درموهای انگور محتوی ۱/۵۶ درصد مواد جامد است که یک سوم آن را خاکستر، یک سوم را اسیدهای آلی و مابقی را قند و مقدار کمی ازتهای آلی و معدنی تشکیل داده است.

پولارد^{۷۶} (۱۹۶۰) اکثر مطالب موجود پیرامون ترکیبات شیر آوندی را بررسی نموده و نقش آنها را در انتقال ازت و مواد معدنی توضیح داده است. ترکیبات معدنی شیر آوندی در گونه‌های خشبی بسته به

70— Jones et al

71— Pollard and Sproston

72— Meeuse

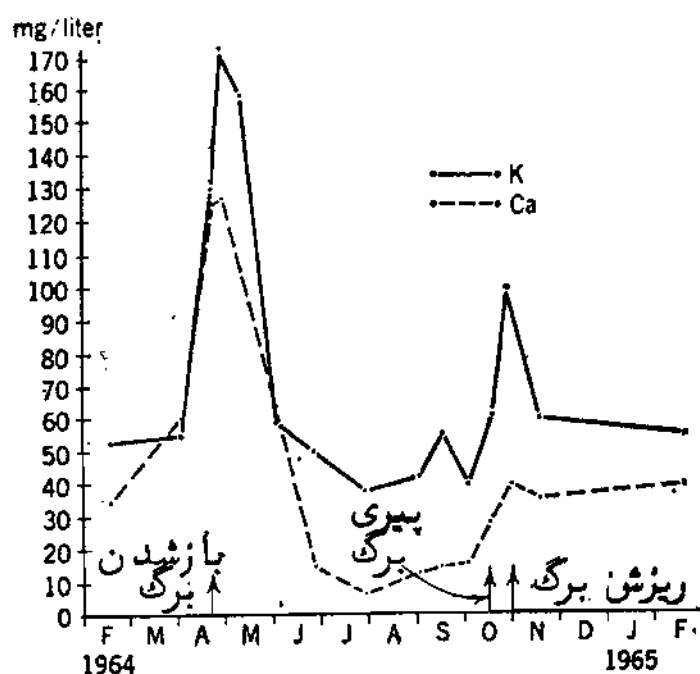
73— Taylor

74— Jones

75— Priestley and Wormal

76— Bollard

فصل و موجودیت املاح برای ریشه‌ها متغیر است (بنت و همکاران^{۷۷}، ۱۹۲۷؛ کارتر و لارسن^{۷۸}، ۱۹۶۵؛ دینایرودی اسمت^{۷۹}، ۱۹۶۷؛ دیمبه‌بای^{۸۰}، ۱۹۵۲؛ لاده فوجد^{۸۱}، ۱۹۴۸) عده زیادی از پژوهشگران سعی کرده‌اند از روی ترکیبات شیره آوندی احتیاجات غذایی گیاه را مشخص نمایند (لوری و همکاران^{۸۲}، ۱۹۳۶، پیری و پولمن^{۸۳}، ۱۹۳۴) ولی برای این منظور باید تعدادی زیادی نمونه محلول خاک با استفاده از دستگاههای



شکل ۳- تغییرات فصلی کلسیم و پتاسیم در شیره آوندی گیاه

کوریلوس اولانا^{۸۴} در بلژیک (از دینایرودی اسمت^{۸۵}، ۱۹۶۷).

77— Bennett et al

78— Carter and Larsen

79— Denaeyer-DeSmet

80— Dimbleby

81— Ladefoged

82— Lowry et al

83— Pierre and Pohlman

84— Corylus auellana L.

35— Denaeyer-DeSmet

صفحات فشاری تهیه نمود (به فصل سوم مراجعه شود).

باید بخاطر داشت که ترشح شیر آوندی در صنوبر بخاطر فشار ساقه و ترشح شیر درغان به علت فشار ریشه است (به شکل ۴-۵ مراجعه شود). از آن گذشته شیرهای را که بولارد و کارتر و لارسون مطالعه کرده اند از قطع انشعابات ساقه یا شاخه های کوچک تر و تحت فشار بدست آمده است و نمی تواند زیاد با ترشحاتی که بطور طبیعی از گیاه خارج می گردد مقایسه شود.

بنظر می رسد که مقدار مواد معدنی در شیر آوندی در گونه های علفی کمتر از گونه های خشبی است. عده زیادی از پژوهشگران گزارش کرده اند که مقدار قند در مواد مترشحه از آوندهای گونه های علفی ناچیز است (وان دی^{۸۶}، ۱۹۵۸، وان اوربیک^{۸۷}، ۱۹۴۲، اسکوگ و همکاران^{۸۸}، ۱۹۳۸). وان دی گزارش کرده است که شیر مترشحه از خیار و گوجه فرنگی فقط محتوی ۲/۵۷ میلی گرم مواد خشک در هر میلی لیتر است. مین شال^{۸۹} (۱۹۶۴) دریافته است که شیر گوجه فرنگی محتوی ۲/۹ تا ۳/۶ mg/gm است که ۰/۹ تا ۲/۰ میلی گرم آن خاکستر می باشد. عده ای از محققین مقدار اسیدهای آمینه ترشحات آوندی را ناچیز دانسته اند. وادی، ۱۹۵۸؛ هوفستر^{۹۰}، ۱۹۶۴؛ مین شال، ۱۹۶۴؛ و ویجرت^{۹۱}، ۱۹۶۴ اظهار داشته اند که ۹۸ درصد مواد آلی در ترشحات ریشه گوجه فرنگی اسیدهای آمینه بوده است. وجود مواد تنظیم کننده رشد نیز گزارش شده اند. هم چنین وجود سیتوکینینها در ترشحات

86— Van Die

87— Van Overbeek

88— Skoog et al

89— Minshall

90— Hofstra

91— Wiegert

حاصله از فشار ریشه‌ای موهای انگور (لوفلرووان اوربیک^{۹۲}، ۱۹۶۴، اسکین و کریچ^{۹۳}، ۱۹۶۷) و آفتاب گردان (کندی^{۹۴}، ۱۹۶۵) مشخص شده است. اسکن^{۹۵} (۱۹۶۷) دریافته است که ترشحات ریشه‌ای موهای انگور حاوی مقدار زیادی جیبرلین است. هم چنین گزارش شده است که این ماده در شیر درخت سیب و گلابی نیز وجود دارد (جونز و لاسی^{۹۶}، ۱۹۸۰).

