علاقات النبات المائية

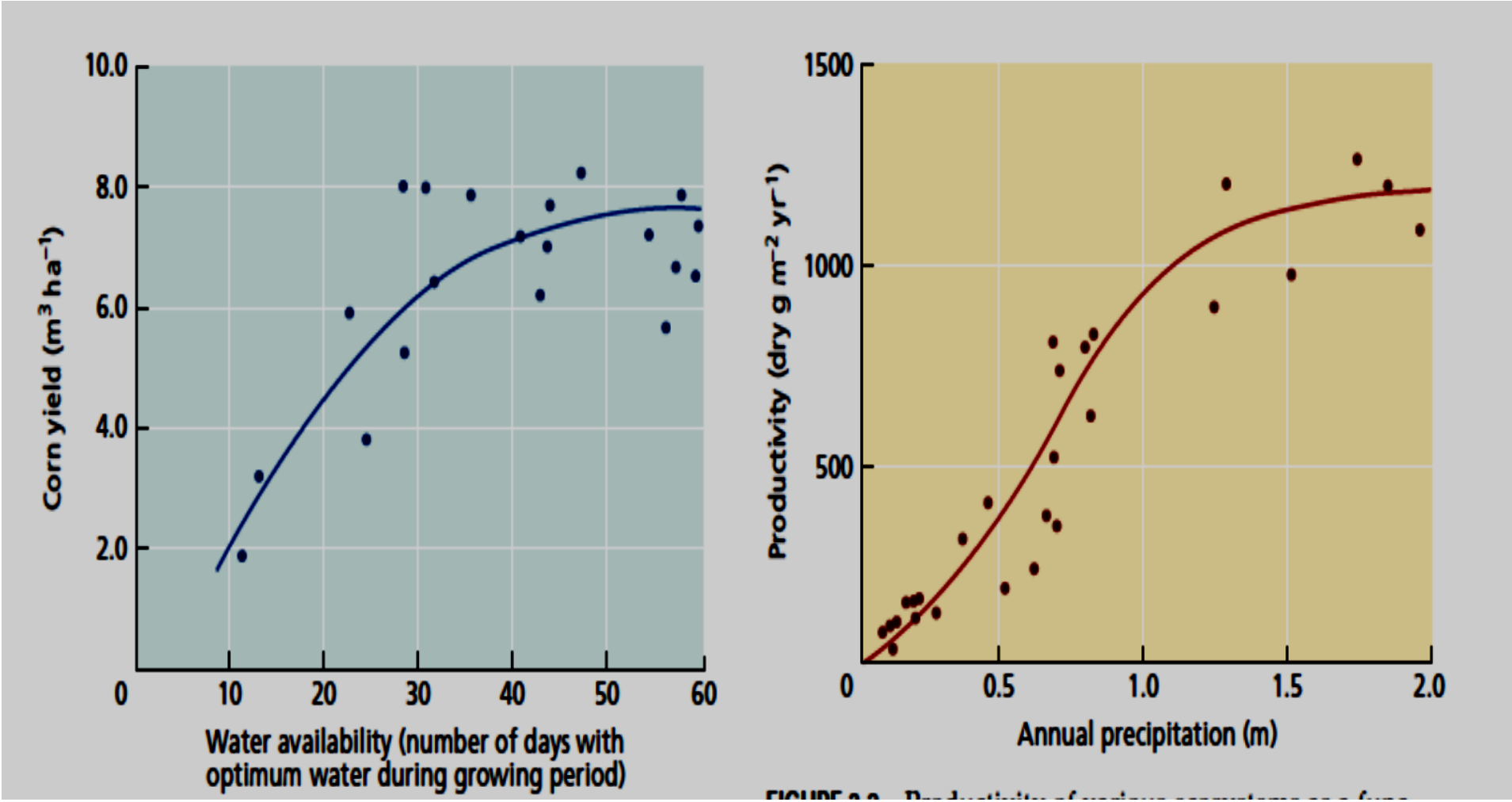
Plant Water Relations

يؤدي الماء دوراً مهماً جداً في حياة النبات، حيث يتطلب تصنيع غرام واحد من المادة العضوية بفضل عملية التمثيل الضوئي امتصاص قرابة 500 غرام من الماء بواسطة الجذور، الذي ينتقل عبر النبات خلال الأوعية الخشبية ليفقد أخيراً عن طريق الأوراق إلى الوسط المحيط، بفضل عملية النتح Transpiration.

وتُعد عملية المحافظة على ميزان العلاقات المائية من التحديات الكبيرة للنباتات، لأنّ عملية الحصول على غاز ثاني أوكسيد الكربون (CO_2)، اللازم لإتمام عملية التمثيل الضوئي يتطلب فقد المياه على هيئة بخار ماء عن طريق المسامات Stomata، وعادةً ما تكون كمية المياه المفقودة أكبر بنحو 1.6 مرّة من كمية غاز الفحم المنتشرة، الأمر الذي قد يُعرّض النباتات إلى خطر العجز المائي في الخلايا النباتية.

