المحاضرة الثامنة

تأثير واتزان دونان

تأثير واتزان دونان

Donnan Effect and Equilibrium

نظرية تأثير واتزان دونان تتناول تأثير الأيونات المثبته أو المنتشرة. دعنا نضرب مثلاً في ذلك، إلا وهو الغشاء المنفذ لبعض الأيونات الأخرى والذي يفصل بين الخلية والوسط الخارجي. ودعنا نفترض انه على الجانب الداخلي لهذا الغشاء (البروتينات المحملة بشحنات كهربية سالبة تعتبر مثلاً للأيونات المثبتة). والآن، لو أن الغشاء السابق يسمح بحرية مرور الكتيونات والأنيونات خلاله من المحلول الخارجي، فان أعداداً متساوية من الكتيونات

هذا الاتزان عادة لابد ان يتزن كهربياً أيضا ، إلا انه يحتاج ويتطلب كتيونات إضافية لتوازن الشحنات السالبة للأنيونات المثبتة على الجانب الداخلي للغشاء كما هو موضح بالشكل التالي ، وبالتالي فان تركيز الكتيونات سوف يصبح اكبر في المحلول الداخلي عن ذلك الذي يوجد فى المحلول الخارجي. وأيضاً وبسبب الزيادة فى الشحنة السالبة والتي ترجع الى الأنيونات السالبة ، فان تركيز الأنيونات في المحلول الداخلي سوف تصبح اقل عن ذلك التركيز لهذه الأيونات في الملول الخارجي.

وعندما يتساوى حاصل ضرب الأنيونات والكتيونات فى المحلول الداخلي مع حاصل ضرب الأنيونات والكتيونات فى المحلول الخارجي فيمكن الوصول إلى اتزان دونان طبقاً للمعادلة التالية:

$$(Cl+)\ (Ai-) = (C0+)\ (A0+)$$

حيث:

Cl+ = **الكتيونات فى الداخل**

Ai- = **الأنيونات فى الداخل**

C0+ = **الكتيونات فى الخارج**

A0+ = **الأنيونات فى الخارج**

وهكذا فإن تراكم الأيونات ضد منحدر تدرج التركيز يمكن حدوثه دون الحاجة الى الطاقة الأيضية حتى يصل اتزان دونان. ولابد أن نتذكر مع ذلك انه على الرغم من أن هذه الميكانيكية يحتمل الا تحدث فى النسيج النباتي كما وصف هنا. إلا أنها تستخدم كأحد التفسيرات المقترحة لشرح تراكم الأيونات السلبي ضد منحدر تدرج التركيز كاستجابة لمنحدر الجهد الكهربي الكيميائي electrochemical potential gradients.

التدفق الكتلى للأيونات Mass Flow Ions

يعتقد بعض الباحثين أن الأيونات يمكن أن تتحرك خلال الجذور على طول حركة تدفق الماء. وطبقاً لهذه النظرية فإن زيادة تيار النتح لابد أن يسبب زيادة فى امتصاص الأيونات. وحدوث ذلك يعتبر مقبولاً بصفة عامة ، إلا أن تأثير النتح هل هو مباشر أو غير مباشر ما زال غير واضح. يرى بعض الباحثين أن النتح يؤثر تأثيرا غير مباشراً على امتصاص الأيونات عن طريق إزالة الأيونات بعد انطلاقها إلى أعمدة الخشب مسببة بذلك التخفيف زيادة في نشاط امتصاص الأيونات. ويعرض ذلك تلك الاقتراح الذي ينادى بان الأيونات تتحرك مع التدفق الكتلى مع الماء من محلول التربة خلال الجذور وبالتالي إلى المجموع الخضري. إحدى أو كلتا هاتين الميكانيكيتين قد تكون جزءاً من الصورة العامة لامتصاص الأملاح بواسطة النباتات ، ومن الصعب إثبات أو عدم إثبات أيا من النظريتين.

النقل النشط Active Transport

لقد أوضح التحليل المباشر للعصارة الفجوية للنباتات المغموسة في محلول معروف تركيز الملح فيه صعود كلٍ من الأنيونات والكتيونات في النبات صعوداً غير متكافئاً ضد منحدر تدرج التركيز. وفوق ذلك فان امتداد هذا التراكم هو ذلك الذي يعرف بالميكانيكيات الكهروكيميائية ، وأن التبادل الأيونى وتأثير واتزان دونان لا يكفيان لتفسير هذا التراكم الذى يحدث. والتحليل الكيميائي لتراكم الأيونات فى عصير نباتى طحلب نيتيلا (Nitella clavata) وطحلب فالونيا (Valonia nacrophysa) التى قام بها هوجلاند Hogagland قد أعطت صورة ممتازة لكل من التراكم والصفات الاختيارية لميكانيكيات امتصاص الملح في النبات كما بالشكل التالي.

