رابطه آبِ خاک و گیاه

تألیف:

دکتر افشین سلطانی

با همکاری:

مهندس ابوالفضل فرجی

۱۳۹۳

انتشارات جهاددانشگاهی مشهد
مشهد، میدان آزادی، پردیس دانشگاه، سازمان مرکزی جهاددانشگاهی
ص. پ. ۱۳۷۶ ـ ۹۱۷۷۵ تلفن: ۸۸۳۲۳۶۷، ۲-۸۸۳۲۳۶۰
info@jdmpress.com www.jdmpress.com

رابطه آبِ خاک و گیاه

تألیف: دکتر افشین سلطانی، مهندس ابوالفضل فرجی

طرح جلد از داوود مرگان
لیتوگرافی مشهداسکنر/چاپ و صحافی چاپخانه سعید
چاپ سوم ۱۳۹۳ / ۱۱۰۰ نسخه / شمارهٔ نشر ۳۲۹
شابک ۱ـ۱۳۵ـ۳۲۴ـ۹۶۴ ISBN: 964-324-135-1

کلیهٔ حقوق نشر برای ناشر محفوظ است.

قیمت: ۸۵.۰۰۰ ریال

به‌نام خداوند جان و خرد

کتاب بزرگترین دستاورد فرهنگی بشر است. دانش بشری مدیون هزاران هزار کتابی است که درطول تاریخ با رنج و تلاش فراوان گرد آمده‌اند. کتاب تداوم معرفت علمی انسان است‌که سرانجام به تراکم دانش و بروز دگرگونی‌های تمدنی می‌انجامد.

جهاد دانشگاهی مشهد بر این باور است که نخستین گام در راه بهبود ساختارهای اقتصادی- اجتماعی و توسعهٔ کشور، دستیابی به تازه‌های دانش‌ونشر یافته‌های پژوهشگران است. کتاب حاضر سیصدوبیست‌ونهمین اثری است که با همین رویکرد منتشر می‌شود. رهنمودهای خوانندگان فرهیخته می‌تواند ما را در ارتقای سطح کیفی و کمی این آثار یاری نماید.

انتشارات جهاد دانشگاهی مشهد

فهرست

پیشگفتار ۱۱

۱- رابطهٔ آب خاک و گیاه، چرا؟

۱-۱ چگونگی اهمیت آب برای فرایند تولید توسط گیاه (دریافت و تبدیل تشعشع) ۱۳
۱-۲ نقش آب در پراکندن انرژی و کمک به تداوم حیات گیاه از این طریق ۱۴
۱-۳ سایر نقش‌های مهم آب در گیاهان ۱۴

۲. ویژگی‌های آب و محلول‌های آبی

مقدمه ۱۷
۲-۱ ویژگی‌های فیزیکی آب ۱۷
۲-۱-۱ پیوند هیدروژنی ۱۷
۲-۱-۲ گرمای نهان‌ذوب آب ۲۰
۲-۱-۳ ظرفیت گرمایی ویژه آب ۲۱
۲-۱-۴ گرمای نهان تبخیر آب ۲۱
۲-۱-۵ غیرقابل فشرده‌شدن آب ۲۲
۲-۱-۶ گرانروی یا ویسکوزیته آب ۲۲
۲-۱-۷ نیروهای چسبندگی و پیوستگی آب ۲۳
۲-۱-۸ کشش سطحی ۲۴
۲-۱-۹ صعود کاپیلاری آب ۲۵
۲-۱-۱۰ استقامت کششی آب ۲۶
۲-۱-۱۱ ثابت دی‌الکتریک ۲۷
۲-۱-۱۲ چگالی و فشار بخار ۲۸
۲-۲ ویژگی‌های شیمیایی آب ۲۹
۲-۲-۱ تعریف و اهمیت ۲۹
۲-۲-۲ پتانسیل آب و اجزای آن ۳۲
۲-۳ ویژگی‌های محلول‌های آبی ۴۰
۲-۳-۱ ویژگی‌های کولیگاتیو ۴۰
۲-۳-۲ ارتباط پتانسیل اسمزی با کاهش نقطه انجماد ۴۱
۲-۴ کیفیت آب برای آبیاری ۴۱
۲-۴-۱ شفافیت ۴۱
۲-۴-۲ دما ۴۲
۲-۴-۳ BOD و COD ۴۲
۲-۴-۴ عناصرغذایی و مواد آلی ۴۲
۲-۴-۵ شوری ۴۲
۲-۴-۶ سدیم ۴۳

۳. روابط آب سلول

مقدمه ۴۵

۳-۱ ساختمان سلول ۴۵

۳-۱-۱ غشای پلاسمایی ۴۶

۳-۱-۲ سیتوپلاسم ۴۸

۳-۱-۳ واکوئل ۴۸

۳-۲ توزیع آب در سلول‌ها ۴۹

۳-۲-۱ دیواره سلولی ۴۹

۳-۲-۲ سیتوپلاسم ۵۰

۳-۲-۳ واکوئل‌ها ۵۱

۳-۲-۴ تغییرات وضعیت آب سلول ۵۱

۳-۳ حرکت آب و مواد محلول از غشاها ۵۳

۳-۳-۱ انتقال فعال و غیرفعال ۵۳

۳-۳-۲ مکانیزم اسمز ۵۴

۳-۳-۳ حرکت آب از غشا ۵۵

۳-۴ تنظیم اسمزی ۵۶

۳-۵ نمودار هافلر ۵۷

۴. پتانسیل آب و اجزای آن در خاک، گیاه و اتمسفر

مقدمه ۵۹

۴-۱ پتانسیل آب و اجزای آن در خاک ۵۹

۴-۱-۱ پتانسیل ثقلی ۶۰

۴-۱-۲ پتانسیل اسمزی ۶۰

۴-۱-۳ پتانسیل ماتریک ۶۱

۴-۱-۴ پتانسیل فشاری ۶۱

۴-۲ پتانسیل آب و اجزای آن در گیاه ۶۲

۴-۲-۱ پتانسیل اسمزی ۶۳

۴-۲-۲ پتانسیل ماتریک ۶۳

۴-۲-۳ پتانسیل فشاری ۶۴

۴-۲-۴ پتانسیل ثقلی ۶۵

۴-۳ پتانسیل آب در اتمسفر ۶۶

۴-۴ روش‌های اندازه‌گیری مقدار آب و پتانسیل آن در خاک ۶۷

۴-۴-۱ اندازه‌گیری مستقیم آب خاک ۶۷

۴-۴-۲ استفاده از نوترون‌متر ۶۸

۴-۴-۳ استفاده از دستگاه تابش گاما ۷۱

۴-۴-۴ روش انعکاس‌سنجی زمانی ۷۲

۴-۴-۵ تانسیومتر ۷۳

۴-۴-۶ بلوک‌های مقاومت الکتریکی ۷۴

۴-۴-۷ ترموکوپل‌سایکرومتر ۷۶

۴-۴-۸ اندازه‌گیری پتانسیل ماتریک ۷۶

۴-۴-۹ اندازه‌گیری پتانسیل اسمزی ۷۷

۴-۵ اندازه‌گیری مقدار آب و پتانسیل آن در گیاه ۷۸
۴-۵-۱ روش تعادل مایع ۷۸
۴-۵-۲ روش تعادل بخار ۷۹
۴-۵-۳ استفاده از ترموکوپل‌سایکرومتر ۷۹
۴-۵-۴ استفاده از محفظه فشاری ۸۰
۴-۵-۵ روش پلاسمولیز ۸۱
۴-۵-۶ روش کریوسکوپی ۸۲
۴-۵-۷ پتانسیل فشاری در گیاه ۸۲

۵. ریشه: نقش، رشد و اندازه‌گیری

مقدمه ۸۳
۵-۱ ساختمان و رشد ریشه ۸۳
۵-۱-۱ ساختمان و رشد اولیه ریشه ۸۳
۵-۱-۲ ساختمان و رشد ثانویه ریشه ۸۸
۵-۱-۳ تشکیل ریشه‌های فرعی ۹۰
۵-۱-۴ انقباض ریشه ۹۱
۵-۲ ناحیه جذب ریشه‌ها ۹۲
۵-۲-۱ ریشه‌های جوان ۹۲
۵-۲-۲ ریشه‌های مسن‌تر ۹۳
۵-۲-۳ نقش مایکوریزا ۹۴
۵-۳ عوامل مؤثر بر رشد ریشه ۹۵
۵-۳-۱ عوامل درونی مؤثر بر رشد ریشه ۹۵
۵-۳-۲ عوامل بیرونی مؤثر بر رشد ریشه ۹۹
۵-۴ اندازه‌گیری مشخصات ریشه و سیستم ریشه‌ای ۱۰۲
۵-۴-۱ نمونه‌برداری ۱۰۲
۵-۴-۲ شستشوی ریشه از خاک ۱۰۲
۵-۴-۳ سنجش پارامترهای ریشه ۱۰۳

۶. آب در خاک

مقدمه ۱۰۶
۶-۱ ویژگی‌های مهم خاک دررابطه‌با آب ۱۰۶
۶-۱-۱ وزن مخصوص ظاهری خاک ۱۰۶
۶-۱-۲ وزن مخصوص حقیقی خاک ۱۰۷
۶-۱-۳ تخلخل خاک ۱۰۷
۶-۱-۴ درصد جرمی رطوبت خاک ۱۰۸
۶-۱-۵ درصد حجمی رطوبت خاک ۱۰۸
۶-۱-۶ ظرفیت زراعی ۱۰۸
۶-۱-۷ نقطه پژمردگی دایم ۱۰۹
۶-۱-۸ نقطه اشباع ۱۱۰
۶-۱-۹ آب موجود در خاک ۱۱۰
۶-۱-۱۰ کل آب قابل‌دسترس خاک ۱۱۱
۶-۱-۱۱ آب قابل‌دسترس حقیقی خاک ۱۱۲

۶-۱-۱۲ کسرآب قابل‌دسترس‌خاک ۱۱۲
۶-۱-۱۳ آب سهل‌الوصول ۱۱۲
۶-۱-۱۴ منحنی مشخصه آبِ خاک ۱۱۵
۶-۲ نگهداری آب در خاک ۱۱۷
۶-۳ حرکت آب در خاک ۱۱۷
۶-۳-۱ اختلاف بار (پتانسیل) هیدرولیکی (ΔH) ۱۱۹
۶-۳-۲ هدایت هیدرولیکی اشباع (KS) ۱۲۰
۶-۳-۳ هدایت هیدرولیکی غیراشباع $K(\theta)$ ۱۲۰

۷. جذب آب از خاک

مقدمه ۱۲۳
۷-۱ آناتومی مسیر حرکت آب در ریشه ۱۲۳
۷-۲ نیروی محرک در جذب آب ۱۲۵
۷-۲-۱ جذب غیرفعال ۱۲۷
۷-۲-۲ جذب فعال و پدیده فشار ریشه ۱۲۷
۷-۲-۳ جمع‌بندی ۱۲۸
۷-۳ مقاومت دربرابر جذب آب ۱۲۸
۷-۴ عوامل مؤثر بر جذب آب ۱۲۹
۷-۴-۱ عوامل درونی مؤثر بر جذب ۱۳۰
۷-۴-۲ عوامل بیرونی مؤثر بر جذب آب ۱۳۱

۸. حرکت آب در گیاه

مقدمه ۱۳۳
۸-۱ ساختار سیستم هادی ۱۳۳
۸-۲ نیروی محرکه در انتقال آب ۱۳۶
۸-۳ سرعت جریان ۱۳۸
۸-۴ مقاومت دربرابر حرکت ۱۴۰
۸-۵ کارایی سیستم هادی ۱۴۱
۸-۵-۱ هدایت ویژه ۱۴۲
۸-۵-۲ سطح هادی نسبی ۱۴۲
۸-۵-۳ حفره‌سانی یا رگ‌بستگی ۱۴۳
۸-۶ حرکت آب در برگ‌ها ۱۴۴
۸-۷ مقایسه مقاومت‌ها از خاک تا محل تبخیر ۱۴۵
۸-۸ کنترل جریان ۱۴۷

۹. تعرق

مقدمه ۱۴۹
۹-۱ سطوح تبخیرکننده در تعرق ۱۵۰
۹-۱-۱ آناتومی روزنه‌ها ۱۵۰
۹-۱-۲ تعداد و اندازه روزنه‌ها ۱۵۱

۹-۲ مسیر حرکت بخار آب در تعرق ۱۵۳
۹-۳ نیروی محرک در تعرق ۱۵۴
۹-۴ مقاومت‌ها در تعرق ۱۵۷
۹-۵ مکانیسم عمل روزنه‌ها ۱۵۸
۹-۶ واکنش بازوبسته‌شدن روزنه‌ها به عوامل محیطی ۱۶۱
۹-۶-۱ نور ۱۶۱
۹-۶-۲ رطوبت ۱۶۲
۹-۶-۳ دما ۱۶۳
۹-۶-۴ باد ۱۶۳
۹-۶-۵ دی‌اکسیدکربن ۱۶۳
۹-۷ عوامل مؤثر بر تعرق ۱۶۳
۹-۷-۱ عوامل گیاهی مؤثر بر تعرق ۱۶۳
۹-۷-۲ عوامل محیطی مؤثر بر تعرق ۱۶۵
۹-۸ روش‌های اندازه‌گیری تعرق ۱۶۵
۹-۸-۱ روش وزنی ۱۶۵
۹-۸-۲ روش لایسی‌متر ۱۶۶
۹-۸-۳ روش جریان در ساقه ۱۶۶
۹-۸-۴ روش تبادل گازی ۱۶۷
۹-۹ مواد ضدتعرق ۱۶۷

۱۰. موازنه آب خاک

مقدمه ۱۷۱
۱۰-۱ موازنه آب خاک ۱۷۱
۱۰-۲ رواناب ۱۷۲
۱۰-۳ تبخیر از سطح خاک ۱۷۶
۱۰-۴ تعرق از گیاه ۱۷۸
۱۰-۵ زهکشی عمقی ۱۷۹

۱۱. کارایی مصرف آب

مقدمه ۱۸۱
۱۱-۱ انواع کارایی مصرف آب ۱۸۲
۱۱-۱-۱ کارایی مصرف آب فیزیولوژیکی یا کارایی تعرق ۱۸۲
۱۱-۱-۲ کارایی مصرف آب پایه ۱۸۲
۱۱-۱-۳ کارایی مصرف آب اقتصادی ۱۸۳
۱۱-۲ عوامل مؤثر بر کارایی مصرف آب ۱۸۴
۱۱-۲-۱ خصوصیات گیاهی ۱۸۴
۱۱-۲-۲ شرایط اقلیمی ۱۸۷
۱۱-۲-۳ شرایط خاک ۱۸۸
۱۱-۲-۴ عملیات مدیریتی ۱۸۹
۱۱-۳ افزایش کارایی مصرف آب در شرایط دیم ۱۹۲
۱۱-۴ تبعیض علیه ایزوتوپ ^{13}C ۱۹۲
۱۱-۴-۱ برآورد میزان تبعیض ۱۹۳

۱۱-۴-۲ میزان تبعیض در گونه‌های مختلف گیاهی ۱۹۴
۱۱-۴-۳ تبعیض ایزوتوپی کربن و کارایی مصرف آب ۱۹۵

۱۲. نیاز آبی گیاه و بهینه‌سازی مصرف آب

مقدمه ۱۹۷
۱۲-۱ تعیین تبخیرتعرق گیاه یا نیاز آبی ۱۹۷
۱۲-۲ تعیین تبخیرتعرق مرجع ۱۹۸
۱۲-۳ تعیین ضریب گیاهی ۲۰۰
۱۲-۴ مقدار و زمان آبیاری ۲۰۶
۱۲-۵ کم‌آبیاری و بهینه‌سازی مصرف آب ۲۰۶

۱۳. تنش کمبود آب: توسعه، اثرات، سازگاری

مقدمه ۲۱۱
۱۳-۱ انواع خشکی و نحوه توسعه آن‌ها ۲۱۱
۱۳-۱-۱ تنش کمبود آب در گیاه ۲۱۱
۱۳-۱-۲ الگوهای وقوع خشکی ۲۱۲
۱۳-۲ اثرات تنش کمبود آب ۲۱۴
۱۳-۲-۱ اثرات آناتومیکی و فیزیولوژیکی ۲۱۴
۱۳-۲-۲ واکنش‌های متابولیکی و هورمونی ۲۱۴
۱۳-۲-۳ رشد و عملکرد ۲۱۵
۱۳-۳ اثرات تأمین مجدد آب بعد از یک دوره تنش ۲۱۶
۱۳-۴ سازگاری و تحمل خشکی ۲۱۷
۱۳-۴-۱ فرار از خشکی ۲۱۹
۱۳-۴-۲ اجتناب از تنش ۲۲۱
۱۳-۴-۳ تحمل نسبت به آب‌کشیدگی ۲۲۵
۱۳-۵ مسیرهای فتوسنتزی و تحمل به خشکی ۲۲۷

۱۴. آزمایش‌هایی برای رابطه آبِ خاک و گیاه

مقدمه ۲۲۹
۱۴-۱ تعیین مقدار آب نسبی، پتانسیل آب بافت گیاهی ۲۲۹
۱۴-۲ ایجاد محلول‌های اسمزی ۲۳۱
۱۴-۳ تأثیر پتانسیل آب بر جوانه‌زنی بذر ۲۳۳
۱۴-۴ تعیین پتانسیل آب بافت گیاهی ۲۳۴
۱۴-۵ کار با دستگاهای سنجش رطوبت خاک ۲۳۵
۱۴-۶ تعیین ظرفیت گلدانی و ظرفیت زراعی ۲۳۵
۱۴-۷ تعیین حد تحتانی رطوبت خاک ۲۳۷
۱۴-۸ مشاهده و اندازه‌گیری حرکت آب در گیاه ۲۳۸
۱۴-۹ مشاهده روزنه‌ها ۲۳۸
۱۴-۱۰ سنجش ویژگی‌های ریشه ۲۳۸
۱۴-۱۱ تعیین نیاز آبی ۲۳۹

منابع ۲۴۳

پیشگفتار

کتاب *رابطه آبِ خاک و گیاه* که تقدیم علاقه‌مندان می‌شود، برای درسی به‌همین نام تهیه شده است که در مقطع کارشناسی در رشته های علوم گیاهی، کشاورزی و منابع طبیعی تدریس می‌شود. همچنین برای درس رابطه آبِ خاک و گیاه تکمیلی که در مقطع کارشناسی ارشد و دکترا تدریس می‌شود، قابل‌استفاده است. این کتاب حاصل هفت سال تدریس دروس ذکرشده توسط مؤلف می‌باشد که درابتدا به‌صورت جزوه درسی در اختیار دانشجویان قرار گرفته است. ویرایش و تکمیل کتاب نیز با کمک آقای مهندس فرجی به‌اتمام رسیده است. بخش عمده مطالب فصل۳ نیز توسط ایشان تهیه شده است.

کتاب دارای ۱۴ فصل است که با توضیح اهمیت آب شروع می‌شود، با شرح سیستم ریشه گیاهان و جذب و انتقال آب در گیاه ادامه می‌یابد و با مطالبی درباره کارایی مصرف آب، نیاز آبی گیاهان و تنش کمبود آب پایان می‌گیرد. یک فصل نیز به آزمایش‌هایی برای درس رابطه آبِ خاک و گیاه اختصاص یافته است.

لازم می‌دانم از استادان ارجمندم آقایان دکتر مهدی کریمی (دانشگاه صنعتی‌اصفهان) و دکتر محمدرضا نیشابوری (دانشگاه تبریز) تشکر نمایم که مبانی درس رابطه آبِ خاک و گیاه را نزد آنها فرا گرفتم.

امیداست این مجموعه موردتوجه اساتید، محققان و دانشجویان عزیز قرار گیرد و با انعکاس نقطه‌نظرات خود ما را در اصلاح کتاب در ویرایش های بعدی یاری نمایند.

افشین سلطانی

زمستان ۱۳۸۵

۱

رابطهٔ آبِ خاک و گیاه، چرا؟

در این فصل می‌خوانیم:

۱-۱ چگونگی اهمیت آب برای فرایند تولید توسط گیاه (دریافت و تبدیل تشعشع)
۱-۲ نقش آب در پراکندن انرژی و کمک به تداوم حیات گیاه از این طریق
۱-۳ سایر نقش‌های مهم آب در گیاهان

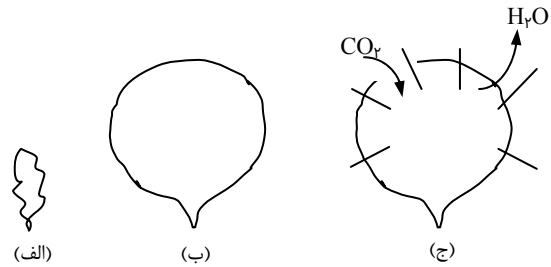
۱-۱ چگونگی اهمیت آب برای فرایند تولید توسط گیاه (دریافت و تبدیل تشعشع)

فرایند اصلی تولید در اکوسیستم‌های گیاهی و کشاورزی شامل دریافت تشعشع خورشیدی و تبدیل آن به ماده خشک طی فرایند فتوسنتز (رابطه۱-۱) می‌باشد (سینکلر و گاردنر، ۱۹۹۸):

$$CO_2 + H_2O \longrightarrow CH_2O + O_2 \qquad (۱-۱)$$

بنابراین، برای آنکه تولیدی صورت گیرد حتماً باید تشعشع دریافت شود، یعنی گیاه خود را درمعرض تشعشع خورشیدی قرار دهد تا تشعشع به گیاه برخورد کند[1]. در این زمینه می‌توان گیاه را با یک بادکنک مقایسه کرد. برای آنکه گیاه یا بادکنک ما بتواند حداکثر دریافت تشعشع و تولید را داشته باشد، لازم‌است که نه به‌صورت چروکیده (شکل۱-۱الف)، بلکه به‌صورت متورم و بادکرده باشد (شکل۱-۱ب). درمورد گیاهان این تورم و درمعرض نور قرارگرفتن به‌کمک آب انجام می‌شود، یعنی آب در گیاه مشابه هوا در بادکنک عمل می‌کند. ازآن‌جایی‌که در گیاهان برخلاف بادکنک، لازم‌است که CO_2 مطابق رابطه۱-۱ از هوا وارد گیاه شود، بادکنک ما سوراخ‌دار (وجود روزنه‌های فراوان در گیاه) می‌باشد (شکل۱-۱ج). یعنی همچنان‌که برای تورم بادکنک باید به‌طور مداوم به آن هوا دمیده شود، برای ادامه حیات گیاه نیز جذب مداوم آب از خاک ضروری است. به‌هرحال، ۵۰ تا ۹۰٪ حجم و وزن گیاهان از آب تشکیل شده و گیاهان تظاهر خود را مدیون آب هستند.

1. Radiation Interception



شکل۱-۱ توضیح شماتیک نقش آب در کمک به خودنمایی و دریافت تشعشع در گیاهان. برای توضیح بیشتر به متن مراجعه شود (از مؤلف).

۱-۲ نقش آب در پراکندن انرژی و کمک به تداوم حیات گیاه از این‌طریق

زمانی‌که گیاه خود را درمعرض تشعشع خورشید قرار می‌دهد، انرژی زیادی جذب گیاه می‌شود. برای مثال، در بسیاری‌از روزهای بهار و تابستان، اگر گیاه سطح خاک را به‌طور کامل پوشانده باشد، حدود ۲۰ تا ۳۰ مگاژول در مترمربع در روز ($MJ.m^{-2}.d^{-1}$) تشعشع دریافت می‌کند که انرژی آن معادل ۲۰ تا ۳۰ تن دینامیت در هکتار است (لومیس و کانر، ۱۹۹۲). این میزان انرژی، فوق‌العاده زیاد بوده و بخش ناچیزی از آن (حداکثر ۵٪) در فتوسنتز تثبیت شده و مابقی آن باید به‌روش مناسبی از گیاه دفع (پراکنده) شود. یکی‌از مهم‌ترین راههای پراکنش این انرژی، تعرق از گیاه می‌باشد. درواقع، بخشی از تشعشع به‌جای افزایش دمای گیاه در تعرق صرف می‌شود. به‌عنوان مثال، ممکن‌است در اثر عدم‌وجود تعرق و خنک‌شدن گیاه به‌وسیله آن، دمای گیاه درطی تنها یک دقیقه به صدها درجه سانتی‌گراد برسد. البته تابش موج بلند و انتقال گرمای محسوس نیز دو روش مهم پراکنش انرژی هستند (کمبل و نورمن، ۱۹۹۸).

بنابراین، آب به‌شکل‌گیری و تظاهر گیاه، مخصوصاً در گیاهان علفی، کمک کرده و علاوه بر آن، موجب پراکنش تشعشع جذب‌شده اضافی توسط گیاه می‌شود. به‌عبارت دیگر، لازم‌است که گیاه جهت تولید مواد فتوسنتزی و ماده خشک درمعرض تشعشع قرار گرفته و در همان حال از انرژی زیاد دریافتی آسیب نبیند، که در هر دو مورد آب نقش اساسی دارد.

۱-۳ سایر نقش‌های مهم آب در گیاهان

ویژگی‌های فیزیکی و شیمیایی منحصربه‌فرد آب، آن‌را برای نقش‌های مختلفی در گیاه مناسب ساخته است (سالیسبوری و راس، ۱۹۹۶): آب محیطی است که انتشار مواد حل‌شده در سلول‌های گیاهی در آن صورت می‌گیرد. آب یک حلال بوده و دراغلب واکنش‌های بیوشیمیایی شرکت دارد. چون قابل‌فشرده‌شدن نیست، می‌تواند باعث انبساط سلول‌ها و شکل‌گیری گیاه شود. ازآن‌جایی‌که آب از گرمای تبخیر، گرمای ویژه و هدایت گرمایی بالایی برخوردار است، بنابراین، در تنظیم دمای گیاه نقش

اساسی دارد. به‌واسطه قطبی‌بودن، آب ماده مناسبی برای حل مواد قطبی می‌باشد. به‌علت داشتن ثابت دی‌الکتریک بالا، آب مخصوصاً حلال مناسبی برای یون‌ها می‌باشد. ازآن‌جایی‌که اکثر مواد محلول که ازنظر بیولوژیکی اهمیت دارند دارای بار الکتریکی می‌باشند، بنابراین، ثابت دی‌الکتریک بالای آب برای حیات بسیار مهم است.

موادمعدنی لازم برای رشد گیاه و ترکیبات آلی تولیدشده توسط فتوسنتز درگیاه، توسط آب انتقال پیدا می‌کنند. در گیاهان آب به‌صورت پیوسته از خاک، گیاه تا هوا امتداد داشته و این تداوم آب برای بازبودن روزنه‌ها مهم است. آب نسبت به تشعشع، شفاف بوده و اجازه می‌دهد نور به کلروپلاست‌های داخل برگ و نیز به گیاهان زیر آب برسد. آب در متابولیسم گیاه نقش دارد. آب، منبع تولید اکسیژن فتوسنتز و منبع تولید هیدروژن مورداستفاده در احیای CO_2 به CH_2O (کربوهیدرات) می‌باشد. از نقطه‌نظر اکولوژیکی سبک‌تربودن یخ درمقایسه‌با آب اهمیت زیادی برای حیات آبزیان دارد، زیرا یخ در سطح آب قرار گرفته و در بهار و تابستان به‌راحتی ذوب می‌گردد.