أهمية الماء للنبات:

- يُعد الماء المركب الكيميائي الأكثر إتاحةً في النبات، والمذيب Solvent الأكثر شيوعاً لجميع الذائبات.
- يُعد الماء الوسط الذي يؤمن حركة جميع المركبات ضمن الخلايا النباتية وبينها، ويؤثر بشكلٍ كبير في تركيب البروتينات، والأحماض النووية Nucleic acids، والسكريات العديدة، والمكونات الخلوية الأخرى.
- يُشكل الماء الوسط الذي تتم فيه جميع التفاعلات البيوكيميائية في الخلية النباتية، ويشارك بشكلٍ مباشر في العديد من التفاعلات الكيميائية المهمة.
- ويُعد الماء الوسيلة الأساسية التي يتم من خلالها الحصول على غاز الفحم اللازم لعملية التمثيل الضوئي، عندما يُفقد عن طريق المسامات أثناء عملية التبادل الغازي.
- تُعد عملية فقد الماء بالنتح وسيلة مهمة للتخلص من الحرارة الزائدة، لذلك فإنّ لعملية فقد الماء بالنتح تأثير مبرد للنبات Cooling effect.
- وتنتقل عادةً العناصر المعدنية المغذية من التربة إلى النبات عن طريق تيار الماء عبر الأوعية الناقلة الخشبية.

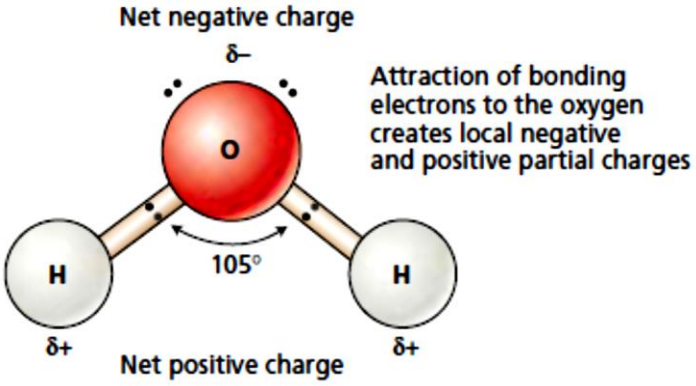


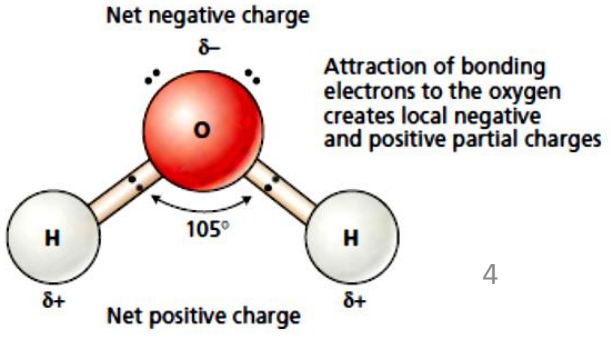
الشكل: إنتاجية محصل الذرة الصفراء تحت ظروف إتاحة المياه (اليسار)، وإنتاجية نظم زراعية مختلفة عند معدلات هطول مطري سنوي مختلفة (اليمين).

تركيب الماء وخصائصه Water structure and properties

يتكون الماء من ذرة أكسيجين مرتبطة تشاركياً مع ذرتي هيدروجين. وينشأ عن وجود عدد كبير من الروابط الهيدروجينية بين جزيئات الماء خصائص حرارية غير عادية، مثل ارتفاع قيمة الحرارة النوعية والحرارة الكامنة للتبخير.