وبما أن تراكم الأيونات يُثبط النشاط الايضى في النبات (بانخفاض الحرارة أو نقص الأوكسجين أو باستخدام المثبطات الأيضية ... الخ) لذلك فيمكن القول بأنه يلزم لحدوث هذا التراكم فى النبات الحصول على الطاقة الأيضية.

فكرة الحامل Carrier Concept

الفراغات الداخلية inner space **هي تلك الفراغات التي توجد في النسيج أو الخلية والتي من خلالها تنفذ الأيونات بمساعدة الطاقة الأيضية. أين ينتهي الفراغ الخارجي ويبدأ الفراغ الداخلي ذلك لم يثبت جلياً بعد.**

ومع ذلك فان قياسات حجم الفراغات الظاهرية قد اقترحت انه في بعض الحالات ان جزءاً من السيتوبلازم يسمح للانتشار الحر للأيونات. والمساحة او الحاجز بين الفراغ الخارجي والداخلي غير منفذ للأيونات الحرة. والمرور عبر هذه المساحة قد يعتقد أنها تحتاج الى تدخل حامل معين والذي يرتبط مع الأيونات في الفراغ الخارجي ثم يطلق هذه الأيونات في الفراغ الداخلي. ويحتمل ان يكون الحاجز غالباً هو الغشاء البلازمي plasmalemma.

تبادل النظير Isotopic exchange

جزء الأيون الممتص المصاحب للنقل النشط هو فى الغالب غير متبادل مع الأيونات من نفس النوع فى الفراغ أو الوسط الخارجى ، هذا وقد ساعدت الأيونات المشعة بصفة خاصة فى الكشف عن هذه الملاحظة. قد أوضح إبستين Epstein تلك الحقيقة فى انه لا يمتنع فقط الانتشار العكسى ولكن ايضا يمتنع تبادل النظير فى امتصاص الأيونات النشط وهذا يعنى افتراض غشاء غير منفذ بِشدة للأيونات الحرة. وبما ان الأيونات تمتص فلابد ان نعزى تحركها عبر الغشاء غير المنفذ الى تدخل العوامل. وقد بينت تجربة ليجيت وإيستين Leggett and Epstein بوضوح هذا التحليل.

تأثيرات التشبع Saturation effects

بعض التأييد لفكرة العامل تأتي من الملاحظات الدالة عن انه عند زيادة تركيز الملح العالي في الوسط المحيط فيبدو أن معدلات الامتصاص تقترب من الانعدام – وبمعنى آخر فان نقطة التشبع تقترب نهايتها ، والتي عندها تكون جميع المواقع النشطة على العوامل مشغولة. وعند ذلك يمكن أن نرى بسهولة التشابه بين هذه الحالة وبين تأثير التشبع الموجود في التفاعلات الإنزيمية. وحقيقة الحد الأقصى لمعدل الامتصاص ربما تمتد لفترة طويلة نسبية مما يرجح اشتراك عدد محدود من العوامل العاملة لدرجة أن نقول انه تحت أقصى كفاءة فان المواقع النشطة على العوامل في الحالة السابقة تكون مشغولة طول الوقت ، وبمجرد أن يطلق العامل الأنيون في الفراغ الداخلي ، فانه في الحال يُشغل الدورة بأنيون من الفراغات في المساحات الخارجية للنسيج. وبالتالي عند نقطة التشبع فان الدورة تكون دائماً في حركة مستمرة ولا تستطيع أن تسير أسرع بزيادة تركيز الملح. الشكل التالي يعطينا مثلاً عن تأثير مستويات التركيز من امتصاص الفسفات بواسطة خلايا طحلب الكلوريلا Chlorella

التخصص Specificity:

يقدم مبدأ الحامل تفسير معقول للحقيقة القائلة أن الجذور تمتص الأيونات بالاختيار المميز ، أي أن الأيونات تُمتص بمعدلات مختلفة وتتراكم بمستويات مختلفة في نسيج الجذر ، وبالتالي تدل على وجود الحوامل المعينة المتخصصة. هذا التخصص يكون شديداً مع الأيونات ذات السلوك الكيميائي غير المتشابهة ولكن هذا التخصص يكون ضعيفاً أولاً يظهر التخصص مع الأيونات ذات السلوك المتشابه. هذا وقد لاحظ إبستين وهاجن Epstein and Hagen أن الكتيونات أحادية التكافؤ للبوتاسيوم ، السيزيوم Cesium والروبيديوم rubidium تنافس بعضها البعض على نفس أماكن ارتباط – أي أن امتصاص الروبيديوم يمكن أن يقلل بإضافة البوتاسيوم أو السيزيوم إلى المحلول المغذى. زيادة تركيز الروبيديوم يمكن أن يتغلب على التأثير المثبط لكتيونين الآخرين. لا الصوديوم ولا الليثيوم lithium يثبطان امتصاص الروبيديوم وبالتالي يتبين أماكن ارتباط مختلفة على الحامل لهذه الأيونات. وجد أن السيلينيت Selen يثبط امتصاص الكبريتات ولكن لا يثبط امتصاص الفسفات أو النترات.