ملاحظه می‌شود که آب نقش‌های مهمی در حیات گیاهان و تولید اکوسیستم‌های گیاهی دارد. این نقش‌های مهم و متعدد به‌واسطه ویژگی‌های فیزیکی_شیمیایی آب امکان‌پذیر است. پس درک ویژگی‌های آب و فعل‌وانفعالات (نقل‌وانتقالات) آن در خاک و گیاه برای درک فیزیولوژی، اکولوژی و تولید گیاهان مهم است.

۲

ویژگی‌های آب و محلول‌های آبی

در این فصل می‌خوانیم:

۲-۱ ویژگی‌های فیزیکی آب
۲-۲ ویژگی‌های شیمیایی آب
۲-۳ ویژگی‌های محلول‌های آبی
۲-۴ کیفیت آب برای آبیاری

مقدمه

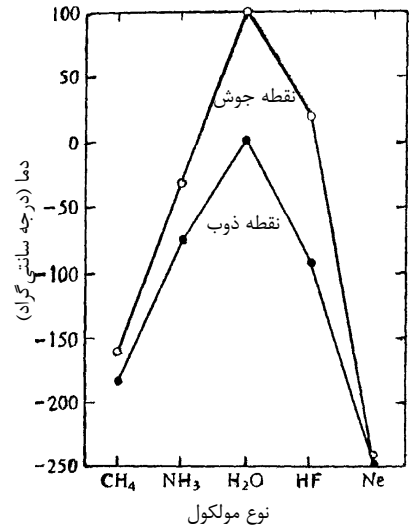
شکل منحصربه‌فرد مولکول آب و وجود پیوندهای هیدروژنی بین اتم‌های هیدروژن و اکسیژن مولکول‌های مجاور، سبب ایجاد خصوصیات ویژه‌ای در آب گردیده و این ماده را به‌عنوان مهم‌ترین ماده موجود در کره زمین معرفی نموده است. بیشتر فرایندهای انجام‌شده در سلول‌ها و اندام‌های گیاهی، به‌طور مستقیم و غیرمستقیم به آب وابسته بوده و این ماده به‌همراه درجه‌حرارت مهم‌ترین عوامل توزیع و پراکندگی گیاهان و جانوران در سطح کره زمین هستند. جهت درک بهتر نقش و نحوه دخالت آب در واکنش‌های حیاتی، شناخت ویژگی‌های فیزیکی و شیمیایی آب و محلول‌های آبی ضروری بوده و در این فصل موردبررسی قرار می‌گیرند.

۲-۱ ویژگی‌های فیزیکی آب

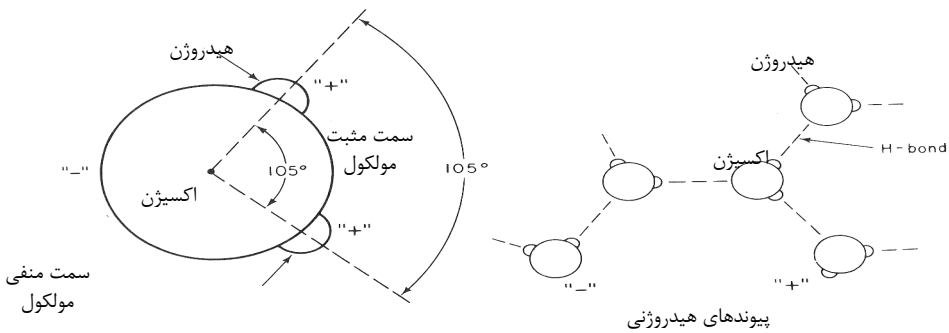
آب با مواد دیگری که ازنظر ساختار الکترونیکی مشابه هم هستند، اختلافات بارزی دارد. CH_4، NH_3 ، H_2O، HF و Ne هرکدام دارای ۱۰ پروتون و ۱۰ الکترون هستند، اما تعداد اتم‌های هیدروژن از CH_4 به Ne کاهش می‌یابد. نقطه ذوب و جوش بالای آب درمقایسه‌با سایرین، نتیجه پیوندهای محکم بین‌مولکولی (پیوند هیدروژنی) در آب است (شکل ۲-۱).

۲-۱-۱ پیوند هیدروژنی

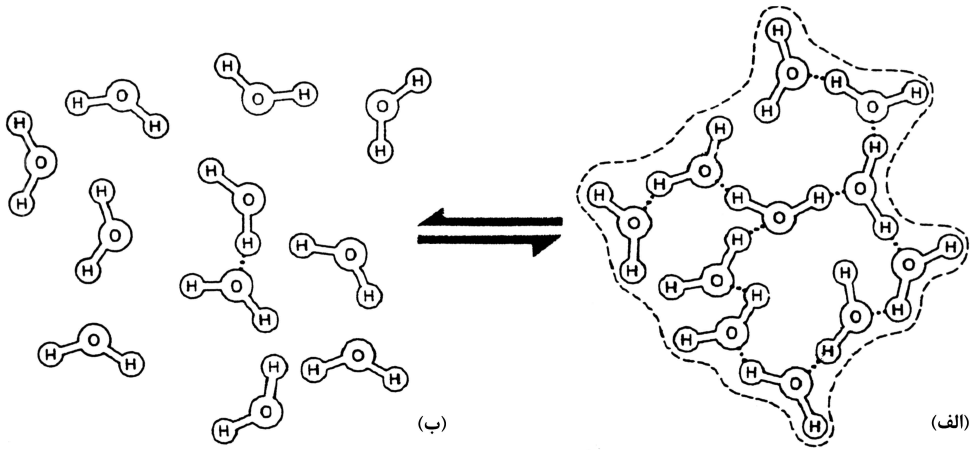
ساختار مولکول آب در شکل ۲-۲ نشان داده شده است. اکسیژن دارای الکترونگاتیوی بالاتری نسبت به هیدروژن بوده و در نتیجه الکترون‌های اتم‌های هیدروژن را به سمت خود می‌کشد. بر اثر این عمل، اتم



شکل۱-۲ نقطه ذوب و جوش موادی که هر یک دارای ۱۰ پروتون و ۱۰ الکترون هستند. مشاهده می‌شود که آب تفاوت زیادی با سایر مولکول‌ها دارد. اکثر فرایندهای بیولوژیکی در دمای بین صفر تا ۵۰°C یعنی در دماهایی که آب به‌صورت مایع است رخ می‌دهند (نوبل، ۱۹۹۴).



شکل۲-۲ ساختار مولکول آب. (الف) هر مولکول آب از یک اتم اکسیژن و دو اتم هیدروژن تشکیل شده است. پیوندهای هیدروژنی بین اتم‌های هیدروژن و اکسیژن، مولکول‌های آب مجاور را به‌یکدیگر متصل کرده و باعث ایجاد بسیاری‌از خصوصیات ویژه آب می‌گردند؛ (ب) ساختمان مولکول آب و آرایش اتم‌ها نسبت به‌یکدیگر را نشان می‌دهد. اتم اکسیژن دارای بار الکتریکی قدری منفی (δ^-) و اتم‌های هیدروژن، دارای بار الکتریکی قدری مثبت (δ^+) هستند (کرامر، ۱۹۹۵).



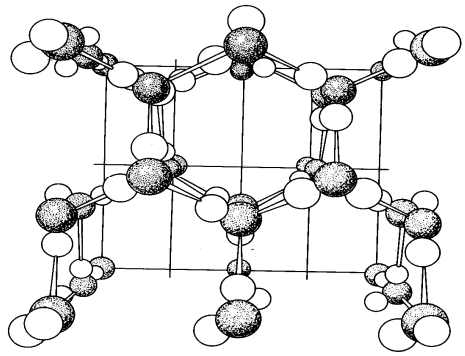
شکل۳-۲ (الف) پیوندهای هیدروژنی بین مولکول‌های آب باعث استحکام بخشیدن به آب و تشکیل ساختمان نیمه‌بلوری (کلاستری) می‌شود؛ (ب) به‌دلیل آشفتگی‌های حرارتی دائمی، عمر ساختمان نیمه‌بلوری آب کم بوده و خیلی سریع و بسیار تصادفی شکسته می‌شود (کرامر، ۱۹۹۵).

اکسیژن دارای بار الکتریکی قدری منفی (δ^-) و اتم‌های هیدروژن دارای بار الکتریکی قدری مثبت (δ^+) می‌شوند. اتم‌های هیدروژن دارای بار مثبت، به‌صورت الکترواستاتیکی جذب اتم‌های اکسیژن که دارای بار منفی هستند، می‌شوند. بنابراین، هر اتم هیدروژن، جذب یک اتم اکسیژن مولکول آب مجاور خود می‌شود (شکل۳-۲). چون هر مولکول آب دارای دو اتم هیدروژن است، به‌ازای هر مولکول آب، دو پیوند هیدروژنی تشکیل می‌شود. برای شکستن یک مول پیوند هیدروژنی ($۶٫۰۲۳\times۱۰^{۲۳}$ عدد) به ۲۰ کیلوژول انرژی نیاز است (نوبل، ۱۹۹۴). البته پیوند هیدروژنی می‌تواند بین هیدروژن و بخش منفی سایر مولکول‌ها نیز ایجاد شود و بسته به مولکول، انرژی این پیوندهای هیدروژنی بین ۸ تا ۴۲ کیلوژول بر مول متغیر است. مقایسه میزان انرژی برخی‌از پیوندها در جدول۱-۲ آورده شده است.

جدول۱-۲ مقایسه میزان انرژی برخی‌از پیوندها (سالیسبوری و راس، ۱۹۹۶).

پیوند	میزان انرژی پیوند (کیلوژول بر مول)
پیوند یونی[۱]	۵۸۲-۱۰۰۴
پیوند کووالانسی	
O-O	۱۳۸
C-N	۲۹۳
C-C	۳۴۷
O-H	۴۶۰
پیوند واندروالسی	۴٫۲

۱. میزان انرژی پیوند یونی در NaCl معادل ۷۶۶ کیلوژول بر مول است.



شکل۴-۲ ساختار مشبک یخ. کره‌های تیره نشان‌دهنده اتم‌های اکسیژن و کره‌های روشن نشان‌دهنده اتم‌های هیدروژن هستند. ازآن‌جایی‌که در یخ تمامی پیوندهای هیدروژنی تشکیل شده است، بنابراین، به آن ساختاری کریستالی می‌دهد. برقراری تمامی پیوندهای هیدروژنی در یخ سبب می‌شود تا جرم حجمی یخ کمتر از آب شده و این مسئله سبب می‌گردد تا یخ بر روی آب شناور گردد (کرامر، ۱۹۹۵).

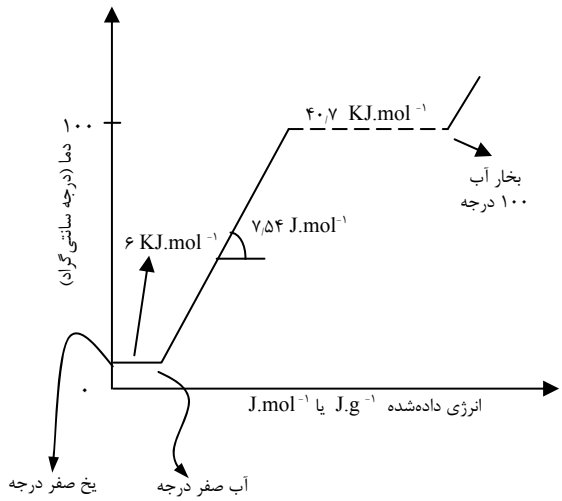
در یخ، کلیه پیوندهای هیدروژنی بین مولکول‌های H_2O برقرار بوده و این مسئله سبب می‌شود تا یخ ساختار مشبک پیدا کند (شکل۴-۲). به‌دلیل ساختار مشبک و برقراری تمامی پیوندهای هیدروژنی، یخ از وزن حجمی کمتری نسبت به آب برخوردار است. سبک‌تربودن یخ نسبت به آب و آمدن یخ به بالای سطح آب ازنظر اکولوژیکی بسیار مهم می‌باشد. دریاچه‌ها و حوضچه‌های آبی در شرایط دمایی پایین از بالا به پایین شروع به یخ‌زدن می‌کنند. لایه یخ موجود در بالای حوضچه، آب زیر آن‌را درمقابل هوای سرد محافظت نموده و مانع از یخ‌زدن حوضچه و ازبین‌رفتن موجودات درون آن می‌شود (کرامر، ۱۹۹۵).

زمانی‌که یخ صفر درجه سانتی‌گراد به آب صفر درجه سانتی‌گراد ذوب می‌شود حدود ۱۵٪ از پیوندهای هیدروژنی آن شکسته می‌شود. شکستن پیوندهای هیدروژنی سبب کاهش حجم و افزایش جرم حجمی آب صفر درجه نسبت به یخ می‌شود. میزان انرژی موردنیاز برای تبدیل یخ صفر درجه به آب صفر درجه، ۶ کیلوژول بر مول یا ۳۳۵ ژول بر گرم است. از طرف دیگر، برای شکستن کلیه پیوندهای هیدروژنی آب به ۴۰ کیلوژول بر مول انرژی نیاز می‌باشد. بنابراین، می‌توان نشان داد که در آب صفر درجه، ۱۵٪ از پیوندهای هیدروژنی شکسته شده‌اند. البته ازآن‌جایی‌که مقدار اندکی از انرژی صرف غلبه بر پیوندهای واندروالسی می‌شود، بنابراین، معمولاً درصد پیوندهای شکسته‌شده در آب صفر درجه از ۱۵٪ کمتر است.

۲-۱-۲ گرمای نهان‌ذوب آب

گرمای نهان‌ذوب[1] مقدار گرمایی است که باید به یک مول یا یک گرم یخ صفر درجه سانتی‌گراد داده شود تا به آب صفر درجه سانتی‌گراد تبدیل شود و مقدار آن ۶ کیلوژول بر مول یا ۳۳۵ ژول بر گرم

1. Latent heat of fusion



شکل۵-۲ تغییرات دمای آب درمقابل مقدار انرژی داده‌شده به آن. مفاهیم و مقادیر گرمای نهان‌ذوب، گرمای ویژه آب و گرمای نهان تبخیر در شکل نشان داده شده‌اند (از مؤلف).

است. لفظ نهان از آن جهت به‌کار می‌رود که درمقابل انرژی داده‌شده به آب، افزایش دمایی که با دماسنج قابل‌حس[1] کردن باشد، ملاحظه نمی‌شود (شکل۵-۲).

۲-۱-۳ ظرفیت گرمایی ویژه آب

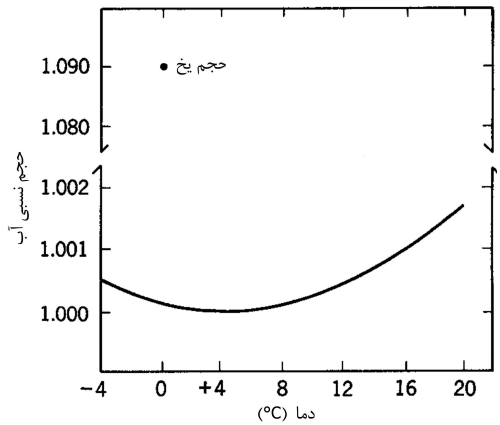
گرمای ویژه[2] یا ظرفیت گرمایی[3] مقدار گرمایی است که باید به یک مول یا یک گرم آب داده شود تا دمای آن یک درجه سانتی‌گراد افزایش پیدا کند. ظرفیت گرمایی ویژه آب ۷۵/۴ ژول بر مول یا ۴/۱۸۴ ژول بر گرم است (شکل۵-۲).

۲-۱-۴ گرمای نهان تبخیر آب

گرمای نهان تبخیر[4] مقدار گرمایی است که باید به یک مول یا یک گرم آب $100^{\circ}C$ داده شود تا به بخار آب $100^{\circ}C$ تبدیل شود و مقدار آن ۴۰/۷ کیلوژول بر مول یا ۲۴۵۲ ژول بر گرم است (شکل۵-۲).

ملاحظه می‌شود که هر سه خاصیت نامبرده آب، درمقایسه‌با بسیاری‌از مواد، بالا بوده و این مسئله بدین معنا است که آب مقدار زیادی انرژی جذب می‌کند بدون آنکه تغییردمایی زیادی درآن‌صورت گیرد. ازآن‌جایی‌که آب درصد بالایی از وزن گیاهان و جانوران را تشکیل می‌دهد، بنابراین، این سه خاصیت آب در ثبات گرمایی گیاهان و جانوران نقش مهمی ایفا می‌کنند (سالیسبوری و راس، ۱۹۹۶).

1. Sense
2. Specific heat
3. Thermal capacity
4. Latent heat of vaporization



شکل۶-۲ رابطه حجم آب با دما. با افزایش حرارت تا ۴°C به‌دلیل شکستن پیوندهای هیدروژنی حجم آب کاهش می‌یابد، ولی با افزایش دما به بیش‌از ۴°C به‌دلیل افزایش تحرک مولکولی و فاصله‌گرفتن مولکول‌های آب از یکدیگر، حجم آب افزایش می‌یابد. بنابراین، کمترین حجم و بیشترین چگالی آب در ۴°C مشاهده می‌شود. حجم یخ نیز نشان داده شده است (کرامر، ۱۹۹۵).

۲-۱-۵ غیرقابل فشرده‌شدن آب

غیرقابل‌فشرده شدن[1] سبب می‌شود تا آب در شکل‌گیری گیاه (به‌ویژه گیاهان علفی)، بازوبسته‌شدن روزنه‌ها و گسترش و رشد سلولی نقش مهمی داشته باشد. درصورت قابل‌فشرده‌بودن آب، نقش‌های ذکرشده غیرممکن بود. البته با تغییردما، حجم نسبی آب اندکی تغییر می‌کند (شکل۶-۲).

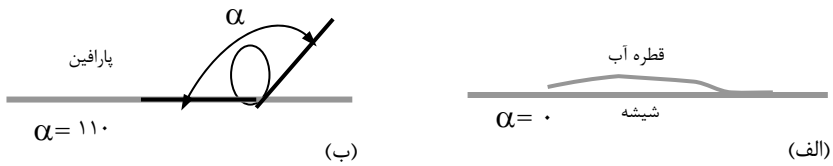
۲-۱-۶ گرانروی یا ویسکوزیته آب

گرانروی[2] مقاومت مایع دربرابر جاری‌شدن را نشان می‌دهد و به نیروی پیوستگی بین مولکول‌های مایع بستگی دارد. گرانروی آب، ناشی‌از پیوندهای هیدروژنی بین مولکول‌های آب بوده و درمقایسه‌با حلال‌هایی که پیوند هیدروژنی ندارند و یا مقدار پیوند هیدروژنی در آن‌ها کم است نسبتاً بالا است. ویسکوزیته آب با افزایش دما به‌واسطه شکسته‌شدن پیوندهای هیدروژنی و سست‌شدن نیروهای جاذبه بین‌مولکولی واندروالسی (ناشی از تحرکات بیشتر مولکول‌ها بر اثر افزایش دما)، کاهش می‌یابد (جدول۲-۲) و سبب می‌شود تا با افزایش دما، آب با سهولت بیشتری جریان یابد.

جدول۲-۲ تغییرات ویسکوزیته آب به‌صورت درصد نسبت به دمای ۲۰°C (سالیسبوری و راس، ۱۹۹۶).

دما (°C)	۱۰۰	۸۰	۶۰	۴۰	۳۰	۲۰	۱۰	۰
ویسکوزیته (درصد نسبت به ۲۰°C)	۲۸	۳۵	۴۷	۶۵	۸۰	۱۰۰	۱۳۰	۱۷۷

1. Incompressible
2. Viscosity



شکل۷-۲ (الف) زاویه تماس آب با شیشه؛ (ب) زاویه تماس آب و پارافین. در پارافین نیروی چسبندگی مایع-جامد درمقایسه‌با نیروی پیوستگی کم بوده و زاویه تماس به‌طرف ۱۸۰ درجه میل می‌کند (از مؤلف).

۲-۱-۷ نیروهای چسبندگی و پیوستگی آب

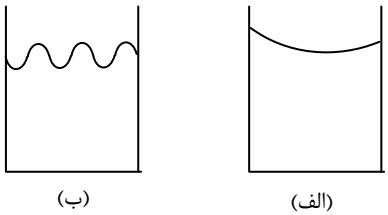
آب مولکولی قطبی[1] است و بنابراین می‌تواند توسط بسیاری‌از مواد، که دارای محل‌های قطبی هستند، جذب شود. پروتئین‌ها و پلی‌ساکاریدهای دیواره سلولی ازجمله مواد دارای محل‌های قطبی هستند که آب جذب آن‌ها می‌شود. جذب آب به آب (یعنی مولکول‌های همنوع) پیوستگی[2] و جذب آب به سایر مولکول‌ها (مولکول‌های غیرهمنوع) چسبندگی[3] نامیده می‌شود. بین چسبندگی و پیوستگی، رابطه۱-۲ (معادله یانگ) برقرار است (نوبل، ۱۹۹۴):

$$\text{چسبندگی} / \text{پیوستگی} = \frac{1+\cos\alpha}{2} \qquad (۲-۱)$$

که در آن، α زاویه تماس آب با جدار لوله یا آوند یا سطح موردنظر می‌باشد. وقتی نیروی چسبندگی مساوی یا بیشتر از نیروی پیوستگی باشد، زاویه تماس صفر درجه و کسینوس آن برابر یک می‌شود. این موضوع درباره آب در لوله‌های شیشه‌ای تمیز و صاف صادق است. وقتی نیروی چسبندگی نصف نیروی پیوستگی باشد، زاویه تماس، ۹۰° و کسینوس آن برابر صفر می‌شود، دراین‌حالت، سطح مایع در لوله، هم‌سطح آن در ظرف اصلی می‌باشد. این حالت برای آب در لوله پلی‌اتیلنی صادق است. سرانجام اگر نیروی چسبندگی مایع-جامد درمقایسه‌با نیروی پیوستگی کم باشد، زاویه تماس به‌طرف ۱۸۰° میل می‌کند و سطح مایع در داخل لوله پایین می‌افتد. این حالت برای آب و پارافین یا جیوه و شیشه صادق است (شکل۷-۲).

درمورد آبی که برروی سطوح جامد قرار دارد، با کاهش زاویه تماس آب با سطح جسم جامد، تمایل جذب آب افزایش یافته و درحالت زاویه صفر درجه عمل خیس‌شدن جسم جامد یا خاک صورت می‌گیرد. درمقابل، با افزایش زاویه تماس بین آب و جسم جامد و افزایش α به ۱۸۰°، تمایل به جذب آب و خیس‌شدن کاهش می‌یابد. این مسئله درمورد قطرات روغنی که برروی یک جسم شیشه‌ای قرار گرفته صادق است.

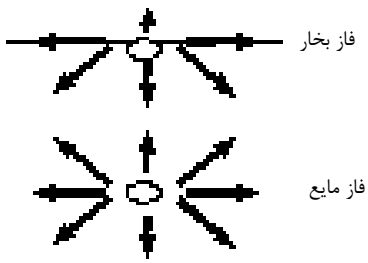
1. Polar
2. Cohesion
3. Adhesion



شکل۸-۲ (الف) به‌دلیل وجود کشش سطحی، مولکول‌های آب مداوماً به دو طرف درحال کشیده‌شدن هستند؛ (ب) درصورت عدم‌وجود کشش سطحی (از مؤلف).

۸-۱-۲ کشش سطحی

آب دارای کشش سطحی[1] بسیار بالایی است که در فصل مشترک بین آب و هوا مشهود می‌باشد. برای مثال، به‌دلیل کشیده‌شدن سطح آب، اگر آب را داخل یک ظرف بریزیم، حالت «الف» و نه حالت «ب» در شکل۸-۲ را خواهیم دید. این خاصیت را می‌توان طور دیگری توضیح داد که اگر در سطح آب یک خط فرضی رسم شود، مولکول‌های آب واقع در این خط فرضی، مداوماً به دو طرف درحال کشیده‌شدن هستند. کشیده‌شدن به دو طرف مولکول‌های آب به‌دلیل بیشتربودن نیروی جاذبه بین مولکول‌های آب در فاز مایع نسبت به نیروی جاذبه بین مولکول‌های آب در فاز مایع با فاز بخار (هوا) می‌باشد (شکل۹-۲).



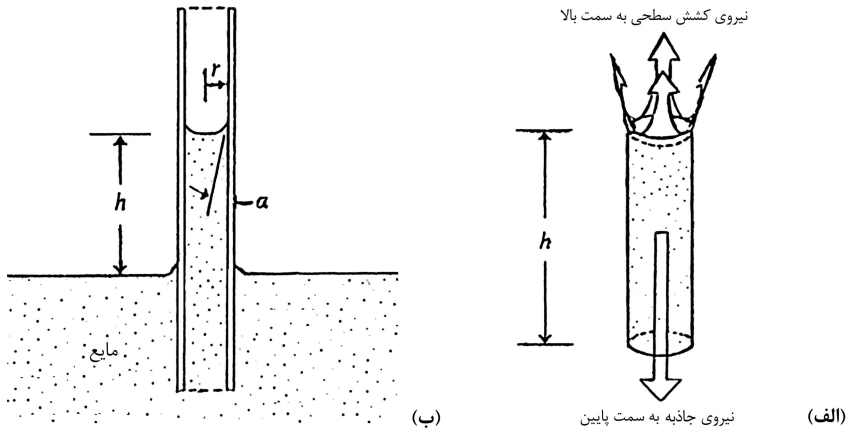
شکل۹-۲ کشش سطحی آب در فصل مشترک آب و هوا . به‌دلیل بیشتربودن نیروی جاذبه بین مولکول‌های آب در فاز مایع نسبت به نیروی جاذبه بین مولکول‌های آب در فاز مایع با فاز بخار (هوا)، مولکول‌های آب در فاز مایع به دو طرف کشیده می‌شوند (از مؤلف).

کشش سطحی در فصل مشترک هوا-آب در دمای ۲۰°C برابر ۰٫۰۷۲۸ نیوتون بر متر است. به‌عبارت دیگر، کشش سطحی عبارت از مقدار انرژی لازم برای گسترش سطح آب به‌اندازه یک مترمربع بوده و مقدار آن برابر ۰٫۰۷۲۸ ژول بر مترمربع است. علت بروز پدیده کشش سطحی، وجود پیوند هیدروژنی است که با قدرت بالایی سبب اتصال مولکول‌های آب به‌یکدیگر می‌شود. کشش سطحی به دمای آب نیز بستگی دارد و با افزایش دما مقدار آن کاهش می‌یابد (جدول۳-۲). دلیل کاهش کشش سطحی با افزایش دما، شکستن پیوندهای هیدروژنی بین مولکول‌های آب با افزایش دما می‌باشد.