بنظر می‌رسد شیر آوندی ریشه محتوی مقدار قابل ملاحظه‌ای ترکیبات ازتی آلی و مواد تنظیم کننده رشد باشد که برای استفاده شاخه‌ها منبع مهمی را تشکیل می‌دهند. ولی این که چطور این مواد وارد شیر آوندی می‌گردند مسئله پیچیده‌ای است که به مطالعات بیشتری نیاز دارد. احتمالا این مواد در ساولهای ریشه ساخته می‌شوند ولی چطور از سلولها خارج شده و وارد آوندها می‌گردند؟

مقدار فشار ریشه

هیلز^{۹۷} (۱۷۲۷) که برای اولین بار فشار ریشه‌ها را اندازه گیری کرده است، فشار ریشه‌های موهای انگور را یک بار گزارش کرده است. کلارک^{۹۸} (۱۸۷۴) و مروین و لوین^{۹۹} (۱۹۰۹) در نیوانگلاند فشار شیر درختان را ۲ تا ۳ بار گزارش نموده‌اند. در نیشکر حداکثر فشار اندازه گیری شده ۱/۹ بار بوده است (وار^{۱۰۰} ۱۹۳۱) و سابینین^{۱۰۱} (ماکزیمف^{۱۰۲}، ۱۹۲۹

92— Loeffler and Van Overbeek

93— Skene and Kerridge

95— Skene

97— Hales

99— Merwin and Lpon

101— Sabinin

94— Kende

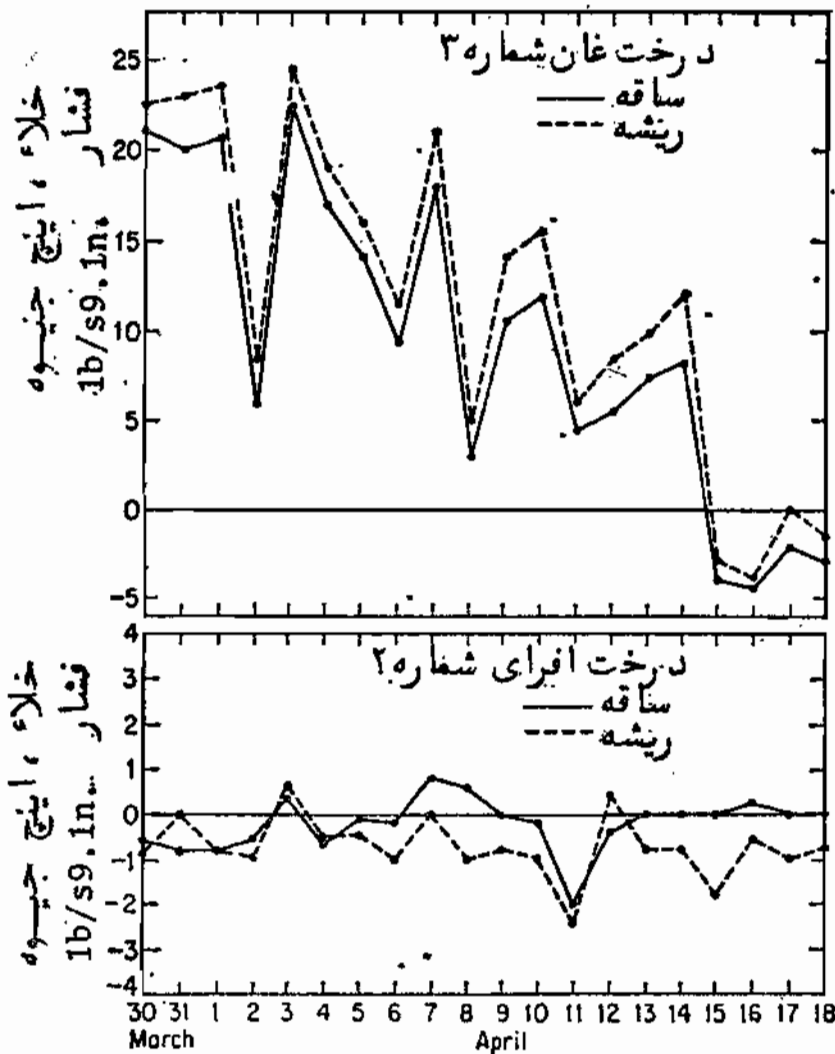
96— Jones and Lacey

98— Clark

100— Weller

102— Maximov

صفحات ۵۳ تا ۵۵) فشارگونه‌های مختلف را به طریقه غیر مستقیم



شکل ۴-۵: اندازه‌گیری توأم فشار ریشه و ساقه درغان رودخانه‌ای

و صنوبر قرمز. درغان گرچه این دو بایکدیگر وابسته‌اند ولی فشار ریشه

بیش از فشار ساقه است. در صنوبر، حتی زمانی که فشار ساقه مثبت است،

فشار ریشه معمولاً وجود ندارد (از کرامر و کوزلوسکی^{۱۰۳}، ۱۹۶۰).

۵/۰ تا ۱/۵ بار محاسبه کرده است. لئونارد^{۱۰۴} (۱۹۴۴) مشاهده کرده

است که فشار ریشه‌های پنبه در مزرعه معادل ۵/۰ تا ۸/۰ بار می‌باشد. اگر سیستم‌های ریشه‌ای با عمایات زراعی صدمه ببینند، مقدار فشار آنها فوراً کاهش می‌یابد، ولی پس از یک هفته بحالت اول باز می‌گردند. بارز^{۱۰۵} (۱۹۶۶) ارقامی را ارائه داده است که در آنها فشار ریشه در آفتاب‌گردان و فلفل متجاوز از ۳ بار است. بهر حال مطالعات بیشتری که ضرورت گرفته است نشان می‌دهد که ترشح مواد به خارج در گیاهانی که در محلولهای غذایی با پتانسیل اسمتیک ۳ - تا ۶- بار رشد می‌کنند مشاهده شده است، زیرا با جذب نمک فشار ایستابی حاصله کمتر از ۳ بار بوده است (تفتگوهای شخصی).

وایت^{۱۰۶} (۱۹۳۸) گزارش کرده است که فشار ریشه در بوته‌های گوجه‌فرنگی که در محلولهای کشت رشد داده شده‌اند متجاوز از ۶ بار یعنی حداکثر میزانی که تا بحال ثبت شده است می‌باشد. بوهم^{۱۰۷} (۱۸۹۲) و فیگدر^{۱۰۸} (۱۸۹۸) فشار بیش از ۸ بار را نیز در گیاهان خشبی مشاهده کرده‌اند، ولی مولیش^{۱۰۹} (۱۹۰۲) و مک‌دوگال^{۱۱۰} (۱۹۲۶) عقیده دارند که این فشارها موضعی بوده و مربوط به زخمهای گیاه است نه فشار حقیقی ریشه.

