الميزان المائي وانتقال الماء والذائبات
Water Balance and Water and Solutes Translocation

تواجه النباتات على اليابسة تحدياتٍ كبيرة، فمن جهةٍ يُشكل الغلاف الجوي المصدر الرئيس لغاز الفحم (CO_2) اللازم لعملية التمثيل الضوئي، ومن ناحيةٍ أخرى فإنّ الوسط المحيط بالنبات عادةً ما يكون جاف نسبياً، وحتى تتمكن النباتات من الحصول على غاز الفحم لا بدّ من أن تفتح المسامات، التي يخرج منها بالمقابل الماء على هيئة بخار ماء أثناء عملية التبادل الغازي، ولكن عادةً ما تكون كمية الماء المفقودة خلال واحدة الزمن أكبر بمرة ونصف من كميات غاز ثاني أوكسيد الكربون المنتشرة عبر المسامات، الأمر الذي قد يؤثر سلباً في ميزان العلاقات المائية في النبات، لذلك يُقال: أنّ النبات يفقد الماء كضريبةٍ باهظة للحصول على غاز الفحم. ولكي تتمكن النباتات من امتصاص أكبر كمية من غاز الفحم، بأقل كمية من المياه المفقودة، لابدّ من أن تطور العديد من التكيفات للحد ما أمكن من معدل فقد الماء بالنتح Transpiration والمحافظة على جهد الأوراق المائي.

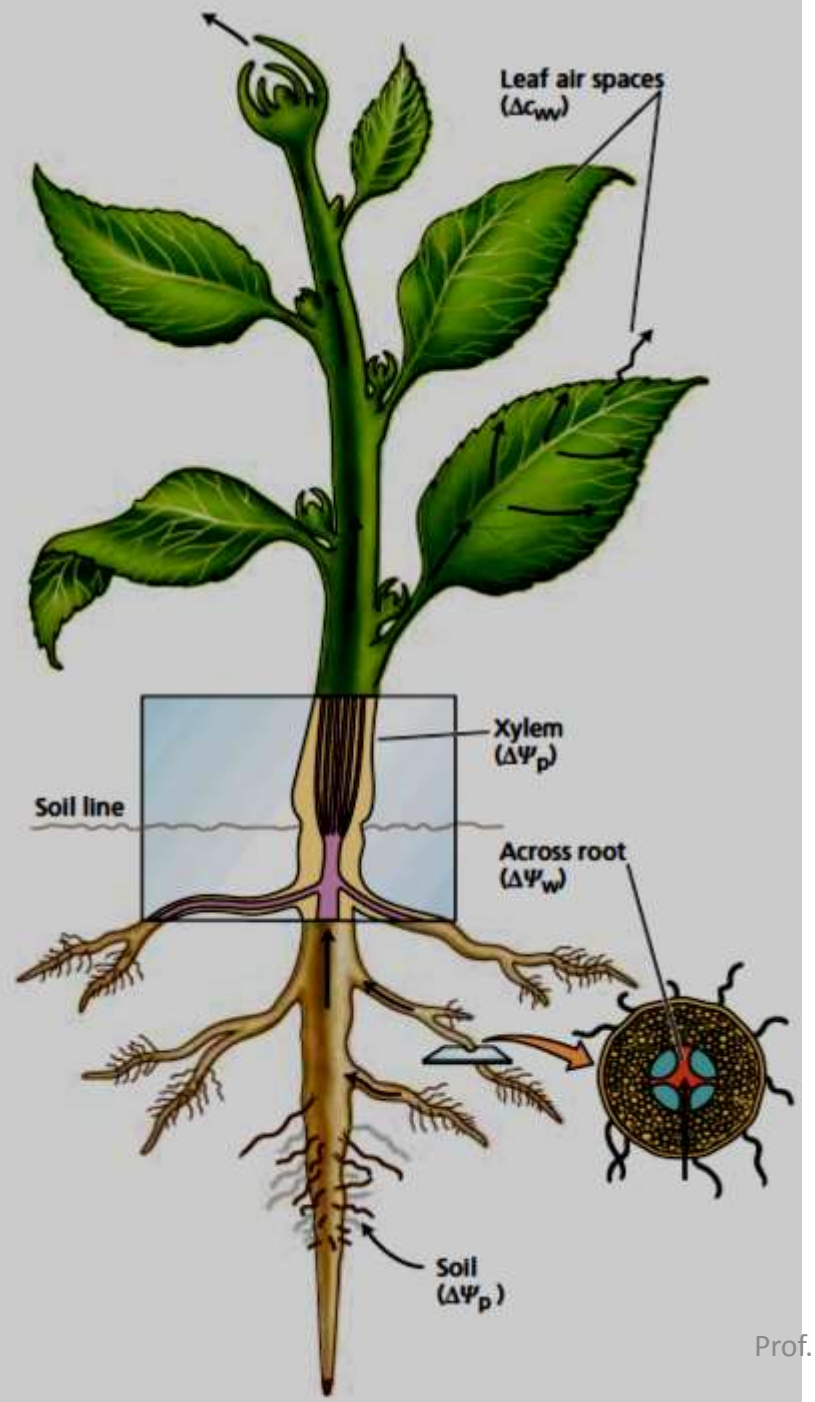
الماء في التربة Water in the soil: يتوقف محتوى التربة المائي وحركة الماء في التربة على طبيعة التربة وقوامها. ففي **الترب الرملية** تكون أقطار حبيبات التربة بحدود 1 مم أو أكثر، وتكون مساحة سطوح الادمصاص Surface area منخفضة جداً، وتكون الفراغات البينية بين حبيبات التربة كبيرة، أي أنّ مقدرتها على الاحتفاظ بالماء متدنية ونفاذيتها للماء مرتفعة. وبالمقابل، فإنّ أقطار حبيبات **التربة الطينية** صغيرة جداً (أقل من 2 ميكرومتر)، لذلك تكون فيها مساحة سطوح الادمصاص أكبر نسبياً، والفراغات بين حبيبات التربة صغيرة، وبمساعدة المواد العضوية، مثل الدبال Humus (المادة العضوية المتحللة)، يمكن أن يزداد حجم الكتل الترابية الطينية وثباتيتها Aggregate into "crumbs"، الأمر الذي يُحسّن من مساميتها، وتهويتها Soil aeration، ومعدّل رشح المياه فيها Water infiltration، وتكون مقدرتها على الاختفاظ بالمياه أكبر Water holding capacity (الجدول، 1).