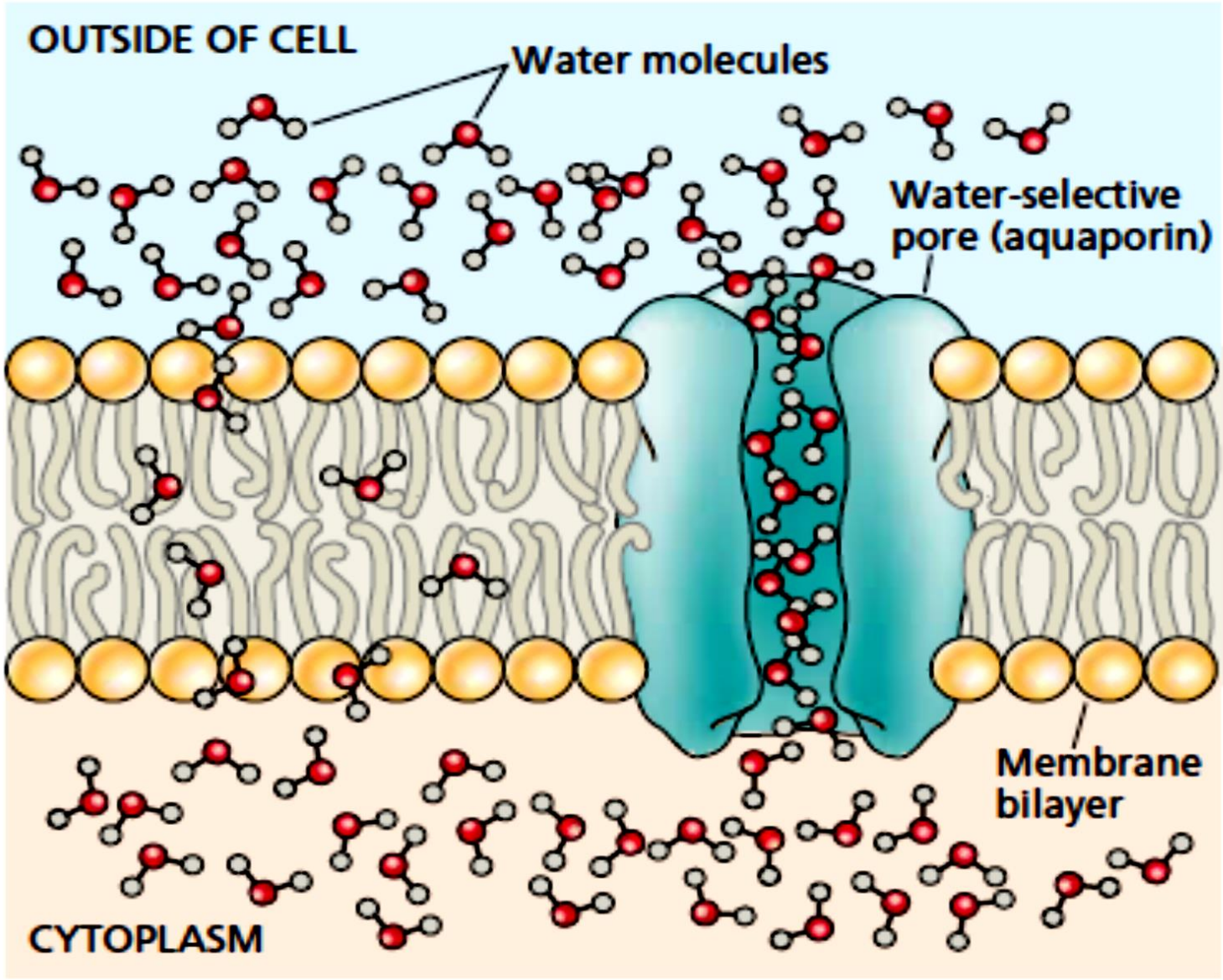
وعندما ترتفع درجة حرارة الماء تبدأ جزيئات الماء بالاهتزاز، حيث تعمل الحرارة على كسر روابط الهيدروجين بين جزيئات الماء، وبالمقارنة مع السوائل الأخرى، يحتاج الماء نسبياً إلى طاقة حرارية أكبر لرفع درجة حرارته، وبالتالي حتى يفقد الماء عن طريق المسامات أثناء عملية التبادل الغازي، فلابدّ من تحويل الماء إلى الحالة الغازية، ما يُسهم في تبريد أجزاء النبات الهوائية وضبط درجة حرارتها. وتُقدّر درجة حرارة التبخير الكامنة للماء بنحو 44 كيلو جول لكل مول من الماء عند درجة حرارة 25 درجة مئوية، وهي الأعلى بين جميع السوائل.





وإنّ الوجود المكثف للروابط الهيدروجينية بين جزيئات الماء، يمنحه خاصية الالتحام أو التماسك Cohesion، وهو الانجذاب المتبادل بين جزيئات الماء، وترتبط بها خاصية أخرى تُسمى الالتصاق Adhesion، وهي انجذاب جزيئات الماء إلى الحالة الصلبة، مثل جدران الخلايا النباتية، أو سطوح الزجاج. وتُسمّى القوى اللازمة لتكسير الروابط الهيدروجينية بقوى الشد السطحي Surface tension. وإنّ مجموع خصائص الالتحام والالتصاق والشد السطحي تقود إلى ظاهرةٍ تُسمّى الخاصية الشعرية Capillarity، وهي التي تُفسّر حركة الماء في الأنبوب الشعري Capillary tube. ويتسم الماء بقوة شدٍ كبيرة جداً Tensile strength، وهي القوة العظمى في وحدة المساحة التي يمكن لعمود الماء أن يتحملها قبل أن ينقطع.