حالت تناوبی (پریوریسته)

هوفمیستر^{۱۱۱} (۱۸۶۲) در یک قرن قبل مشاهده کرده که فشار ریشه

105— Barrs

106— White

107— Boehm

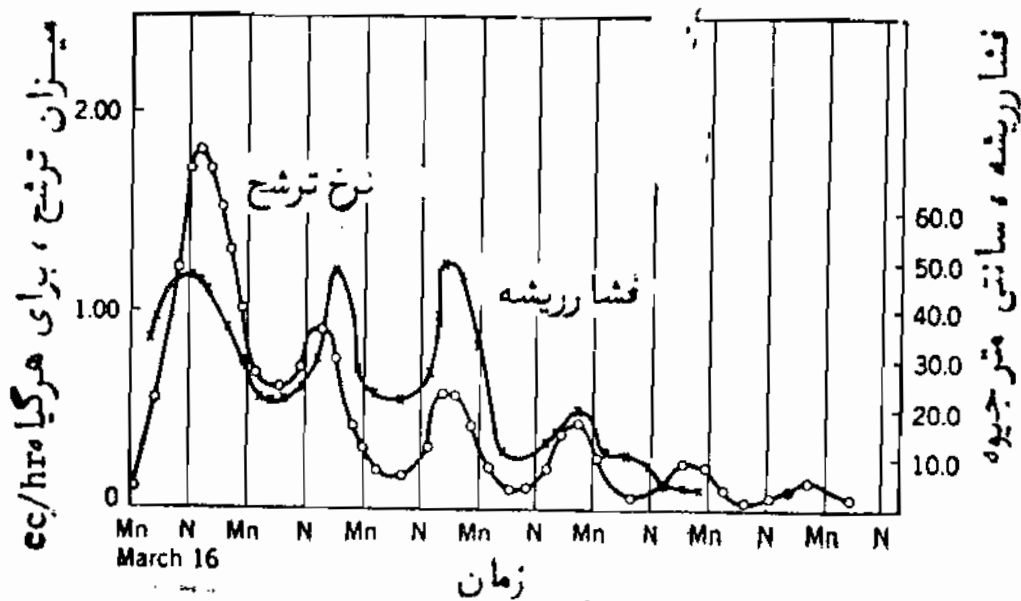
108— Figdor

109— Molisch

110— MacDougal

111— Hofmeister

حالت تناوبی روزانه دارد . وایت (۱۹۳۸) این حالت را در ریشه‌های گوجه‌فرنگی که در محلولهای غذایی کشت شده بردند مشاهده نمود . گروزبناکر^{۱۱۲} (۱۹۳۸) این مسئله را مورد بررسی مجدد قرارداد و دریافت که سیستم ریشه‌ای آفتاب‌گردان دارای يك حالت تناوبی مشخص می‌باشند به این ترتیب که حداکثر فشار در طول روز و حداقل آن در طی شب اتفاق می‌افتد (شکل ۵-۵ مراجعه شود). موقعی که به‌گیاه در شب نور مصنوعی داده و به هنگام روز در تاریکی نگهداشته شود این دوره توسط روشنی و تاریکی مصنوعی کنترل می‌گردد . در گیاهانی که مرتب در روشنی قرار داشته و درجه حرارت آنها نیز ثابت است این حالت بستگی به زمان قطع سرشاخه‌ها دارد . هاگن^{۱۱۳} (۱۹۴۹) مشاهده کرده



شکل ۵-۵ : نوسانات روزانه میزان ترشح و فشار در ریشه‌های

آفتاب‌گردان در درجه حرارت ثابت . بوته‌ها در محلول غذایی هوگلاند کشت شده‌اند . غلظت محلول غذایی هوگلاند در هنگام آزمایش نصف شده است .

(از وادیا^{۱۱۴}، ۱۹۶۰).

است که حتی ترشح منفی یا جذب آب توسط ساقه‌بوته‌های آفتاب‌گردانی که قسمت رأس سیستمهای ریشه‌ای آن قطع شده و نیز قبل از قطع سرریشه‌ها گیاه در شرف پژمردن بوده است، حالت تناوبی داشته است. بطوریکه حداکثر جذب در نیمه شب و حداقل آن در ظهر یعنی درست برخلاف حالت تناوبی ترشح مثبت بوده است.

معمولاً حالت تناوبی ترشحات فشار ریشه‌ای را به تغییرات تخلیه نمک و انتقال آن به داخل آوندها نسبت می‌دهند. هانسون و بی‌دلف^{۱۱۵} (۱۹۵۳) و والاس و همکاران^{۱۱۶} (۱۹۶۶) گزارش کرده‌اند که انتقال یونها به شاخه‌ها در طول روز بیش از شب است. وادیا (۱۹۶۰) نیز حالت تناوبی فشار ریشه را در بوته‌های آفتاب‌گردان مربوط به تناوبی بودن مقدار نمکی می‌داند که به داخل آوندها منتقل می‌گردد. یکی دیگر از دلایلی که احتمالاً موجب بروز تغییرات روزانه ترشحات فشار ریشه‌ای می‌گردد، تغییرات روزانه نفوذپذیری ریشه‌ها است. به عقیده اسکیدمور و استون^{۱۱۷} (۱۹۶۴) مقاومت سیستمهای ریشه‌ای پنبه در مقابل جریان آب، بین ظهر و شب پنج برابر افزایش می‌یابد. بارز و کلیپر^{۱۱۸} (۱۹۶۸) نیز شواهدی بوجود تغییرات روزانه مقاومت ریشه پیدا کرده‌اند. به طوری که حداقل مقاومت تقریباً در وسط روز و حداکثر آن تقریباً در نیمه شب بوده است. علت این تغییرات روزانه مشخص نشده است و برای شناخت آن احتیاج به مطالعات بیشتری است.

114— Vaadia

115— Hanson and Biddulph

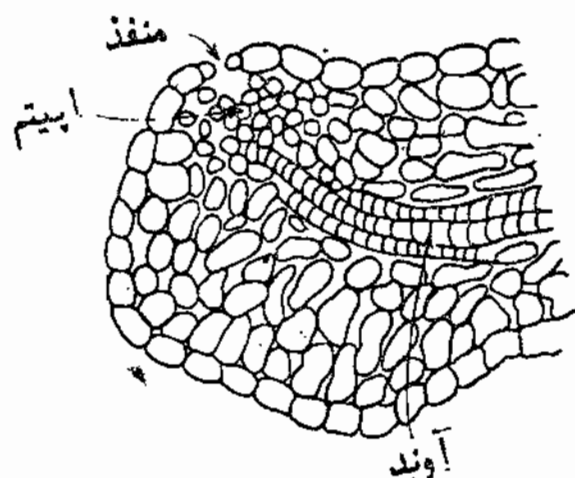
116— Valace et al

117— Skidmore and Stone

118— Harrs and Klepper

ترشح مواد به خارج

عادی ترین علامت فشار ریشه ای ترشح مواد به خارج یا تولید قطرات مایع در نوک و لبه های برگها است . برگراشتاین^{۱۱۹} (۱۹۲۰) این حالت را در ۳۳۳ جنس گیاهی گزارش نموده است و فری و یسلینگ^{۱۲۰} (۱۹۴۱) ۲۲ جنس دیگر را نیز به این لیست افزوده است . ترشح مواد معمولاً از هیداتودها که منافذی روزنه مانند در بین فضاهای بین سلولی آپیدرم می باشند صورت می گیرد . آوندهای خیالی باریک معمولاً به میان سلولهای جدار نازک پارانشیمی زیر هریک از هیداتودها منتهی می گردند . وقتی فشار ریشه ای افزایش می یابد ، آب از داخل فضاهای بین سلولی به جریان افتاده و از هیداتودها خارج می گردد . ترشح ممکن است مانند بعضی



شکل ۶-۵ : تصویر يك هیداتود شامل منفذ ، لایه اپیتم زیرین و انتهای عناصر آوندی . اپیتم عبارت است از يك توده سلولهای جدار نازک پارانشیمی بامنافذ بین سلولی زیاد . هیداتودها معمولاً شبیه روزنه های تکامل نیافته با سلولهای محافظ غیر فعال می باشند (اقتباس از منابع مختلف) .