جدول۳-۲ کاهش کشش سطحی با افزایش دما (سالیسبوری و راس، ۱۹۹۶).

دما (°C)	۰	۱۰	۲۰	۳۰	۴۰
کشش سطحی (ژول بر مترمربع)	۰٫۰۷۵۶	۰٫۰۷۴۲	۰٫۰۷۲۸	۰٫۰۷۱۲	۰٫۰۶۹۶

1. Surface tension



شکل ۱۰-۲ صعود کاپیلاری یک مایع. (الف) نیروهای مؤثر در صعود آب. زمانی‌که نیروی بالابرنده با نیروی جاذبه برابر گردید، صعود آب در لوله متوقف می‌شود؛ (ب) متغیرهای درگیر در صعود آب. وقتی نیروی چسبندگی بین مولکول‌های آب و جسم جامد بیشتر از نیروی پیوستگی بین مولکول‌های آب باشد، آب در لوله بالا می‌رود. در شکل، r شعاع لوله، α زاویه تماس و h ارتفاع صعود در لوله است (نوبل، ۱۹۹۴).

۹-۱-۲ صعود کاپیلاری آب

وقتی نیروی چسبندگی بین مولکول‌های آب و جسم جامد، بیشتر از نیروی پیوستگی بین مولکول‌های آب باشد، گفته می‌شود که آن جسم جامد، قابل‌خیس‌شدن[1] بوده و آب در لوله باریک از جنس آن جسم بالا می‌رود. برعکس، اگر نیروی پیوستگی بیشتر از چسبندگی باشد، سطح مایع در لوله پایین می‌افتد (شکل ۱۰-۲). درواقع، به‌دلیل چسبندگی بین مولکول‌های آب و دیواره لوله یا آوند، مولکول‌های آب به دیواره می‌چسبند. همچنین، به‌واسطه خاصیت کشش سطحی، آب قسمت وسط لوله (بخش‌هایی که به دیواره چسبیده نیستند) بالا آمده و درنتیجه، صعود یا خیز کاپیلاری[2] مولکول‌های آب در لوله انجام می‌شود. پس نیروی اصلی بالابرنده همان کشش سطحی است که در محیط لوله عمل کرده و به‌کمک نیروی چسبندگی، سبب صعود آب می‌گردند. جهت اعمال این نیرو به زاویه تماس α بستگی دارد. آب (یا هر مایع دیگر) آن‌قدر در لوله بالا می‌رود و یا بالعکس پایین می‌افتد که نیروی بالابرنده (رابطه۲-۲) با نیروی ثقلی (رابطه۳-۲) ناشی‌از وزن آبِ بالارفته یا پایین افتاده، برابر شوند (نوبل، ۱۹۹۴):

$$\text{نیروی بالابرنده آب} = (\sigma \cos\alpha)\,(2\pi r) \qquad (۲-۲)$$

$$\text{نیروی ثقلی} = \pi r^2 h \rho g \qquad (۲-۳)$$

1. Wettable
2. Capilary rise

که در آن‌ها، r شعاع لوله، h ارتفاع صعود، ρ وزن حجمی و g شتاب ثقل زمین هستند. در معادله دوم ($\pi r^2 h$) حجم آب بالا رفته بوده و وقتی در ρ ضرب می‌شود جرم آب بالارفته به‌دست می‌آید. با مساوی قراردادن این دو نیرو و حل آن برای h ، خواهیم داشت:

$$2\pi r\sigma\cos\alpha = \pi r^2 h\rho g \qquad (۲-۴)$$

$$h = \frac{2\sigma\cos\alpha}{r\rho g} \qquad (۲-۵)$$

معادله۲-۵، ارتفاع صعود و عوامل مؤثر بر آن‌را نشان می‌دهد. برای مثال، به‌سادگی می‌توان نشان داد که هرچه شعاع لوله بیشتر باشد، ارتفاع صعود آب کمتر خواهد شد و یا افزایش دما ازطریق کاهش σ می‌تواند باعث کاهش h شود. حال اگر مایع صعودکننده را آب و لوله صعود را آوند چوبی یا منافذ دیواره‌های سلولی درنظر بگیریم، می‌توانیم به معادله دیگری دست پیدا کنیم. درمورد آوند چوبی و منافذ نامبرده، زاویه تماس α صفر درجه و درنتیجه $\cos\alpha$ برابر ۱ خواهد بود. با قراردادن مقادیر عددی σ و ρ برای آب در شرایط ۲۰°C و قراردادن مقدار g و تبدیل شعاع (r) به قطر (d)، معادله حاصله به‌صورت رابطه۲-۶ خواهد بود:

$$h\,(m) = \frac{0.030}{d\,(\mu m)} \qquad (۲-۶)$$

ازآن‌جایی‌که قطر تیپیک سلول‌های آوند چوب ۴۰ میکرومتر می‌باشد، با قراردادن آن در معادله بالا، می‌توان دید که صعود کاپیلاری در چنین لوله‌ای برابر ۰٫۷۵ متر یا ۷۵ سانتی‌متر خواهد بود. مشاهده می‌شود که صعود کاپیلاری نمی‌تواند توجیه‌کننده حرکت آب در درختان (مثلاً به ارتفاع ۳۰ متر) باشد. برای صعود آب به چنین ارتفاعی، قطر لوله کاپیلاری باید حدود ۱ میکرومتر باشد که خیلی کمتر از قطر مشاهده‌شده آوند چوب در آن‌ها است. ازطرفی، گرچه در دیواره‌های سلولی آوندها منافذ متعددی وجود دارد که قطر آنها بسیار کم و حدود ۱۰ نانومتر است و بنابر معادله۲-۶ ارتفاع آب در چنین لوله‌ای می‌تواند به ۳ کیلومتر نیز برسد، ولی ازآن‌جایی‌که احتمالاً جریان آب در چنین لوله‌ای بسیار کند بوده و میزان آن برای تأمین آب ازدست‌رفته در تعرق بسیار اندک است، بنابراین، آب تأمین‌شده ازطریق این منافذ قابل صرف‌نظرکردن می‌باشد. به‌هرحال، رابطه۲-۶ یکی‌از مهم‌ترین معادلات در مبحث رابطه آب خاک و گیاه بوده و استفاده زیادی از آن می‌گردد.

تمرین میزان صعود آب را در لوله‌ای با قطر ۴۰ میکرومتر، برای سه حالت α=۳۰°، α=۹۰° و α=۱۵۰° حساب کنید.

۲-۱-۱۰ استقامت کششی آب

وجود استقامت کششی[1]، باعث می‌شود که مولکول‌های آب درطی بالاکشیده‌شدن از آوندهای چوبی درطی پدیده تعرق، دچار پارگی نشده و درنتیجه ستون آب، که به‌صورت جریانی پیوسته می‌باشد، قطع

1. Tensile strength

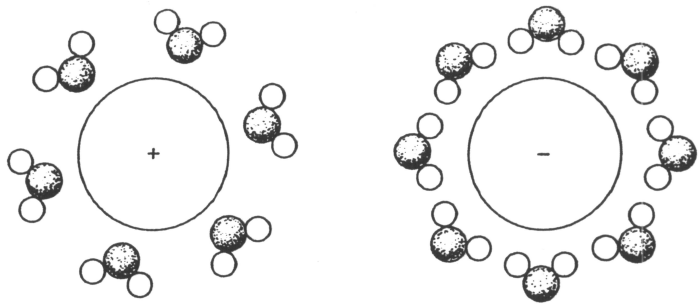
نگردد. برای درک بهتر مسئله وضعیت آب در داخل آوند چوب، حالتی درنظر بگیرید که به‌وسیله نی درحال مکیدن نوشابه از شیشه‌اش هستید. دراین‌حالت، آب تحت کشش (یا فشار منفی) است و بدیهی‌است که اگر کشش زیاد باشد، ستون آب در داخل آوند چوب (یا نی) دچار پارگی می‌گردد. وجود پیوندهای هیدروژنی بین مولکول‌های آب باعث می‌شود تا ستون آب داخل آوند حالت پیوسته خود را حفظ کرده و دچار پارگی نگردد. آزمایش‌ها نشان داده است که در دمای ۲۰°C ستون آب قادر است تا کشش ۳۰ MPa (حدود ۱۰٪ مقاومت کششی آلومینیوم) را تحمل کرده و سپس دچار پارگی شود (سالیسبوری و راس، ۱۹۹۶). البته حد دقیق کشش موردنیاز جهت پارگی ستون آب و ایجاد پدیده حفره‌سانی[1] یا قطع ستون آب[2] یا تشکیل حباب به مواد دیواره، شعاع آوند چوب، مواد حل‌شده در آب و وضعیت رطوبتی خاک بستگی دارد.

۱۱-۱-۲ ثابت دی‌الکتریک

یکی‌از خواص مهم فیزیکی آب، داشتن ثابت دی‌الکتریک[3] (D) بالا بوده، که ناشی‌از ساختمان آب است. ثابت دی‌الکتریک نشانگر ظرفیت ماده در خنثی‌کردن جاذبه بین بارهای الکتریکی بوده و هرچه ثابت دی‌الکتریک یک حلال بالاتر باشد، آن حلال نیروهای الکتریکی بین مواد حل‌شده باردار را بهتر کاهش می‌دهد. درواقع، ثابت دی‌الکتریک بالا در آب سبب می‌گردد تا این ماده به‌عنوان مهم‌ترین حلال مواد و اجسام قطبی و یونی موردتوجه قرار گیرد. به‌همین علت، آب مخصوصاً برای الکترولیت‌ها و مولکول‌های قطبی مثل قندها حلال قدرتمندی می‌باشد. D برای آب در دمای ۲۰ و۲۵°C به‌ترتیب ۸۰٫۲ و ۷۸٫۴ است، درحالی‌که مقدار D برای متانول، استون، بنزن و هگزان مایع در دمای ۲۰°C به‌ترتیب ۳۳، ۲۱٫۴، ۲٫۳ و ۱٫۸۷ می‌باشد (نوبل، ۱۹۹۴). علت کاهش D با افزایش دما در آب، افزایش تحرکات مولکولی، کاهش پیوندهای هیدروژنی و درنتیجه، کاهش قدرت مولکول‌های آب در جداکردن یون‌ها است.

اختلاف بین ثابت دی‌الکتریک آب و هگزان مایع نشان می‌دهد که به‌عنوان مثال نیروی جاذبه الکتریکی بین Na^+ و Cl^- در هگزان ۴۲٫۹ برابر بیشتر از آب است [(۱٫۸۷)/(۸۰٫۲)]. پس می‌توان انتظار داشت که مقدار حل‌شدن NaCl در هگزان مایع نسبت به آب بسیار کمتر باشد. به‌عبارت دیگر، ازآن‌جایی‌که در آب، خنثی‌کردن جاذبه بین یون‌ها بهتر صورت می‌گیرد، میزان حل‌شدن مواد باردار یا قطبی بیشتر است. ازطرفی، برعکس مواد قطبی، حلالیت مواد غیرقطبی در آب خیلی کم است، ولی ازآن‌جایی‌که در بیولوژی اهمیت مواد قطبی بسیار بیشتر از مواد غیرقطبی است، کاهش حلالیت مواد غیرقطبی در آب اهمیت چندانی ندارد. نحوه احاطه یون‌های مثبت و منفی توسط مولکول‌های آب و خنثی‌کردن جاذبه بین آن‌ها در شکل ۱۱-۲ نشان داده شده است.

1. Cavitation
2. Embolism
3. Dielectric constant



شکل۱۱-۲ آرایش تقریبی مولکول‌های آب در اطراف یون‌ها. آب به‌شکل پوششی در اطراف یون‌ها، آنها را از یکدیگر جدا کرده و باعث حلالیت یون‌ها در آب می‌شود. این پدیده همچنین ساختمان طبیعی آب را برهم زده و باعث می‌شود حجم آب قدری بیشتر شود (نوبل، ۱۹۹۴).

۲-۱-۱۲ چگالی و فشار بخار

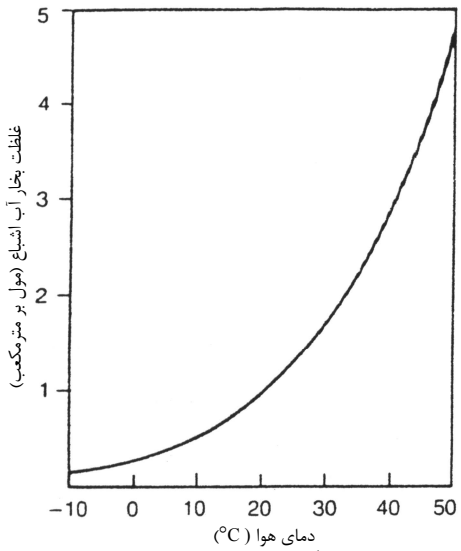
اگر مقداری آب خالص داخل یک ظرف بسته (دارای گاز یا خلأ) ریخته شود، مولکول‌های آب، از مایع، تبخیر شده و وارد فضای بالای آب می‌شوند. این خروج مولکول‌ها از فاز مایع تا برقراری تعادل بین دو فاز مایع و گاز ادامه می‌یابد. درحالت تعادل، تعداد مولکول‌های آب که وارد فاز گازی می‌شوند برابر با تعداد مولکول‌های آب است که از فاز گازی وارد فاز مایع می‌شوند (ورود = خروج). دراین‌حالت، یک معیار متداول برای بیان غلظت مولکول‌های آب در فاز گازی، گرم مولکول آب در مترمکعب فضای موجود است که به آن چگالی بخار[1] می‌گویند. همچنین، مولکول‌های فاز گازی که مداوماً در جهات مختلف حرکت می‌کنند، با سطح مایع و دیواره‌های ظرف برخورد داشته و فشاری را به دیواره ظرف وارد می‌کنند که این فشار وارده را فشار بخار[2] می‌نامند. باید توجه داشت که چگالی بخار و فشار بخار دو راه مختلف برای نشان‌دادن مقدار بخار درحالت تعادل با مایع هستند. درحالتی‌که آب ظرف خالص باشد، تبخیر از فاز مایع تا اشباع‌شدن فازگازی با بخار آب ادامه داشته و درنتیجه در چنین حالتی چگالی بخار اشباع[3] جایگزین چگالی بخار و فشار بخار اشباع[4] جایگزین فشار بخار می‌گردند. مقادیر چگالی بخار اشباع و فشار بخار اشباع به دما بستگی داشته (شکل۱۲-۲) و به‌وسیله روابط ۲-۷ و ۲-۸ تعریف می‌شوند (کمبل، ۱۹۹۲):

$$e_s = ۶۱۰/۷ \exp\{(۱۷/۲۶۹\,T)/(۲۳۷/۳+T)\} \qquad (۲-۷)$$

$$C_{sw} = \frac{e}{RT_K} M_W \qquad (۲-۸)$$

1. Vapor density
2. Vapor pressure
3. Saturation vapor density
4. Saturation vapor pressure

که در این دو رابطه T دما برحسب درجه سانتی‌گراد، e_s فشار بخار اشباع برحسب پاسکال (Pa)، M_W جرم مولکولی آب (۱۸ گرم بر مول)، e فشار بخار برحسب پاسکال، R ثابت عمومی گازها و معادل ۸٫۳۱۴ مترمکعب پاسکال بر مول درجه کلوین ($m.Pa.mol^{-1}.k^{-1}$)، T_K دما برحسب درجه کلوین و C_{SW} غلظت یا چگالی بخار اشباع برحسب گرم‌برمترمکعب ($g.m^{-3}$) هستند. مقادیر فشار بخار اشباع و چگالی بخار اشباع برای چهار دما در جدول۴-۲ آورده شده است. مشاهده می‌شود که با افزایش دما فشار و چگالی بخار اشباع افزایش می‌یابد. شکسته‌شدن پیوندهای هیدروژنی و همچنین افزایش تحرک مولکول‌های آب دلیل اصلی افزایش فشار بخار اشباع و چگالی بخار اشباع با افزایش دما است.



شکل۱۲-۲ وابستگی فشار بخار اشباع به دما. ملاحظه می‌شود که با افزایش دما، فشار بخار به‌شدت افزایش می‌یابد (کمبل و نورمن، ۱۹۹۸).

اثرات فشار بیرونی، دما و مواد حل‌شده بر چگالی و فشار بخار در شکل۱۳-۲ نشان داده شده است. مشاهده می‌شود که با افزایش دما و فشار دو کمیت فشار بخار اشباع و چگالی بخار اشباع افزایش و با افزایش مواد محلول دو کمیت فوق کاهش می‌یابند.

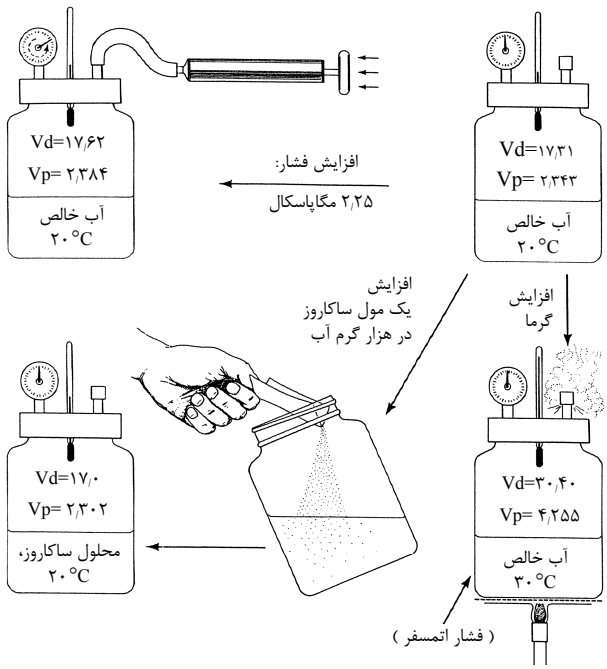
۲-۲ ویژگی‌های شیمیایی آب

۲-۲-۱ تعریف و اهمیت

پتانسیل شیمیایی آب مقدار انرژی مفید و مؤثر آب برای انجام کار در یک محیط معین را نشان داده و واحد آن ژول بر مول ($J.mol^{-1}$) می‌باشد. درواقع، پتانسیل شیمیایی نشان می‌دهد که هر مولکول گرم آب

جدول۴-۲ مقدار فشار بخار اشباع و چگالی بخار اشباع برای چهار دما.

دما (°C)	فشار بخار اشباع (Pa)	چگالی بخار اشباع ($g.m^{-3}$)
۱۰	۱۲۲۸	۹٫۷۴
۲۰	۲۳۳۸	۱۷٫۲۸
۳۰	۴۲۴۲	۳۰٫۶۱
۴۰	۷۳۷۳	۵۱٫۰۰



شکل۱۳-۲ تأثیر فشار، دما و مواد حل‌شده بر فشار بخار و چگالی بخار. Vd غلظت بخار برحسب گرم بر مترمکعب، Vp فشار بخار برحسب کیلوپاسکال و دما برحسب درجه سانتی‌گراد است. چنان‌که ملاحظه می‌شود، افزودن فشار و دما سبب افزایش فشار و چگالی بخار می‌گردد، درحالی‌که افزودن مواد حل‌شده هر دو کمیت را کاهش می‌دهد (سالیسبوری و راس، ۱۹۹۶).

(یا هر ماده دیگر) دارای چه میزان انرژی برای انجام کار است. کار می‌تواند جابه‌جایی، انتقال آب، شرکت در واکنش‌ها و غیره باشد. اهمیت پتانسیل شیمیایی آب در موارد زیر است (نوبل، ۱۹۹۴):

(۱) اختلاف پتانسیل شیمیایی آب بین دو نقطه یا دو محیط، نیروی محرکه برای جابه‌جایی آب را فراهم کرده و جهت حرکت از پتانسیل شیمیایی بیشتر به پتانسیل شیمیایی‌کمتر است. حرکت آب از خاک به گیاه و در گیاه از ریشه تا برگ و از آنجا به اتمسفر (رابطه۹-۲) ناشی‌از همین نیروی محرکه است. در این رابطه μ_w نشان‌دهنده پتانسیل شیمیایی آب است.

$$\mu_w \text{ خاک} > \mu_w \text{ ریشه} > \mu_w \text{ برگ} > \mu_w \text{ هوا} \qquad (۹-۲)$$

(۲) مقدار جریان آب در هر جایی (مثلاً در خاک یا گیاه) متناسب با اختلاف پتانسیل شیمیایی آب بین دو نقطه یا دو مکان می‌باشد. هرچه اختلاف پتانسیل بیشتر باشد، مقدار جریان نیز بیشتر خواهد بود.

(۳) شرط لازم و کافی برای تعادل بین دو نقطه آن‌است‌که پتانسیل شیمیایی آن دو نقطه برابر بوده و یا اینکه اختلاف پتانسیل شیمیایی بین دو نقطه برابر صفر باشد.

(۴) شرط لازم و کافی برای حصول تعادل بین دو فاز مختلف آن‌است‌که پتانسیل شیمیایی آب در دو فاز برابر باشد. در این شرایط تبخیر از مایع به گاز و برعکس آن صفر می‌باشد.

پتانسیل شیمیایی آب دارای مقدار مطلق نبوده و مقدار آن به‌صورت نسبی بیان می‌شود. مانند ارتفاع که میزان آن‌را نسبت به سطح دریا یا سطح زمین می‌سنجیم، درمورد پتانسیل شیمیایی آب نیز یک مقدار

پتانسیل در شرایط مرجع یا استاندارد درنظر گرفته شده و پتانسیل شیمیایی آب درمقایسه‌با آن عنوان می‌گردد. برای آب موجود در سیستمی مانند گیاه یا خاک، پتانسیل شیمیایی استاندارد یا مرجع دارای شرایط زیر بوده و مقدار آن به‌طور قراردادی صفر و با $\mu_w = ۰$ نشان داده می‌شود.

شرایط استاندارد (مرجع) برای آب عبارت‌اند از:

۱. آب به‌صورت خالص یا فاقد مواد حل‌شده باشد.
۲. آب تحت‌تأثیر نیروهای ماتریک مثل نیروی کاپیلاری نباشد.
۳. آب تحت‌فشار اتمسفر (نه بیشتر و نه کمتر) باشد.
۴. آب در ارتفاع و دمای معین و برابر با دمای سیستم موردنظر باشد.

پتانسیل شیمیایی آب در هر سیستمی را می‌توان به فشار بخار نسبی در آن سیستم ارتباط داد (روابط ۱۰-۲ و ۱۱-۲) (کرامر، ۱۹۹۵):

$$\mu_w = \mu_w^\circ + RT.ln\frac{e}{e_S} \qquad (۲-۱۰)$$

چون $\mu_w = ۰$ بنابراین:

$$\mu_w = RT\ ln\ \frac{e}{e_S} \qquad (۲-۱۱)$$

که در آن، μ_w پتانسیل شیمیایی آب برحسب ژول بر مول، μ_w° پتانسیل شیمیایی آب در شرایط استاندارد، R ثابت عمومی گازها و معادل ۸٫۳۱۴ ژول بر مول در درجه کلوین، T دمای سیستم برحسب درجه کلوین، e و e_s به‌ترتیب فشار بخار و فشار بخار اشباع در دمای سیستم برحسب پاسکال و نسبت $\frac{e}{e_S}$ فشار بخار نسبی[1] یا همان رطوب نسبی[2] به صورت $\frac{RH}{۱۰۰}$ می‌باشند.

به‌عبارت بهتر و ساده‌تر، برای دانستن پتانسیل شیمیایی آب یک سیستم مثل یک برگ یا یک نمونه خاک، کافی‌است نمونه موردنظر را در محفظه بسته‌ای قرار داد تا بین نمونه و فاز گازی بالای آن تعادل برقرار شده و سپس رطوبت نسبی فاز گازی در تعادل با نمونه، اندازه‌گیری شود. اگر این رطوبت نسبی را به صورت $\frac{RH}{۱۰۰}$ در معادله بالا قرار دهیم، μ_w آن سیستم به‌دست می‌آید. با دقت در شکل ۱۳-۲ و معادله ۱۱-۲ می‌توان دید که هر عاملی‌که سبب کاهش فشار بخار نسبی گردد، μ_w را نیز کم می‌کند و بالعکس هر عاملی‌که فشار بخار نسبی را افزایش دهد (مثل فشار بیرونی) باعث افزایش μ_w نیز خواهد شد.

تمرین مقدار μ_w یک نمونه خاک با دمای ۲۰°C، وقتی‌که رطوبت نسبی (RH) فاز گازی در تعادل با آن به‌ترتیب برابر ۹۰، ۹۵ و ۹۸ درصد باشد را محاسبه کنید.

1. Relative Vapor Pressure
2. Relative humidity

۲-۲-۲ پتانسیل آب و اجزای آن

ازآن‌جایی‌که در مبحث روابط آب، کارکردن با واحد پتانسیل شیمیایی آب یعنی ژول بر مول راحت نبوده و درعمل نیز اندازه‌گیری پتانسیل آب با دستگاههای موجود به‌صورت فشار راحت‌تر است، بنابراین، به‌جای پتانسیل شیمیایی آب، از پتانسیل آب استفاده می‌شود. پتانسیل آب از تقسیم طرفین معادله پتانسیل شیمیایی آب بر حجم مولی آب به‌دست آمده و واحد آن مشابه واحد فشار (ژول بر مترمکعب) می‌باشد (رابطه۲-۱۲) (کمبل و نورمن، ۱۹۹۸):

$$1 J.m^{-3} = 1 N.m^{-2} = 1 Pa \qquad (۲-۱۲)$$

درعمل چون پاسکال (Pa) واحد کوچکی است، بنابراین، در محاسبات از مگاپاسکال (MPa) یا کیلوپاسکال (kPa) استفاده می‌شود. در منابع قدیمی واحد بار (bar) رایج است (روابط ۲-۱۳ و ۲-۱۴).

$$1 MPa = 10^{6} Pa = 1000 kPa = 10 bar \qquad (۲-۱۳)$$

$$0/1 MPa = 1 bar = 76 cmHg = 10 mH_2O \qquad (۲-۱۴)$$

لازم‌به‌ذکر است که حجم مولی آب ($\overline{V}_m$)، حجم یک مولکول گرم یا ۱۸ گرم آب بوده و عبارت از 18×10^{-6} مترمکعب بر مول ($m^3.mol^{-1}$) یا ۱۸ سانتی‌مترمکعب بر مول ($cm^3.mol^{-1}$) است. بدین‌ترتیب، پتانسیل آب (Ψ_W) ازطریق رابطه۲-۱۵ به‌دست می‌آید.

$$\Psi_W = \frac{\mu_w - \mu_w^{\circ}}{\overline{V}_w} = \frac{RT}{\overline{V}_w} ln \frac{e}{e_S} = \frac{RT}{\overline{V}_w} ln \frac{RH}{100} \qquad (۲-۱۵)$$

بنابر معادلهٔ بالا، که معادله‌ای بسیار مهم در بیولوژی است، پتانسیل آب در هر سیستمی بر اثر عواملی که باعث کاهش فشار بخار یا رطوبت نسبی (RH) می‌شوند، کاهش می‌یابد. این عوامل عبارت‌اند از (کرامر، ۱۹۹۵):

(۱) *اضافه‌شدن مواد حل‌شده*؛ که باعث رقیق‌شدن آب (کاهش نسبت آب به نسبت کل ماده محلول) و کاهش فعالیت و انرژی آزاد آب ازطریق هیدراسیون[1] مولکول‌های مواد حل‌شده یا یون‌ها می‌شوند.