عمليات نقل الماء Water transport processes: ينتقل الماء من وسطٍ لآخر بواسطة الانتشار Diffusion، وهي حركة جزيئات الماء من المناطق التي يكونُ فيها تركيزها مرتفع (إتاحة الماء) إلى المواقع التي يكون فيها تركيزها منخفض (أقل إتاحة للماء)، حسب فرق التدرج في التركيز، حيث تستطيع جزيئات الماء أن تجتاز الغشاء السيتوبلاسمي على هيئة جزيئات مفردة عبر الطبقة المضاعفة من المواد الدهنية المفسفرة والبروتينات (الجزء الأيسر من الشكل)، ولكنّها تتدفق بكمياتٍ أكبر عبر قنواتٍ متخصصة Water-Selective pore بنقل جزيئات الماء، هي عبارة عن بروتينات مرتبطة بالغشاء، تُسمى Aquaporins .



الشكل: حركة جزيئات الماء عبر الأغشية السيتوبلاسمية.

الحلول وفرق التدرج في الجهد المائي Osmosis is driven by a water potential gradient: تتسم أغشية الخلايا النباتية السيتوبلاسمية بأنّها شبه نفوذة Selectively permeable، أي تسمح بمرور الماء والمواد الصغيرة غير المشحونة بالمقارنة مع المواد الكبيرة المشحونة. وإنّ حركة الماء عبر الأغشية الخلوية هو حصيلة فرق التدرج في الجهد المائي Water potential. ويُعبّر الجهد المائي عن الطاقة الحرة للماء في وحدة الحجم (جول . م$^{-3}$) (1 باسكال). ويُرمز للجهد المائي بالرمز (*Y*w)، ويتحدد الجهد المائي للمحلول بالمكونات الآتية:

$$Yw = Ys + Yp + Yg$$

حيث: *Y*s: الجهد الحلولي Osmotic potential أو جهد الذائبات Solutes potential؛ *Y*p: جهد الامتلاء Turgor potential؛ *Y*g: جهد الجاذبية Gravity potential.

يُمثل الجهد الحلولي تأثير الذائبات المنحلة Dissolved solutes في الماء، حيث تعمل الذائبات (المعدنية، والعضوية) على شد/مسك جزيئات الماء، مقللةً بذلك من عدد جزيئات الماء الحرّة، ما يؤدي إلى انخفاض قيمة الجهد المائي، لأنّ قيمة الجهد المائي للماء المقطر الخالي تماماً من الذائبات تساوي الصفر، وبالتالي فإنّ أي تقليل في عدد جزيئات الماء الحرّة نتيجة إضافة الذائبات ستخفض من قيمة الجهد المائي (يصبح أكثر سلباً).

وإنّ الجهد الحلولي مستقل عن الطبيعة النوعية للذائب، فبالنسبة إلى الذائبات غير المتأينة، مثل السكروز، يُقدّر الجهد الحلولي بالمعادلة المقترحة من قبل Van't Hoff:

$$\Psi\sigma = - RT \ c\sigma$$

حيث: R: ثابت الغاز، ويعادل 8.32 جول.مول$^{-1}$. كالفن$^{-1}$؛ T: درجة الحرارة المطلقة (degrees Kelvin, or K)، $c\sigma$: تركيز الذائب في المحلول Osmolality (مول للذائبات الكلية المنحلة . ليتر من الماء (مول . ل$^{-1}$). وتُشير الإشارة السالبة إلى أنّ الذائبات المنحلة تُقلّل من الجهد المائي للمحلول بالمقارنة مع الجهدد المائي للماء النقي. وبالنسبة إلى الذائبات التي تتأين Ionic solutes إلى جزيئتين أو أكثر، فإنّ $c\sigma$ يجب أن تُضرب Multiplied بعدد الجزيئات المتأينة.

Values of *RT* and osmotic potential of solutions at various temperatures

Temperature (°C)	*RT*[a] (L MPa mol^{-1})	Osmotic potential (MPa) of solution with solute concentration in mol L^{-1} water			Osmotic potential of seawater (MPa)
		0.01	0.10	1.00	
0	2.271	–0.0227	–0.227	–2.27	–2.6
20	2.436	–0.0244	–0.244	–2.44	–2.8
25	2.478	–0.0248	–0.248	–2.48	–2.8
30	2.519	–0.0252	–0.252	–2.52	–2.9

[a] R = 0.0083143 L MPa mol^{-1} K^{-1}.