مضخات الأيون Ion Pumps

لاحظ الباحثون الأوائل انه بالرغم من أن تراكم الملح يعتمد على الطاقة الأيضية إلا انه يظهر عدم وجود علاقة كمية بين امتصاص الملح والتنفس. لذلك فقد طالب لوندجارد وبورستوم Lundegordh and Burstrom أن هذه العلاقة تنشأ بين امتصاص الأنيون وبين ما يسمى التنفس الأنيونى أو التنفس الملحى. فقد لاحظا ان معدل التنفس فوق التنفس يزداد عندما ينقل النبات من الماء الى محلول الملح. والكمية التى يزداد بها التنفس فوق التنفس العادى (أو تنفس الأساس ground respiration) وذلك بنقل النبات أو النسيج من الماء الى محلول الملح تعرف بتنفس الملح Salt respiration.

نظرية الامتصاص النشط للملح بواسطة لونداجارد Lundegordh. **وقد افترضت نظرية لونداجارد ما يأتى:**

إمتصاص الأنيون مستقل ولا يعتمد على امتصاص الكاتيون ويحدث بميكانيكيات مختلفة.

ينشأ منحدر فى تدرج تركيز الأوكسجين من السطح الخارجى الى الداخلى.

النقل الفعلي للأنيونات يحدث من خلال النظام السيتوكرومى.

وبما أن هناك علاقة كمية بين امتصاص الأنيون والتنفس الملحي وبما ان هذه العلاقة لا تنشأ بامتصاص الكتيون ، لذلك قد رجحت أن الأنيونات فقط هي التي تنقل بالطريق النشط تثبيط التنفس الملحي وبالتالي تثبيط امتصاص الأيون بواسطة السيانيد Cyanide **أو أول أكسيد الكربون دفع لونداجارد إلى اقتراح ان انتقال الأنيونات يكون خلال توسط إنزيم سيتوكروم أكسيديز** Cytochrome oxidase **وهذه السيتوكرومات ربما تكون الحوامل الأيونية.**

جهد الغشاء الناقل ومعادلة نرنست:

Transmembrane Potential and Nernst Equation

جهد الغشاء الناقل أو جهد التيار الكهربي (فولتاج voltage**) يتولد عبر الغشاء نتيجة لاختلاف تركيزات الأيونات على كل جانب(من هذا الغشاء) ولما كان هذا هو الجهد الكهربي (**voltage**) فانه يمكن قياسه بمجموعة من الالكترودات** electrodes**وفولتاميتر** Voltmeter **(جهد قياس الجهد الكهربى) يستخدم الكترود إبري** needlelike **(ألكترود دقيق** microelectrode**) لقياس عصير الخلية من خلال ثقب يصل إلى الفجوة. أما الألكترود الآخر فيعمل خارج الخلية كمرجع للألكترود الآخر ، ويقاس فرق الجهد بين داخل وخارج الخلية.**

لابد أن نتذكر أن فرق الجهد المقاس يرجع إلى خواص الغشاء الذي يؤثر على نفاذيته وبدرجة أكبر على انتقال الأيونات. وضع أيونات الأيدروجين إلى خارج الخلية واحتفاظ الخلية بالأنيونات سوف يوجد منحدر كهروكيميائى electrochemical وبالتالي جهد غشائي ناقل. ويمكن أن نستخلص من نموذج (موديل) هودجز (Hodges) (أنظر الشكل التالي) امتداد الجهد الغشائي الناقل الذي يؤثر مباشرة على نفاذية الغشاء النسبي للكتيونات، مرجحين أن الغشاء منفذ لهم.

فيما يختص بنقل الأيونات نتيجة الاستجابية لمنحدر التدرج الكهربي عبر الغشاء ،فان صافى التحرك سوف يتناقص عندما يحدث الاتزان بين جهدها الكهربي وجهدها الكيميائي، يمكننا استخدام معادلة نرنست لتحليل هذا الاتزان و تقييم إذا ما كان تراكم الأيونات يرجع إلى الامتصاص السلبي أو الامتصاص النشط .وتظهر معادلات نرنست كما يلي:

$$\psi i - \psi 0 = E$$

$$E = (RT / n. f) \ln (Co+ / Ci+) / (RT / n. f) \ln (Ai- / A0-)$$

ψi= الشحنة الكهربية الداخلية

$\psi 0$= الشحنة الكهربية خارج الخلية (الوسط)

E = جهد الغشاء الناقل (لليفولت)