(۲) *وجود نیروهای ماتریک شامل نیروهای کاپیلاری*؛ که در خاک، دیواره‌های سلولی، پروتوپلاسم و غیره، آب را به‌خود جذب می‌کنند، مکش ایجاد می‌کنند و انرژی آزاد آب برای انجام کار را کاهش می‌دهند.

(۳) *فشار منفی یا مکش*[2]؛ مثل آنچه در آوند چوب گیاهان درحال‌تعرق رخ می‌دهد (بعداً توضیح داده خواهد شد).

(۴) *کاهش دما*؛ ازطریق افزایش تشکیل پیوندهای هیدروژنی و کاهش تحرک مولکول‌های آب.

(۵) *کاهش ارتفاع سیستم درمقایسه‌با ارتفاع مرجع*؛ که برای رساندن آب به‌سطح مرجع باید انرژی صرف شود.

1. Hydration
2. Tension

درمقابل، پتانسیل آب در هر سیستمی بر اثر عواملی که فشار بخار نسبی را افزایش می‌دهند، افزایش پیدا می‌کند. این عوامل عبارت‌اند از:

(۱) *اعمال فشار*؛ مثل فشاری که دیواره‌های سلولی بر محتویات سلول وارد می‌کنند (بعداً گفته می‌شود).

(۲) *افزایش دما*؛ ازطریق کاهش پیوندهای هیدروژنی و افزایش تحرک مولکول‌های آب.

(۳) *افزایش ارتفاع سیستم درمقایسه‌با ارتفاع مرجع*.

بنابراین، می‌توان اظهار داشت که پتانسیل آب (Ψ_W) از اجزایی تشکیل شده است که در رابطه۱۶-۲ آورده شده است:

$$\Psi_W = \Psi_S+\Psi_m+\Psi_P+\Psi_Z \qquad (۲-۱۶)$$

که در آن، Ψ_S پتانسیل اسمزی[1] است، که در شرایط وجود مواد محلول کمتر از صفر و در شرایط عدم‌وجود این مواد مساوی صفر می‌باشد. Ψ_m پتانسیل ماتریک[2] بوده و در شرایط وجود منافذ ماتریکس، مشروط به آنکه اشباع نشده باشند، کمتر از صفر و در شرایط عدم‌وجود این منافذ یا در شرایطی‌که این منافذ وجود داشته باشند ولی اشباع از آب باشند، برابر صفر است. Ψ_P پتانسیل فشاری[3] یا آماس بوده و اگر سیستم تحت‌فشار اتمسفر باشد برابر صفر است. درصورتی‌که فشار بیشتر از فشار اتمسفر باشد پتانسیل فشاری بزرگ‌تر از صفر و اگر فشار کمتر از فشار اتمسفر باشد، کوچکتر از صفر است. Ψ_Z پتانسیل ثقلی[4] بوده و درصورتی‌که سیستم در همان ارتفاع مرجع باشد برابر صفر، اگر بالاتر از ارتفاع مرجع باشد، بزرگ‌تر از صفر و درصورتی‌که پایین‌تر از ارتفاع مرجع باشد کمتر از صفر است. لازم‌به‌ذکر است که Ψ_{th} پتانسیل دمایی[5] بوده و ازآن‌جایی‌که درنظرگرفتن و محاسبه آن در تعیین پتانسیل آب بسیار مشکل است، بنابراین، در محاسبه پتانسیل آب معمولاً حذف می‌شود. بنابراین، Ψ_W فقط برای حالت ایزوترمال، یعنی حالتی‌که دمای سیستم برابر دمای حالت مرجع است، درنظر گرفته می‌شود. در این قسمت، به اجزای پتانسیل آب و عوامل مؤثر بر آنها پرداخته می‌شود.

پتانسیل اسمزی

وجود مواد حل‌شده در آب، باعث کاهش انرژی آزاد آب شده و پتانسیل آب را کاهش می‌دهد. این کاهش پتانسیل آبِ ناشی‌از مواد حل‌شده را پتانسیل اسمزی می‌نامند و با Ψ_S یا $-\pi$ نشان داده می‌شود.

در محلول‌های رقیق، یعنی محلول‌هایی که غلظت آن‌ها کمتر از یک مولال (یعنی وجود یک مولکول گرم ماده حل‌شده در ۱ کیلوگرم آب) است، فشار بخار محلول (e) از قانون رائول[6] پیروی می‌کند

1. Osmotic potential
2. Matric potential
3. Pressure potential
4. Gravity potential
5. Thermal potential
6. Raoult's law

(رابطه۱۷-۲). قابل‌ذکر است که غلظت شیره سلولی، شیره خام و محلول خاک اغلب کمتر از یک مولال بوده و بنابراین می‌توان گفت که احتمالاً قانون رائول برای آنها نیز صادق است (اسلاچر، ۱۹۷۷):

$$e = e_s \frac{n_w}{n_w + n_s} \qquad (۲-۱۷)$$

که در آن، n_w تعداد مولکول گرم آب در محلول، n_s تعداد مولکول گرم مواد حل‌شده در محلول و e_s فشار بخار اشباع برای دمای سیستم می‌باشند. به $N_w = \frac{n_W}{n_W + n_S}$ کسر مولی آب گفته می‌شود که عبارت‌است از نسبت تعداد مولکول گرم آب به کل تعداد مولکول گرم محلول (آب + مواد حل‌شده). با قدری جابه‌جایی رابطه۱۸-۲ به‌دست می‌آید:

$$N_w = \frac{e}{e_s} = \frac{n_w}{n_w + n_s} \qquad (۲-۱۸)$$

در شرایطی‌که مواد ماتریکی وجود نداشته باشد، فشار وارده بر سیستم مساوی فشار هوا بوده و ارتفاع سیستم نیز معادل ارتفاع مرجع باشد، پتانسیل ماتریک، فشاری و ثقلی سیستم برابر صفر بوده و درنتیجه پتانسیل آب برابر پتانسیل اسمزی خواهد بود و ازطریق رابطه۱۹-۲ قابل‌محاسبه است.

$$\Psi_S = \Psi_w = \frac{RT}{\overline{V}w} ln N_W \qquad (۲-۱۹)$$

باتوجه به معادله۱۹-۲ می‌توان دید درصورتی‌که هیچ ماده حل‌شده‌ای در آب نباشد (آب خالص)، کسر مولی آب (N_W) برابر یک و پتانسیل اسمزی (Ψ_S) برابر صفر می‌شود. در شرایط وجود مواد حل‌شده، کسر مولی آب کمتر از یک شده و درنتیجه پتانسیل اسمزی منفی می‌گردد. بنابراین، مشاهده می‌شود که تغیرات پتانسیل اسمزی وابسته به‌وجود مواد حل‌شده بوده و مقادیر آن صفر یا کمتر از صفر است. هرچه مقدار مواد حل‌شده بیشتر باشد، کسر مولی آب کوچکتر شده و انرژی آزاد آب بیشتر کاهش می‌یابد و درنتیجه پتانسیل اسمزی منفی‌تر می‌شود.

مثال در یک محلول یک مولال ساکارز، مقادیر کسر مولی آب (N_w) و پتانسیل اسمزی (Ψ_S) را در دمای $۲۰^{\circ}C$ به‌دست آورید.

ازآن‌جایی‌که یک مول آب ۱۸ گرم وزن دارد (یک مول اتم اکسیژن ۱۶ گرم و هر مول اتم هیدروژن ۱ گرم وزن داشته و بنابراین وزن هر مول آب معادل ۱۸ گرم است)، پس ۱۰۰۰ گرم آب از ۵۵٫۶ مول آب تشکیل شده است. بنابراین:

n_w= ۱۰۰۰/۱۸ = ۵۵٫۶

در چنین شرایطی کسر مولی آب برابر است:

N_w= ۵۵٫۶/(۵۵٫۶+۱) = ۵۵٫۶/۵۶٫۶ = ۰٫۹۸۲۳

R= ۸٫۳۱۴ $J.mol^{-1}.k^{-1}$, T= ۲۹۳ $^{\circ}k$, $\overline{V}_m = ۱۸ \times ۱۰^{-۶}$ $m^{۳}.mol^{-۱}$

بنابراین، پتانسیل اسمزی برابر است با:

$$\Psi_S = \frac{RT}{\overline{V}_w} ln N_w = -۲٫۴۲ \text{ MPa}$$

دررابطه‌با پتانسیل اسمزی یک قانون تجربی به‌نام قانون وانت هوف (Van't Höff) وجود دارد (رابطه۲۰-۲) که توسط نامبرده در سال ۱۸۸۷ ارائه شده و رابطه‌ای تجربی بین پتانسیل اسمزی و غلظت مولال است (سالیسبوری و راس، ۱۹۹۶):

$$\Psi_S = -CiRT \qquad (۲-۲۰)$$

که در آن، Ψ_S پتانسیل اسمزی برحسب مگاپاسکال، C غلظت محلول به‌صورت مولالیته (مول ماده حل‌شده در هر کیلوگرم آب، $mol.kg^{-۱}$)، i یک ضریب ثابت برای لحاظ‌کردن یونیزاسیون ماده حل‌شده و یا تصحیح سایر انحرافات، R ثابت گازها (برای معادله بالا $۰٫۰۰۸۳۱۴ \text{ Kg.MPa.mol}^{-۱}.k^{-۱}$) و T دمای محلول برحسب کلوین است.

حال اگر مقادیر i، C وT برای یک محلول معلوم باشند، می‌توانیم Ψ_S را برای آن محلول حساب کنیم. درمورد محلول‌های غیریونیزه‌شونده مثل ساکارز یا مانیتول i = ۱ است. Ψ_S کل در یک محلول پیچیده شامل چندین ماده حل‌شده (مثل وضعیت موجود در شیره سلولی) عبارت از مجموع کلیه پتانسیل‌های اسمزی برای کلیه مواد حل‌شده بوده و اُسمولالیته (osmolality) نامیده می‌شود.

مثال پتانسیل اسمزی یک محلول یک مولال ساکارز در دمای صفر و ۳۰°C را حساب کنید.

$$\Psi_S = -CiRT$$

پتانسیل اسمزی در دمای صفر درجه سانتی‌گراد:

$$\Psi_S = -(۱)\ (۱)\ (۰٫۰۰۸۳۱۴)\ (۲۷۳) = -۲٫۲۷ \text{ MPa}$$

پتانسیل اسمزی در دمای $۳۰^{\circ}C$:

$$\Psi_S = -(۱)\ (۱)\ (۰٫۰۰۸۳۱۴)\ (۳۰۳) = -۲٫۵۲ \text{ MPa}$$

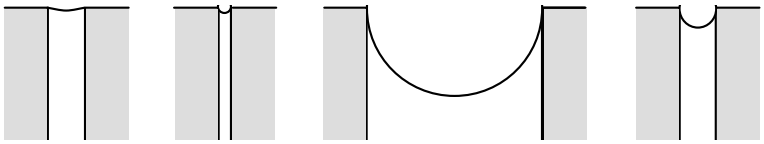
مشاهده می‌شود که با افزایش دما پتانسیل اسمزی محلول کاهش (عدد منفی بزرگ‌تر) می‌یابد.

لازم‌به‌ذکر است که مقدار i در محلول‌های یونیزه‌شونده برابر ۱ نیست ($i \neq ۱$). به‌عنوان مثال، محلول ۱ مولال کلریدسدیم (NaCl) را در دمای $۲۰^{\circ}C$ درنظر بگیرید. تصور می‌شود که کلریدسدیم در محلول‌های رقیق ۱۰۰٪ یونیزه‌شده و مقدار i = ۲ باشد، درصورتی‌که اندازه‌گیری‌های تجربی نشان داد که مقدار i واقعی آن برابر ۱٫۸ است، پس برای محاسبه Ψ_S محلول ۱ مولال کلریدسدیم خواهیم داشت:

$$\Psi_S = -(۱)\ (۱٫۸)\ (۰٫۰۰۸۳۱۴)\ (۲۹۳) = -۴٫۳۸ \text{ MPa}$$

پتانسیل ماتریک

بسیاری‌از مواد دارای منافذ مثل ذرات رس در خاک، پروتئین‌ها و پلی‌ساکاریدهای دیواره سلولی تمایل زیادی برای جذب آب دارند. ماده‌ای که دارای منافذ جاذب آب باشد ماتریکس و مقدار انرژی لازم برای



	الف	ب	ج	د
شعاع منفذ (نانومتر)	۵	۲۶	۱٫۵	۵
زاویه تماس ($^{\circ}C$)	۰	۰	۰	۸۷
پتانسیل ماتریک (مگاپاسکال)	-۲۹	-۵٫۵	-۹۴	-۱٫۳۶

شکل۱۴-۲ ایجاد پتانسیل ماتریک (پتانسیل فشاری منفی) در منافذ نیمه‌پر بین سلول‌ها و دیواره‌های سلولی و همچنین منافذ موجود در مجاورت ذرات خاک (نوبل، ۱۹۹۴).

جداکردن مولکول‌های آب از این منافذ، پتانسیل ماتریک (Ψ_m یا $-\tau$) نامیده می‌شود. جذب آب توسط این منافذ باعث کاهش انرژی آزاد آب و کاهش قابلیت آن برای انجام کار شده و هیدراسیون یا آبنوشی[1] نامیده می‌شود. نکته بسیار مهم این‌است‌که وقتی آب کافی جذب این منافذ شود، دیگر قادر به جذب آب بیشتر نخواهند بود. پتانسیل ماتریک تمایل منافذ ذکرشده برای جذب آب اضافی را نشان می‌دهد. یعنی در یک سیستم مثل خاک، Ψ_m نشان‌دهنده تمایل ماتریکس به جذب آب بیشتر است. پس وقتی ماتریکس اشباع از آب باشد، تمایل به جذب آب اضافی صفر و $\Psi_m = ۰$ است. اما اگر خاک اشباع از آب نباشند، تمایل وجود خواهد داشت و چون باعث کاهش پتانسیل آب می‌شود کوچکتر از صفر خواهد بود.

ازآن‌جایی‌که جذب آب توسط لوله‌های مویین، منافذ خاک و دیواره‌های سلولی (میکروکاپیلاری‌ها) به‌دلیل وجود پتانسیل ماتریک است، با داشتن قطر لوله یا منفذ در خاک یا گیاه می‌توان Ψ_m بالقوه موجود در آن‌را محاسبه کرد. در قسمت کشش سطحی گفته شد که نیروی بالابرنده (یا بالاکشنده) آب برابر $۲\pi r\sigma\cos\alpha$ می‌باشد (رابطه۲-۲)، که برروی سطح $\pi r^۲$ اعمال می‌گردد. بنابراین، Ψ_m (یا شکل مثبت آن مکش ماتریک) برای یک منفذ با شعاع r ازطریق رابطه۲۱-۲ قابل‌محاسبه خواهد بود (نوبل، ۱۹۹۴):

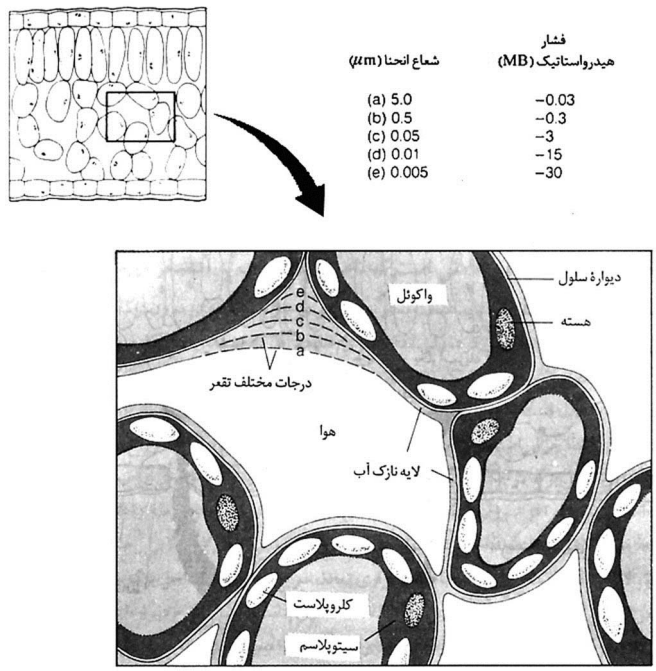
$$\Psi_m = -\tau = \frac{-۲\pi r\sigma\cos\alpha}{\pi r^۲} = -\frac{۲\sigma\cos\alpha}{r} \qquad (۲-۲۱)$$

که در آن، r شعاع منفذ برحسب متر و σ کشش سطحی هستند. برای منافذ خاک و گیاه، α را می‌توان صفر درنظر گرفت، که درنتیجه $\cos\alpha = ۱$ می‌گردد. با جایگذاری σ برای دمای $۲۰^{\circ}C$ و تبدیل شعاع به قطر منفذ، به رابطه ساده و بسیار مهم ۲۲-۲ دست خواهیم یافت:

$$\Psi_m = -\frac{۰/۳}{d} \qquad (۲-۲۲)$$

که در آن، d قطر منفذ برحسب میکرومتر و Ψ_m پتانسیل ماتریک برحسب مگاپاسکال (MPa) است. ازآن‌جایی‌که منافذ بین دیواره سلول‌ها دارای قطر تیپیک ۱۰ نانومتر (۰٫۰۱ میکرومتر) هستند، براساس رابطه۲۲-۲ پتانسیل ماتریک بالقوه آن‌ها (اگر فاقد آب باشند) حدود MPa ۳۰- می‌باشد. وجود پتانسیل

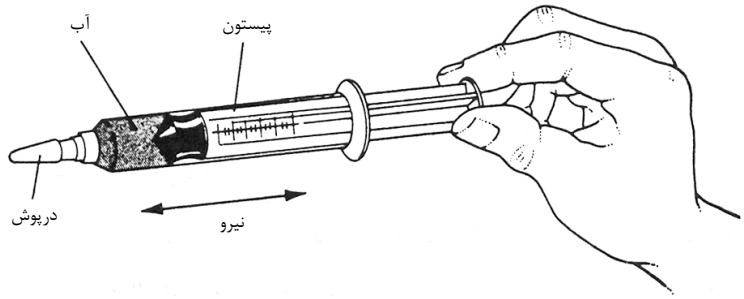
1. Imbibition



شکل۱۵-۲ منافذ دیواره سلول‌های برگ. با کاهش پتانسیل آب شعاع انحنای تقعر و پتانسیل فشاری (فشار هیدرواستاتیک) کاهش یافته و تنها در منافذ کوچک و دیواره‌های سلولی آب به‌صورت مایع باقی می‌ماند (کافی و همکاران، ۱۳۷۸).

ماتریک بالقوه حدود MPa ۳۰- بین منافذ سلولی نشان می‌دهد که اگر این منافذ دارای مقداری آب باشند، برای خالی‌شدن آن‌ها از آب باید فشار یا مکشی معادل MPa ۳۰ اعمال گردد. لازم‌به‌ذکر است که در منافذ پُرازآب، تمایل به جذب آب بیشتر وجود نداشته و بنابراین پتانسیل ماتریک این منافذ برابر صفر خواهد بود.

به‌طریق مشابهی در منافذ نیمه‌پر بین سلول‌ها و دیواره‌های سلولی که در زیر حفره روزنه قرار گرفته‌اند و همچنین منافذ موجود در مجاورت ذرات خاک پتانسیل ماتریک ایجاد می‌گردد. مبنای ایجاد این پتانسیل ماتریک معادله۲۱-۲ می‌باشد. در چنین منافذی میزان پتانسیل ماتریک به قطر (شعاع) منفذ و زاویه تماس یا شعاع انحنا بستگی دارد (شکل‌های ۱۴-۲ و ۱۵-۲). تبخیر آب از منافذ بین سلول‌ها یا منافذ دیواره‌های سلولی باعث می‌شود سطح آب در آن‌ها پایین رفته و زاویه تماس روبه‌کاهش بگذارد یا به صفر برسد (شکل۱۴-۲ الف، ب، ج). حتی کاهش جزئی آب در این منافذ باعث ایجاد پتانسیل ماتریک قابل‌توجهی می‌شود که نمونه‌ای از آن در شکل۱۴-۲ د نشان داده شده است. در این شکل، کاهش جزئی آب باعث شده است تا زاویه تماس از ۹۰ درجه به ۸۷ درجه کاهش یابد، که این امر ایجاد پتانسیل ماتریک معادل با MPa ۱/۳۶- را در پی داشته است.



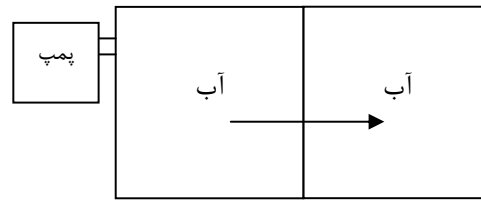
شکل۱۶-۲ از یک سرنگ می‌توان برای تولید فشار مثبت یا منفی در مایعی مانند آب استفاده کرد. واردآوردن فشار برروی پیستون باعث فشرده‌شدن مایع و تولید فشار مثبت می‌شود. اگر یک حباب کوچک هوا در سرنگ حبس شود، می‌توان افزایش فشار را در آن دید. وقتی پیستون به‌طرف عقب کشیده می‌شود، در مایع کشش ایجاد شده و تولید فشار منفی می‌کند. اگر در سرنگ حبابی وجود داشته باشد، هرچقدر فشار نسبت به فشار اتمسفر کمتر شود، حباب بزرگتر می‌شود. اگر سرنگ با محلول بدون‌گاز و فاقد حباب پر شود، فشار مادون‌خلا (فشار منفی) به‌وجود می‌آید، زیرا دراین‌صورت، پیوندهای بین‌مولکولی می‌توانند قبل‌از شکسته‌شدن، کشش سطحی قابل‌توجهی را تحمل کنند (کافی و همکاران، ۱۳۷۸).

در فضاهای نیمه‌پر بین سلول‌ها نیز به‌طریق مشابهی پتانسیل ماتریک ایجاد می‌گردد که در شکل۱۵-۲ به‌تصویر کشیده شده است. تبخیر آب باعث کاهش میزان و شعاع انحنای آب این منافذ شده و درنتیجه پتانسیل ماتریک منفی‌تری ایجاد می‌گردد. شعاع انحنا در شکل ۱۵-۲ را می‌توانید به‌عنوان شعاع منفذ تجسم کنید. با کاهش شعاع انحنا درحقیقت با منفذ کوچکتری روبرو هستیم که در آن، پتانسیل ماتریک منفی‌تری قابل‌توسعه است. ایجاد پتانسیل ماتریک در خاک نیز با مکانیسم مشابهی صورت می‌گیرد. بدین‌منظور، در شکل۱۵-۲ تصور کنید که سلول‌های گیاهی ذرات خاک باشند. لازم‌به‌ذکر است که در حالات ذکرشده، پتانسیل ماتریک از جنس مکش یا فشار منفی بوده و به‌همین دلیل در منافذ پر، مکش وجود ندارد.

پتانسیل فشاری

افزایش فشار ازطریق افزایش انرژی آزاد یک سیستم سبب افزایش پتانسیل فشاری و درنتیجه پتانسیل شیمیایی یک سیستم می‌گردد (شکل۱۶-۲). پتانسیل فشاری یک سیستم با Ψ_P یا P- نشان داده می‌شود. برای درک بهتر پتانسیل فشاری ظرفی را درنظر بگیرید که توسط یک غشای نفوذپذیر به آب و غیرقابل‌خم‌شدن به دو بخش تقسیم شده است (شکل۱۷-۲). اگر به‌طرف چپ ظرف فشار وارد شود، پتانسیل آب در آن طرف افزایش یافته و مولکول‌های آب بر اثر انتشار و درجهت شیب پتانسیل به‌سمت دیگر ظرف خواهند رفت. دراین‌حالت، در سمت چپ ظرف پتانسیل فشاری مثبت ایجاد شده است.

در سلول‌های گیاهی به‌واسطه وجود مواد حل‌شده، پتانسیل اسمزی شیره سلولی منفی بوده و به‌همین دلیل آب وارد سلول (واکوئل) می‌شود و باعث ایجاد فشار می‌گردد. ازطرفی، دیواره‌های سلولی



شکل۱۷-۲ افزایش فشار به‌سمت چپ ظرف، پتانسیل آب در آن طرف را افزایش داده و مولکول‌های آب بر اثر انتشار به‌سمت دیگر ظرف خواهند رفت. دراین‌حالت، در سمت چپ ظرف پتانسیل فشاری مثبت ایجاد می‌شود (از مؤلف).

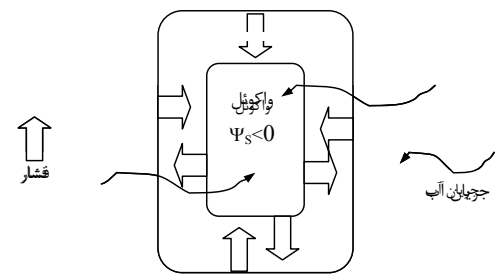
نمی‌توانند خیلی اتساع پیدا کنند، بنابراین، محتویات سلول از دوطرف تحت‌فشار قرار می‌گیرند (شکل۱۸-۲). دراین‌مورد پتانسیل فشاری مثبت و بزرگ‌تر از صفر است. این پتانسیل فشاری مثبت فشار آماس (Tugen pressure) نیز نامیده می‌شود و نقش مهمی در بزرگ‌شدن سلولی، بازوبسته‌شدن روزنه‌ها و شکل‌دهی گیاه دارد. معمولاً محتویات سلول‌های گیاهی تحت‌فشاری بیش‌از فشار اتمسفر هستند. اظهار شده است که احتمالاً مهم‌ترین مکانیسم تأثیر کمبود آب بر فرایندهای متابولیک گیاه ازطریق تأثیر آن بر فشار آماس می‌باشد. احتمالاً درنتیجه تغییر فشار آماس، آرایش یا روابط فضایی آنزیم‌های سیتوپلاسم و آنزیم‌های واقع برروی غشاهای سلولی تغییر کرده و فعالیت آن‌ها دستخوش تغییر می‌شود (کرامر، ۱۹۹۵).

تحت بعضی از شرایط پتانسیل فشاری می‌تواند منفی باشد. این وضعیت در گیاهان درحال‌تعرق رخ می‌دهد. دراین‌حالت، آب از سطوح دیواره‌های سلولی واقع درمعرض فضاهای زیر روزنه تبخیر می‌شود. یعنی منافذ دیواره‌های سلولی آب خود را ازدست داده و درنتیجه مطابق رابطه۲۱-۲ یک مکش یا فشار منفی ایجاد می‌شود (شکل۱۴-۲). این مکش بر آب سلول‌ها وارد می‌شود و چون آب سلول با آب آوند چوب ارتباط دارد، بنابراین، آب آوند چوب نیز تحت‌مکش قرار می‌گیرد. در این شرایط $\Psi_P = \Psi_m$ است.