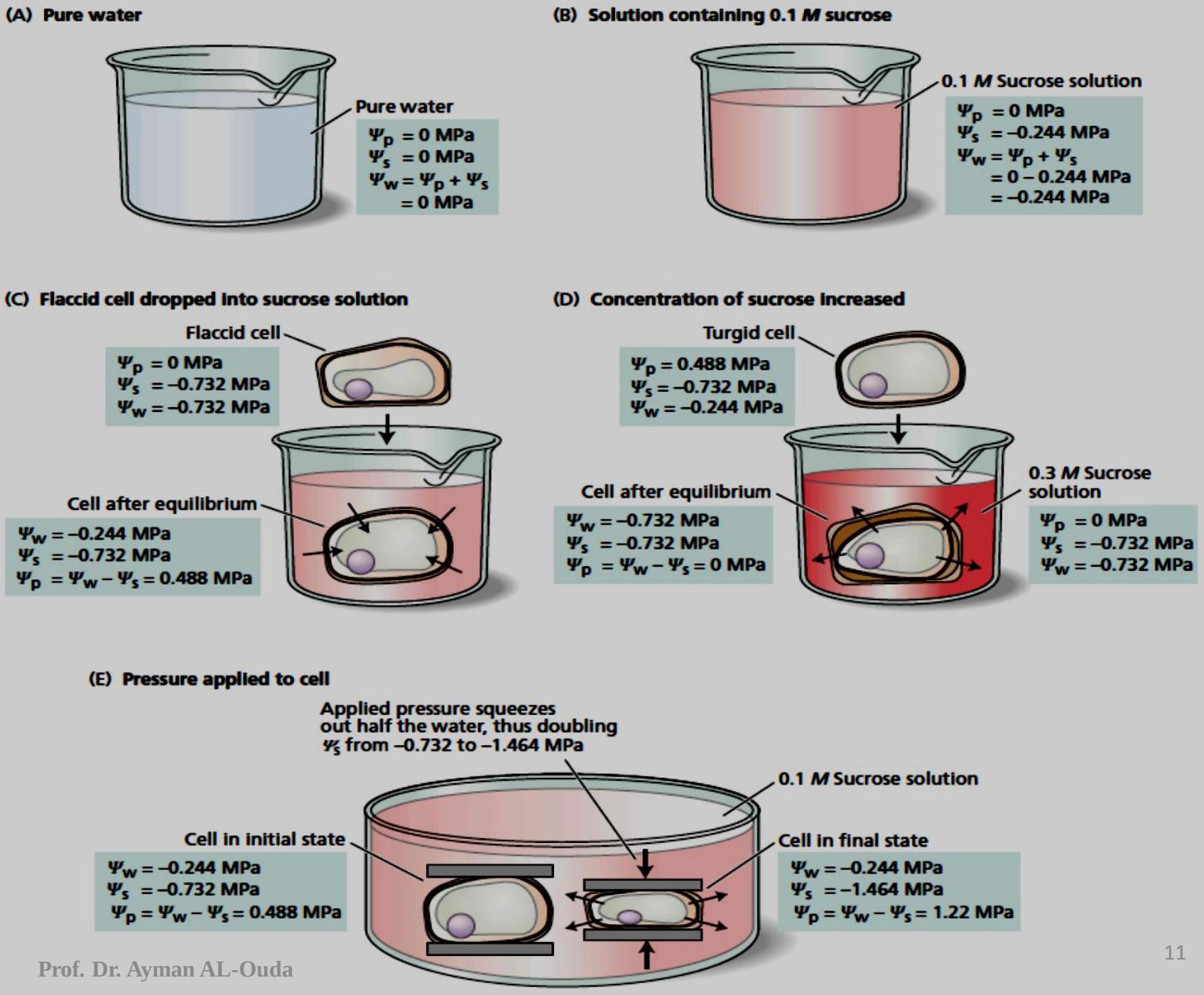
الضغط Pressure: ويُطلق عليه اصطلاحاً جهد الامتلاء. وتزيد القيم الموجبة لجهد الامتلاء من الجهد المائي، في حين تُقلل القيم السالبة من الجهد المائي. وعادةً ما يكون ضغط الامتلاء ضمن الخلايا النباتية موجباً.

الجاذبية Gravity: تُسبب الجاذبية حركة الماء من الأعلى للأسفل ما لم تُعكس قوة الجاذبية بقوة مساوية ومعاكسة. ولكن عند الحديث عن حركة الماء على مستوى الخلية النباتية فغالباً ما يهمل مكون جهد الجاذبية، لأنّ قيمته قليلة جداً ومهملة بالنسبة إلى قيمة الجهد الحلولي وجهد الامتلاء. وتبعاً لذلك فإنّ المعادلة السابقة يمكن أن تبسّط على النحو الآتي:

$$Yw = Ys + Yp$$

وعند مناقشة الترب الجافة، والبذور، والجدران الخلوية، سنجد مكوناً آخر محدداً للجهد المائي، يُسمى جهد الحشوة Matric potential.