وتُسمى مقدرة التربة على الاحتفاظ بالماء اصطلاحاً بالسعة الحقلية **Field capacity**. وتمثل السعة الحقلية محتوى التربة المائي بعد أن تُروى التربة إلى حد الاشباع بالماء، وبعد أن يُصرف **Drain away** كامل الماء الزائد. وعادةً ما تكون السعة الحقلية للترب الطينية الغنية بالدبال أكبر بالمقارنة مع الترب الرملية الفقيرة، حيث يمكن أن تحتفظ الترب الطينية بعد بضعة أيام من ريها بشكلٍ كامل بنحو 40% من الماء في وحدة الحجم، في حين لا تتجاوز نسبة الماء 3% في التربة الرملية.

Physical characteristics of different soils

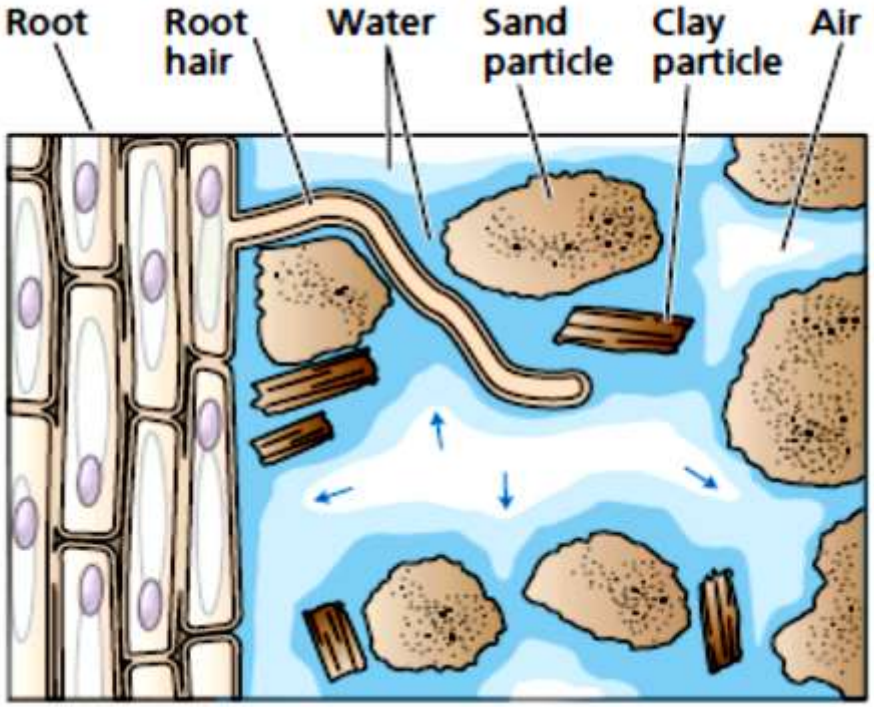
Soil	Particle diameter (μm)	Surface area per gram (m^2)
Coarse sand	2000–200	<1–10
Fine sand	200–20	
Silt	20–2	10–100
Clay	<2	100–1000

الجدول رقم (1): الخصائص الفيزيائيه لمختلف الترب.



القوى المحركة لانتقال الماء من التربة فالنبات فالوسط المحيط.

SPAC



تشكل الشعيرات الجذرية نقاط تماس كبيرة مع حبيبات التربة لزيادة كمية المياه الممتصة.

عندما يمتص الماء بواسطة جذور النباتات، يتراجع محلول التربة إلى جيوب صغيرة، وقنوات، وفجوات بين جزيئات التربة. وكلما ازدادت كمية المياه المُزالة من التربة تزداد قوى الجذب السطحي، ويصبح الجهد المائي أكثر سلباً. وعندما يتراجع محتوى التربة المائي، ومن ثمّ جهد التربة المائي يتراجع التوصيل المائي **Hydraulic conductivity** بشكلٍ حاد، ويُعزى ذلك بشكلٍ رئيس إلى استبدال الماء بالهواء بين الفراغات البينية في التربة. وفي الترب الجافة جداً، يمكن أن ينخفض الجهد المائي إلى ما دون نقطة الذبول الدائم **Permanent wilting point.** وعند هذه النقطة يكون محتوى التربة المائي منخفضاً جداً، بحيث تفشل النباتات في استعادة ضغط الامتلاء، حتى لو توقفت عملية فقد الماء بالنتح بشكلٍ كامل. هذا يعني أنّ الجهد المائي للتربة أقل أو يساوي الجهد الحلولي للنبات.

امتصاص الماء بواسطة الجذور Water absorption by roots: إنّ التماس المباشر بين سطوح الجذور والتربة ضروري جداً لامتصاص الماء بشكلٍ فعّال من قبل الجذور. يؤمن هذا التماس السطح الكافي لامتصاص الماء، ويزداد بازدياد معدل نمو الجذور، وعدد الشعيرات الجذرية **Root hairs**، التي تزيد من سطوح الامتصاص الفعّالة، ما يؤدي إلى زيادة كمية الماء والعناصر المعدنية المغذية الممتصة من التربة. يدخل الماء بشكلٍ مباشر من الأجزاء القمية في الجذور، التي تتضمن منطقة الشعيرات الجذرية، أمّا المناطق الأكثر نضجاً من الجذر، تحتوي عادةً على طبقة خارجية من الأنسجة الوقائية، تُسمّى خلايا الأدمة الخارجية **Exodermis**، التي تحتوي على مواد كارهة للماء في جدرانها، وهي نسبياً غير نفوذة للماء. ويوجد بين خلايا البشرة والأدمة الداخلية للجذور ثلاث طرق لانتقال الماء، يُعرف الطريق الأول اصطلاحاً **Apoplast pathway:** وفيه ينتقل الماء حصراً عبر جدر الخلايا النباتية بدون عبور أو اجتياز أي غشاء سيتوبلاسمي، ويمثل **Apoplast** النظام المستمر لجدر الخلايا النباتية والفراغات بين الخلوية في الأنسجة النباتية. ويُعرف الطريق الثاني اصطلاحاً **Transmembrane pathway:** وهو الطريق الذي يسلكه الماء؛ حيث يمر فيه مخترقاً الخلية النباتية من جهة ليخرج من الجهة المقابلة وهكذا من خليةٍ لأخرى تباعاً.