R = ثابت الغاز

T = درجة الحرارة المطلقة

F = ثابت فراداي

n = تكافؤ الأيونات

Ci = تركيز الكتيون (مولاريتى) داخل الخلية

C0 = تركيز الكتيون (مولاريتى) خارج الخلية

Ai = تركيز الأنيون (مولارينى) داخل الخلية

A0 = تركيز الأنيون (مولارينى) خارج الخلية

العوامل المؤثرة على امتصاص الملح
Factors Affecting Absorption

الأنشطة الفيزيقية والكيموحيوية biochemical **للكائنات الحية معرضة للتأثيرات البيئية الخارجية والداخلية. ليس هناك استثناء فى امتصاص الملح ، حيث أنه يسرع أو يبطئ أو يحفظ تحت ديناميكية الاتزان وذلك كله بواسطة العوامل المتغيرة دائما. ولقد تعود العالم أن يقوم بدراسة تأثير كل عامل على حدة وذلك بضبط والتحكم فى البيئة ثم يقوم بدراسة العامل المراد دراستة. وقد فعل العلماء ذلك فى عملية امتصاص الملح، ولدينا الان الكثير من التصور عن سير هذه العملية تحت الظروف الطبيعية المتغيرة(وقد يكون هذا التصور غير كامل). هذا وسوف نتناول بالشرح تأثيرات الحرارة ،pH ، الضوء ، والإجهاد الأكسجيني، وتأثير الفعل المتبادل والنمو على امتصاص الملح.**

درجة الحرارة Temperature

بصفة عامة تؤدى زيادة الحرارة الى اسراع امتصاص الملح. الا أن تأثير الحرارة على امتصاص الملح تحصر فى مدى ضيق نسبياً. وبالاضافة الى اسراع امتصاص الملح ، فإن زيادة درجة الحرارة الأعلى من الحد الأقصى تمنع وتحدد بالكامل العملية (انظر الشكل التالي). ومن المحتمل أن حدوث التأثيرات المثبطة للحرارة العالية يرجع الى الاخلال فى طبيعة الإنزيمات أو فى تمثيل وبناء بعض المكونات الأساسية اللازمة لامتصاص الملح.

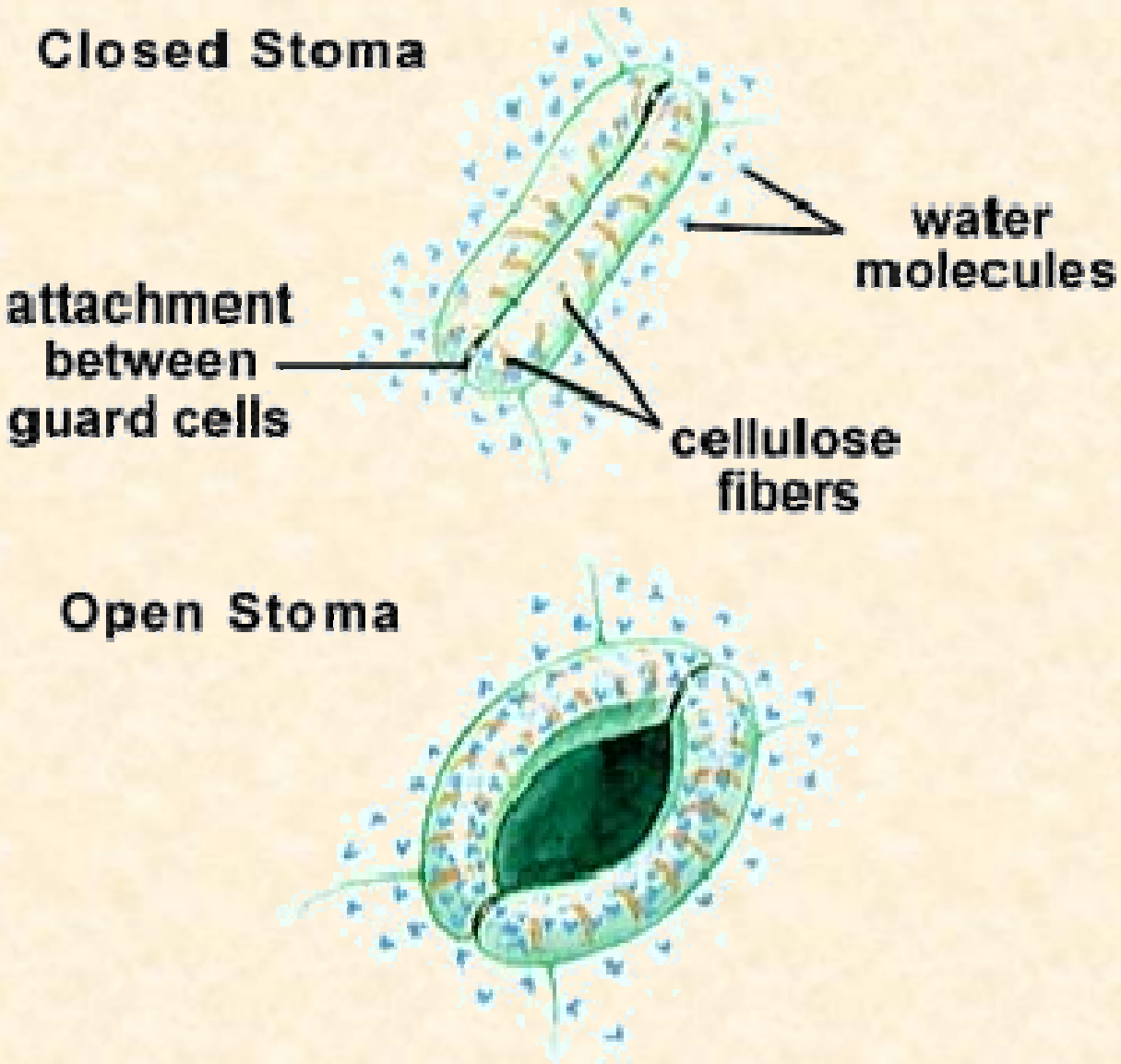
تغيرات الحرارة تؤثر على كل من عمليات الامتصاص السلبى والامتصاص النشط معدل الانتشار الحر على سبيل المثال يعتمد على الطاقة الحركية الذاتية للجزيئات والأيونات المنتشرة ، والتى بدورها تعتمد على درجة الحرارة. لذلك فإن تخفيض درجة الحرارة يبطىء أى عملية تعتمد على الانتشار الحر. وبالطبع فإن درجات الحرارة المنخفضة سوف تبطىء من التفاعلات الكيموحيوية الموجودة فى النقل النشط