چمنها از داخل روزنه‌های معمولی صورت گیرد. ساچس^{۱۲۱} اظهار داشته است گاهی اوقات مشکل است بتوان بین ترشحات حاصله از فشار ریشه و ترشحاتی که از ساختمانهای غده‌ای گیاه صورت می‌گیرد تفاوتی قائل شد. (هابرلانت^{۱۲۲}، ۱۹۱۴؛ فری ویسلینگ، ۱۹۴۴).

لپشکین^{۱۲۳} (۱۹۲۳) اظهار داشته است که تراوشات ساختمانهای غده‌ای حتی به‌هنگام پژمردگی گیاه نیز وجود دارد. حال آنکه ترشحات واقعی فقط در گیاهان آماس شده دیده می‌شود. ترشح آب فقط منحصر به برگها نبوده بلکه گاهی اوقات در انشعابات و شاخه‌های کوچک درختها نیز دیده می‌شود (بوسگن و مانچ^{۱۲۴} ۱۹۲۶؛ فرزنر^{۱۲۵}، ۱۹۴۰؛ رابر^{۱۲۶}، ۱۹۳۷). هم‌چنین ترشح مایع از ریشه و ریشه‌های موئی نیز گزارش شده است (بریزیل و مک‌جرج^{۱۲۷}، ۱۹۵۳؛ هید^{۱۲۸}، ۱۹۶۴؛ راجرز^{۱۲۹}، ۱۹۳۹) از جایی که ترشحات احتمالاً نتیجه فشار ریشه می‌باشند اصطلاحاً به آن ترشحات ریشه‌ای گویند.

مقدار ترشحات هیداتود از چند قطره در هر برگ تا چندین میلی‌لیتر متغیر است. ترکیبات مواد مترشحه نیز از تقریباً آب خالص تا محلول رقیق اجسام قابل حل آلی و معدنی متغیر می‌باشد. کورتیس^{۱۳۰} (۱۹۴۴) حالتی را گزارش کرده است که در آن برگهای چمن پس از کودپاشی زیاد به وسیله پوسته‌ای از جنس گلوتامین پوشیده شده است. برگهای بعضی از گیاهان سنگروی از لایه‌ای از کلسیم که نتیجه تبخیر مواد مترشحه

121— Sachs

122— Haberlandt

123— Lepeshkin

124— Busgen and Munch

125— Friesner

126— Raber

127— Breazeale and McGeorge

128— Head

129— Rogers

130— Curtis

آبکی است پوشیده شده است (اسمیت^{۱۳۱}، ۱۹۳۰)؛ ایتون^{۱۳۲} (۱۹۴۳)؛ هوهن^{۱۳۳} (۱۹۵۱) و اورتلی^{۱۳۴} (۱۹۶۶) دریافته‌اند که غلظت نمک در مایعات مترشحه به مراتب کمتر از مواد مشابه مترشحه از تنه گیاهانی است که سرشاخه‌های آن قطع شده است. این محققین کاهش غلظت را نتیجه جذب نمک از جریان شیره بالارونده توسط سلولهای مجاور می‌دانند. اخیراً کلیپر و کوفمن^{۱۳۵} (۱۹۶۶) نشان داده‌اند که اگر دربرگهای تحت فشار جریانی از محلول رقیقی برقرار گردد، غلظت آن کاهش می‌یابد. کلیپر^{۱۳۶} (۱۹۶۷) هم چنین گزارش کرده است که نمک از قسمتهای بالائی ریشه از داخل آوندها خارج می‌گردد.

به نظر می‌رسد ترشح نیز شبیه فشار ریشه دارای حالت ریتمی درون‌زاد است (انگل و فریدریکسن^{۱۳۷}، ۱۹۵۲). هم چنین مشاهده می‌شود که ترشح نیز حالت تناوبی روزانه دارد، زیرا همیشه در طول مدت روز اگر با افزایش تنفس در داخل گیاه به اندازه کافی حالت کمبود آب به وجود آید، ترشح نیز متوقف می‌گردد. پیدایش این حالت با شرایط مناسب از نظر جذب آب (مثل رطوبت و گرمی خاک) و شرایط نامناسب جهت دفع آب (مثل رطوبت هوا) افزایش می‌یابد. از این جهت ترشحات گیاه اغلب در طول مدت شب صورت می‌گیرد. گفته می‌شود کمبودهای مواد معدنی ترشح را متوقف می‌سازد (راله^{۱۳۸}، ۱۹۴۶). مین‌شال^{۱۳۹} (۱۹۶۴) دریافته

131— Schmidt

132— Eaton

133— Hohn

134— Oertli

135— Klepper and Kaufmann

136— Klepper

137— Engel and Friedrichsen

138— Raleigh

139— Minshall

است که کودپاشی زیاد با کودهای ازته حجم مواد مترشحه را در سیستمهای ریشه‌ای گوجه‌فرنگی افزایش می‌دهد.

ترشح مواد از نظر گیاهان اهمیت ناچیزی دارد. گاهی اوقات رسوب نمکها در نوک و لبه‌های برگ به علت تبخیر مواد مترشحه مایع صدماتی به آن وارد می‌سازد (کرتیس^{۱۴۰}، ۱۹۴۳؛ ایوانف^{۱۴۱}، ۱۹۴۴؛ تورل و همکاران^{۱۴۲}، ۱۹۵۲). کورتیس تصور می‌کند گاهگاهی خسارت از این‌جا ناشی می‌شود که مواد سم‌پاشی شده به وسیله جذب مجدد مایعات مترشحه به داخل منافذ بین سلولی راه پیدا می‌کنند. جانسون^{۱۴۳} (۱۹۳۶) عقیده دارد که مایعات ترشح شده از گیاه شرایط مناسبی را برای پخش موجودات ذره‌بینی بیماری‌زا فراهم می‌کنند. بالد^{۱۴۴} (۱۹۵۲) این را یکی از عوامل مهم حمله قارچ و باکتری به برگهای گلایل می‌داند. با استناد به مطالعات لوئیس^{۱۴۵} (۱۹۶۲) جوانه‌زدن هاگهای کلاویس پورپورا^{۱۴۶} در ترشحات آبکی گیاهان مقاوم به مراتب کمتر از جوانه‌زدن در ترشحات آبکی گیاهان حساس می‌باشد. اخیراً گوتلی و لوئیس^{۱۴۷} (۱۹۶۶) ارقامی را منتشر کرده‌اند که ترکیبات موجود در مایعات مترشحه از جو، چاودار و گندم را نشان می‌دهد. گرچه در بین گونه‌های مختلف تفاوت‌هایی مشاهده می‌شود ولی مواد مترشحه کلیه گونه‌ها شامل اسید آسپرتیک، اسپاراجین، چندین نوع قند، انواع ترکیبات مختلف آلی و چند نوع عناصر معدنی بوده‌اند.