عموماً، يدخل الماء إلى الخلايا النباتية تبعاً لمفهوم فرق التدرج في الجهد المائي Water Potential Gradient. ولتوضيح هذه الآلية، لنتخيل كأس مفتوح من الأعلى، ويحتوي على ماءٍ نقي Pure water عند درجة حرارة 20 درجة مئوية، وبما أنّ الماء موجود في كأس مفتوح وعلى تماسٍ مباشر مع الوسط المحيط، لذلك فإنّ ضغط التوازن المائي (ضغط الامتلاء) سيكون مساوٍ للضغط الجوي، ويعادل صفر ميكا باسكال ($Yp = 0$ MPa). وبما أنّ الماء نقياً، أي لا توجد فيه ذائبات، فإنّ قيم الجهد الحلولي أيضاً ستكون مساوية للصفر ($Ys = 0$ MPa)، وتبعاً لذلك فإنّ قيمة الجهد المائي ستكون مساوية للصفر.($Yw = Ys + Yp$) ($Yw = 0$ MPa).

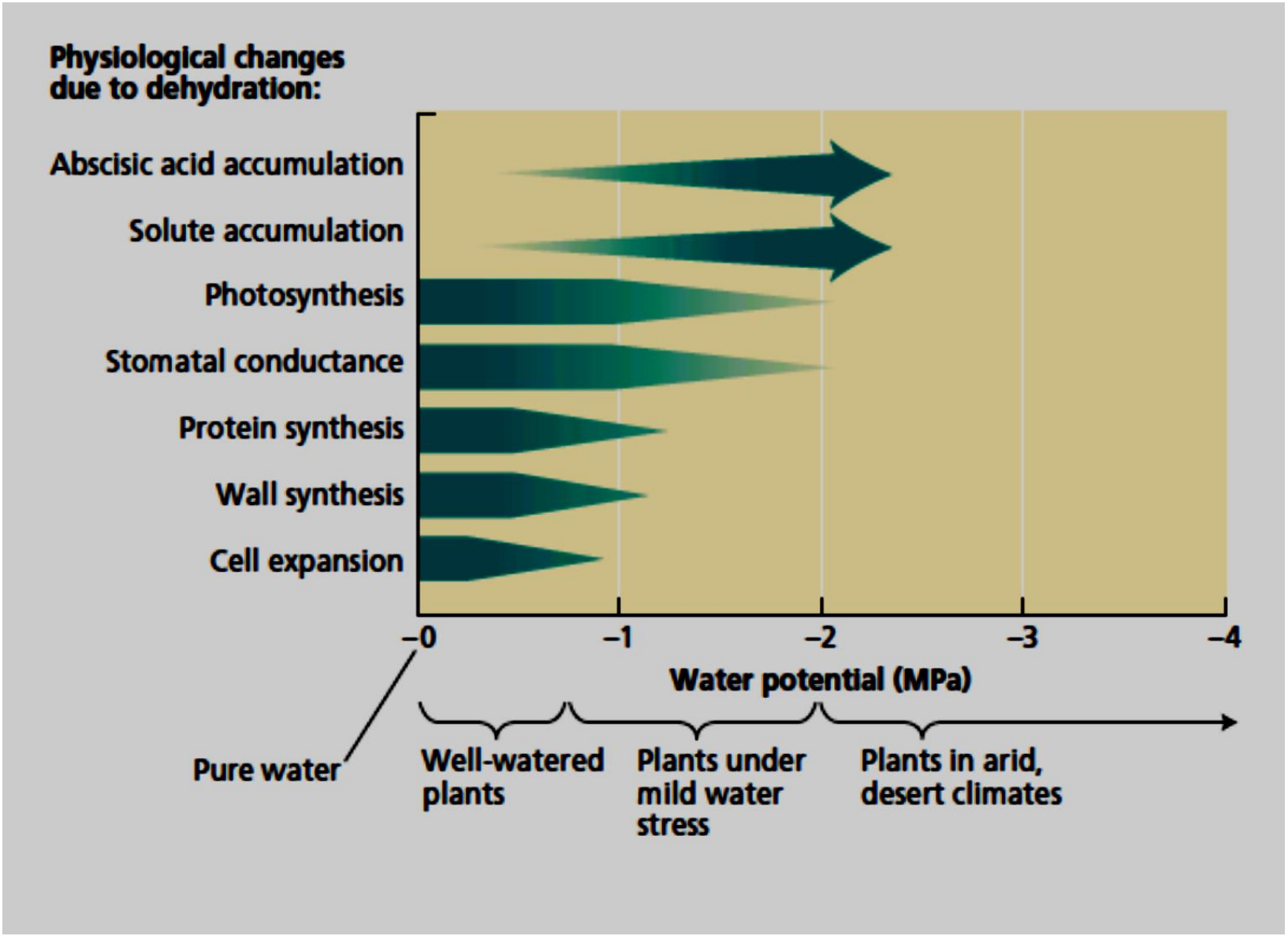

(A) Pure water
Pure water
$\Psi_p = 0$ MPa
$\Psi_s = 0$ MPa
$\Psi_w = \Psi_p + \Psi_s$
$= 0$ MPa
(B) Solution containing 0.1 M sucrose
0.1 M Sucrose solution
$\Psi_p = 0$ MPa
$\Psi_s = -0.244$ MPa
$\Psi_w = \Psi_p + \Psi_s$
$= 0 - 0.244$ MPa
$= -0.244$ MPa
(C) Flaccid cell dropped into sucrose solution
Flaccid cell
$\Psi_p = 0$ MPa
$\Psi_s = -0.732$ MPa
$\Psi_w = -0.732$ MPa
Cell after equilibrium
$\Psi_w = -0.244$ MPa
$\Psi_s = -0.732$ MPa
$\Psi_p = \Psi_w - \Psi_s = 0.488$ MPa
(D) Concentration of sucrose increased
Turgid cell
$\Psi_p = 0.488$ MPa
$\Psi_s = -0.732$ MPa
$\Psi_w = -0.244$ MPa
Cell after equilibrium
$\Psi_w = -0.732$ MPa
$\Psi_s = -0.732$ MPa
$\Psi_p = \Psi_w - \Psi_s = 0$ MPa
0.3 M Sucrose solution
$\Psi_p = 0$ MPa
$\Psi_s = -0.732$ MPa
$\Psi_w = -0.732$ MPa
(E) Pressure applied to cell
Applied pressure squeezes out half the water, thus doubling Ψ_s from –0.732 to –1.464 MPa
0.1 M Sucrose solution
Cell in initial state
$\Psi_w = -0.244$ MPa
$\Psi_s = -0.732$ MPa
$\Psi_p = \Psi_w - \Psi_s = 0.488$ MPa
Cell in final state
$\Psi_w = -0.244$ MPa
$\Psi_s = -1.464$ MPa
$\Psi_p = \Psi_w - \Psi_s = 1.22$ MPa