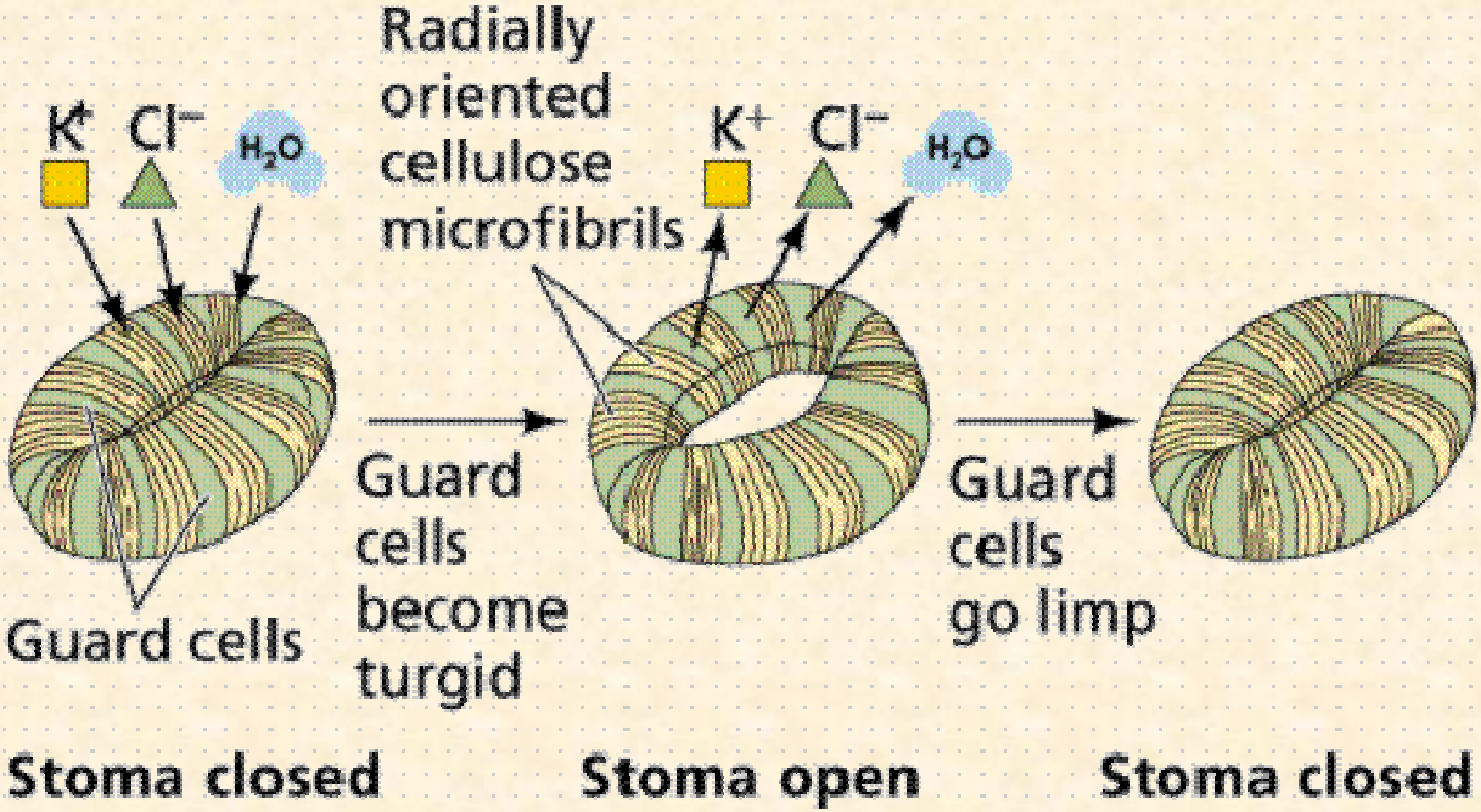
تركيز أيون الأيدروجين Hydrogen Ion Concentration