درسال‌های اخیر، برخی دانشمندان Ψ_m را از معادله Ψ_W حذف کرده و آن‌را با Ψ_P جایگزین نموده‌اند.

پتانسیل ثقلی

پتانسیل ثقلی به محل آب درمقایسه‌با سطح مرجع بستگی داشته و با Ψ_Z یا Ψ_g یا G- نشان داده می‌شود. ازآن‌جایی‌که برای انتقال آب به بالاتر از ارتفاع مرجع (مبنا) باید انرژی مصرف شود، بنابراین، آبی که در ارتفاع بالاتر است، دارای انرژی بیشتری برای انجام کار خواهد بود. اگر آب در سطح مرجع باشد، $\Psi_Z=0$ است، اگر زیر سطح مرجع باشد، $\Psi z<0$ است و اگر بالاتر از سطح مرجع باشد $\Psi_Z>0$ است.



شکل۱۸-۲ ایجاد پتانسیل فشاری در سلول گیاهی ازطریق فشارآمدن به محتویات درون‌سلولی از اطراف سلول (از مؤلف).

جدول ۵-۲ مقادیر وزن حجمی آب (ρ_w) برای چند دما.

دما (درجه سانتی‌گراد)	۰	۴	۱۰	۲۰	۳۰	۴۰
ρ_w (کیلوگرم بر مترمکعب)	۹۹۹٫۸	۱۰۰۰	۹۹۹٫۷	۹۹۸٫۲	۹۹۵٫۶	۹۹۲٫۲

پتانسیل ثقلی با معادله۲۳-۲ قابل‌بررسی است (نوبل، ۱۹۹۴):

$$\Psi_Z = \rho_w g h \qquad (۲-۲۳)$$

که در آن، ρ_w وزن حجمی آب برحسب کیلوگرم بر مترمکعب ($kg.m^{-3}$)، g شتاب ثقل زمین که معادل ۹٫۸ متر بر ریشه دوم ثانیه بوده ($m.s^{-2}$) و h ارتفاع درمقایسه‌با سطح مرجع و برحسب متر (m) است. وزن حجمی آب (ρ_w) با دما رابطه داشته و با افزایش دما تا ۴°C افزایش و سپس به‌دلیل شکستن پیوندهای هیدروژنی و تحرک بیشتر مولکول‌های آب کاهش می‌یابد (جدول۵-۲).

مثال مطلوب‌است محاسبهٔ Ψ_Z در سطح مرجع و در ارتفاع ۳ متر بالاتر از آن در دمای ۲۰°C.

$h=۰ \quad \Rightarrow \Psi_Z=۰$

$h=۳\ m \Rightarrow \Psi_Z=(۹۹۸٫۲)\,(۹٫۸)\,(۳)=۲۹۳۴۷٫۰۸\ \frac{kg.m}{m^{۲}.s^{۲}}=J.m^{-۳}=۰٫۰۳\ MPa$

مشاهده می‌شود که به‌ازای هر متر افزایش ارتفاع، پتانسیل ثقلی معادل ۰٫۰۱ MPa افزایش می‌یابد. درواقع، مقدار انرژی لازم برای غلبه بر نیروی جاذبه و صعود آب حدود ۰٫۰۱ MPa بر متر است. ازآن‌جایی‌که معمولاً مقدار پتانسیل ثقلی درمقایسه‌با مقادیر پتانسیل ماتریک، اسمزی و فشاری اندک است، در بسیاری مواقع، به‌ویژه در فواصل انتقال کوتاه (مثلاً در گیاهان علفی)، قابل‌صرف‌نظر می‌باشد. البته در انتقال آب در درختان بلندقامت و به‌دلیل مسافت زیاد انتقال آب مقدار پتانسیل ثقلی قابل‌صرف‌نظرکردن نبوده و باید محاسبه شود.

۲-۳ ویژگی‌های محلول‌های آبی

۲-۳-۱ ویژگی‌های کولیگاتیو

به‌دلیل اینکه آب موجود در گیاه و در محیط ریشه و خاک حاوی طیف وسیعی از مواد حل‌شده است، در خاک و گیاه به‌ندرت آب خالص وجود دارد. ازاین‌رو، درک تفاوت‌های بین آب خالص و محلول‌های آبی[1] ازنظر ویژگی‌ها ضروری است. ویژگی‌هایی که در محلول‌های آبی تغییر پیدا می‌کنند، به ویژگی‌های کولیگاتیو (colligative) معروف‌اند (کرامر، ۱۹۹۵). ازآن‌جایی‌که اثر ماده حل‌شده برروی این ویژگی‌ها یکسان است، بنابراین، کولیگاتیو یا خواص به‌هم‌گره‌خورده نامیده می‌شوند. به‌عبارت دیگر، ویژگی‌های کولیگاتیو با غلظت مواد حل‌شده در آب ارتباط دارند. فشار بخار، نقطه انجماد، نقطه جوش، پتانسیل اسمزی و پتانسیل آب با میزان غلظت مواد حل‌شده در آب تغییر کرده و بنابراین جزو ویژگی‌های کولیگاتیو آب هستند (جدول۶-۲).

1. Aqueous solution

جدول۶-۲ ویژگی‌های کولیگاتیو یک محلول مولال غیرالکترولیت (مثل ساکاروز) درمقایسه‌با آب خالص (کرامر، ۱۹۹۵).

ویژگی	آب خالص	محلول مولال
فشار بخار (در صفر درجه سانتی‌گراد)	۰٫۹۱ کیلوپاسکال	بنابر قانون رائول کاهش می‌یابد
فشار بخار (در ۱۰۰ درجه سانتی‌گراد)	۱۰۱٫۳ کیلوپاسکال	بنابر قانون رائول کاهش می‌یابد
نقطه جوش	۱۰۰ درجه سانتی‌گراد	۱۰۰٫۵۱۸ درجه سانتی‌گراد[1]
نقطه انجماد	صفر درجه سانتی‌گراد	۱٫۸۶- درجه سانتی‌گراد
پتانسیل اسمزی	۰	۲٫۲۷- مگاپاسکال
پتانسیل آب	۰	کاهش می‌یابد

۱. وجود موادمحلول، سبب کاهش فشار بخار نسبت به آب‌خالص شده و درنتیجه میزان انرژی لازم برای رسیدن به نقطه‌جوش با افزایش موادمحلول افزایش می‌یابد.

۲-۳-۲ ارتباط پتانسیل اسمزی با کاهش نقطه انجماد

به‌لحاظ تئوریک ملاحظه شد که نقطه انجماد یک محلول مولال ۱٫۸۶ °C- کاهش می‌یابد (جدول۶-۲) و پتانسیل اسمزی آن در صفر درجه سانتی‌گراد ۲٫۲۷ MPa- است. بنابراین، پتانسیل اسمزی (Ψ_S) یک محلول را می‌توانیم بااستفاده‌از میزان کاهش نقطه انجماد آن محلول (ΔT) محاسبه کنیم (رابطه۲۴-۲) (کرامر، ۱۹۹۵):

$$\Psi_S = -[(\Delta T)/(1{,}86)]\ 2{,}27 \ \text{MPa} \qquad (۲-۲۴)$$

مثلاً اگر نقطه انجماد یک محلول مثل شیره سلولی ۱°C- باشد، مقدار ΔT آن برابر ۱ و بنابراین پتانسیل اسمزی آن براساس رابطه۲۴-۲ برابر خواهد بود با:

$$\Psi_S = -(1:1{,}86)\ 2{,}27 = -1{,}22 \ \text{MPa}$$

به‌روش‌هایی که پتانسیل اسمزی (Ψ_S) را ازطریق کاهش نقطه انجماد برآورد می‌کنند، روش‌های کریوسکوپی (cryoscopic) یا کاهش نقطه انجماد[1] می‌گویند.

۲-۴ کیفیت آب برای آبیاری

کیفیت آب آبیاری باتوجه به هدف مورداستفاده تعیین می‌شود. برای آب مورداستفاده در آبیاری معیارهای مرسوم شامل شوری، میزان سدیم و سمیت عناصر است. تعدادی‌از معیارهای مهم دیگر کیفیت آب شامل مزه، رنگ، بو، شفافیت، دما، سختی، pH، BOD، COD، میزان عناصرغذایی نیتروژن و فسفر و عوامل بیماری‌زا هستند، که دربعضی اوقات و نه همیشه، برای تعیین کیفیت آب آبیاری موردتوجه قرار می‌گیرند (میلر و داناهو، ۱۹۹۰).

۲-۴-۱ شفافیت

شفافیت[2]، عدم تیرگی و مات‌بودن آب است که به‌وسیله اجسام معلق مانند رس، سیلت، شن و مواد آلی به‌وجود می‌آید. این مواد ممکن‌است کانال‌های آبیاری، منابع آب و منافذ سطح خاک را پرکرده و سبب

1. Freezing point depression 2. Turbidity

مسدودشدن لوله‌های سیستم‌های آبیاری قطره‌ای و بارانی شوند. مشکلات این مواد و رسوب آن‌ها را می‌توان به‌وسیله استفاده از فیلترها و حوضچه‌های آرام و ساکن‌کننده آب کاهش داد.

۲-۴-۲ دما

ازآن‌جایی‌که دمای خاک و تشعشع خورشیدی سبب متعادل‌شدن دمای آب آبیاری می‌شوند، بنابراین، در این خصوص، معمولاً دما نگران‌کننده رشد گیاه نیست. البته در تعدادی از شرایط، آب‌های بسیار سرد می‌توانند محدودکننده رشد گیاهان زراعی مثل برنج شوند که آب در پای بوته به‌صورت غرقاب وجود دارد.

۲-۴-۳ BOD و COD

نیاز اکسیژن بیولوژیکی[1] (BOD) یا نیاز اکسیژن شیمیایی[2] (COD) نشان می‌دهند که چه‌مقدار از اکسیژن حل‌شده در آب توسط تجزیه‌شدن مواد آلی یا اکسیدشدن مواد شیمیایی مورداستفاده قرار می‌گیرند. آب با مقادیر BOD و COD بالا حاوی مواد آلی مثل جلبک‌ها، باقی‌مانده‌های گیاهی و کودهای آلی است. لجن، خزه و گنداب دارای BOD و COD بالایی بوده و برای موجودات زنده در آب مضر هستند. این آب‌ها وقتی در خاک‌های دارای زهکشی پایین استفاده می‌شوند موجب تخلیه سریع اکسیژن خاک می‌گردند. آب‌های آبیاری با BOD بالا وقتی در خاک استفاده می‌شوند، می‌توانند موجب تهویه ضعیف خاک (کمبود اکسیژن) گردند.

۲-۴-۴ عناصرغذایی و مواد آلی

اگر عناصر معدنی و مواد آلی در غلظت‌های بالا وجود داشته باشند، آب آلوده شده و به‌وسیله جلبک‌ها پوشیده می‌شود. موادغذایی و آلی که دارای مقادیر نیتروژن و فسفر بالایی هستند، می‌توانند برای رشد جلبک‌ها مورداستفاده واقع شوند. آلودگی آب در چنین شرایطی به‌خصوص در سرعت‌های کم جریان آب و آب‌های ساکن شدت بیشتری می‌یابد. از بین عناصرغذایی سمیت بور در آب آبیاری متداول است. ازآن‌جایی‌که حلالیت بور در آب بسیار بالا است، بنابراین، نمی‌توان با ساکن و آرام‌کردن آب، بور را به‌صورت ته‌نشست و رسوب از آب خارج کرد. اضافه‌کردن مقادیر زیادی از آب با میزان بور کم به آب آبیاری با بور زیاد، می‌تواند سبب کاهش میزان بور آب و رفع سمیت آن شود.

۲-۴-۵ شوری

شوری یا کل نمک‌های قابل‌حل[3] (TSS) یکی‌از مهم‌ترین معیارهای کیفیت آب آبیاری است. مقادیر نمک آب به‌وسیله هدایت الکتریکی[4] (EC) و برحسب دسی‌زیمنس بر متر یا زیمنس بر متر برای محلول خاک

1. Biological oxygen demand
2. Chemical oxygen demand
3. Total soluble salts
4. Electrical conductivity

جدول۷-۲ یک نمونه تیپیک طبقه‌بندی تأثیر عوامل مخرب بر کیفیت آب آبیاری مزارع کشاورزی*.

اجزای مخرب آب	شدت مشکل		
	بدون‌مشکل	مشکل متوسط	مشکل زیاد
شوری (دسی‌زیمنس بر متر)	<۰/۷۵	۰/۷۵-۳	>۳
SAR در خاک با رس غالب مونت موریلونیت	<۶	۶-۹	>۹
SAR در خاک با رس غالب ایلیت-ورمیکولیت	<۸	۸-۱۶	>۱۶
SAR در خاک با رس غالب کائولنیت	<۱۶	۱۶-۲۴	>۲۴
کلرید (میلی‌مول بر لیتر)	<۴	۴-۱۰	>۱۰
بور (میلی‌مول بر لیتر)	<۰/۷۵	۰/۷۵-۲	>۲
نیتروژن نیتراتی یا آمونیاکی (میلی‌مول بر لیتر)	<۵	۵-۳۰	>۳۰
بی کربنات (میلی‌مول بر لیتر)	<۱/۵	۱/۵-۸/۵	>۸/۵
pH	۶/۵-۸/۴		۰-۵ و >۹/۵

*. اعداد تقریبی بوده و فرض شده است که خاک لوم شنی تا لوم رسی، دارای زهکشی خوب و اقلیم خشک تا نیمه‌خشک می‌باشد.

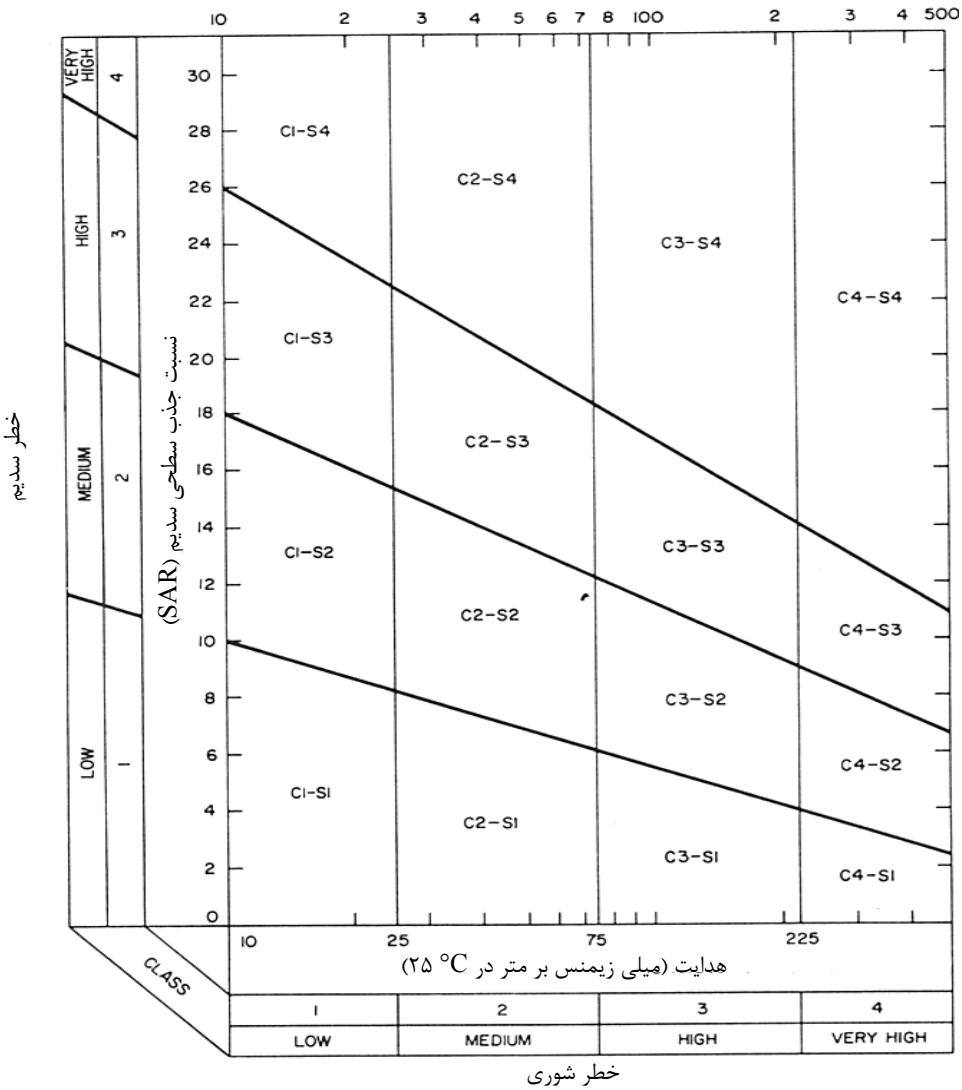
و یا میلی‌زیمنس بر متر برای آب آبیاری محاسبه می‌شود. یک طبقه‌بندی تیپیک کیفیت آب آبیاری در شکل۱۹-۲ آورده شده است.

قابل‌استفاده‌بودن یا نبودن آب برای آبیاری به مرحله و میزان رشد گیاه، گونه گیاهی، میزان آبشویی در هر آبیاری و زمان خشک‌بودن خاک تا آبیاری بعدی بستگی دارد. اگر خاک تا آبیاری بعدی زمان برای خشک‌شدن داشته باشد، نمک‌ها به‌جای آنکه به‌وسیله آبشویی به‌عمق خاک نفوذ کنند، به‌وسیله تبخیر آب به‌سطح خاک می‌آیند. با افزایش رطوبت خاک و آبشویی، میزان نمک خاکی که گیاه می‌تواند تحمل کند بیشتر شده و درنتیجه گیاه می‌تواند با آب آبیاری دارای شوری بالاتر، به رشد خود ادامه دهد.

۲-۴-۶ سدیم

غلظت بالای سدیم (Sodicity)، برای آب آبیاری نامطلوب است. سدیم مکان‌های تبادل کاتیونی خاک را اشغال کرده، سبب شکستن و تجزیه خاک‌دانه‌های خاک می‌شود. همچنین، سدیم منافذ خاک را پرکرده و سبب می‌شود تا این منافذ قابلیت نفوذ آب خود را ازدست بدهند. میزان اشغال مکان‌های تبادلی خاک به‌وسیله سدیم به حضور کاتیون‌های دیگر بستگی داشته و به نسبت میزان کلسیم و منیزیم آب وابسته است. نسبت سدیم به مجموع کلسیم + منیزیم نسبت جذب سطحی سدیم[1] (SAR) نامیده می‌شود. یک SAR کوچک نشان‌دهنده میزان سدیم پایین آب بوده و این آب از این نظر برای آبیاری دارای کیفیت مطلوبی است. جهت درک بهتر تأثیر عوامل ذکرشده فوق بر کیفیت آب آبیاری مزارع کشاورزی یک نمونه تیپیک طبقه‌بندی کیفیت آب آبیاری که توسط سازمان خواروبار جهانی[2] (FAO) ارائه شده، در جدول۷-۲ آورده شده است.

1. Sodium adsorption ratio
2. Food and Agriculture Organization



شکل۱۹-۲ یکی‌از روش‌های طبقه‌بندی آب جهت تعیین کیفیت آب آبیاری. بهترین آب برای آبیاری در گوشه پایین و چپ شکل و بدترین آب برای آبیاری در گوشه بالای راست شکل قرار دارد. C نشان‌دهنده شوری و S نشان‌دهنده سدیم است (میلر و داناهو، ۱۹۹۰).

۳

روابط آب سلول

در این فصل می‌خوانیم:

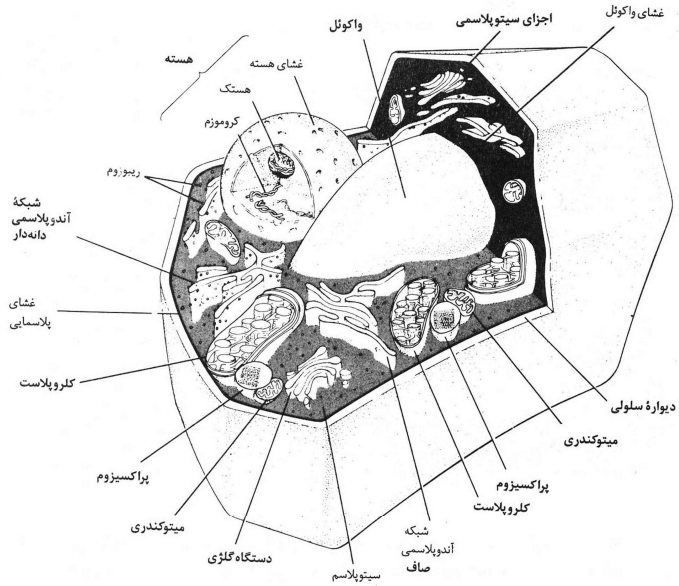
۳-۱ ساختمان سلول
۳-۲ توزیع آب در سلول‌ها
۳-۳ حرکت آب و مواد محلول از غشاها
۳-۴ تنظیم اسمزی
۳-۵ نمودار هافلر

مقدمه

سلول واحد ساختمانی تمامی موجودات، شامل تک‌سلولی‌ها تا درختان و جانوران بزرگ جثه است. اندازه اکثر سلول‌ها میکروسکوپی بوده و با چشم غیرمسلح دیده نمی‌شوند. قطر معمول سلول‌های گیاهی حدود ۵ تا ۱۰۰ میکرومتر است (سالیسبوری و راس، ۱۹۹۶). اندازه کوچک سلول‌ها و پیچیدگی‌های موجود در سطح آن‌ها سبب گردیده تا نسبت سطح به حجم سلول‌ها زیاد شده و این مسئله سبب سهولت انتشار موادغذایی، املاح و مواد زائد بین سلول و محیط اطراف آن می‌شود. جذب آب توسط سلول که در اثر ورود انتخابی املاح از غشای پلاسمایی و درنتیجه ایجاد فشار اسمزی صورت می‌گیرد، سبب بزرگ‌شدن، تورم، استحکام و سفتی سلول می‌شود. ازطرفی، ازدست‌رفتن آب سلول می‌تواند سبب کاهش حجم، چروکیدگی و حتی مرگ سلول شود. نکته جالب‌توجه این‌است‌که بسیاری‌از خصوصیات فیزیکی و بیولوژیک مولکول‌های درون‌سلولی به‌خصوص پروتئین‌ها و اسیدهای نوکلئیک، ناشی‌از واکنش متقابل بین مولکول‌های آب و این مولکول‌ها است.

۳-۱ ساختمان سلول

گرچه گیاهان دارای انواع مختلفی از سلول‌ها با شکل و عملی متمایز هستند، ولی تقریباً تمامی سلول‌های گیاهی دارای اجزای ساختمانی مشترکی هستند. دیواره سلولی، که مختص سلول‌های گیاهی است، تعیین‌کننده محیط و اندازه سلول بوده و به‌همراه غشای پلاسمایی، که در قسمت داخلی آن واقع

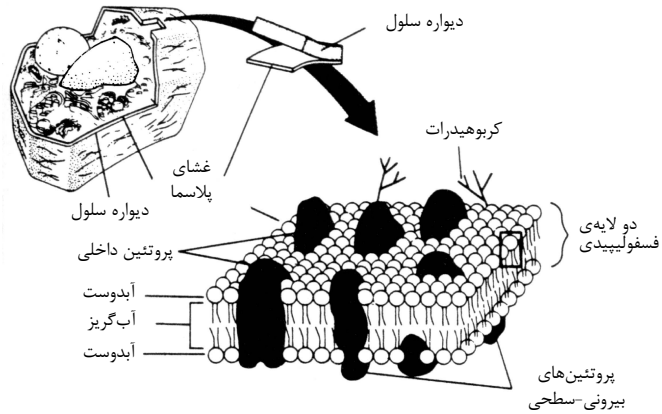


شکل۱-۳ ساختمان سلول‌های گیاهی و اجزای تشکیل‌دهنده آن. در سلول‌های بالغ واکوئل بالغ بر ۹۰٪ حجم سلول را تشکیل می‌دهد. توجه شود که علاوه بر غشای پلاسمایی بخش‌های داخلی سلول نیز دارای غشای اختصاصی هستند (کافی و همکاران، ۱۳۷۸).

شده است، محتویات سلول را از بقیه سلول‌ها و محیط اطراف جدا می‌کنند. اجزای مهم تشکیل‌دهنده سلول‌های گیاهی شامل غشای پلاسمایی (plasmalema) ، سیتوپلاسم (cytoplasm)، واکوئل (vacuole)، کلروپلاست (chloroplast)، میتوکندری (mitochondria) و هسته (nucleus) است (شکل۱-۳)، که در مبحث رابطه آب خاک و گیاه توضیح مختصری درمورد وظایف و اهمیت سه جزء اول داده می‌شود. لازم‌به‌ذکر است که هرکدام از اندامک‌های درون سلول ترکیب خاص خود را داشته و غلظت معینی از مواد محلول را دارا هستند. بنابراین، غلظت مواد محلول و فشار اسمزی در اندامک‌های درون سلول یکسان نیست.

۳-۱-۱ غشای پلاسمایی

غشای پلاسمایی از مولکول‌های متعدد چربی و پروتئین تشکیل شده، که در کنار یکدیگر یک لایه آب‌گریز در اطراف سلول تولید می‌کنند و سبب جداشدن محتویات سلول از محیط اطراف می‌شوند (شکل۲-۳). ازطرفی، غشای پلاسمایی نسبت به آب نفوذپذیر بوده و میزان بزرگ‌شدن حجم سلول درهنگام جذب آب و آماس و همچنین کاهش حجم سلول درهنگام ازدست‌رفتن آب، به‌میزان ارتجاع‌پذیری غشای پلاسمایی بستگی دارد. غشای پلاسمایی دربرابر عبور یون‌ها، موادمعدنی و عناصرغذایی به‌شدت



شکل۲-۳ ساختمان غشای پلاسمایی که از دو لایه فسفولپیدی که مولکول های پروتئین در بین آن ها قرار گرفته اند، تشکیل شده است. قسمت میانی دو لایه غشا آب گریز و دو سمت بیرونی آن آب دوست است. مولکول های پروتئین مانند کانال عمل کرده و اجازه عبور انتخابی بعضی از مواد را می دهند (کافی و همکاران، ۱۳۷۸).

انتخابی عمل می‌کند و تنها اجازه عبور یون‌ها و عناصر خاصی را می‌دهد. پروتئین‌ها، مولکول‌های ناقل عمده برروی غشا هستند که اجازه عبور برخی‌از یون‌ها و مولکول‌ها از عرض غشا را به‌صورت فعال یا غیرفعال می‌دهند. صدمه‌دیدن غشا خاصیت انتخابی انتقالی آن‌را ازبین برده و ازطریق نشت مواد به بیرون سلول و یا ورود غیرانتخابی مواد از بیرون به‌داخل سلول سبب مرگ سلول می‌شود.