والنقطة المشتركة التي تستحق الذكر من كل تلك الأمثلة هي: أنّ تدفق الماء عملية غير فعّالة Passive process، أي أنّ الماء يتحرك استجابةً للقوى الفيزيائية، من الأوساط ذات الجهد المائي العالي (طاقة حرة مرتفعة) إلى المناطق ذات الجهد المائي المنخفض (الطاقة الحرّة المنخفضة)، أي لا توجد مضخات استقلابية تعمل على دفع الماء من وسط لآخر، تتفعل بواسطة المركبات الغنية بالطاقة (ATP).

يُساعد مفهوم الجهد المائي في تقييم حالة النبات المائية:

بالإضافة إلى أهمية الجهد المائي في تفسير انتقال الماء من الوسط المحيط إلى داخل النبات وفق فرق التدرج في الجهد المائي، تُساعد أيضاً معرفة الجهد المائي في الوقوف على الحالة المائية للنبات Water status، فنادراً ما تكون النباتات ممتلئة بالماء بسبب استمرار عملية فقد الماء بالنتح عن طريق المسامات خلال النهار، ويمكن أن يفوق خلال فترة منتصف النهار كمية الماء المفقودة بالنتح تلك الممتصة عن طريق الجذور، ما يؤدي إلى تعرّض الخلايا النباتية إلى ظروف العجز المائي Water deficits، الذي يؤدي إلى تثبيط استطالة الخلايا النباتية، وعملية التمثيل الضوئي Photosynthesis، بالإضافة إلى العديد من العمليات الحيوية الأخرى.

يُلاحظ من الشكل أنّ نمو الخلايا النباتية هي من أكثر العمليات الفيزيولوجية تأثراً بالإجهاد المائي، وتؤدي زيادة شدّة الإجهاد المائي إلى تثبيط الانقسام الخلوي، وتثبيط تصنيع جدران الخلايا النباتية والبروتينات البنائية، ويزداد معدل تراكم الذائبات العضوية التوافقية، وتراجع الناقلية المسامية إلى حد الانغلاق التام للمسامات، وبالتالي تثبيط عملية التمثيل الضوئي. ويُلاحظ من الشكل السابق، أنّه تحت ظروف الري الكامل **Full irrigation** وعندما تكون الخلايا النباتية ممتلئة بالماء **Well-watered plants**، يتراوح الجهد المائي بين **0.2–** إلى قرابة **1.0– MPa**، ولكن يكون الجهد المائي في أوراق النباتات في البيئات الجافة أقل، حيث يتراوح بين **2–** إلى **5- MPa** تحت ظروف الإجهاد المائي الشديد. ونظراً لكون عملية انتقال الماء تتم بالنقل غير الفعّال **Passive process**، فيمكن للنباتات أن تمتص الماء من التربة فقط عندما يكون الجهد المائي داخل النبات أقل منه في الوسط المحيط بمنطقة انتشار الجذور، لذلك تقل كمية المياه الممتصة في الترب الأكثر جفافاً، بسبب تراجع فرق التدرج بالجهد المائي الذي يُعد بمنزلة القوة المحركة لانتقال الماء من وسطٍ لآخر.