ميسورية الأيونات فى محلول التربة يتأثر بدرجة كبيرة بتركيز أيون الأيدروجين. وتأين الألكتروليتات electrolytes أو أرقام التكافؤ للأيونات المختلفة الأنواع تتأثر بالتغير فى الـ pH . على سبيل المثال ، أيونات الفوسفات أحادية التكافؤ H_2PO^{4-} هى صورة الفسفور الأكثر امتصاصاً بواسطة النباتات. الا أنه عندما تقترب البيئة من الـ pH القلوى فإن الناتج الأول سوف يكون الفوسفات ثنائية التكافؤ (HPO_4^{2-}) ثم يعقبه تكوين الفوسفات ثلاثى التكافؤ (PO_4^{3-}) والأيون ثنائي التكافؤ شحيح الميسورية للنبات ، أما الثلاثى التكافؤ فهو غير ميسور كلية للنبات. وبالتالى فإن الأيون أحادى التكافؤ يمتص بسرعة عن ذلك الأيون الثنائى التكافؤ ، ويسرع من امتصاص الفوسفات الـ pH الحامضى. وقد وجد روبرتسون Robertson أنه طالما أن البورون يمتص على صورة الحامض الكامل H_3BO_3 أو كأيون H_3BO^{3-} لذلك فلابد أن يمتص أسرع عند انخفاض الـ ph. وعلى النقيض للملاحظات السابقة عن الأنيونات فإن زيادة الـ pH سوف تحفز امتصاص الكتيونات.

الضوءLight

تأثير الضوء على فتح وغلق الثغور وعلى التمثيل الضوئى تؤثر تأثيراً غير مباشر على الامتصاص. الثغور المفتوحة تزيد من التدفق الواسع للماء فى الإنسياب النتحى وهذا بالتالى يؤثر على امتصاص الملح. والطاقة الناتجة من عملية التمثيل الضوئى تقدم الطاقة اللازمة لامتصاص الملح، كما يعطى الأكسيجين ظروف محسنة للامتصاص النشط الأيونات.


Closed Stoma
water molecules
attachment between guard cells
cellulose fibers
Open Stoma


Radially oriented cellulose microfibrils
K+
Cl−
H2O
K+
Cl−
H2O
Guard cells
Guard cells become turgid
Guard cells go limp
Stoma closed
Stoma open
Stoma closed

الإجهاد الأكسيجينى Oxygen Tension

الطور النشط لامتصاص الملح يثبط بغياب الأكسيجين. فى الحقيقة هذه الملاحظة هى التى أبدت بشدة النظريات المبكرة على النقل النشط الشكل التالي يوضح التأثير الشديد للأكسيجين على امتصاص الفسفات.

تأثير الفعل المتبادل Interaction Effect

ربما يتأثر امتصاص أيون ما بوجود أيون آخر. ففى دراسة على امتصاص(بروميد البوتاسيوم KBr بواسطة جذور الشعير المستأصلة، وجد فنتس Vients أن امتصاص البوتاسيوم يتأثر بوجود الكالسيوم، و المغنسيوم ، وبكتيونات عديدة التكافؤ أخرى فى البيئة الخارجية. وقد وجد فيتس تأشير مزدوج للكالسيوم على امتصاص كل من البوتاسيوم والبرومين.وقد وجد أن امتصاص البوتاسيوم والبرومين يكون أقل فى غياب الكالسيوم، ولكنها تقل بعد زيادة تركيز الكالسيوم فوق الحد الأعلى(أنظر الشكل التالي) وقد وجد أيضاً أفرستريت وجاكبسون وهاندلى Overstreet Jacobson and Handley هذا التأثير للكالسيوم. امتصاص المغنسيوم يتأثر أيضاً عكسياً فى وجود الكالسيوم.

النمو Growth

فترة زمنية قصيرة فإن من الممكن دراسة امتصاص الملح بواسطة أنسجة النبات بدون تدخل النمو.إلا أنه،وعلى المدى الطويل من الزمن ، فإن امتصاص الملح يمكن أن يتأثر بشدة النمو. حيث أن نمو النسيج أو النبات ربما يزداد في المساحة السطحية وعدد الخلايا وبناء حجم الماء الممتص بواسطة الخلية الناضجة ربما تخفف من تركيز الملح الداخلي وبالتالى يزداد نشاط الامتصاص.