وفي هذا المسار يجتاز الماء على الأقل غشاءين خلويين لكل خلية نباتية في مساره. أمّا المسار الثالث، فيُسمّى اصطلاحاً Symplast pathway، وفيه ينتقل الماء من خليةٍ إلى أخرى مجاورة عن طريق الفتحات السيتوبلاسمية التي تربط خلايا النسيج المتوسط بخلايا الحزم الوعائية Plasmodesmata. وعلى مستوى خلايا الأدمة الداخلية Endodermis، فإنّ انتقال الماء خلال الجدر الخلوية والفراغات البينية عادةً ما يُعاق بواسطة شريط كاسبار Casparian strip، وهو عبارة عن حزمة من الجدر الخلوية الشعاعية الشكل في خلايا الأدمة الداخلية المتضمنة على مادة كارهة للماء تشبه الشمع، تُسمى السوبرين Suberin. تعمل على شكل حاجز تعيق حركة وانتقال الماء والذائبات. ويعمل شريط كاسبار على قطع الطريق المتصل بين الجدرالخلوية والفراغات البينية في الجذور، ويُجبر الماء على متابعة الانتقال من خلال اجتياز الأغشية السيتوبلاسمية للخلايا النباتية، لذلك ينتقل الماء ضمن خلايا البشرة الداخلية عن طريق الفتحات السيتوبلاسمية Symplast pathway.