الشكل: تأثير تراجع جهد الامتلاء في العديد من العمليات الفيزيولوجية في الخلايا النباتية.

تتغير مكونات الجهد المائي باختلاف ظروف النمو والموقع ضمن النبات:

عادةً ما يكون الجهد المائي ضمن خلايا النباتات المروية بكمياتٍ كافية من المياه، قرابة -0.5 ميغاباسكال، في حين تصل قيمة الجهد المائي في النباتات التي تتعرض للجفاف إلى قيمٍ أقل (أكثر سلباً)، بسبب انخفاض قيمة الجهد الحلولي نتيجة تراكم الذائبات العضوية ضمن السيتوبلاسم، والفجوات، ما يسمح للنبات في المحافظة على جهد الامتلاء رغم انخفاض جهد التربة المائي، وتُسمّى هذه الآلية اصطلاحاً بالتعديل الحلولي **Osmotic adjustment**. وعادةً ما تكون قيم الجهد الحلولي أيضاً منخفضة (-2.5 MPa) في الأنواع النباتية التي تُخزن تراكيز مرتفعة من السكروز والسكريات الأخرى، مثل جذور الشوندر السكري **Sugar beet roots**، وسوق قصب السكر **Sugarcane stems**، وحبّات العنب **Grape berries**.

وتُسمى النباتات التي تنمو في البيئات المتملحة **Saline environments**، اصطلاحاً **Halophytes**، التي عادةً ما تُحافظ على قيمٍ منخفضة جداً من الجهد الحلولي داخل خلاياها، ما يسمح لها بتقليل الجهد المائي، ليصبح أكثر سلباً بالمقارنة مع قيمة الجهد المائي في الوسط المحيط، الأمر الذي يسمح بالمحافظة على فرق التدرج بالجهد المائي، ومن ثمّ استمرار عملية استخلاص المياه من التربة المتملحة، دون السماح لكمياتٍ كبيرة من الأملاح بالدخول مع تيار الماء.

لا تستطيع معظم الأنواع المحصولية أن تعيش في مياه البحر بسبب ارتفاع تركيز الأملاح الذوّابة فيه، وبالتالي لا تستطيع مثل هذه الأنواع النباتية أن تخفض من جهدها المائي إلى قيمٍ أقل من الجهد المائي لمياه البحر، وقد ينتقل الماء من النبات إلى الوسط المحيط، وتتبلزم **Plasmolysis** الخلايا النباتية، وتموت.

وتتراوح قيم جهد الامتلاء للنباتات المروية بشكلٍ جيد بين **0.1** إلى **1** ميغاباسكال، حسب قيمة الجهد الحلولي داخل الخلايا النباتية. وتُعد عملية المحافظة على قيم موجبة ومرتفعة من جهد الامتلاء مهمة جداً لسببين: الأول، يُعد جهد الامتلاء بمنزلة القوة الفيزيائية التي تضغط على جدر الخلايا النباتية المنقسمة وتدفعها على الاستطالة، وبذلك يحدث النمو، الذي يُعرّف بأنّه عملية انقسام واستطالة عير عكوسة للخلايا النباتية، لذلك فإنّ أي انخفاض في قيمة جهد الامتلاء تحت ظروف العجز المائي الخفيف سيؤثر سلباً في معدل استطالة الخلايا النباتية، لذلك يُعد نمو الخلايا النباتية من أكثر العمليات الفيزيولوجية حساسيةً للجفاف.

والسبب الثاني، أنّ ضغط الامتلاء الموجب يزيد من الصلابة الميكانيكية Mechanical rigidity للخلايا النباتية والأنسجة، وهذه الصفة مهمة جداً في الأنسجة الفتية التي لا تحتوي على اللغنين Non-lignified tissues، الذي يكسبها القساوة، أي يمكن أن تكون رخوة ومتهدلة ما لم تمتلك قيم مرتفعة من ضغط الامتلاء الداخلي. ويمكن أن تذبل النباتات، وتصبح متهدلة Flaccid عندما يتراجع ضغط الامتلاء داخل الخلايا النباتية إلى الصفر، الأمر الذي يؤدي إلى انكماش البروتوبلاسم وتنفصل عن الجدار الخلوي، وتتبلزم الخلايا النباتية، وتموت. عموماً، خلال فترة منتصف النهار عندما يكون معدل فقد الماء في حده الأعظمي، يمكن أن تكون قيمة جهد الامتلاء في خلايا الأوعية الخشبية أقل ما يمكن، وتأخذ حتى قيماً سالبة، بينما تزداد خلال فترة الليل، نتيجة تراجع معدّل فقد الماء بالنتح.

Prof. Dr. Ayman AL_Ouda
aymanalouda@ymail.com