وعندما نتناول نمو النبات الكامل بدلاً من الأنسجة،لابد أن نأخذ فى الحسبان الأطوار المختلفة لنمو النبات وتأثيرها على امتصاص الملح. على سبيل المثال عندما يكبر الجذر فى العمر فإن المساحات السابقة في الجذر التى كانت تشترك فى امتصاص الملح تصبح مسبرنة بكثافة heavily suberized ولا تستطيع أن تمتص الملح. النمو الخضرى والنشاط الأيضى المصاحب لمرحلة النمو الخضرى يستوجب مطالب واحتياجات عالية من عديد من العناصر، كما أن الزيادة فى المجموع الخضرى تؤدى إلى زيادةفى تحرك الماء، والذى قد يؤثر على الامتصاص السلبى وانتقال الأملاح.

الامتصاص والانتقال

Absorption and Translocation

كيف تنتقل الاملاح فى النبات؟ ميسورية المغذيات فى التربة وفى الطور السائل للتربة قد شرحت فى نظريتن: "نظرية التبادل بالملامسة" exchange contact **ونظرية "تبادل حمض الكربونيك"** carbonic acid exchange theory **وكلتا النظريتين قد دوافع عنها وانتقدتا ولكنهما ما زالتا أفضل تفسير لميسورية الأملاح المعدنية للنبات فى التربة**

دورة الأملاح Circulation of salts

تنتقل الأملاح المتراكمة في أوعية خشب الجذر إلى المجموع الخضري فتتوزع ويعاد توزيعها خلال النبات كله .على سبيل المثال ،الأملاح المعدنية التي وصلت إلى الأوراق يمكن أن تسحب منها قبل تساقط الوراق ويمكن أن تنتقل إلى أجزاء النبات الأخرى (إلى أماكن التكاثر أو إلى الأوراق الأصغر عمراً). كما أن هناك أيضاً إعادة توزيع عام للعناصر ذات التحرك العالى في النبات.

وبصفة عامة فإن توزيع العناصر يأخذ طريقة خلال الأنسجة الوعائية؟ ولتحديد أى من النسيج الوعائى تمر خلاله الأملاح من مكان للآخر فى النبات قد مثل صعوبة كبيرة أمام علماء فسيولوجيا النبات قبل اكتشاف العناصر المشعة .فمنذ اكتشاف العناصر المشعة اكتشف العلماء طرق عديدة مختلفة لانتقال الأملاح. سوف نشرح تحرك الأملاح فى الخشب ، و فى اللحاء وجانبياً بين هذين النسيجين والخارجية من الورق.

انتقال الأملاح فى الخشب Translocation of salts in xylem

بسبب الملاحظات و البراهين التى تجمعت خلال الثلاثين عاماً الماضية فلا يوجد أدنى شك فى أن الملح المتراكم فى خشب الجذر يحمل الى أعلى من تيار النتح. وتحرك الأملاح الى أعلى فى أنسجة الخشب قد أثبت بطرق مختلفة. تجارب التحليق ringing experiments التى أجراها العديد من الباحثين قد أوضحت أن انتقال الأملاح الى أعلى لا يمتنع بازالت نسيج اللحاء. وكميات كبيرة نسبيا من الأملاح الذائبة قد وجدت فى عصارة الخشب بالتحليل المباشر. وإذا ما حملت الأملاح عبر تيار النتح فلا بد أن نلاحظ زيادة فى امتصاص الملح مع زيادة معدل النتح. قد لاحظ ذلك كل من أرنون و ايستوت و سبيبوز Arnon , Stout , and Sipos على نباتات الطماطم. فقد وجدو أن الفسفات ذات النشاط الاشعاعى تتحرك الى أعلى فى اتجاه قمة نبات الطماطم أكثر سرعة تحت الظروف المشجعة للنتح السريع (مثل الأشعة الساطعة) عنة تحت الظروف غير المشجعة. وجد ستكليف Sutcliffe أنة لو ثبط نتح الورقة بواسطة تغطية الورقة بكيس من البولى اسيلين فان انتقال الأملاح المعدنية الى تلك الورقة يقل بدرجة ملحوظة.

الانتقال الجانبى للأملاح Lateral translocation of salts

قد لاحظنا من تجارب إستوت هوجلاند بأنة بالاضافة الى انتقال الأملاح الى أعلى ، يوجد ايضاً تحرك جانبى بين الأنسجة الوعائية. وبصفة عامة فنسخ الخشب يكون منفصل عن اللحاء بواسطة طبقة من الخلايا الحية والتى تكون النسيخ الكمبيومى Cambial tissue**. وربما ينظم نسيخ الكمبيوم الى حد ما كمية الملح المحمولة خلال تيار النتح. ولو أن حركة الأملاح الى أعلى لا تنظم بطريقة ما، فإن مساحات معينة من النبات لا تمد بالملح. والكامبيوم مهيئاً بطريقة ما لدرجة أنها يستطيع أيضيا وفزيقياً أن ينظم تحرك الملح الى أعلى أو الى الجانب والى أسفل وقد أقترح بيدلف** Biddulph **أن التراكم النشط للملح بواسطة خلايا الكمبيوم ربما تعمل كمانعة ضد تميز فى دفع الملح الى أعلى مع تيار النتح.**