140— Curtis

141— Ivanoff

142— Turrell et al

143— Johnson

144— Bald

145— Lewis

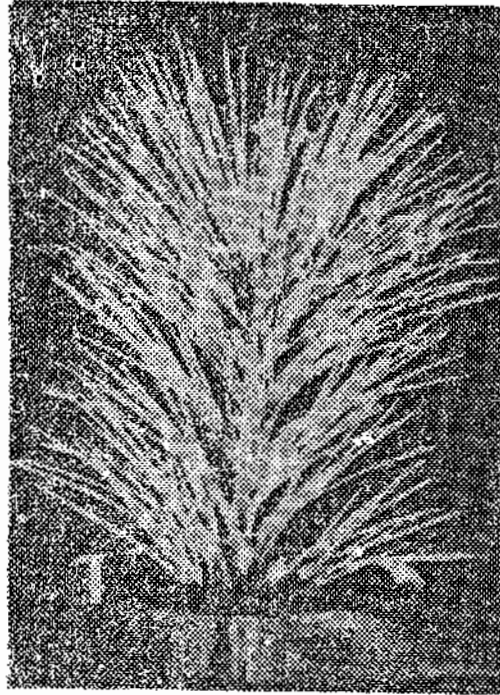
146— Claviceps Purpurea

147— Goatley and Lewis

اهمیت نسبی جذب فعال و غیر فعال

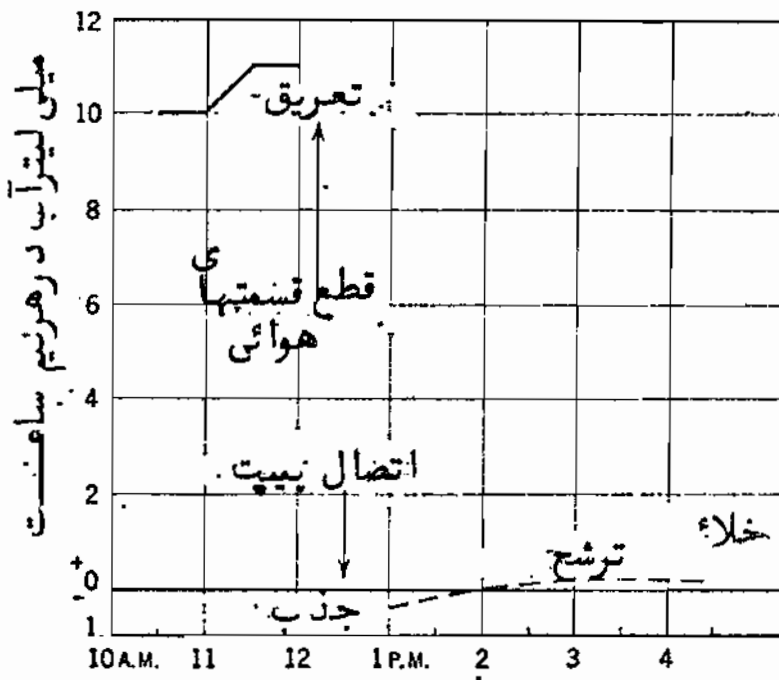
در مورد اهمیت فشار ریشه دونوع عقیده وجود دارد. عده زیادی از نویسندگان قدیمی آن را یکی از عوامل مهم جذب آب دانسته‌اند و عده دیگر هنوز معتقدند که اهمیت چندانی ندارد (فنسوم^{۱۴۸}، ۱۹۵۷؛ مین-شال، ۱۹۶۴؛ وایت^{۱۴۹}، ۱۹۳۸).

به عقیده مؤلف، جذب فعال از نظر اقتصاد آب در بیشتر و شاید تمام گیاهان از اهمیت ناچیزی برخوردار است. فشار ریشه و پدیده‌های



شکل ۷-ه: يك نهال کاج که با ایجاد فشار در آوندها شروع به ترشح آب کرده است. مؤلف هرگز نتوانسته است ترشح طبیعی را در کاج مشاهده نماید و این را احتمالاً به علت کمبود فشار می‌داند (از کلیپر و کوفمن^{۱۵۰}، ۱۹۶۶).

مربوط به آن صرفاً نتیجه اتفاقی این حقیقت است که تجمع نمک در مغز انواع ریشه‌ها تولید اختلاف پتانسیل آب نموده که متعاقب آن جریان آب به طرف داخل صورت گرفته و فشار شیره آوندی بالا می‌رود. در این فصل جذب فعال و پدیده‌های مربوط به آن بیش از جذب غیر فعال مورد توجه



شکل ۸-۵ عکس العمل بوته گوجه فرنگی معرق پس از قطع قسمتهای هوایی آن. جذب آب توسط سیستمهای ریشه‌ای از طریق کنده ریشه تا یک ساعت پس از قطع قسمتهای هوایی ادامه دارد. حداکثر میزان ترشح کمتر از ۵ درصد مقدار تعرق بوده است. سرعت حرکت آب در داخل سیستمهای ریشه‌ای موقعی که متصل به دستگاه تخلیه‌کننده هوا بوده و دستگاه باشیب فشاری ۶۴ سانتی‌متر جیوه‌کاری کرده است، معادل $3/5$ برابر سرعت ترشح بوده است. رشد ریشه در رطوبتی معادل ظرفیت زراعی انجام شده است. (از کرامر^{۱۵۱}، ۱۹۳۹).

جدول ۵-۲: مقایسه سرعت ترشح و سرعت تعرق قبل از قطع قسمتهای هوایی گیاه*
 (جذب آب از گنده ریشه در گیاهان سریع‌التعرق حداقل تا یک ساعت پس از قطع قسمتهای هوایی ادامه دارد. ترشح فقط زمانی صورت می‌گیرد که کمبود آب در سیستمهای ریشه‌ای بر طرف گردد).

مقدار ترشح بر حسب درصد تعرق***	هر گیاه در ساعت		ترشح، میلی لیتر آب برای		تعداد گیاهان	گزیده گیاهی
	ساعت اول	ساعت دوم	ساعت اول	ساعت دوم		
۳/۲	۰/۲۸	۰/۳۰	۸/۷	۷/۵	۶	کلم
۰/۷	۰/۰۵	—۰/۰۱***	۶/۷	۵/۸	۵	پنیرک
—	۰/۰۶	—۰/۰۲۲	۱/۹	۲/۱	۶	حناء
۰/۴	۰/۰۲	۰/۰۲	۵/۰	۴/۳	۸	آفتاب گردان
۰/۶	۰/۰۷	—۰/۰۶۲	۱۱/۰	۱۰/۰	۶	گوجه فرنگی (۱)
۳/۱	۰/۲۷	۰/۱۴	۸/۷	۷/۵	۶	گوجه فرنگی (۲)
		قسمت				
		هوایی				
		قطع شده				
		است				

۱۵۲
 * از کرامر (۱۹۳۹)
 ** روابط درصدی بر مبنای سرعتهای تعرق و ترشح در دومین ساعت است.
 *** علامت منها نشان دهنده این است که بنجای ترشح جذب آب صورت گرفته.