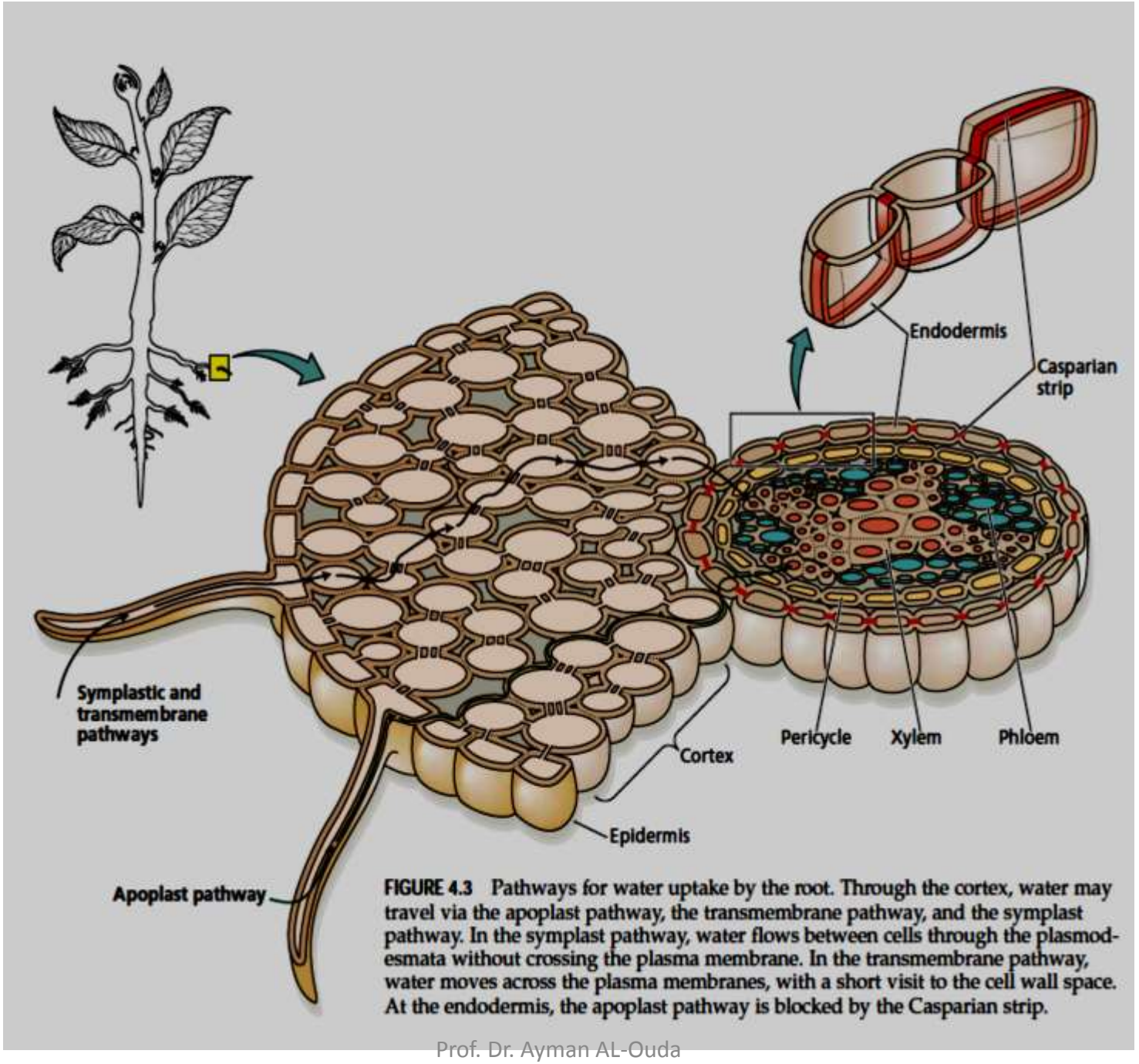
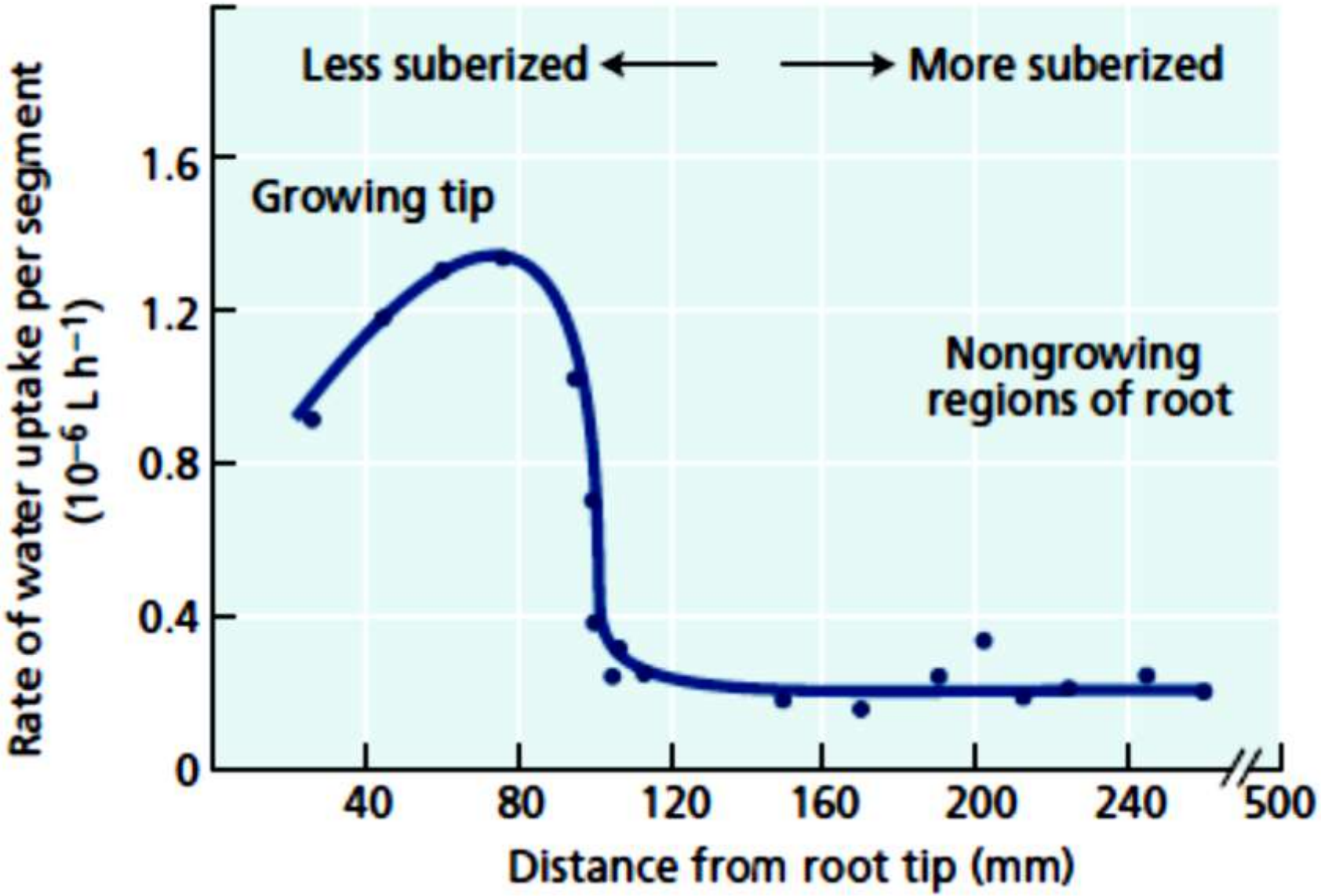
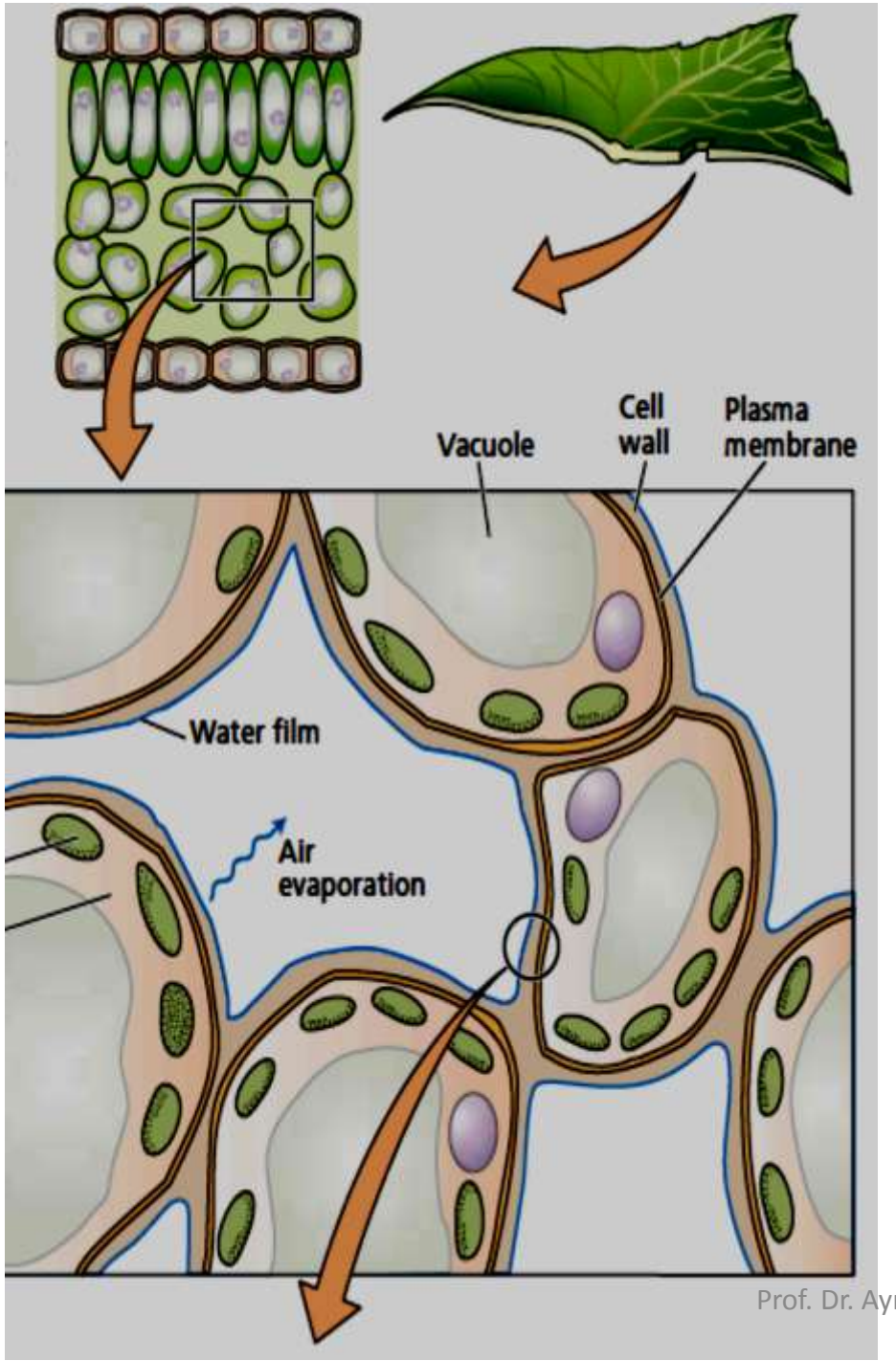


FIGURE 4.3 Pathways for water uptake by the root. Through the cortex, water may travel via the apoplast pathway, the transmembrane pathway, and the symplast pathway. In the symplast pathway, water flows between cells through the plasmodesmata without crossing the plasma membrane. In the transmembrane pathway, water moves across the plasma membranes, with a short visit to the cell wall space. At the endodermis, the apoplast pathway is blocked by the Casparian strip.