به‌عنوان مثال، در روی غشای سلول‌های بعضی از گیاهان که در مناطق شور زندگی می‌کنند، مولکول‌های ناقلی وجود دارند که در شرایطی‌که غلظت سدیم محیط بسیار بیشتر از پتاسیم است، به‌نفع پتاسیم به‌صورت انتخابی عمل کرده و سبب حفظ نسبت‌های بالای پتاسیم به سدیم در سلول می‌شوند. صدمه‌دیدن غشا باعث می‌شود که این خصوصیت جذب انتخابی غشای پلاسمایی ازبین رفته و به‌علت غلظت بالای سدیم در چنین محیط‌های شوری، غلظت سدیم و همچنین نسبت سدیم به پتاسیم در سلول افزایش یابد. افزایش غلظت سدیم و به‌عبارتی افزایش نسبت سدیم به پتاسیم در سلول سبب مختل‌شدن فعالیت آنزیم‌ها و بسیاری‌از اعمال متابولیکی سلول می‌گردد. این مسئله می‌تواند درنهایت سبب مرگ سلول، بافت و حتی گیاه شود. به‌هرحال، حفظ نسبت‌های بالای پتاسیم به سدیم سلول یکی‌از اعمال ویژه غشا بوده و می‌تواند به‌عنوان یک عامل مهم در افزایش تحمل به شوری گیاهان مدنظر قرار گیرد.

خاصیت انتخابی غشای پلاسمایی در انتقال املاح سبب می‌شود تا غلظت املاح در داخل و بیرون سلول متفاوت باشد. غلظت محلول اطراف سلول حدود آب دریا و غلظت داخل سلول بسیار بیشتر از آن است. لازم‌به‌ذکر است ازآن‌جایی‌که اندامک‌های درون‌سلولی مانند کلروپلاست و واکوئل نیز دارای

غشاهای اختصاصی هستند، خصوصیت جذب انتخابی یون‌ها درمورد غشاهای اندامک‌های درون‌سلولی نیز صادق است و بنابراین ورودوخروج املاح باکنترل بیشتری در این اندامک‌ها صورت می‌گیرد. درمورد آب، نفوذپذیری غشا تاحدود زیادی به‌خاطر انتشار ساده آب از لابه‌لای دو لایه لیپیدی غشا و همچنین به‌واسطه کانال‌های پروتئینی، که به اکواپورین‌ها (Aquaporines) معروف هستند، بوده که اجازه عبور آب به‌صورت انتخابی را می‌دهند (استیودل و پیترسون، ۱۹۹۸).

در ساختمان غشای پلاسمایی منافذی به‌نام پلاسمودسماتا (Plasmodesmata) وجود دارند که ازطریق این منافذ غشاهای پلاسمایی و درنتیجه سیتوپلاسم سلول‌های مجاور بایکدیگر ارتباط دارند. هرکدام از این منافذ یک پلاسمودسما نامیده می‌شود. قطر این منافذ کوچک است (حدود ۶۰ نانومتر) و اجازه عبور اندامک‌های سلولی درون سیتوپلاسم را نمی‌دهند، ولی مولکول‌های کوچک محلول در سیتوپلاسم می‌توانند از آن عبور کنند (کافی و همکاران، ۱۳۷۸).

۳-۱-۲ سیتوپلاسم

سیتوپلاسم ماده داخل‌سلولی است که به‌وسیله غشای پلاسمایی احاطه شده است. سیتوپلاسم شامل محلول آبی به‌نام سیتوزول است که انواع مختلفی از ذرات نامحلول به‌شکل معلق در آن وجود دارند. درواقع، سیتوزول محلول آبکی غلیظی است که دارای ترکیبات پیچیده و ژل‌مانند می‌باشد. بسیاری‌از اسیدهای آمینه، اسیدهای نوکلئیک، پروتئین‌ها و یون‌های معدنی در درون سیتوپلاسم قرار گرفته‌اند. ریبوزوم‌ها که ذرات کوچک و با قطر ۱۸ تا ۲۲ نانومتر هستند و عمل سنتز پروتئین‌ها را انجام می‌دهند در سیتوپلاسم قرار گرفته‌اند. سیتوپلاسم بسیاری‌از سلول‌ها حاوی موادغذایی ذخیره‌شده‌ای مانند چربی و نشاسته است. در سلول‌های بالغ، ازآن‌جایی‌که ممکن‌است واکوئل تا ۹۰٪ حجم سلول را اشغال کند، بنابراین، سیتوپلاسم تنها به‌صورت یک لایه نازک بین غشای پلاسمایی و اطراف واکوئل قرار می‌گیرد.

۳-۱-۳ واکوئل

واکوئل‌ها اندامک‌های سلولی هستند که به‌عنوان محل نگهداری و ذخیره آب و موادغذایی، یون‌ها و املاح، عناصر سمی و زائد و انجام بسیاری‌از واکنش‌های شیمیایی ایفای نقش می‌کنند. سلول‌های گیاهی درحال‌رشد واکوئل‌های متعدد کوچکی دارند که به‌صورت حبابچه‌هایی (وزیکول‌ها) که هرکدام دارای یک غشای دولایه به‌نام تونوپلاست هستند، در سیتوپلاسم قرار گرفته‌اند. با بلوغ سلول این حبابچه‌های کوچک بایکدیگر ترکیب شده و تولید یک واکوئل بزرگ می‌کنند، که قسمت اعظم فضای سلول را دربرمی‌گیرد. غشای تونوپلاست ورودوخـروج یون‌ها، عناصر معدنی و مولکول‌های دیگر به‌داخل واکوئل را کنترل می‌کند.

با افزایش غلظت مواد محلول (مانند یون‌ها، املاح و محصولات تخریبی که به‌وسیله ناقل‌های مخصوص به‌داخل واکوئل منتقل می‌شوند) در واکوئل نسبت به سیتوپلاسم، فشار اسمزی درون واکوئل

افزایش یافته (پتانسیل اسمزی منفی‌تر شده) و درنتیجه، آب از محیط اطراف سلول به سیتوپلاسم و از سیتوپلاسم وارد واکوئل می‌شود. افزایش ورود آب به درون واکوئل سبب تورم و بزرگی آن و ایجاد فشار به‌سمت غشای پلاسمایی می‌شود. به‌طورکلی، غلظت مواد محلول درون سلول‌های گیاهی ۰٫۵ تا ۱ مولال بیشتر از بیرون سلول است. بنابراین، برای غلظت ۱ مولال درون و صفر مولال بیرون سلول، میزان فشار تولیدشده توسط رابطه وانت‌هوف (فصل۲) در دمای صفر درجه سانتی‌گراد ۲٫۲۷ MPa و در دمای ۲۵°C، ۲٫۴۷ MPa است.

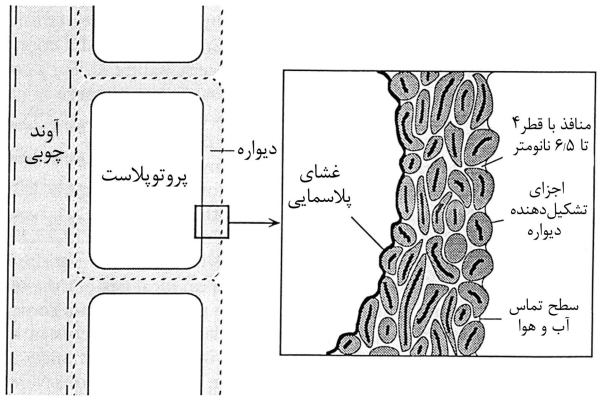
از طرفی، خاصیت ارتجاع‌پذیری غشای پلاسمایی و دیواره سلولی محدود است و این دو اندام نیز این فشار را متقابلاً به‌سمت داخل سلول اعمال می‌کنند. بنابراین، محتویات سلول و سیتوپلاسم از دوسمت تحت‌تأثیر یک فشار مثبت قرار می‌گیرند که به آن پتانسیل فشاری یا فشار آماس می‌گویند. لازم‌به‌ذکر است که ازآن‌جایی‌که عموماً سلول‌ها نسبت به محیط اطراف خود دارای غلظت بیشتری از املاح هستند (به‌عبارت دیگر، در یک محیط هیپوتونیک، که غلظت املاح در خارج کمتر از داخل است، قرار گرفته‌اند)، فشار اسمزی ایجادشده در درون سلول سبب می‌گردد تا آب به‌داخل سلول کشیده شود. عدم‌وجود دیواره سلولی سبب می‌شود تا غشای پلاسمایی تاحد انفجار بزرگ شده و سبب مرگ سلول شود. درواقع، وجود دیواره سلولی کنترل‌کننده این فشار آماس ایجادشده ناشی‌از فشار اسمزی درون سلول نسبت به بیرون سلول است.

۳-۲ توزیع آب در سلول‌ها

۳-۲-۱ دیواره سلولی

باتوجه به سن، ضخامت و ترکیب دیواره‌های سلولی، حدود ۵ تا ۴۰٪ آب سلول‌ها در دیواره‌های سلولی یافت می‌شود. در سلول‌های جوان و در برخی بافت‌های پارانشیمی بالغ، دیواره‌ها نازک بوده و درصد کمی از آب سلول را در خود دارند. در برگ‌های ضخیم و چرمی، مانند برگ اکالیپتوس، دیواره‌ها ضخیم‌تر بوده و درصد بیشتری از آب سلول در آن‌ها یافت می‌شود. در گیاهان حدود ۹۰٪ از حجم بافت درحال‌رشد را آب تشکیل می‌دهد. بیش‌از نیمی از حجم برخی دیواره‌ها از آب تشکیل شده است و برخی‌از دیواره‌ها در زمان پسابیدگی تا ۵۰٪ چروکیده می‌شوند (کرامر، ۱۹۹۵). درطی بلوغ دیواره سلولی و رشد ثانویه آن، رسوب لیگنین، سوبرین و مواد دیگر باعث می‌شود حجم قابل‌دسترس برای ذخیره و حرکت آب در دیواره کاهش یافته و نفوذپذیری دیواره به آب کاهش یابد.

دیواره سلولی دارای دو نوع منفذ کوچک و بزرگ است. منافذ کوچک به‌تعداد زیاد وجود داشته و با محلولی که درتماس با خارج سلول است پر شده‌اند. قطر این منافذ دیواره سلولی حدود ۴ تا ۶٫۵ نانومتر است (شکل۳-۳) و به‌راحتی اجازه عبور آب (با قطر معمول ۰٫۴ نانومتر برای مولکول‌های آب) و مولکول‌های کوچک (مانند قندها و اسیدهای آمینه با قطر حدود ۱ تا ۱٫۵ نانومتر و پروتئین‌های



شکل۳-۳ نمای بزرگ‌شده دیواره سلول. قطر منافذ دیواره سلولی حدود ۴ تا ۶/۵ نانومتر بوده و به‌راحتی اجازه عبور آب و مولکول‌های کوچک مانند قندها و اسیدهای آمینه را می‌دهند، ولی مولکول‌های بزرگ مانند برخی پروتئین‌ها نمی توانند از این منافذ عبور کنند (کوچکی و همکاران، ۱۳۸۴).

کوچکتر) را می‌دهند، ولی مولکول‌های بزرگ مانند برخی پروتئین‌ها (با قطر بیشتر از ۸/۵ نانومتر) نمی‌توانند از این منافذ عبور کنند. تعداد منافذ بزرگ اندک بوده و پروتوپلاسم سلول‌های مجاور را به‌هم مرتبط می‌سازند. این منافذ بزرگ همان پلاسمودسماتا هستند و احتمالاً آب و مواد محلول را به‌طور مستقیم بین پروتوپلاست‌ها منتقل می‌کنند. به‌نظر می‌رسد که وجود منافذ پلاسمودسماتا در حفظ توازن اسمزی بین سلول‌ها نیز مؤثر است.

میزان افزایش و یا کاهش حجم سلول‌ها و درنتیجه میزان کاهش پتانسیل آب آن‌ها تا نقطه خسارت کاهش تورم به‌میزان ارتجاع‌پذیری دیواره‌های سلولی بستگی دارد. ثابت شده است که سلول‌های با خصوصیت ارتجاع‌پذیری دیواره سلولی بالا قادرند آب زیادتری را در خود جای دهند. میزان ارتجاع‌پذیری دیواره سلولی به‌خصوصیات شیمیایی اجزای مختلف تشکیل‌دهنده آن و اثرات متقابل بین آن‌ها بستگی دارد.

مشاهده شده است که سلول‌های گیاهان نواحی خشک دارای خاصیت ارتجاع‌پذیری دیواره سلولی بیشتری نسبت به سلول‌های گیاهان نواحی مرطوب هستند. این مسئله سبب می‌شود تا آن‌ها پتانسیل اسمزی منفی‌تر و درنتیجه فشار آماس و تورم بیشتری داشته باشند. ازطرفی، پروتوپلاسم سلول‌های برگ گیاهان سازگار به تنش خشکی باید ظرفیت تحمل پتانسیل‌های منفی‌تر آب را داشته باشند تا بتوانند دربرابر تلفات زیاد آب، به‌دلیل دیواره سلولی انعطاف‌پذیر خود، زنده باقی بمانند.

۳-۲-۲ سیتوپلاسم

در بافت‌های مریستمی و سلول‌های جوان، که حجم واکوئل سلول‌ها اندک بوده و دیواره‌ها نازک هستند، بخش اعظم آب سلول در سیتوپلاسم یافت می‌شود، درحالی‌که در سلول‌های بالغ به‌دلیل بزرگ‌شدن حجم

واکوئل، سیتوپلاسم معمولاً فقط یک لایه نازک بوده و ممکن‌است تنها ۵ تا ۱۰٪ آب سلول را تشکیل دهد. معمولاً بخشی از آب سیتوپلاسم با پیوند هیدروژنی جذب پروتئین‌هایی می‌شود که چارچوب پروتوپلاسم را تشکیل می‌دهند. ازآن‌جایی‌که تغییرات مقدار آب سیتوپلاسم بر ساختار پروتئین‌ها اثر می‌گذارد، میزان آب سیتوپلاسم بسیار مهم است. هنگامی‌که تبخیر آب زیاد بوده و یا هنگامی‌که غلظت محلول خارج سلول بیشتر از داخل سلول باشد، آب از سلول خارج شده و سلول چروکیده می‌شود.

۳-۲-۳ واکوئل‌ها

در بافت‌های گیاهی مثل سلول‌های پارانشیمی بالغ، برگ‌ها، ساقه‌ها و ریشه‌ها حدود ۵۰ تا ۸۰٪ آب سلول در واکوئل‌ها قرار دارد. این آب معمولاً حاوی مقادیر قابل‌ملاحظه‌ای از مواد حل‌شده، به‌خصوص قندها، نمک‌ها و گاهی اسیدهای آلی و رنگدانه‌هایی مثل آنتوسیانین می‌باشد. ممکن‌است شیره واکوئلی دارای پتانسیل اسمزی برابر با ۱- تا ۳- مگاپاسکال باشد. واکوئل‌ها سیستم اسمزی ایجاد می‌کنند که خود باعث ایجاد فشار آماس (پتانسیل فشاری مثبت) است.

نکته جالب‌توجه این‌است‌که چون اثر مواد حل‌شده برروی کاهش پتانسیل اسمزی درون سلول و به‌خصوص واکوئل به تعداد ذرات حل‌شده (i) و نه جرم و خصوصیات شیمیایی آن‌ها بستگی دارد (رجوع شود به فصل۲، رابطه وانت هوف $\Psi_S = -CiRT$)، بنابراین، مولکول‌های بزرگی مانند پروتئین‌ها، اسیدهای نوکلئیک و پلی‌ساکاریدها درمقایسه‌با جرم برابری از اجزای مونومری خود (اجزای تشکیل‌دهنده آن‌ها) دارای اثر بسیار کمتری برروی پتانسیل اسمزی یک محلول می‌باشند. به‌عنوان مثال، یک گرم پلی‌ساکارید متشکل از ۱۰۰۰ واحد گلوکوز، برروی پتانسیل اسمزی دارای اثر مشابه یک میلی‌گرم گلوکوز است. یا تأثیر یک پروتئین متشکل از ۵۰ عدد اسید آمینه در کاهش پتانسیل اسمزی سلول بسیار کمتر از مجموع تک‌تک اسیدهای آمینه تشکیل‌دهنده آن پروتئین است. به‌نظر می‌رسد که یکی‌از دلائل ذخیره مواد سوختی به‌شکل پلی‌ساکاریدهای نشاسته و گلیکوژن (و نه به‌شکل اجزای تشکیل‌دهنده آن‌ها، مانند گلوکوز و یا سایر قندهای ساده)، جلوگیری از کاهش زیاد پتانسیل اسمزی داخل سلول ذخیره‌ای باشد.

۳-۲-۴ تغییرات وضعیت آب سلول

زمانی‌که یک سلول آب خود را ازدست می‌دهد، پتانسیل آب آن کاهش یافته و محتویات سلول غلیظ‌تر می‌شود. در سلول‌های گیاهی، ازآن‌جایی‌که معمولاً میزان آب سلول زیاد است و فضاهای خالی که به‌وسیله هوا پر شده باشند وجود ندارد، پتانسیل ماتریک ناچیز و در حد صفر درنظر گرفته می‌شود. همچنین، بجز در درختان بلندقامت، پتانسیل ثقلی سلول‌های گیاهی ناچیز بوده و در محاسبه پتانسیل آب سلول از آن صرف‌نظر می‌شود. بنابراین، ازآن‌جایی‌که پتانسیل آب سلول باتوجه به رابطه۱-۳ به‌دست می‌آید، تغییرات روابط آب سلول را می‌توان به‌صورت رابطه۲-۳ بیان کرد: p نشان‌دهنده فضای درون سلول یا پروتوپلاست است.

$$\psi_{W(p)} = \psi_{s(p)} + \psi_{p(p)} \quad (۳-۱)$$

$$d\psi_{W(p)} = d\psi_{s(p)} + d\psi_{p(p)} \quad (۳-۲)$$

که در این روابط $d\psi_{W(p)}$ تغییرات پتانسیل آب پروتوپلاست (p)، $d\psi_{s(p)}$ تغییرات پتانسیل اسمزی پروتوپلاست و $d\psi_{p(p)}$ تغییرات پتانسیل فشاری پروتوپلاست است. رابطه۲-۳ نشان می‌دهد که تغییرات پتانسیل آب شامل مجموع تغییرات پتانسیل اسمزی و فشار آماس است. این رابطه سرعت تغییرات را نشان نداده، اما اندازه تغییرات بین دو وضعیت تعادل را نشان می‌دهد.

دانستن اینکه کدام جزء از رابطه۲-۳ تغییر بیشتری در پتانسیل آب ایجاد می‌کند، مفید است. اگر میزان مواد محلول سلول ثابت باقی بماند و تغییرات پتانسیل آب پروتوپلاست تنها به‌وسیله تغییر آب خالص ایجاد شود، پیداکردن جزء موردنظر ساده است. دراین‌مورد تغییرات پتانسیل اسمزی پروتوپلاست از رابطه۳-۳ به‌دست می‌آید که در آن، v حجم سلول و dv تغیرات حجم سلول است.

$$d\psi_{s\,(p)} = -\psi_{s(p)}\,(dv/v) \quad (۳-۳)$$

به‌طور مشابهی، تغییرات پتانسیل فشاری پروتوپلاست می‌تواند از خصوصیات ارتجاعی دیواره سلول به‌دست آید. این خصوصیات ازطریق رابطه۴-۳ تعریف می‌شود:

$$d\psi_{p(p)} = \varepsilon(dv/v) \quad (۳-۴)$$

که در آن، ε میزان سختی دیواره سلول و نشان‌دهنده ارتجاع‌پذیری یا الاستیسیتی آن است که به آن ضریب قابلیت ارتجاع حجمی دیواره نیز می‌گویند و میزان آن به‌وسیله رابطه۵-۳ بیان می‌شود:

$$\varepsilon = \frac{d\psi_{p(p)}}{dv/v} \quad (۳-۵)$$

با افزایش ε دیواره سلول سخت‌تر و میزان ارتجاع‌پذیری آن کاهش می‌یابد. روابط ۳-۳ و ۴-۳ شکل مشابهی داشته و نشان می‌دهند که تأثیر تغییر میزان آب به این مسئله که ازبین $\psi_{s(p)}$ یا ε کدام یک ازنظر عددی بزرگتر هستند، بستگی دارد. هرچه $\psi_{s(p)}$ بزرگتر باشد تأثیر تغییرات واحد حجم سلول (dv/v) روی پتانسیل اسمزی بیشتر است و درمقابل هرچه ε بزرگتر باشد تأثیر تغییرات واحد حجم سلول (dv/v) روی پتانسیل فشاری بیشتر است. به‌عبارت دیگر، اگر حجم سلول به‌اندازه ۱٪ افزایش یابد، فشار آماس به‌اندازه ۰٫۱ MPa افزایش می‌یابد که معادل ۲۰٪ افزایش فشار آماس سلول است، درحالی‌که ۱٪ افزایش حجم سلول تنها سبب کاهش ۱ درصدی فشار اسمزی سلول می‌شود. به‌طورکلی، روابط تغییرات آب سلول را می‌توان به‌صورت رابطه مهم ۶-۳ بیان کرد:

$$dv/d\psi_{w(p)} = v/(\varepsilon - \psi_{s(p)}) \quad (۳-۶)$$

که در آن، $dv/d\psi_{w(p)}$ گنجایش‌پذیری سلول[1] (c) بوده و نشان می‌دهد که چقدر سلول باید آب کشیده شود تا سبب تغییر در پتانسیل آب سلول شود و همچنین چقدر از تغییرات آب سلول به‌وسیله $\psi_{s(p)}$ یا ε

1. Capacitance C of the cell

ایجاد شده است. بنابراین، برای سلولی با $\psi_{s(p)}$= −۱ مگاپاسکال و با یک دیواره سلولی سخت با ε =۴۹ مگاپاسکال، میزان ε ازنظر عددی از $\psi_{s(p)}$ بزرگتر بوده و درنتیجه آب‌کشیدگی سبب تغییر بیشتری در فشار آماس نسبت به پتانسیل اسمزی سلول می‌شود.

معادله۶-۳ نشان می‌دهد که یک کاهش ۲ درصدی میزان آب (dv/v=۰٫۰۲) سبب می‌شود که فشار آماس به‌اندازه کافی کاهش یابد تا سبب کاهش ۱ مگاپاسکالی پتانسیل آب چنین سلولی شود. از طرف دیگر، در یک سلول مشابه با یک دیواره سلولی ارتجاع‌پذیر که دارای ε =۴٫۹ مگاپاسکال است، گرچه همچنان تحت‌تأثیر تغییرات فشار آماس بوده، اما به‌ازای همان میزان آب‌کشیدگی پتانسیل فشاری تنها ۰٫۱۲ MPa کاهش می‌یابد.

به‌طور واضحی مشخص‌است که تغییرات پتانسیل آب بیشتر به‌وسیله تغییرات پتانسیل فشاری به‌وجود می‌آید، تا اینکه به‌وسیله تغییرات پتانسیل اسمزی. همچنین، در دیواره‌های سلولی سخت، میزان ارتجاع‌پذیری کمتر بوده و درنتیجه تغییرات پتانسیل آب بیشتر است. به‌عبارت دیگر، تغییرات پتانسیل آب سلول زمانی‌که دیواره سلولی سخت‌تر است، نسبت به دیواره‌های سلولی نرم‌تر و با خاصیت ارتجاع‌پذیری بیشتر، شدیدتر است.

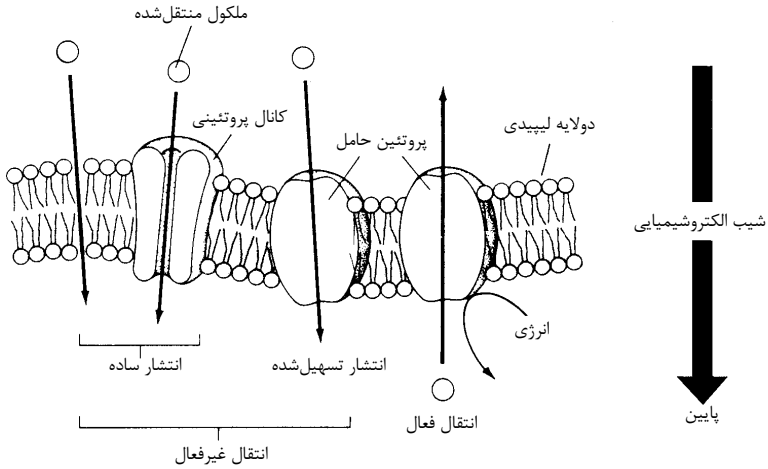
۳-۳ حرکت آب و مواد محلول از غشاها

۳-۳-۱ انتقال فعال و غیرفعال

مواد محلول می‌توانند به دو طریق فعال و غیرفعال از غشای سلولی عبور کنند. انتقال فعال مواد نیاز به انرژی متابولیکی دارد و معمولاً درخلاف جهت شیب الکتروشیمیایی ماده موردنظر صورت می‌گیرد، درحالی‌که در انتقال غیرفعال مواد محلول بدون صرف هیچ‌گونه انرژی و درجهت شیب الکتروشیمیایی منتقل می‌شوند. لازم‌به‌ذکر است که دو عامل اختلاف غلظت و اختلاف ولتاژ الکتریکی در دو سمت غشا سبب ایجاد اختلاف الکتروشیمیایی در دو طرف غشا شده و سبب انتقال املاح در عرض غشا می‌شوند. برای انتقال یون‌ها و مولکول‌های دیگر در عرض غشای سلولی پروتئین‌های ناقلی[1] وجود دارند که شامل کانال ها[2] و حامل ها[3] می‌باشند (شکل۴-۳).

به‌طورکلی، کانال‌ها پروتئین‌هایی هستند که در سرتاسر عرض غشا امتداد یافته و به مولکول‌ها و یون‌هایی که اندازه آن‌ها کمتر از قطر منفذ کانال است اجازه عبور می‌دهند (کافی و همکاران، ۱۳۷۸). در انتقال ازطریق پروتئین‌های حامل، ماده منتقل‌شونده باید به‌محل فعال برروی پروتئین متصل شود و سپس به‌وسیله پروتئین حامل به‌سمت دیگر غشا منتقل گردد. معمولاً ماده منتقل‌شونده قبل‌از عبور از عرض غشا و پس‌از اتصال به پروتئین حامل، به‌شکلی که سبب سهولت انتقال آن می‌شود تغییرشکل یافته و

1. Transport proteins
2. Channels
3. Carriers



شکل۴-۳ برای انتقال یون‌ها و مولکول‌های دیگر در عرض غشای سلولی پروتئین‌های ناقلی وجود دارند که شامل کانال‌ها و حامل‌ها می‌باشند. کانال‌ها پروتئین‌هایی هستند که در سرتاسر عرض غشا امتداد یافته و به مولکول‌ها و یون‌هایی که اندازه آن‌ها کمتر از قطر منفذ کانال است اجازه عبور می‌دهند. در انتقال ازطریق پروتئین‌های حامل، ماده منتقل‌شونده باید به محل فعال برروی پروتئین متصل‌شده و سپس به‌وسیله پروتیئن حامل به‌سمت دیگر غشا منتقل شود. شکل سمت راست جهت شیب الکتروشیمیایی و حرکت مواد را نشان می‌دهد (کافی و همکاران، ۱۳۷۸).