قرار گرفته است. ولی این بیشتر به دلیل جالب بودن این مکانیسم و روشن ساختن فرآیند بوده است نه به خاطر اهمیت خاص آن در روابط آب و گیاه.

اهمیت جذب فعال ناشی از چند دلیل است:

۱- حجم مقدار آب مترشحه از ساقه‌ها به ندرت بیش از چند درصد حجم آب تعرق یافته از گیاهان سالم مشابهی است که در شرایط مناسب از نظر تعریق قرار گرفته‌اند.

۲- قدرت جذب آب از محلولهای غلیظ و خاکهای خشک توسط گیاهان سالم بیش از سیستمهای ریشه‌ای گیاهانی است که قسمت راس آنها قطع شده است.

۳- گرچه نمی‌توان فشار ریشه را در گیاهان معرق مشخص کرد ولی اگر چنانچه قسمت‌های هوایی این گیاهان قطع گردد جذب آب از کنده ریشه صورت خواهد گرفت (به شکل ۸-۵ مراجعه شود).

۴- در گروههای بسیار زیادی از گیاهان از جمله مخروطیان فشار ریشه به ندرت در کنده ریشه مشاهده می‌شود ولی اکنون به نظر می‌رسد که این فشار در هر کدام از ریشه‌ها به طور جداگانه وجود دارد (اولری^{۱۵۳}، ۱۹۶۵). چون بسیاری از متخصصین گیاهی برای جذب فعال آب اهمیتی قایل نیستند برخی شواهد در این جا مفصل تر بحث خواهد شد.

شواهد زیادی موجود است که نشان می‌دهند حجم شیره مترشحه از کنده ریشه‌های گیاهانی که قسمت‌های هوایی آنها قطع شده است معمولاً خیلی کمتر از مقدار آب تعریق شده از گیاهان مشابه هم اندازه آنها است. بعضی از ارقام مربوط در شکل ۸-۵ و جدول ۲-۵ مشاهده می‌شود.

مین شال^{۱۵۴} (۱۹۶۴) توانست از گیاهانی که به آنها مقدار زیادی ازت داده بود مقدار ترشحات بیشتری را تولید نماید. ارقامی که در جدول ۲-۵ مشاهده می شود از گیاهانی به دست آمده است که مقدار ازت داده شده در حد معمول کودپاشی گلخانه ها بوده است و احتمالاً اگر به آنها ازت بیشتری داده می شد نرخ ترشح نیز افزایش می یافت. این مشاهدات نشان می دهند که حتی اگر مکانیسم جذب فعال وجود داشته باشد در تأمین احتیاجات شاخه های معرق نسبتاً اثر کمرچکی دارد.

گاهی اوقات گفته می شود که جذب فعال، گرچه از نظر کمیت دارای اهمیت چندانی نیست، پدیده ای است که دائماً صورت گرفته و تکمیل کننده جذب غیر فعال است. این گفته به دو دلیل قابل اعتراض است. در طی دوران تعرق سریع، نمک داخل آوندها، تازمانی که غلظت آن به حدی تنزل نماید که هیچ گونه حرکت اسمتیک آب به داخل گیاه صورت نگیرد، به بیرون رانده می شود (لوپوشینسکی^{۱۵۵}، ۱۹۶۴؛ اولری، ۱۹۶۵). علاوه بر این، حتی اگر نمک از داخل آوندها بیرون رانده نشود، تعرق سریع معمولاً پتانسیل آب سلولهای پوست ریشه را به حدی تقلیل می دهد که هیچ گونه حرکت اسمتیک آب از طرف پوست ریشه به داخل آوندها انجام نمی پذیرد.

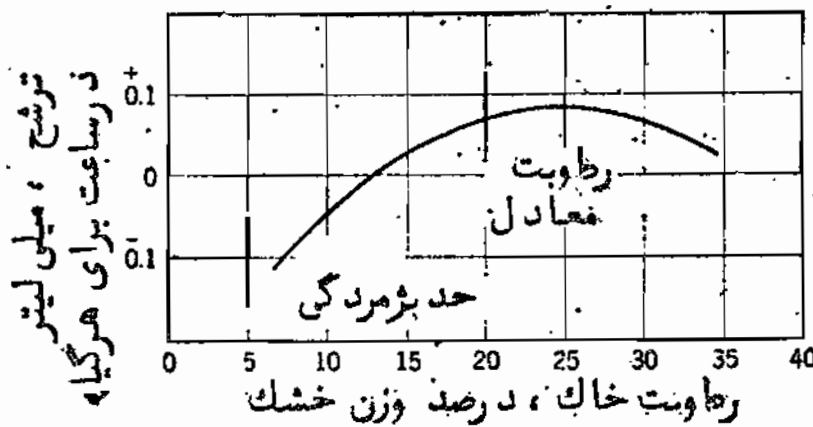
به آسانی می توان نمایش داد که گیاهان سالم معرق می توانند آب را از خاکهای خشک یا محلولهای که غلظت آنها بیش از غلظت سیسته های ریشه ای که قسمت هوایی آنها قطع شده است، جذب نمایند. رنر^{۱۵۶} (۱۹۲۹) دریافته است که گرچه نیروی جذب آب در بوته های سالم آفتاب

154— Minshall

155— Lopushinsky

156— Renner

گردان به $4/1$ تا $11/7$ بار می‌رسد، نیروی جذب در سیستمهای ریشه فقط $1/6$ تا $2/2$ بار می‌باشد. تاگاو^{۱۵۷} (۱۹۳۴) گزارش کرده است که بوته‌های لوبیا قادرند آب را از محلولهای به پتانسیل اسمتیک پائین‌تر از $14/6$ - بار جذب نمایند ولی سیستمهای ریشه آن قادر نیستند آب را از محلولهای که پتانسیل اسمتیک آنها کمتر از $1/9$ - بار است جذب نمایند. این موضوع توسط عده دیگری از محققین نیز به اثبات رسیده است (به شکل ۸-۶ مراجعه شود). به طوری که در شکل ۹-۵ مشاهده می‌شود گیاهان سالم به مراتب پیش از سیستمهای ریشه‌ای که قسمتهای هوایی آنها قطع شده باشد می‌توانند آب را جذب نمایند (آرمی و کزلوسکی^{۱۵۸}، ۱۹۵۱؛ گراکانین^{۱۵۹}، ۱۹۶۳؛ جانتی و کرامر^{۱۶۰}، ۱۹۶۱؛ کرامر^{۱۶۱}، ۱۹۶۱؛ مک‌درموت^{۱۶۲}، ۱۹۶۵).