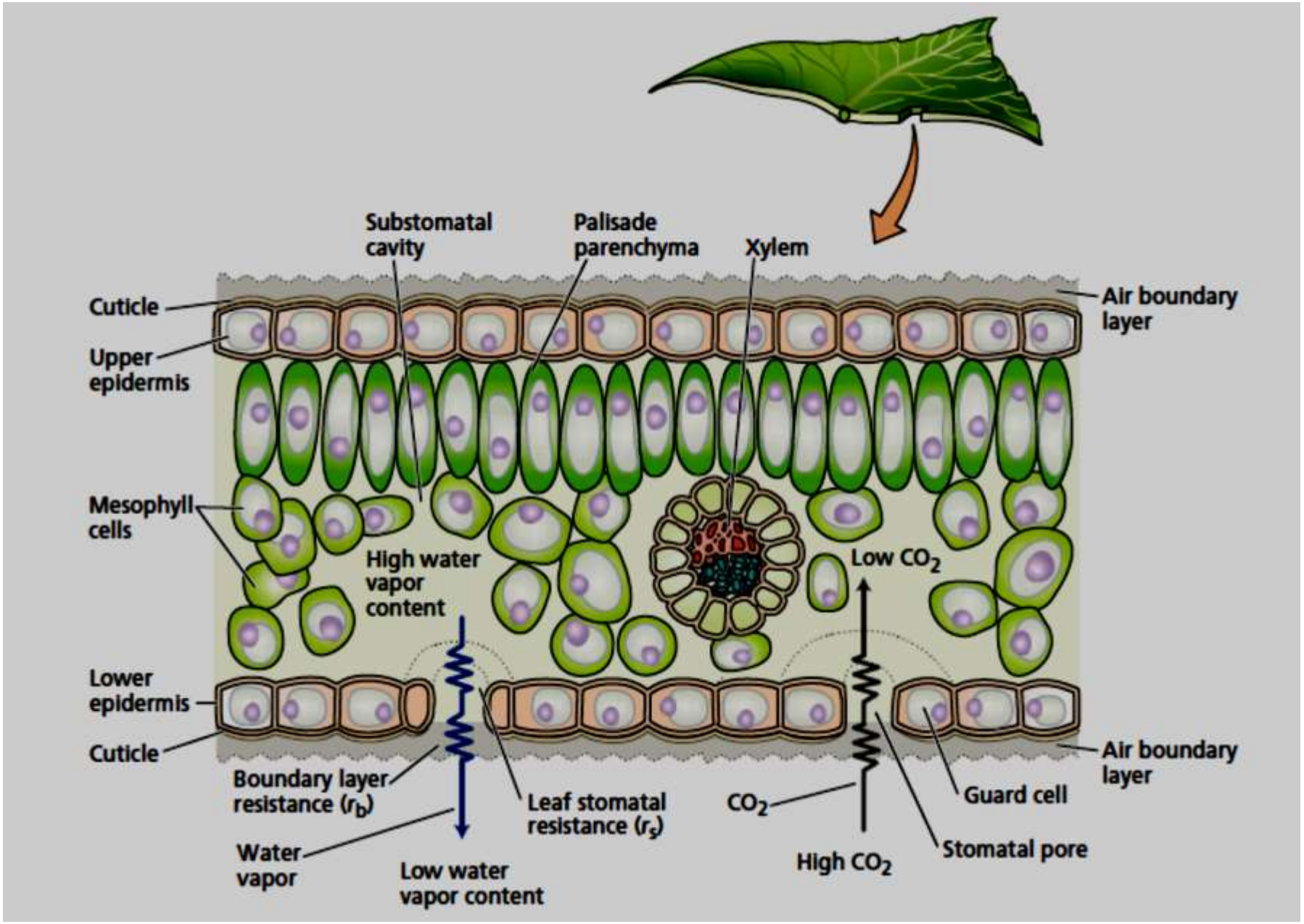

Less suberized
More suberized
Growing tip
Nongrowing regions of root
Rate of water uptake per segment (10^{-6} L h^{-1})
1.6
1.2
0.8
0.4
0
40
80
120
160
200
240
500
Distance from root tip (mm)

انتقال الماء عبر الأوعية الخشبية (النسغ الناقص) Water transport through the xylem:

تُشكّل الأوعية الخشبية في معظم النباتات الجزء الأطول من طريق انتقال الماء. وإذا كان ارتفاع النبات قرابة 1 متر، فإنّ أكثر من 99.5% من طريق انتقال الماء عبر النبات هو ضمن الأوعية الخشبية. تُعد الأوعية الخشبية الطريق الأسهل لانتقال الماء بمقاومةٍ منخفضة لتدفق الماء خلاله. وتمتلك الخلايا الناقلة في الأوعية الخشبية بنية تشريحيةً متخصصة تُمكنها من نقل أكبر كمية ممكنة من الماء بكفاءةٍ عالية. ونظراً لكون المقاومة لتدفق الماء عبر الأوعية الخشبية منخفضة، فإنّ حركةً الماء تحتاج إلى تدرج أقل في الجهد المائي اللازم لنقل الماء من الجذور إلى الأوراق. وإنّ قوى الشد اللازمة لسحب الماء من الأوعية الخشبية إلى الأوراق، عادةً ما تنتج من عملية فقد الماء من الأوراق إلى الوسط المحيط بفضل النتح، حيث يؤدي ذلك إلى توليد تدرج في الجهد المائي بين الأوعية الخشبية في الساق والأوراق، يسمح بانتقال الماء من الساق إلى الأوراق، ثمّ إلى الوسط المحيط. وتُعد الطبقة الشمعية Waxy cuticle التي تغطي سطوح الأوراق حاجزاً فعّالاً جداً في الحد من حركة بخار الماء، حيث تقدّر كمية الماء التي يمكن أن تفقد من الأوراق عن طريق طبقة الكيوين بنحو 5% فقط، في حين يفقد الجزء الأكبر من الماء من الأوراق على هيئة بخار ماء بواسطة الانتشار عبر الفتحات المسامية Stomata، بفضل عملية النتح، أثناء عملية التبادل الغازي.