پس‌از عبور از عرض غشا مجدداً به‌شکل قبلی خود برمی‌گردد. انتقال مواد به‌وسیله پروتئین‌های حامل می‌تواند به‌صورت فعال و غیرفعال انجام گیرد. انتقال فعال مواد ازطریق مولکول‌های حامل، پمپ مواد و انتقال غیرفعال به‌وسیله مولکول‌های حامل، انتشار تسهیل‌شده[1] نامیده می‌شود (شکل۴-۳).

۲-۳-۳ مکانیزم اسمز

در غشاهای سلولی اسمز (osmosis) باعث حرکت آب در عرض غشاها می‌شود و برخلاف جریان توده‌ای و انتشار، هم اختلاف غلظت املاح که نشان‌دهنده میزان فشار اسمزی است و هم اختلاف فشار در انتقال آب ازطریق غشاهای سلولی نقش دارند. لازم‌به‌ذکر است که در انتقال آب به‌وسیله جریان توده‌ای تنها اختلاف فشار سبب انتقال آب شده و در انتقال آب به‌وسیله انتشار تنها اختلاف غلظت املاح سبب انتقال آب می‌شود. اختلاف غلظت و فشار در دو سمت غشا جهت و میزان جریان آب از عرض غشای سلولی را تعیین می‌کند که به مجموع این دو عامل اختلاف پتانسیل شیمیایی آب یا اختلاف پتانسیل آب می‌گویند.

ازآن‌جایی‌که منافذ غشای پلاسمایی دارای قطر کمی هستند، آب با مکش بالایی در آن‌ها نگه داشته می‌شود. نیروی اسمزی که به‌وسیله مواد محلول در درون سلول ایجاد می‌شود ازطریق منافذ غشای

1. Faciliated diffusion

پلاسمایی و تقریباً به‌طور همزمان به دیواره سلولی و فضای اپوپلاست و درنتیجه به سرتاسر گیاه منتقل می‌شود. درنهایت این مکش ایجادشده برای جذب آب به ریشه‌ها و خاک نیز رسیده و سبب جذب آب از خاک می‌شود. وجود فشار منفی در منافذ غشای پلاسمایی نشان می‌دهد که مکش در غشای پلاسمایی وجود داشته و این مکش می‌تواند به نقاط مختلف گیاه مانند آوندهای چوبی و اپوپلاست نیز منتقل شود.

به‌هرحال، وجود منافذ منتقل‌کننده آب در غشا بر این نکته دلالت دارد که میزان و سرعت انتقال آب به درون سلول باید باتوجه به منافذ موجود در غشا متغیر باشد. نوع و خصوصیات تنظیمی منافذ نیز برمیزان و سرعت انتقال آب مؤثر است. بااین‌وجود، درشرایط تعادل پتانسیل، زمانی‌که جریان آب خالص وجود ندارد، وضعیت آب به‌وسیله تعداد یا خصوصیات این منافذ غشایی تحت‌تأثیر قرار نمی‌گیرد.

۳-۳-۳ حرکت آب از غشا

میزان سهولت حرکت آب از عرض غشای سلول نشان‌دهنده میزان سهولت آب‌کشیدگی و یا آب‌دارشدن سلول است. میزان آب‌کشیدگی به فراهمی آب و همچنین وجود موانع محافظ جهت جلوگیری از ازدست‌رفتن آب و همچنین سرعت ازدست‌رفتن آب بستگی دارد و به‌وسیله رابطه۷-۳ بیان می‌شود (نوبل، ۱۹۹۴):

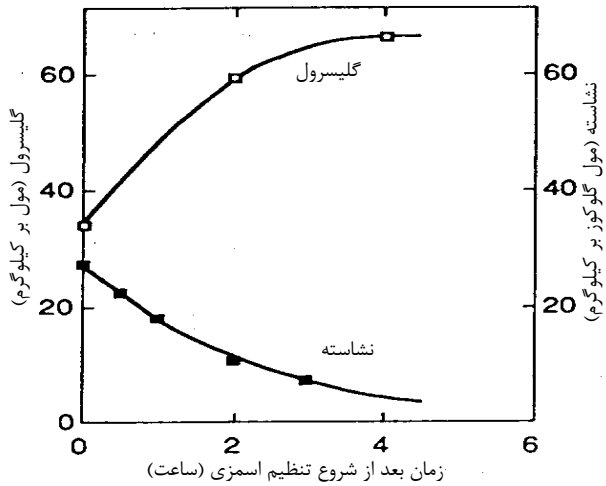
$$t(\frac{۱}{۲})= ۰٫۶۹۳\ rc \qquad (۳-۷)$$

که در آن، c گنجایش‌پذیری سلول است و به‌وسیله اندازه سلول، میزان ارتجاع‌پذیری دیواره سلولی و پتانسیل اسمزی داخلی تعیین می‌شود، r مقاومت نسبت به‌حرکت آب ازطریق غشای پلاسمایی و $t(\frac{۱}{۲})$ زمان برای نصف تغییرات در پتانسیل آب است. مقدار مقاومت نسبت به‌حرکت آب عمدتاً به‌وسیله غشای پلاسمایی تعیین شده و سرعت ورود آب به سلول را کنترل می‌کند و اندازه آن‌را می‌توان ازطریق رابطه۸-۳ محاسبه کرد:

$$r=۱/(l_p.A) \qquad (۳-۸)$$

که در آن A مساحت سلول برحسب مترمربع و l_p هدایت هیدرولیکی غشای پلاسمایی برحسب متربرثانیه بر مگاپاسکال است. میزان آب‌کشیدگی برآیندی از میزان مقاومت غشا و گنجایش سلول است و افزایش مقاومت و یا گنجایش‌پذیری سلول سبب کندترشدن زمان آب‌کشیدگی می‌شود.

به‌طورکلی، هدایت هیدرولیکی غشای پلاسمایی اندازه‌گیری‌شده درمورد سلول‌های گیاهی نشان می‌دهد که انتقال آب در عرض غشای پلاسمایی به‌ازای اختلاف پتانسیل کمی، به‌سرعت اتفاق می‌افتد. ازآن‌جایی‌که میزان هدایت هیدرولیکی غشای پلاسمایی می‌تواند تا ۱۰۰ برابر متغیر باشد، بنابراین، غشای پلاسمایی می‌تواند بسته به نوع سلول، به‌طور وسیعی ازنظر خصوصیات و کارایی متفاوت باشد. لازم‌به‌ذکر است که در سلول‌های گیاهی به‌دلیل اینکه سرعت انتقال آب زیاد است، سرعت آب‌کشیدگی و آب‌دارشدن سلول‌ها زیاد بوده و $t(۱٫۲)$ به‌ندرت بیشتر از ۵ دقیقه می‌باشد. فعالیت‌های متابولیکی



شکل۵-۳ تنظیم اسمزی در جلبک دریایی Dunaliella. در نقطه‌زمانی صفر، سلول از محلول ۱/۵ مولال NaCl به محلول ۳ مولال NaCl انتقال یافته است. مشاهده می‌شود که جهت تنظیم اسمزی میزان نشاسته سلول کاهش و میزان گلیسرول افزایش یافته است. توجه شود که هر مولکول گلوکوز آزادشده از نشاسته، تولید دو مولکول گلیسرول می‌کند (کرامر، ۱۹۹۵).

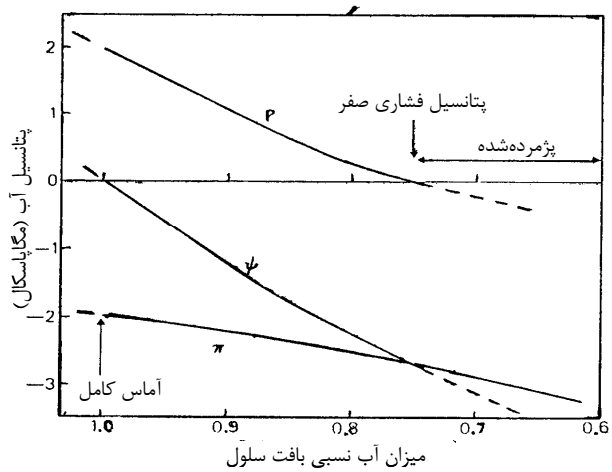
داخل سلول که سبب تغییر غلظت املاح درون سلول می‌شوند، می‌توانند سبب تأخیر یا جلوگیری از آب‌کشیدگی سلول‌ها شوند.

۳-۴ تنظیم اسمزی[1]

با افزایش خشکی خاک، پتانسیل آب خاک کاهش یافته و درنتیجه سلول‌های گیاهی برای تنظیم وضعیت آب خود و حفظ پتانسیل فشاری مناسب برای ادامه رشد سلول و انجام فعالیت‌های حیاتی آن، میزان مواد محلول را که سبب کاهش پتانسیل اسمزی سلول می‌شوند، افزایش می‌دهند. بنابراین، این سلول‌ها ازطریق افزایش قدرت جذب آب، جذب آب را افزایش می‌دهند. این مسئله سبب افزایش پتانسیل فشاری، متورم‌ماندن سلول و حفظ اعمال متابولیک آن می‌گردد. این پدیده تنظیم اسمزی نامیده می‌شود.

اکثر گیاهان این قابلیت را دارند تا ازطریق تجمع مواد اسمزی سازگار با سیتوپلاسم و غیرخسارت‌زا برای سلول (مواد اسمزی که تأثیر منفی بر متابولیسم سلول ندارند) پتانسیل اسمزی درون سلول را کاهش دهند. افزایش تجمع این مواد، که عمدتاً در واکوئل سلول صورت می‌گیرد، عمدتاً ازطریق افزایش سنتز آن‌ها در سلول صورت گیرد. در این ارتباط، تبدیل مواد و مولکول‌های بزرگی که نقش زیادی در کاهش پتانسیل اسمزی سلول ندارند به موادی که دارای اثر اسمزی بیشتری هستند، بسیار مهم است

1. Osmotic adjustment



شکل۶-۳ نمودار هافلر: رابطه بین پتانسیل آب (ψ)، پتانسیل فشاری (p)، پتانسیل اسمزی (π) و میزان آب نسبی (RWC) یک سلول یا بافت درحال ازدست‌دادن آب از حالت کاملاً آماس‌کرده. خطوط نقطه‌چین نشان‌دهنده پتانسیل فشاری منفی در تعدادی از سلول‌های سخت است. توجه شود که نقطه پژمردگی زمانی است که پتانسیل فشاری برابر صفر شده و از آن زمان به‌بعد پتانسیل آب برابر پتانسیل اسمزی است (سالیسبوری و راس، ۱۹۹۶).

(شکل۵-۳). سوربیتول، گلایسین، بتائین و پرولین نمونه‌هایی از این مواد هستند. این ترکیبات قطبی و بسیار محلول بوده و تأثیر منفی بر فعالیت آنزیم‌ها و متابولیسم سلول ندارند.

به‌نظر می‌رسد که اکثر گیاهانی که توانایی تحمل تنش خشکی بیشتری دارند، قادرند تا در شدت‌های تنش بالاتر تنظیم اسمزی را ادامه داده و فشار آماس خود را حفظ کنند. تنظیم اسمزی سبب می‌شود تا این گیاهان جذب آب از خاک را حتی در پتانسیل‌های پایین آب خاک ادامه دهند. به‌هرحال، زمانی‌که سلول‌های گیاه تحت‌تأثیر آب‌کشیدگی یا شوری بالا قرار می‌گیرند، انجام توازن اسمزی مشکل می‌شود. ازدست‌رفتن آب و عدم‌خروج مواد محلول سبب تجمع غلظت‌های بالای املاح در تعدادی از اجزای سلولی می‌گردد. این مسئله می‌تواند سبب تخریب ساختمان سلول، شکستن غشای واکوئل و غشای پلاسمایی شود. بنابراین، تحمل به آب‌کشیدگی سلول‌ها تاحدود زیادی به‌خصوصیات غشاها درمقابل پارگی و نشت بستگی دارد.

۳-۵ نمودار هافلر[1]

روابط آب درسلول‌ها و بافت‌های گیاهی را می‌توان به‌راحتی بااستفاده از نمودار هافلر بیان کرد (شکل۶-۳). این نمودار وابستگی‌ها و روابط بین حجم سلول با پتانسیل آب، پتانسیل اسمزی و پتانسیل فشاری درطی ازدست‌رفتن آب از سلول را توضیح می‌دهد. در یک سلول کاملاً آماس‌کرده پتانسیل آب و پتانسیل ماتریک برابر صفر است و باتوجه به‌اینکه سلول در سطح مبنا قرار گرفته باشد (پتانسیل ثقلی برابر صفر

1. Höfler diagram

باشد)، بنابراین، رابطه۹-۳ دراین‌حالت صادق بوده و پتانسیل آب از دو جزء برابر (ولی مخالف ازنظر علامت) پتانسیل فشاری و اسمزی تشکیل شده است.

$$\Psi_W=۰ \ , \ \Psi_m=۰ \ , \Psi_g=۰$$

$$\Psi_W =\Psi_P+\Psi_S \quad , \quad \Psi_S=-\Psi_P \qquad (۳-۹)$$

در چنین شرایط، مقدار آب نسبی[1] سلول که به‌صورت کسری از مقدار آب سلول در یک شرایط خاص به‌مقدار آب سلول در آماس کامل بیان می‌شود، برابر ۱ یا ۱۰۰٪ است. همچنان‌که آب از سلول تلف می‌شود، حجم سلول کاهش می‌یابد و درنتیجه آن، پتانسیل فشاری (Ψ_P) به‌طور تقریباً خطی کاهش یافته و در نقطه‌ای به صفر می‌رسد ($\Psi_P=۰$). معمولاً در چنین شرایطی ($\Psi_P=۰$) مقدار آب نسبی سلول بین ۰٫۷ تا ۰٫۸ یا ۷۰ تا ۸۰٪ است. به‌عبارت دیگر، وقتی مقدار آب نسبی سلول به ۰٫۷ تا ۰٫۸ می‌رسد، پتانسیل فشاری مساوی صفر خواهد شد.

در بسیاری‌از سلول‌های گیاهی با کاهش بیشتر در مقدار آب، فشار آماس همچنان در حد صفر ثابت مانده و منفی نمی‌شود (درواقع در بخش‌های زنده سلولی گیاه پتانسیل فشاری منفی نداریم)، ولی در برخی‌از سلول‌های سخت مثل آسکوسپورهای سورداریا (Sordaria Ascospores) ممکن‌است پتانسیل فشاری منفی نیز ایجاد شود (خطوط بریده در شکل۶-۳). همچنان‌که مقدار آب نسبی سلول کاهش یافته و حجم سلول کم می‌شود، پتانسیل اسمزی روبه‌کاهش می‌گذارد. همچنین، بعد از نقطه‌ای که پتانسیل فشاری به صفر می‌رسد (نقطه پژمردگی سلول)، پتانسیل آب تنها از جزء پتانسیل اسمزی تشکیل شده و درنتیجه پتانسیل آب برابر پتانسیل اسمزی می‌شود.

تمرین: نکات مهم نمودار هافلر را ذکر کنید.

1. Relative water content (RWC)

۴

پتانسیل آب و اجزای آن در خاک، گیاه و اتمسفر

در این فصل می‌خوانیم:

۴-۱ پتانسیل آب و اجزای آن در خاک
۴-۲ پتانسیل آب و اجزای آن در گیاه
۴-۳ پتانسیل آب در اتمسفر
۴-۴ روش‌های اندازه‌گیری مقدار آب و پتانسیل آن در خاک
۴-۵ اندازه‌گیری مقدار آب و پتانسیل آن در گیاه

مقدمه

شناخت پتانسیل آب و اجزای آن در خاک و گیاه و نحوه تغییرات آن‌ها در شرایط مختلف در درک رابطه آب خاک و گیاه اهمیت کلیدی دارد. در این فصل توضیحاتی پیرامون مقادیر و تغییرات پتانسیل آب و اجزای آن در خاک و گیاه و پتانسیل آب در اتمسفر ارائه می‌شود. همچنین، روش‌های اندازه‌گیری مقدار آب و پتانسیل آب و اجزای آن در خاک و گیاه توضیح داده می‌شوند.

۴-۱ پتانسیل آب و اجزای آن در خاک

اگر پتانسیل دمایی را، که محاسبه آن بسیار پیچیده است و معمولاً در اندازه‌گیری پتانسیل آب درنظر گرفته نمی‌شود و فرض می‌گردد که دو نقطه موردمقایسه ازنظر دمایی مشابه هستند، به‌حساب نیاوریم، اجزای پتانسیل آب خاک به‌صورت رابطه۴-۱ نشان داده می‌شود.

پتانسیل آب = پتانسیل ثقلی + پتانسیل اسمزی + پتانسیل ماتریک + پتانسیل فشاری (۴-۱)

اجزای پتانسیل آب در خاک‌های اشباع و غیراشباع تاحدودی متفاوت بوده و به‌صورت زیر نشان داده می‌شود.

سطح خاک

$\Psi_S<0$
$\Psi_m<0$ منطقه غیراشباع
$\Psi_p=0$
$\Psi_g>0$

$\Psi_p=0, \Psi_g=0$ ---------- خط ایستابی (مبنا) ----------

$\Psi_S<0$
$\Psi_m=0$ منطقه اشباع
$\Psi_p>0$
$\Psi_g<0$

۴-۱-۱ پتانسیل ثقلی

پتانسیل ثقلی (Ψ_g) به اختلاف ارتفاع نقطه موردنظر تا سطح مقایسه بستگی دارد. اگر نقطه موردنظر بالاتر از سطح مقایسه باشد، پتانسیل ثقلی مثبت و اگر پایین‌تر از آن باشد پتانسیل ثقلی منفی است. بنابراین، پتانسیل ثقلی مستقل از ویژگی‌های خاک است. معمولاً در خاک، سطح ایستابی[1] را به‌طور قراردادی سطح مبنا درنظر می‌گیرند. سطح مقایسه معمولاً می‌تواند به‌دلخواه انتخاب شود. این امر اغلب موجب بی‌معنی‌شدن مقادیر مطلق پتانسیل ثقلی می‌گردد. بنابراین، در سطح ایستابی Ψ_g=۰، در زیر آن Ψ_g<۰ و در بالاتر از آن Ψ_g>۰ می‌باشد.

۴-۱-۲ پتانسیل اسمزی

ازآن‌جایی‌که در محلول خاک مواد حل‌شده و عمدتاً املاح حضور دارند، بنابراین، همیشه پتانسیل اسمزی کمتر از صفر می‌باشد. Ψ_S محلول یا عصاره خاک با هدایت الکتریکی[2] (EC) و مقدار مواد حل‌شده در محلول خاک[3] (TDS) ارتباط دارد و به‌وسیله رابطه۲-۴ بیان می‌شود (میلر و داناهو، ۱۹۹۰):

$$\Psi_S\ (MPa) = EC\ (dS.m^{-1})\ (۰/۰۳۶) \qquad (۴-۲)$$

$$\Psi_S\ (bar) = EC\ (dS.m^{-1})\ (۰/۳۶)$$

$$EC\ (dS.m^{-1}) = TDS\ (mg.l^{-1}) \div ۶۹۰$$

در خاک‌هایی که مشکل شوری ندارند، معمولاً پتانسیل اسمزی کمتر از ۰/۰۷- تا ۰/۱۴- مگاپاسکال (EC کمتر از ۲ تا ۴ دسی‌زیمنس بر متر) می‌باشد. در خاک‌های شور بسته به‌مقدار EC، مقدار Ψ_S متفاوت بوده و معمولاً بالغ بر ۰/۱۴ MPa- است. در شرایط ثابت‌بودن املاح خاک، مقادیر EC و Ψ_S محلول خاک با نوسان مقدار آب خاک تغییر پیدا کرده و با افزایش مقدار آب خاک، کاهش پیدا می‌کنند (رابطه۳-۴) (سالیسبوری و راس، ۱۹۹۶):

1. Water table
2. Electrical conductivity
3. Total dissolved solids

جدول۴-۱ پتانسیل ماتریک در چهار وضعیت رطوبتی خاک با واحدهای مختلف اندازه‌گیری.

وضعیت رطوبتی خاک	پتانسیل ماتریک با واحدهای مختلف اندازه‌گیری			
	بار	دین بر سانتی‌مترمربع	ژول بر کیلوگرم	سانتی‌متر
اشباع	$-۹٫۸ \times ۱۰^{-۴}$	-۹۸۰	-۰٫۰۹۸	-۱
ظرفیت زراعی	-۰٫۰۹۸	$-۹٫۸ \times ۱۰^{-۴}$	-۹٫۸	-۱۰۰
نقطه پژمردگی دایم	-۱۴٫۷	$-۱٫۴۷ \times ۱۰^{۷}$	-۱۴۷۰	$-۱٫۵ \times ۱۰^{۴}$
خاک خشک‌شده در هوا (۰٫۸۵ رطوبت نسبی)	-۲۱۶	$-۲٫۱۶ \times ۱۰^{۸}$	$-۲٫۱۶ \times ۱۰^{۴}$	$-۲٫۲ \times ۱۰^{۵}$

$$\Psi_{S۱} . V_۱ = \Psi_{S۲} . V_۲ \qquad (۴-۳)$$

که در آن، V حجم محلول و شمارهای ۱ و ۲، حالت‌های دو محلول هستند. برای مثال، اگر پتانسیل اسمزی و حجم یک محلول به‌ترتیب MPa ۱- و ۲۰۰ میلی‌لیتر باشد ($V_۱$) و با افزایش میزان آب مقطر حجم محلول به ۴۰۰ میلی‌لیتر افزایش یابد ($V_۲$)، پتانسیل اسمزی محلول جدید براساس رابطه۳-۴ به MPa ۰٫۵- افزایش می‌یابد. بنابراین مشاهده می‌شود که با افزایش حجم به دوبرابر (بدون تغییر نمک)، Ψ_S به نصف کاهش یافته است (از نظر عددی بدون‌علامت). از رابطه۳-۴ برای ساختن محلول‌هایی با پتانسیل‌های اسمزی متفاوت در آزمایشگاه استفاده می‌گردد (رجوع شود به فصل۱۴).

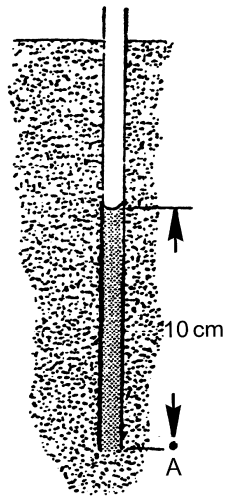
۴-۱-۳ پتانسیل ماتریک

در خاک‌های اشباع پتانسیل ماتریک خاک برابر صفر است (البته ازآن‌جایی‌که خاک‌های اشباع به‌ندرت اشباع کامل بوده، پتانسیل ماتریک ممکن‌است درعمل اندکی منفی باشد). برای درک بهتر مسئله پتانسیل ماتریک در چهار وضعیت رطوبتی خاک در جدول۱-۴ آورده شده است. اگر کلیه منافذ خاک اشباع از آب باشند، Ψ_m=۰ است. در ظرفیت زراعی، Ψ_m بین ۰٫۰۳- تا ۰٫۰۱- مگاپاسکال می‌باشد. عدد ۰٫۰۱- مربوط به خاک‌های سبک (خاک شنی) است. در نقطه پژمردگی دایم، ۱٫۵- =Ψ_m مگاپاسکال می‌باشد.

۴-۱-۴ پتانسیل فشاری

در خاک‌های غیراشباع منافذ خاک با هوا درارتباط بوده و فشار موجود در منافذ برابر فشار هوا است، پس پتانسیل فشاری (Ψ_P) برابر صفر می‌باشد. ولی در خاک اشباع چنین نیست. با افزایش عمق زیر سطح ایستابی، بر میزان فشار افزوده می‌شود. این مؤلفه از پتانسیل فشاری، پتانسیل استغراقی، Ψu، نیز نامیده می‌شود. به‌طورکلی، هر ۱۰ متر ستون آب معادل MPa ۰٫۱ یا یک‌بار فشار دارد. بنابراین، اگر نقطه‌ای ۵ متر زیر سطح ایستابی باشد، پتانسیل فشاری آن برابر با MPa ۰٫۰۵ خواهد بود.

برای اندازه‌گیری پتانسیل فشاری در مزرعه از پیزومتر (piezometer) استفاده می‌شود. یک پیزومتر لوله‌ای ساده است که دو طرف آن باز بوده و در خاک تعبیه می‌شود. آب از انتهای لوله



شکل۱-۴ پیزومتری که برای تعیین پتانسیل فشاری مورداستفاده قرار گیرد. پتانسیل فشاری در هر نقطه از خاک برابر با فاصله بین آن نقطه و سطح آب در لوله پیزومتر است. پتانسیل فشاری نقطه A برابر ۱۰ سانتی‌متر یا ۱۰۰۰ پاسکال می‌باشد (علیزاده، ۱۳۸۳).

به‌داخل آن جریان یافته و تا سطح ایستابی بالا می‌آید. پتانسیل فشاری یک نقطه از خاک برابر با فاصله عمودی آن نقطه از سطح آب در پیزومتری است که در آن نقطه کار گذاشته می‌شود (شکل۱-۴). در شرایط مزرعه در بالا و در سطح آب پیزومتر، پتانسیل فشاری برابر صفر است و در زیر این سطح پتانسیل فشاری همیشه مثبت است.

۴-۲ پتانسیل آب و اجزای آن در گیاه

جریان آب در تمام گیاه شامل ریشه، آوندها، دیواره‌های سلولی، پروتوپلاسم و اندامک‌های گوناگون پیوسته می‌باشد، درحالی‌که مواد حل‌شده در آب توسط غشاهایی با نفوذپذیری متفاوت تفکیک می‌شوند. گرچه مقداری از آب توسط سطوح مختلف جاذب آن جذب شده و مقداری نیز در میکروکاپیلاری‌های دیواره‌های سلولی نگهداری می‌شود، ولی بخش اعظم آب گیاه می‌تواند آزادانه در امتداد شیب‌های پتانسیل آب در گیاه، حرکت کند.

به‌طورکلی، آب گیاه را می‌توان به دو بخش آب موجود در دیواره‌های سلولی و عناصر آوند چوب که به آب آپوپلاستی (apoplastic) معروف است (آب موجود در بخش‌های غیرزنده گیاه) و آب موجود در پروتوپلاسم‌ها که به آب سیم‌پلاستی (symplastic) معروف می‌باشد (آب موجود در بخش‌های زنده گیاه)، تقسیم کرد. ازآن‌جایی‌که آب موجود در این دو بخش به‌طور کامل قابل‌تفکیک نیستند، بنابراین، درواقع این تقسیم‌بندی به توزیع مواد حل‌شده مربوط بوده و خود آب در گیاه یک سیستم پیوسته را تشکیل می‌دهد. برای درک بهتر میزان آب آپوپلاستی و سیم‌پلاستی در اندام‌های مختلف گیاهان نمونه‌هایی در جدول۲-۴ آورده شده است.