شکل ۹-۵: رابطه بین مقدار رطوبت خاک و میزان ترشحات سیستمهای ریشه‌ای آفتابگردان. ارقام مثبت نشان دهنده ترشح و ارقام منفی نمایش دهنده جذب آب توسط ریشه‌ها است (از مک‌درموت^{۱۶۲}، ۱۹۶۵).

157— Tagawa

158— Army and Kozłowski

159— Gracanic

160— Jantti and Kramer

161— Kramer

162— McDermott

شواهد موجود دلالت دارند که بیشتر و شاید تمام آبی که توسط گیاهان معرق جذب ریشه‌ها می‌گردد از طریق غیر فعال انجام می‌پذیرد. میزان جذب فعال فقط در گیاهانی قابل اندازه‌گیری است که تعرق آنها کند بوده و جذب فعال بیش از میزان تعرق است. بیان این حقیقت دلیل بر این نیست که از اهمیت سیستمهای ریشه‌ای سالم و سریع‌الرشد بکاهیم. در گیاهان جوانی که رشد آنها سریع است، حیات شاخ و برگهای معرق به توسعه سیستمهای ریشه‌ای آنها بستگی دارد. حرکت آب در رطوبت کمتر از ظرفیت زراعی نسبتاً کم بوده و سیستم ریشه‌ای به سرعت کلیه آب موجود را از توده خاکی که اشغال نموده است خارج می‌سازد (به فصل دوم و ششم مراجعه شود).

فقط با توسعه مداوم سیستم ریشه‌ای در خاکهای جدید است که گیاه قادر می‌باشد آب کافی برای رشد سریع خود را در فواصل بین بارندگیها یا آبیاریها تأمین نماید. این شرایط در مورد گیاهانی که به خوبی تثبیت شده و سیستم ریشه‌ای آنها نسبتاً بزرگ است تا اندازه‌ای صدق نمی‌کند. مثلاً در مورد درختان که ریشه‌ها حجم نسبتاً زیادی از توده خاک را اشغال نموده رشد آنها بیشتر به منظور جایگزینی ریشه‌های مرده است. البته در این مورد نیز استثنائاتی وجود دارد، از آن جمله می‌توان درختانی را اسم برد که جذب آب توسط آنها بیش از میزان آبی است که در اختیار درخت قرار می‌گیرد. از يك مثال بارز می‌توان باغهای سیبی را نام برد که ویگانز^{۱۶۳} (۱۹۳۸، ۱۹۳۷، ۱۹۳۶) مشاهده نموده است. میزان جذب آب در این درختان در سال ۲۵ تا ۳۵ سانتی‌متر بیش از مقدار بارندگی بوده است. وقوع این حالت تازمانی احتمال داشته است که ریشه‌ها قادر بودند به اعماق خاک نفوذ نمایند.

به طور کلی می توان نتیجه گرفت که وظیفه ریشه ها به عنوان سطوح جذب کننده ای است که آب در آنها به صورت غیر فعال در نتیجه نیروی حاصله از تبخیر از سطح شاخ و برگ جریان پیدا می کند . ولی ، در شرایط بخصوص مثل خاکهای گرم و مرطوب و تعرق کم جذب آب به طریق مکانیسم اسمزی نیز که نتیجه تجمع نمک در آوندهای ریشه است ، صورت می گیرد . این طریق جذب به اصطلاح فعال موجب ایجاد فشار ریشه و ترشح آب به خارج می گردد .

فشار ساقه

عدم تمایز بین ترشحات در نتیجه فشار ریشه و ترشحاتی که عامل آنها فشار موضعی ساقه ، زخمها و علل بخصوص دیگر است مسأله را بسیار بفرنج نموده است . ترشحات درخت غان و انگور در نتیجه فشار ریشه و ترشحات درختان افرا و خرما به علت فشار ساقه است .

جریان شیره در افرا

بهترین نمونه ترشحات ساقه در آمریکای شمالی جریان شیره در درختان افرا به خصوص آسرساکاروم^{۱۶۴} و آسرنیگروم^{۱۶۵} است . و . س . کلارک^{۱۶۶} (۱۸۷۵ ، ۱۸۷۴) ؛ جونز و همکاران^{۱۶۷} (۱۹۰۳) ؛ استیونس و اگرت^{۱۶۸} (۱۹۴۵) ؛ جانسون^{۱۶۹} (۱۹۴۵) ؛ ماروین^{۱۷۰} (۱۹۵۸) و عده

164— Acer saccharum Marsh

165— Acer nigrum Michx

166— W. S. Clarck

167— Jones et al

168— Stevens and Eggert

169— Johnson

170— Marvin

بسیار زیادی درمورد شیره افرا مطالبی نوشته‌اند. جریان شیره از اواخر پائیز تا اوایل بهار، در هر زمانی که شبهای یخبندان روزهای گرمی را که درجه حرارت بالاتر از نقطه یخ زدن باشد به دنبال داشته باشد، وجود دارد. ولی بهترین شیره را می‌توان در بهار استخراج کرد. بیش از ۶۰ درصد شیره قبل از ظهر به دست می‌آید و جریان شیره در بعد از ظهر متوقف می‌گردد. مقدار شیره تولیدی بین ۳۵ الی ۷۰ لیتر از هر درخت در فصل متفاوت است. ولی گاهی اوقات مقادیری دوبرابر ارقام فوق نیز به دست می‌آید. مقدار قند شیره که تماماً ساکاروز است بین ۱ تا ۷ درصد متغیر و معمولاً ۲ تا ۳ درصد است. مواد معطر مخصوصی که در ساختن شربت افزایه کاری رود از حرارت دادن شیره افرا که موجب تغییر برخی ترکیبات وزنی آن می‌شود به دست می‌آید (پولارد و اسپرستون^{۱۷۱}، ۱۹۵۴).

جریان شیره افرا به دلیل فشار ساقه است نه فشار ریشه. جریان شیره از شاخه‌های مجزا شده نیز به دست می‌آید. استیونس و اگرت (۱۹۴۵) توانسته‌اند با قراردادن تنه مجزا شده درخت در زیر شیر آب و اعمال دمای متناوب جریان شیره را برقرار نمایند. اندازه‌گیری توأم فشار ریشه و ساقه نشان داده است که در طی زمان جریان شیره مقدار فشار ریشه‌ای به اندازه‌ای کم است که قابل اندازه‌گیری نیست. برعکس، در طی زمان جریان شیره، در درختان غان و انگور همواره فشار ریشه مشاهده شده و این می‌رساند که عامل مستقیم آن فشار ریشه است. ماروین^{۱۷۲} (۱۹۵۸) با بررسی مطالب موجود پیرامون جریان شیره افرا مطالب جدیدی را به این موضوع افزوده است. گرچه روشن است که جریان شیره افرا با درجه حرارت متغیر است ولی ماروین تردید دارد که

این امر صرفاً به دلیل اتساع ساقه‌ها در اثر حرارت باشد.