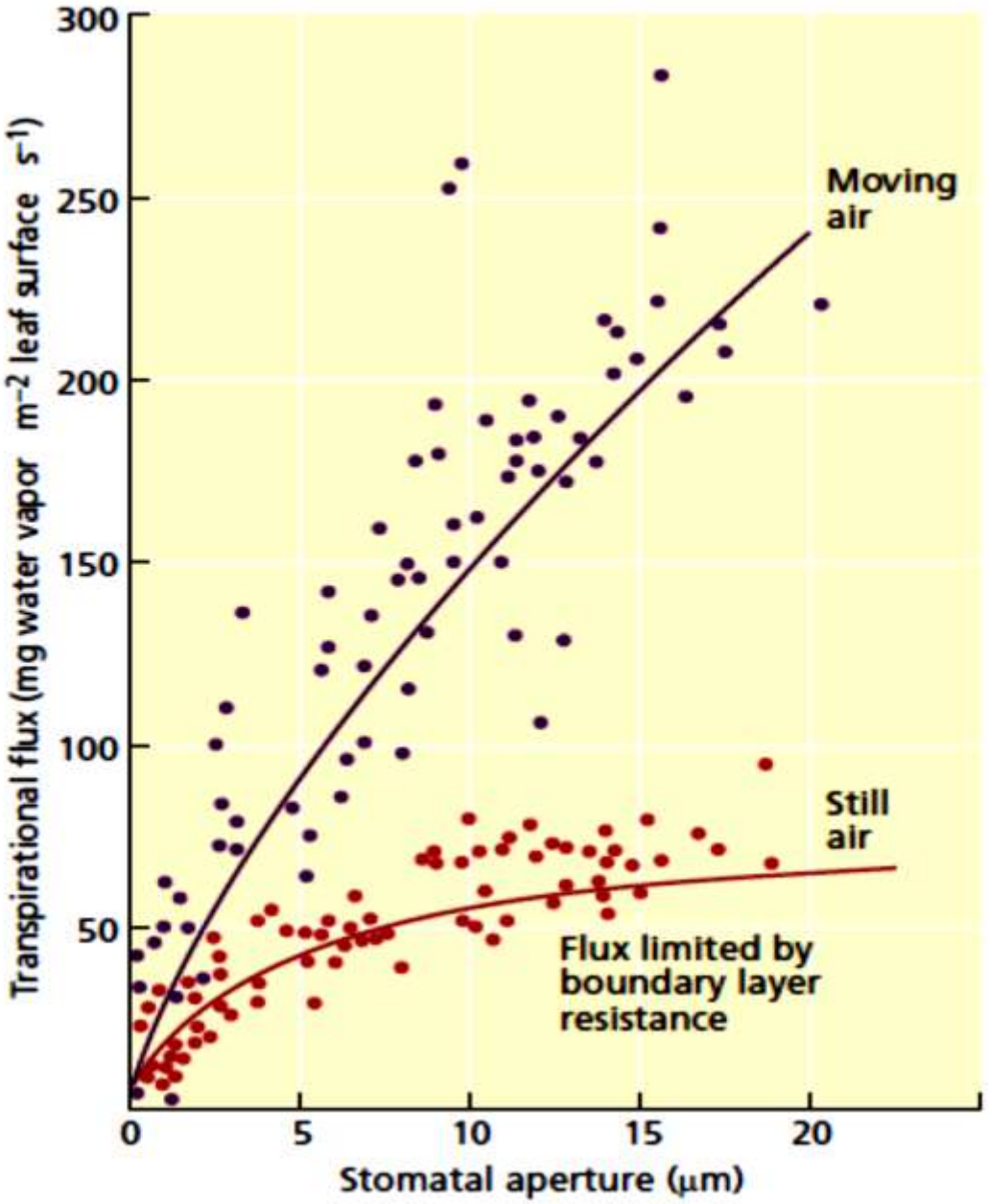
تتواجد المسامات بشكلٍ أكبر على الوجه السفلي للأوراق الأقل تعرضاً لأشعة الشمس للحد من فقد الماء بالنتح (الشكل، 12). عموماً، يتحدد معدل فقد الماء على هيئة بخار ماء من الأوراق إلى الوسط المحيط أثناء عملية التبادل الغازي عن طريق المسامات بقيمة فرق التدرج في ضغط بخار الماء بين الأوراق والوسط المحيط Leaf to air vapor pressure difference (VPD)، الذي يُعد بمنزلة القوة الفيزيائية المحركة لانتقال الماء من الأوراق إلى الوسط المحيط. وتتحدد قيمته بالعوامل البيئية السائدة في منطقة الزراعة (الحرارة، شدة الإشعاع الشمسي، الرطوبة النسبية الجوية، وسرعة الرياح).



عملية التبادل الغازي عبر مسامات الأوراق

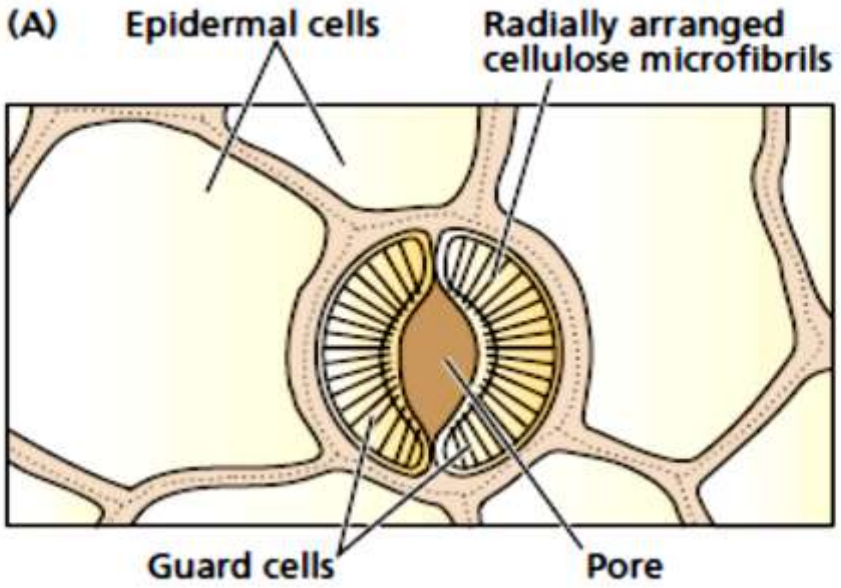
يُنظم معدل فقد الماء أيضاً بالمقاومات التي تعترض سبيله: إنّ العامل الثاني المهم الذي يضبط عملية فقد الماء على هيئة بخار ماء من الأوراق، المقاومات التي تعترض سبيله على طول مسار النتح، التي تتكون من مكونين مختلفين، هما: المقاومة المسامية Stomatal resistance (*r*s)، ومقاومة طبقة الهواء الساكن المحيطة بشكلٍ مباشر بسطوح الأوراق، التي يجب أن يجتازها بخار الماء للوصول إلى الهواء المحيط في الغلاف الجوي، وتُسمّى Boundary (rb) layer resistance. وإنّ سماكة طبقة الهواء الساكن المحيط مباشرةً بالأوراق تتحدد بسرعة الرياح، فعندما يكون الهواء المحيط بالأوراق ساكناً جداً تكون طبقة الهواء المحيطة بالأوراق سميكة جداً، مشكلةً المعيق الأكبر لفقد الماء بالنتح عن طريق الأوراق. وعندما تكون سرعة الرياح عالية جداً، فإنّ الهواء المتحرك يقلل من سماكة طبقة الهواء الساكن، مقللاً بذلك من قيمة هذه المقاومة. وتحت مثل هذه الظروف، فإنّ المقاومة المسامية سوف تتحكم بشكلٍ كبير بمعدل فقد الماء من الأوراق، حيث يزداد معدل فقد الماء من الأوراق بزيادة الناقلية المسامية (gs).