انتقال الأملاح فى اللحاء Translocation of salts in phloem

التحرك الابتدائى الأملاح إلى أعلى يحدث فى نسيج الخشب. إلا أنه بالرجوع إلى عام ١٩٣٥ أوضح كورتس Curtis أن تحرك الأملاح المعدنية إلى أعلى ربما يحدث فى اللحاء.فقد أوضح كورتس أن قمة الساق يتعرقل لو أزيلت حلقة مرتفعة من القلف على الساق. هذه التجربة تبدو أنها تؤيد الرأى القائل أن انتقال الأملاح إلى أعلى يحدث أيضاً فى نسيج اللحاء. إلا أنه بسبب الوضع المرتفع للحلقة على الساق فى تجربة كورتس، فإننا لا بد أن نرجح أن التأثير الأصلى على نمو قمة الساق كان بسبب تعطل حركة الأملاح السفلية الخارجية من الأوراق وجعلها تتحرك إلى أعلى فى اللحاء وليس بسبب امتصاص الجذر للأملاح. هذا الافتراض مؤسس على الملاحظة العامة أن تحليق الساق بالقرب من مستوى الجذر ليس له تأثير على التغذية الملحية.

تحرك الأملاح الخارجية من الأوراق

Outward movement of salts from leaves

فى دراسات على التغذية المعدنية للأوراق للنباتات متساقطة الأوراق قد تبين أنه قبل تساقط الأوراق مباشرة يحدث تحرك للعناصر المغذية خارج الأوراق، ومن بين هذه العناصر التى تتحرك خارج الأوراق النيتروجين، والبوتاسيوم، والفسفور، والكبريت، و الكلورين، وتحت ظروف خاصة يتحرك أيضاً الحديد والمغنسيوم. أما تلك التى تتبقى فى الأوراق فإنها تتضمن الكلسيوم،و البورون والمنجنيز والسيليكون وانسحاب العناصر المغذية من الأوراق يحدث أساسا، عن طريق نسيج اللحاء(أنظر الشكل والجدول السابقين).

ودراسة تحرك الفسفور المشع الذى أعطى للأوراق بمستويات مختلفة قد أوضح أن الفسفور من هذه الأوراق القريبة من المجموع الجذرى يتحرك فى الغالب إلى أسفل إلى الجذر، بينما الفسفور الذى يخرج من الأوراق الطرفية على النبات يتحرك فى الغالب إلى أعلى فى اتجاه قمة النبات. وتحرك الأملاح المعدنية الخارجية من الأوراق الصغيرة النشطة التى ما زالت فى مراحل النمو النشط فى الغالب غير موجودة، وهذه الصفة تتناقص كلما تقدمت الورقة نحو النضج. والأوراق الأصغر عمراً غالباً ما تسحب المغذيات المعدنية من الأوراق الأكبر. وهذه الظاهرة أكثر ملاحظة عندما يكون هناك نقص فى العناصر مثل النيتروجين و الفسفور السريعى التحرك فى النبات حيث تظهر أعراض النقص أولاً على الأوراق السفلى.

الدوران وإعادة الاستخدام

Circulation and Reutilization

الدراسة المبكرة التى قام بها مازون وماكسل Mason and Maskell قد اقترحت أن العناصر تؤخذ فى تيار النتح حيث يتم تصديرها إلى الأوراق. أما الكميات الزائدة عن حاجة تلك الأوراق فيعاد توزيعها إلى أسفل عن طريق اللحاء. و الأملاح المعدنية يمكنها أن تنتقل جانباً إلى نسيج الخشب حيث قد تنتقل إلى أعلى مرة أخرى. فعناصر مثل النيتروجين والبوتاسيوم والفسفور تتحرك سريعاً فى هذه الدائرة. يصعد الكالسيوم فى الساق ولكنه لا يوجد فى اللحاء.

وجد بيدلف Biddulph وزملاؤه أن الفسفور عنصر متحرك بشدة فى النبات وقد اقترحوا احتمال وجود التحرك الدائرى المستمر. وذرة الفسفور على سبيل المثال، ربما تعمل دورات متعددة كاملة فى النبات فى اليوم الواحد. ويظهر أن تحرك الفسفور أساسى لنمو النبات. فالفسفور ضرورى خاصة فى تلك الدورات الأيضية مثل التمثيل الضوئى وتكوين النشا والجليكوليس (التحول الجليكولى glycolysis) وتكوين الدهون والبروتينات وهكذا.وعلى ذلك فإن الفسفور ضرورى وأساسى فى قواعد متعددة فى النبات حيثما تحدث هذه العمليات. وقد اقترح بيدلف Biddulphوجود بركة pool من الفسفور فى صورة تحت الاستخدام خلال النبات كله بتركيزات نسبية متجانسة.