جریان شیره در سایر گونه‌ها

قسمت اعظم شیره‌ای که در نواحی گرمسیر به دست می‌آید از درختان نخل بوده که معمولاً از طریق قطع گل آذین آنها استخراج می‌گردد. مولیش^{۱۷۳} (۱۹۰۲) این جریان شیره را در اثر زخمهای ایجاد شده می‌داند. در مکزیك گل آذینهای جوان گیاهان آگاورا قطع نموده و در ساقه آنها حفره‌ای برای جمع شدن شیره ایجاد می‌نمایند. گرچه ساچس^{۱۷۴} این جریان شیره را در نتیجه فشار ریشه می‌داند ولی ماک‌کالوم^{۱۷۵} (۱۹۰۸) اظهار می‌دارد که آگاو آمریکائی در خاکهائی گل می‌دهد که میزان رطوبت آنها به قدری کم است که قابل جذب گیاه نمی‌باشد و غنچه‌ها آب مورد نیاز خود را از سایر قسمت‌های گیاه دریافت می‌دارند. ظاهراً حرکت آب به طرف نوك ساقه‌ها از برگ‌ها منشاء می‌گیرد. مک‌انیسم حرکت آب در آگاو درخور پژوهشهای بیشتری است. مک‌دوگال^{۱۷۶} (۱۹۲۶، ۱۹۲۵) گزارش کرده است که تا چند روز پس از ایجاد حفره در ساقه کاکتوس و پاینوس رادیاتا^{۱۷۷} فشارهائی تا چندین بار تولید می‌شود ولی این فشارها بزودی از بین می‌روند. وی منشاء این فشارها را موضعی دانسته و فشار ریشه را دلیل وجود آنها نمی‌داند. واضح است که برای شناخت ترشح مواد در اثر فشارهای حاصله در زخمهای ساقه مطالعات بیشتری بایست صورت گیرد.

173— Molisch

174— Sachs

175— MacCallum

176— MacDougal

177— Pinus radiata

فشار گاز

گاهگاهی مشاهده می‌شود که جریان مایعی از داخل شکافها و زخمهای تباد انجام می‌پذیرد که به آن جریان لعابی گویند. این جریان در نتیجه آبکی شدن مغز ساقه درخت در اثر فعالیت باکتریها می‌باشد. کارتر^{۱۷۸} (۱۹۴۵) مشاهده کرده است که در درختهایی که این حالت اتفاق می‌افتد فشار گاز و مایع به ۳/۰ تا ۱- بار می‌رسد. این گاز محتوی بیش از ۴۶ درصد متان است. آبل و هورش^{۱۷۹} (۱۹۳۱) و دیگران شواهدی را گزارش نموده‌اند که فشار گاز محبوس شده در درختان بلوط به قدری زیاد بوده است که اگر در آن بامته سوراخی ایجاد گردد تواید صدا می‌نماید. مایعات و گازهای قابل احتراق از سوراخها به بیرون رانده می‌شوند. ظاهراً علت ایجاد فشار گازها مربوط به فعالیت موجودات ذره‌بینی و پوسیدگی مغز درخت است.

خلاصه

جذب آب زمانی صورت می‌گیرد که بین خاک یا محلولی که ریشه‌ها را احاطه کرده است و آوندهای ریشه شیب نزولی پتانسیل آب برقرار گردد. سرعت جذب آب به مقدار شیب پتانسیل آب و مقاومت خاک و ریشه‌ها در مقابل جریان آب بستگی دارد. مقاومت خاک در برابر حرکت آب بیشتر بستگی به محتوی رطوبت خاک دارد. مقاومت ریشه‌ها بیشتر بستگی به میزان خشبی بودن ریشه‌ها و شرایط فیزیکی پروتوپلاسم و مقاومت

آنها در برابر حرکت آب دارد که آخری به نوبه خود بسته به عواملی از قبیل تهویه و حرارت می باشد .

در گیاهان سریع التعرق مقدار فشار شیره آوندی اغلب پائین تر از فشار اتمسفر بوده و به این دلیل آب به داخل ریشه ها کشیده می شود . در واقع ریشه ها به عنوان سطوح جذب کننده غیر فعال عمل می کنند . این حالت را اصطلاحاً جذب غیر فعال گویند . در گیاهان کند تعرق ، که در محیطی با پتانسیل آبی زیاد رشد نمایند ، ریشه ها نقش اسمزسنجی را بازی نموده و موجب افزایش فشار ریشه و برخی اوقات ترشح آب می گردد ، هر چند که جذب آب به صورت فعال صورت نمی گیرد ولی این حالت را اصطلاحاً جذب فعال گفته اند .

پیدایش فشار ریشه به صورت تراوش یا انتقال فعال آب به مغز ریشه الکترولیت و اسمز آشکار می گردد . اکثراً عقیده دارند که ترشحات حاصله از فشار ریشه صرفاً فرآیندی اسمزی است که بستگی به تجمع مقدار نمک کافی در آوندها دارد تا به این وسیله مقدار پتانسیل آبی شیره آوندی را از پتانسیل محیط ریشه پائین تر سازد . کاهش ترشحات حاصله از فشار ریشه در اثر مواد بازدارنده تنفس ، کمبود تهویه ، و دمای کم بیشتر نشانه کاهش تجمع نمک و تغییر نفوذپذیری است تا اثر مستقیم بر روی هر نوع مکانیسم غیر اسمزی جذب آب . از میان مسایل حل نشده یکی علت دوره ای بودن ترشحات و دیگری مکانیسم تجمع نمک در آوندها است . ساخته شدن ترکیبات آلی در ریشه ها و انتقال آنها به آوندها نیز از جمله مسایل جالب است .

فشار ریشه در جذب آب عامل اساسی به شمار نمی آید زیرا حجم آبی که به این روش جذب می شود به مراتب کمتر از حجم آب مورد نیاز گیاه برای تعریق بوده و فشار شیره آوندی در گیاهان معرق معمولاً کمتر از فشار اتمسفر است . علاوه بر این ، در آوندهای ساقه بسیاری از انواع

گیاهان هرگز فشار مثبت مشاهده نمی‌شود در صورتی که ممکن است این شرایط در هر یک از ریشه‌ها به‌طور جداگانه وجود داشته باشد .

اکثر آعقیده دارند که جذب آب در گیاهانی که تفرق آنها متوسط یا سریع است کلاً به‌طریقه غیر فعال و در نتیجه پائین آمدن پتانسیل شیره آوندی است . کاهش پتانسیل نیز به‌نوبه خود به علت تنش حاصله از شیره آوندی است .

فشار ساقه نیز گاهی اوقات ترشحاتی را از خراشهای ساقه افرای شکری ، نخل و تعداد معدودی گونه‌های دیگر موجب می‌گردد که کاملاً مستقل از فشار ریشه است . دلیل این نوع ترشحات کاملاً شناخته نشده است .