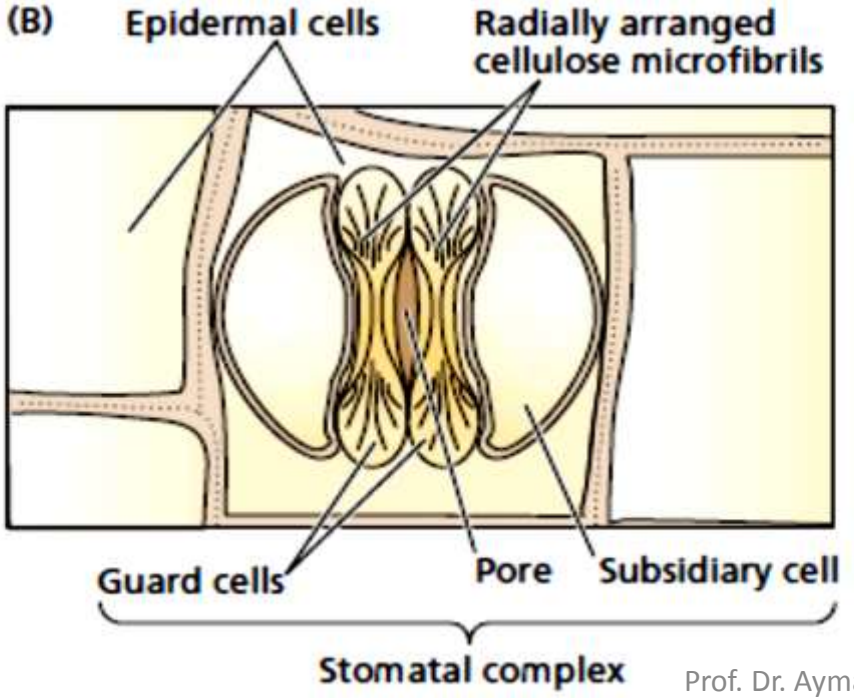
العلاقة بين الناقلية المسامية ومعدل فقد الماء بالنتح.تؤثر حركة المسامات في كلٍ من النتح والتمثيل الضوئي.

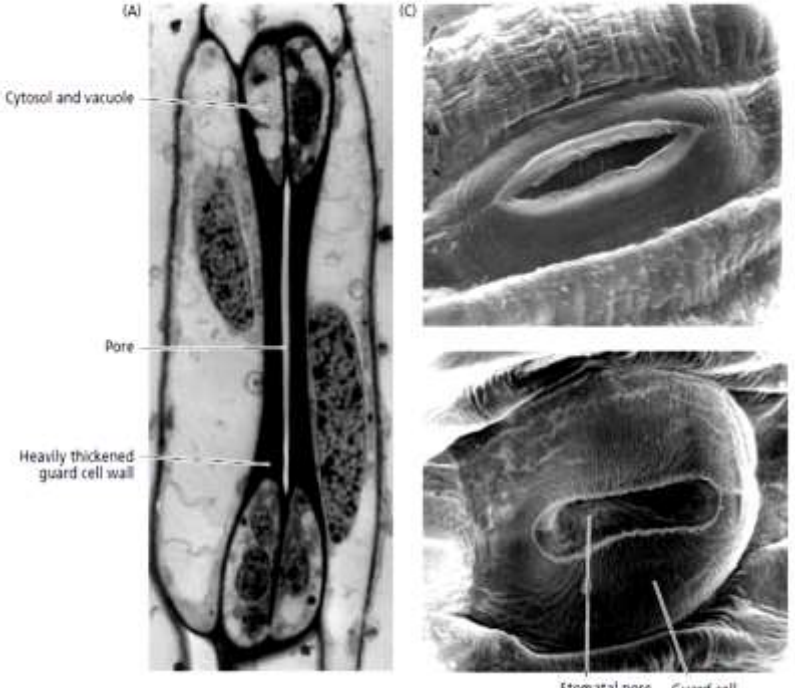


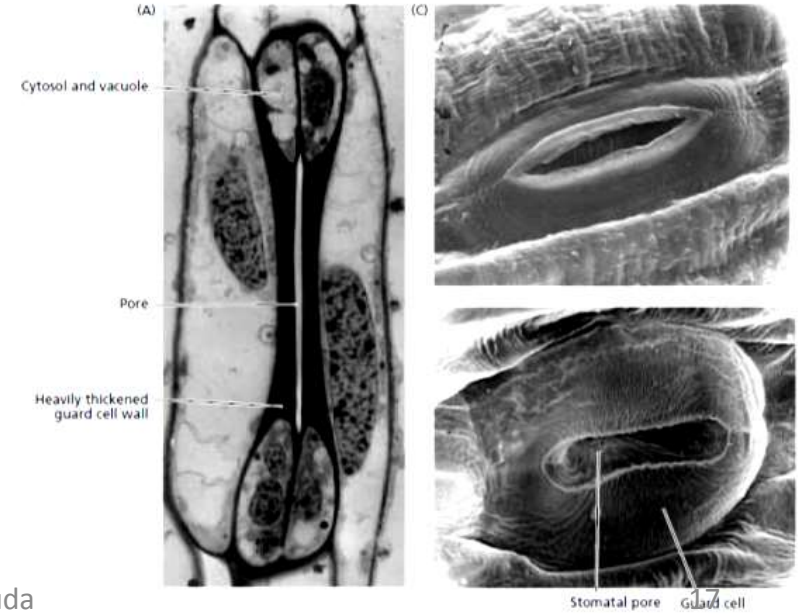
يؤثر انفتاح وانغلاق المسامات في معدل كلٍ من فقد الماء على هيئة بخار ماء، من الأوراق إلى الوسط المحيط وانتشار غاز الفحم (CO_2) من الوسط المحيط إلى داخل الأوراق، وهذا ما يُسمى اصطلاحاً بعملية التبادل الغازي **Gas exchange process.** ويتمثل التحدي الرئيس لجميع الأنواع النباتية البرية في عملية التوفيق بين معدل انتشار غاز الفحم اللازم لعملية التمثيل الضوئي ومعدل فقد الماء بالنتح، وخاصةً في البيئات الجافة. وتفيد طبقة الكيوتين التي تغطي سطوح الأوراق كحاجزٍ فيزيائي يمنع فقد المياه من الأوراق، ما يُسهم في حماية النباتات من التجفاف **Desiccation**، وللأسف عند ناقلية مسامية محددة، فإنّ معدل فقد الماء بالنتح أكبر بنحو **1.6** مرة بالمقارنة مع معدل انتشار غاز الفحم، ويُعزى ذلك إلى كون فرق التدرج في ضغط بخار الماء بين الأوراق والوسط المحيط **(VPD)**، أكبر بكثير من فرق تركيز CO_2 بين الوسط المحيط ومراكز التثبيت ضمن الصّانعات الخضراء، بالإضافة إلى التباين في الوزن الجزئي لكلٍ من الماء **(18)**، وغاز الفحم **(44)**، الأمر الذي يجعل حركة جزيئات الماء أسرع بالمقارنة مع جزيئات غاز الفحم، لذلك يُقال مجازاً أنّ النبات يفقد الماء كضريبةٍ باهظة للحصول على غاز الفحم اللازم لعملية التمثيل الضوئي وتصنيع المادة الجافة اللازمة لنمو أجزاء النبات المختلفة وتطورها. عموماً، يتم ضبط حركة المسامات خلال النهار والليل، وتبعاً لظروف إتاحة المياه أو شحها بواسطة زوج من الخلايا المتخصصة، تُسمّى بالخلايا الحارسة

تُسمّى مجموع الخلايا الحارسة، والخلايا المرافقة، والفتحة المسامية اصطلاحاً بالمعقد المسامي **Stomatal complex.** وتتسم جدر الخلايا الحارسة الكلوية الشكل، بأنّها متغلظة وأكثر سماكة بالمقارنة مع الجدر الخارجية، وترتبط الجدر الداخلية بالخارجية بألياف سيللوزية بشكلٍ شعاعي **Radially cellulose microfibrils**، وعند إتاحة المياه بكمياتٍ كافية، يرتفع جهد الامتلاء داخل الخلايا الحارسة فيضغط على الجدران الخارجيةً المرنة التي تعمل على شد الألياف السيللوزية، التي تشد بدورها الجدر الداخلية المتغلظة فتنفتح المسامات، أما تحت ظروف نقص المياه، يبدأ تصنيع حمض الأبسيسيك (ABA) في الجذور الذي ينتقل مع تيار الماء ضمن الأوعية الخشبية ليصل إلى الخلايا الحارسة، حيث يعمل على تحريض انفتاح قنوات خروج الذائبات المرتبطة بغشاء الخلايا الحارسة، ويشجع انغلاق قنوات دخول الشوارد المعدنية، ما يؤدي إلى خروج الذائبات من الخلايا الحارسة إلى الخلايا المرافقة المجاورة، فيصبح الجهد المائي في الخلايا الحارسة أقل سلباً بالمقارنة مع الخلايا المجاورة، ما يؤدي إلى انتقال الماء من الخلايا الحارسة إلى الخلايا المجاورة، فيتراجع جهد الامتلاء ضمن الخلايا الحارسة، ما يؤدي إلى تراجع الضغط المُطبّق على الجدر الخارجية، فترتخي الألياف السيللوزية، وتنغلق المسامات، للحد من فقد الماء بالنتح، والمحافظة على ميزان العلاقات المائية.


(A)
Epidermal cells
Radially arranged cellulose microfibrils
Guard cells
Pore


(B)
Epidermal cells
Radially arranged cellulose microfibrils
Guard cells
Pore
Subsidiary cell
Stomatal complex


(A)
(C)
Cytosol and vacuole
Pore
Heavily thickened guard cell wall


(A)
(C)
Cytosol and vacuole
Pore
Heavily thickened guard cell wall
Stomatal pore
Guard cell

ويمكن تقدير كفاءة النبات من نوع محصولي ما على ضبط معدل فقد الماء بالنتح مع المحافظة على انتشار غاز الفحم ومن ثمّ تصنيع المادة الجافة من خلال قياس نسبة النتح Transpiration ratio. ويُعرف بأنّه نسبة كمية المياه الكلية المفقودة بالنتح إلى كمية غاز الفحم المثبتة بعملية التمثيل الضوئي. وإنّ نسبة النتح هي مقلوب كفاءة استعمال المياه (WUE). وتقدّر قيمة نسبة النتح بشكلٍ عام في الأنواع النباتية ثلاثية الكربون بنحو 500 (WUE = 1/500, or 0.002). ويُعزى التباين الكبير بين كمية المياه المفقودة نسبة إلى كمية غاز الفحم المكتسبة إلى حقيقة أنّ فرق التدرج في ضغط بخار الماء بين الأوراق والوسط المحيط (القوة المحركة لفقد الماء بالنتح) أكبر بنحو 50 مرة بالمقارنة مع فرق تركيز غاز الفحم بين الوسط المحيط ومراكز التثبيت ضمن الصّانعات الخضراء، بسبب انخفاض تركيز غاز الفحم (CO_2) في الوسط المحيط (تقريباً 0.03%)، في حين أنّ تركيز بخار الماء داخل الأوراق عالٍ جداً بالمقارنة مع الهواء المحيط. وبالتالي فإنّ سرعة انتشار غاز الفحم أبطأ بنحو 1.6 مرة بالمقارنة مع سرعة خروج بخار الماء، بالإضافة إلى حقيقة أنّ الطريق الذي يسلكه غاز الفحم من الوسط المحيط وصولاً إلى مراكز التثبيت في الصّانعات الخضراء أطول، ومجموع المقاومات التي تواجه عبوره (المرحلتين الغازية، والسائلة) أكبر بالمقارنة مع بخار الماء.

أمّا الأنواع النباتية المتكيفة مع البيئات المدارية الحارة وذات السطوع الشمسي العالي (الأنواع النباتية رباعية الكربون، ونباتات CAM)، فهي تنتج كمية أقل من الماء لتصنيع الكمية نفسها من المادة الجافة بالمقارنة مع الأنواع النباتية ثلاثية الكربون، حيث تقدّر فيها قيمة نسبة النتح بنحو 250. أمّا بالنسبة إلى الأنواع النباتية المتكيفة مع البيئات الصحراوية، مثل الصاريات (Cacti CAM Crassulacean Aacid Metabolism)، التي تفتح المسامات فيها ليلاً فقط، فإنّ قيمة نسبة النتح فيها لا تتجاوز 50. عموماً، ينتقل الماء بشكلٍ عام من التربة Soil، فالجذور، فالساق، فالأوراق، فالوسط المحيط حسب فرق التدرج في الجهد المائي، ويُسمى هذا الانتقال للماء عبر هذه المكونات اصطلاحاً Soil- (SPAC) plant-air continuum.