جدول۲-۴ میزان آب آپوپلاستی و سیم‌پلاستی در اندام‌های مختلف چند گیاه (کرامر، ۱۹۹۵).

گیاه	آب آپوپلاستی (٪)	آب سیم‌پلاستی (٪)
ریشه گندم	۲۰-۲۵	۷۵-۸۰
برگ اکالیپتوس	۴۰	(۶۰)
برگ آفتابگردان	۵-۱۴	(۸۶-۹۵)
برگ گندم	۳۰	(۷۰)
برگ سیب‌زمینی	۵	(۹۵)
برگ نابالغ سویا	(۱۶)	۸۴
برگ بالغ سویا	(۳۰)	۷۰

مقادیر داخل پرانتز حاصل اندازه‌گیری نبوده و تخمین زده شده‌اند.

اجزای پتانسیل آب در گیاه تاحدودی با اجزای آن در خاک متفاوت بوده که در این قسمت موردبررسی قرار می‌گیرند.

۴-۲-۱ پتانسیل اسمزی

باتوجه به اینکه همواره آب موجود در اندام‌ها و سلول‌های متفاوت گیاه دارای عناصر محلول و مواد حل‌شده است، بنابراین، پتانسیل اسمزی (Ψ_S) آب در گیاه همیشه کمتر از صفر است. معمولاً در شیره (آب + مواد محلول) واکوئل سلول‌ها غلظت مواد حل‌شده بیشتر از قسمت‌های دیگر سلول است (حدود ۳۰۰ مول بر مترمکعب یا ۰٫۳ اُسمولال) و پتانسیل اسمزی می‌تواند بین ۰٫۶- تا ۳- مگاپاسکال باشد که آن‌را می‌توان با پتانسیل اسمزی آب دریا که حدود ۲٫۵ MPa- است مقایسه کرد. در آوندهای چوبی غلظت مواد حل‌شده کمتر بوده (حدود ۱۰ مول بر مترمکعب) و پتانسیل اسمزی حدود ۰٫۰۲۴ MPa- است. به‌طورکلی، مقادیر تیپیک پتانسیل اسمزی در گیاهان از ۰٫۷۵- تا ۱٫۵- مگاپاسکال متغیر است (سالیسبوری و راس، ۱۹۹۶).

۴-۲-۲ پتانسیل ماتریک

ازآن‌جایی‌که معمولاً تمام محتویات سلول مانند خاک‌های اشباع از آب، در محیط اشباع آبی هستند، در سلول‌های گیاهی پتانسیل ماتریک را می‌توان صفر درنظر گرفت. ازطرفی، در دیواره‌های سلولی و سلول‌های مجاور فضاهای زیر روزنه که آب از آن‌ها تبخیر می‌شود، پتانسیل ماتریک کمتر از صفر است که دراین‌مورد پتانسیل منفی ایجادشده را به‌حساب پتانسیل فشاری منفی گذاشته و پتانسیل ماتریک را معادل صفر درنظر می‌گیرند. به‌هرحال، در این رابطه که آیا این پتانسیل منفی ایجادشده در فضاهای اپوپلاستی دیواره‌های سلولی مربوط به پتانسیل ماتریک یا پتانسیل فشاری منفی است، اختلاف نظر وجود دارد (شکل۱۴-۲). برخی‌از دانشمندان این ازدست‌دادن آب از منافذ بین‌سلولی را با پتانسیل ماتریک کمتر از صفر و برخی دیگر با پتانسیل فشاری کمتر از صفر بیان می‌کنند، ولی در هر صورت مکانیزم ایجاد یکی بوده و مطابق رابطه۲۱-۲ (به فصل۲ رجوع شود) بیان می‌شود.

تمرین پتانسیل فشاری منافذی با قطر ۳ و ۵۲ نانومتر درحالت $\alpha=0^\circ$ و منفذی با قطر ۱۰ نانومتر درحالت $\alpha=87^\circ$ را حساب کنید.

d=۵۲ nm	d= ۳ nm	d=۱۰ nm
$\alpha=0^\circ$	$\alpha=0^\circ$	$\alpha= 87^\circ$
Ψ_P= -۵٫۵ MPa	Ψ_P= -۶۴ MPa	Ψ_P= -۱٫۳۶ MPa

۳-۲-۴ پتانسیل فشاری

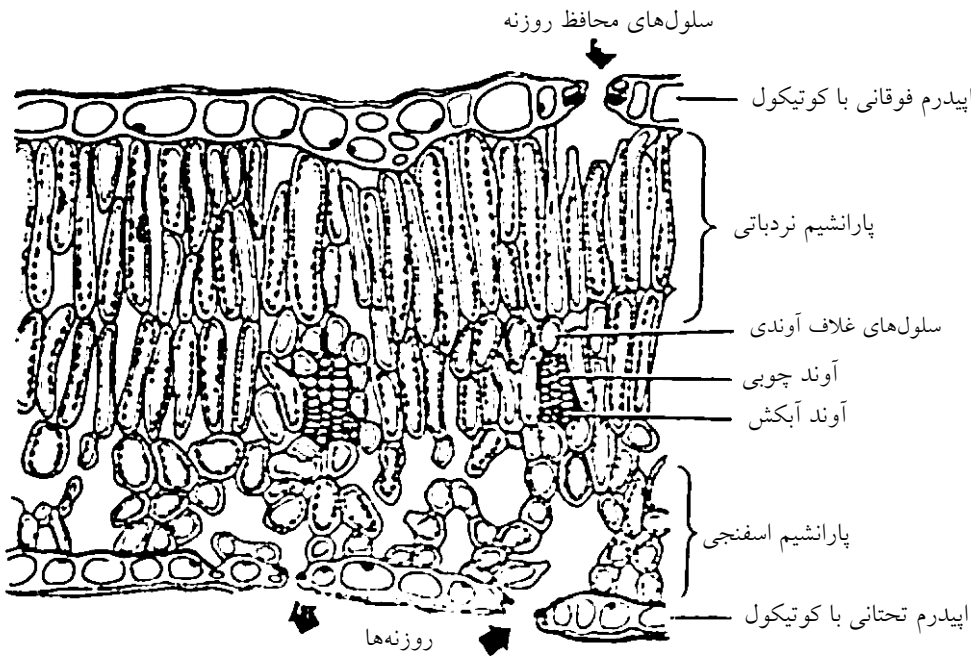
سلول‌های گیاهی به‌واسطه عمل شیره واکوئلی که پتانسیل اسمزی آن پایین‌تر از بقیه اجزای سلول است، مانند اسمومتر عمل کرده و درنتیجه محتویات سلولی تحت‌فشار قرار می‌گیرند (قسمت۲-۲-۲). درواقع، وجود پتانسیل اسمزی پایین‌تر در واکوئل به‌دلیل وجود قندها، پروتئین‌ها و مواد حل‌شده بیشتر، سبب می‌شود تا آب از بقیه نقاط سلول مانند سیتوپلاسم و همچنین فضاهای بیرون سلولی به‌داخل واکوئل رفته و این مسئله سبب انبساط واکوئل، بزرگ‌شدن آن و ایجاد فشار به سیتوپلاسم و دیواره سلولی گردد. ازآن‌جایی‌که دیواره سلول‌ها تا اندازه‌ای معین می‌توانند این فشار را تحمل کنند، آن‌ها نیز متقابلاً به واکوئل و سایر اجزای درون سلول فشار وارد می‌کنند. این مسئله سبب ایجاد پتانسیل فشاری (Ψ_P) یا فشار آماس در سلول (سیتوپلاسم) می‌گردد. مقادیر پتانسیل فشاری درحالت‌های مختلف سلولی و وضعیت‌های مختلف رطوبت متفاوت است و برای درک بهتر موضوع نمونه‌ای از مقادیر پتانسیل فشاری، اسمزی و آب سلول در جدول۳-۴ آورده شده است.

وجود یک پتانسیل فشاری حداقل یا یک فشار آماس آستانه برای انجام بسیاری‌از فعالیت‌های گیاه ضروری است. روابط بین پتانسیل اسمزی و فشاری عمدتاً تعیین‌کننده و یا تنظیم‌کننده پتانسیل آب سلول است و در بسیاری‌از موارد گیاهان ازطریق تنظیم پتانسیل اسمزی و کاهش بیشتر آن، جذب آب و پتانسیل فشاری را افزایش داده و درنتیجه روابط آبی خود را بهبود می‌بخشند.

اگر مطابق نظر برخی دانشمندان پتانسیل منفی ایجادشده در منافذ دیواره‌های سلولی در حفره زیر روزنه را به‌حساب پتانسیل فشاری بگذاریم، باید بگوییم که پتانسیل فشاری در منافذ دیواره‌های سلولی مربوط به

جدول۳-۴ مقادیر تیپیک پتانسیل فشاری، اسمزی و آب سلول (همگی برحسب مگاپاسکال) در سه حالت مختلف.

حالت سلول	پتانسیل اسمزی	پتانسیل فشاری	پتانسیل آب
کاملاً آماس‌کرده	-۲	+۲	۰
تا حدودی آماس‌کرده	-۲	+۱	-۱
پژمرده	-۲	۰	-۲



شکل۲-۴ برش عرضی یک برگ که در آن، آرایش سلول‌های مختلف و فضای زیر روزنه نشان داده شده است. پتانسیل فشاری در منافذ دیواره‌های سلولی و آوندهای چوبی منفی است (نوبل، ۱۹۹۴).

سلول‌های مجاور فضاهای زیر روزنه‌ها و در آوندهای چوبی منفی است (شکل۲-۴). با افزایش تعرق، آب بیشتری از منافذ تبخیر شده و درنتیجه فشار منفی (مکش) آن‌ها افزایش می‌یابد. معمولاً در آوندهای چوبی و بسته به شدت تعرق و رطوبت خاک، پتانسیل فشاری بین ۰٫۱- تا ۳- مگاپاسکال متغیر بوده و مقدار تیپیک آن ۰٫۵ MPa- است. در بعضی شرایط که تعرق اندک بوده و نیز رطوبت هوا و خاک بالا می‌باشد، در اثر فشار ریشه‌ای (که در بخش‌های بعدی به آن می‌پردازیم) پتانسیل فشاری درآوندهای چوبی مثبت است و درنتیجه عمل تعریق[1] یا خروج آب از منافذ کناری برگ‌ها (هیداتودها) انجام می‌گیرد.

۴-۲-۴ پتانسیل ثقلی

پتانسیل ثقلی (Ψ_g) آب به ارتفاع بستگی داشته و مقدار آن باتوجه به یک سطح مبنای قراردادی تعیین می‌گردد. درمورد گیاه اگر ارتفاع مبنا را سطح خاک درنظر بگیریم، به‌ازای هر متر افزایش، ارتفاع پتانسیل ثقلی به‌اندازه ۰٫۰۱ MPa افزایش می‌یابد. همچنین، در خصوص ریشه‌ها و در زیر خاک با افزایش هر متر عمق، پتانسیل ثقلی به‌اندازه ۰٫۰۱ MPa- کاهش پیدا می‌کند. بنابراین، اگر ارتفاع یک درخت را ۳۰ متر درنظر بگیریم، در بالاترین نقطه پتانسیل ثقلی برابر ۰٫۳=۰٫۰۱×۳۰ مگاپاسکال است و برای صعود آب به

1. Guttation

جدول۴-۴ میزان پتانسیل آب اتمسفر برای مقادیر مختلف رطوبت نسبی در دمای ۲۰°C.

رطوبت نسبی (٪)	پتانسیل آب (MPa)	رطوبت نسبی (٪)	پتانسیل آب (MPa)
۱۰۰	۰٫۰	۹۰	-۳۲٫۸
۹۹٫۹	-۰٫۳۱	۷۵	-۸۹٫۴
۹۹٫۵	-۱٫۵۶	۵۰	-۲۱۵٫۵
۹۹	-۳٫۵۲	۲۰	-۵۰۰
۹۸	-۶٫۲۸	۱۰	-۷۱۸
۹۵	-۱۵٫۹۵		

نقطه مذکور حداقل اختلاف پتانسیل باید بیشتر از ۰٫۳ MPa باشد. لازم‌به‌ذکر است که پتانسیل ثقلی تنها درمورد درختان و بوته‌های پابلند مهم بوده و درمورد گیاهان پاکوتاه از اهمیت ناچیزی برخوردار است.

۴-۳ پتانسیل آب در اتمسفر

در اتمسفر پتانسیل آب را می‌توان به رطوبت نسبی[1] (RH) آن نسبت داد. در اتمسفر رطوبت نسبی را می‌توان به‌صورت رابطه ۴-۴ و پتانسیل آب (Ψ_W) هوا را ازطریق رابطه۵-۴ بیان کرد (نوبل، ۱۹۹۴):

$$RH = \frac{\text{فشار بخار آب موجود در اتمسفر}}{\text{فشار بخار آب اشباع در همان دما}} \times ۱۰۰ = \frac{e_a}{e_s} \times ۱۰۰ \qquad (۴-۴)$$

$$\Psi_w = \frac{RT}{\overline{V}_w} ln \frac{RH}{۱۰۰} \qquad (۴-۵)$$

که در آن، RH رطوبت نسبی، $\overline{V}_m$ حجم مولی آب، R ثابت عمومی گازها، T دمای سیستم، e و e_s به‌ترتیب فشار بخار و فشار بخار اشباع در دمای سیستم برحسب پاسکال و نسبت $\frac{e}{e_s}$ فشار بخار نسبی یا همان رطوب نسبی به صورت $\frac{RH}{۱۰۰}$ می‌باشند.

میزان پتانسیل آب اتمسفر برای مقادیر مختلف رطوبت نسبی در جدول۴-۴ آورده شده است. چنان‌که ملاحظه می‌شود، با کاهش رطوبت نسبی میزان پتانسیل آب اتمسفر به‌شدت کاهش می‌یابد. نکته جالب این مسئله است که پتانسیل آب اتمسفر نسبت به پتانسیل آب خاک و گیاه بسیار منفی‌تر است. به‌عنوان مثال، در نقطه پژمردگی دائم اکثر گیاهان که پتانسیل آب خاک و گیاه حدود ۱٫۵ MPa- است، رطوبت نسبی هوا حدود ۹۹٪ است. به‌عبارت دیگر، در زمان پژمردگی دائم، فضاهای بین‌سلولی گیاه و اتمسفر می‌توانند تاحدود ۹۹٪ رطوبت نسبی داشته باشند. این مسئله نشان می‌دهد که هوا نسبت به خاک و گیاه بسیار خشک بوده و همواره شیب بالایی از پتانسیل آب بین خاک و گیاه با اتمسفر برقرار است. درواقع، درصورت عدم‌وجود مکانیسم‌های لازم در جلوگیری از خروج رطوبت از گیاه مانند بسته‌شدن

1. Relative humidity

جدول۵-۴ نمونه‌ای از تغییرات اجزای پتانسیل آب در سیستم خاک- گیاه- اتمسفر و ارتباط آن‌ها با رطوبت نسبی.

محیط	پتانسیل (مگاپاسکال)				
	اسمزی	ماتریک	فشاری	ثقلی	آب
اتمسفر (رطوبت نسبی ۶۵٪)	-	-	-	-	-۶۰
برگ	-۱٫۵	۰	+۰٫۵	+۰٫۰۱۵	-۰٫۹۸
آوند چوب	-۰٫۰۲۴	۰	-۰٫۴	+۰٫۱۵۰	-۰٫۴۱
ریشه گیاه	-۰٫۹	۰	+۰٫۵	-۰٫۰۰۵	-۰٫۴۰
خاک (ظرفیت زراعی)	-۰٫۰۴	-۰٫۰۳	۰	-۰٫۰۰۵	-۰٫۰۸
خاک (پژمردگی دائم)	-۰٫۰۷	-۱٫۵	۰	-۰٫۰۰۵	-۱٫۶

روزنه‌ها در شرایط گرمای زیاد یا تنش خشکی جهت جلوگیری از خروج رطوبت به‌صورت تعرق، گیاه به‌سرعت تمامی آب خود را ازدست داده و پژمرده می‌شود.

تمرین میزان رطوبت نسبی فضاهای بین‌سلولی در یک بافت گیاهی درموقع پژمردگی دائم را محاسبه کنید. پتانسیل آب گیاه در نقطه پژمردگی دائم را ۱٫۵ MPa- درنظر بگیرید.

برای درک بهتر وضعیت اجزای پتانسیل آب و رابطه آن‌ها با رطوبت نسبی، نمونه‌ای از تغییرات اجزای پتانسیل آب در سیستم خاک- گیاه- اتمسفر درجدول۵-۴ آورده شده است. ملاحظه می‌شود که همواره یک شیب پتانسیل آب ازخاک تا اتمسفر برقرار بوده و حرکت آب نیز درجهت همین شیب پتانسیل صورت می‌گیرد.

۴-۴ روش‌های اندازه‌گیری مقدار آب و پتانسیل آن در خاک

۴-۴-۱ اندازه‌گیری مستقیم آب خاک

این روش که اصلی‌ترین روش اندازه‌گیری رطوبت خاک است، بسیار ساده بوده و نیاز به امکانات کمی دارد. اندازه‌گیری آب خاک برروی نمونه‌هایی انجام می‌شود که وزن یا حجم آن‌ها معلوم می‌باشد. مقدار آب به‌صورت گرم آب بر گرم خاک خشک‌شده در آون یا به‌صورت گرم آب بر سانتی‌مترمکعب خاک بیان می‌شود (روابط ۶-۴ و ۷-۴). نمونه‌ها را باکمک وسایل مخصوص (مانند آگر) از خاک برمی‌دارند. برای تعیین حجم خاک معمولاً نمونه‌ها را بااستفاده‌از ظروفی با حجم معین برمی‌دارند. وزن مخصوص ظاهری (رابطه۸-۴) و حقیقی خاک (رابطه۹-۴) را می‌توان جداگانه نیز تعیین کرد. رطوبت خاک نمونه با قراردادن خاک در آون با دمای ۱۰۵°C به مدتی که وزن آن ثابت شود (حدود ۲۴ ساعت)، محاسبه می‌شود. زمان لازم برای خشک‌کردن را می‌توان با مجهزکردن آون به‌دستگاه تهویه کوتاه ساخت.

(۴-۶) درصد رطوبت وزنی خاک = (وزن خاک خشک / وزن آب) × ۱۰۰

(۴-۷) درصد رطوبت حجمی خاک = (حجم خاک دست‌نخورده / حجم آب) × ۱۰۰

(۴-۸) (حجم خاک دست‌نخورده / وزن خاک خشک) = وزن مخصوص ظاهری خاک

(۴-۹) (حجم ذرات جامد خاک / وزن خاک خشک) = وزن مخصوص حقیقی خاک

در برخی موارد لازم‌است مقدار آب در واحد وزن را به‌مقدار آب در واحد حجم تبدیل کرد، چون مقدار خاکی را که توسط سیستم ریشه‌ای گیاه اشغال می‌شود به‌صورت حجم نه وزن بیان می‌کنند. معیار مهم در این رابطه تراکم طول ریشه است که واحد آن سانتی‌متر طول ریشه بر سانتی‌مترمکعب حجم خاک است. با ضرب‌کردن مقدار حجمی آب خاک در عمق خاک می‌توان عمق آب را در هر واحد سطح زمین به‌دست آورد. همچنین، با ضرب‌کردن رطوبت وزنی در وزن مخصوص ظاهری خاک، رطوبت حجمی به‌دست می‌آید.

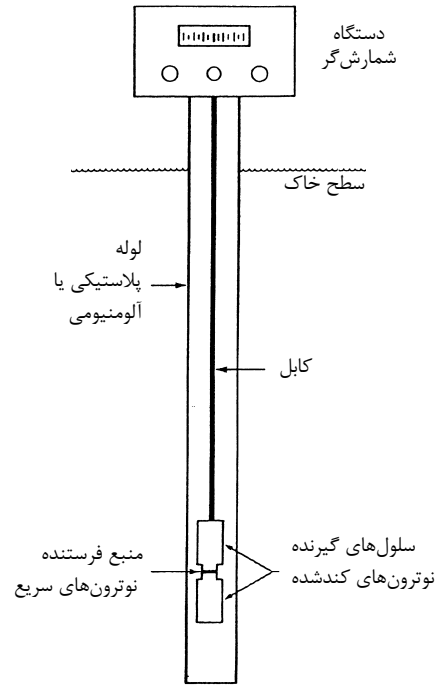
به‌هرحال، بیان مقدار آب خاک به‌صورت درصد از وزن خاک خشک یا حجم خاک دست نخورده برای توصیف میزان آب قابل‌دسترس گیاه و همچنین آب موردنیاز گیاه کافی نیست، مگر در مواقعی که منحنی پتانسیل آب خاک دربرابر مقدار رطوبت آن یا ظرفیت زراعی و نقطه پژمردگی دایم خاک معلوم باشد. درصد معینی از آب خاک که ممکن‌است برای یک خاک شنی در حد اشباع باشد، ممکن‌است در یک خاک رسی زیر نقطه پژمردگی دائم باشد.

از معایب این روش می‌توان به تعداد زیاد نمونه‌برداری‌ها که اغلب موجب ازبین‌رفتن گیاهان می‌شود، به‌هم‌خوردن خاک و نیاز به پرکردن سوراخ‌های متعدد، دشواری نمونه‌برداری در خاک‌های دارای سنگریزه و خاک‌های سنگین و غیریکنواخت اشاره کرد. به‌هرحال، این روش پرزحمت بوده و به‌همین دلیل بسیاری‌از محققین روش‌های غیرمستقیم را ترجیح می‌دهند، ولی اگر به‌درستی انجام شود دقیق‌ترین برآورد از آب خاک را به‌دست می‌دهد (کرامر، ۱۹۹۵).

۴-۴-۲ استفاده از نوترون‌متر

استفاده از نوترون‌متر متداول‌ترین روش غیرمستقیم اندازه‌گیری آب خاک است. این روش بر این حقیقت استوار است که اگر از یک منبع رادیواکتیو که معمولاً رادیوم و بریلیوم است، نوترون‌هایی با انرژی زیاد خارج شود، این نوترون‌ها با هسته اتم‌های مجاور برخورد می‌کنند. حال اگر هسته این اتم‌ها سخت و سنگین باشد، نوترون‌ها پس‌از برخورد، مانند برخورد توپی به دیوار، برمی‌گردند و درضمن سرعت اولیه خود را نیز حفظ می‌کنند. برعکس، اگر ذراتی که نوترون به آن‌ها برخورد می‌کند، از اندازه و جرم مشابه نوترون برخوردار باشند، دراین‌صورت تقریباً نیمی از انرژی اولیه نوترون به ذره جدید منتقل گردیده و هر دو با سرعتی برابر که معادل نصف سرعت اولیه نوترون است، دور می‌شوند. دراین‌حالت، به این نوترون‌ها که سرعت آن‌ها کم شده است نوترون‌های کندشده می‌گویند. سرعت نوترون‌های سریع حدود ۱۶۰۰ کیلومتر در ثانیه است، درحالی‌که برای نوترون‌های کندشده سرعت در حدود ۲٫۷ کیلومتر در ثانیه می‌باشد (کرامر، ۱۹۹۵).

در خاک عناصر فراوانی برای کندکردن سرعت نوترون‌ها نیست. ازآن‌جایی‌که جرم هسته اتم هیدروژن مساوی جرم نوترون است، بنابراین، هیدروژن مؤثرترین عامل در ایجاد نوترون‌های کندشده است. درواقع،

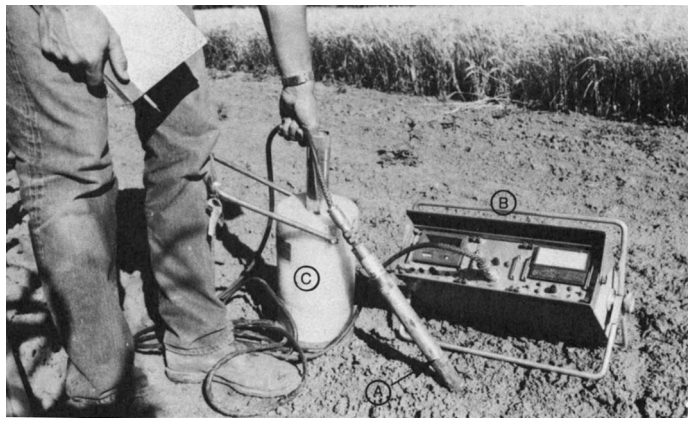


شکل۳-۴ نوترون‌متر از یک لوله متشکل از یک منبع نوترون‌های سریع و یک شمارش‌گر برای شمارش تعداد نوترون‌های کندشده تشکیل شده است که این شمارش‌گر ازطریق یک آمپلی‌فایر به صفحه سنجش متصل می‌شود. تراکم نوترون‌های کندشده در اطراف میله به غلظت هیدروژن موجود در خاک و درنتیجه به حجم آب موجود در خاک بستگی دارد (کرامر، ۱۹۹۵).

نوترون‌های کندشده با اجزای مختلف خاک برخورد کرده و به‌تدریج جذب هسته‌های موجود در آن‌ها می‌شوند. درجه مؤثربودن هسته‌های مختلف موجود در خاک و نقش آن‌ها در کندکردن نوترون‌های سریع بسیار متفاوت است. هسته‌های هیدروژن موجود در خاک بیشترین تأثیر را در کندکردن سرعت نوترون‌ها دارند. مثلاً برای آنکه یک نوترون سریع با انرژی حدود ۲ میلیون الکترون ولت کند شود کافی‌است فقط ۱۸ مرتبه با هسته هیدروژن برخورد کند، درحالی‌که برای رسیدن به‌همین سرعت لازم خواهد بود ۱۱۴ مرتبه با هسته کربن و یا ۱۵۰ مرتبه با هسته اکسیژن برخورد داشته باشد. هرچه عدد جرمی یک عنصر بیشتر باشد تعداد دفعات برخورد بیشتری برای کندشدن نوترون لازم خواهد بود.

به‌هرحال، تراکم نوترون‌های کندشده در اطراف میله تا اندازه زیادی به غلظت هیدروژن موجود در خاک و درنتیجه به حجم آب موجود در خاک بستگی دارد. نوترون‌های کندشده چون به‌صورت یکنواخت در اطراف میله پراکنده‌اند بخشی از آن‌ها وارد میله شده و در آنجا توسط یک سلول[1] ثبت می‌شوند. سلول گیرنده محفظه‌ای است که از گاز تری‌فلورید بور پر شده است. هنگامی‌که نوترون کندشده به هسته بور برخورد می‌کند جذب آن شده و ذره آلفا گسیل می‌شود. ذرات آلفا به‌نوبه خود پالس‌های الکتریکی ایجاد می‌نماید که می‌توان تعداد این پالس‌ها را توسط گیرنده‌های مخصوص ثبت نمود. تعداد پالس‌های ثبت‌شده در یک دوره زمانی با درصد حجمی رطوبت خاک رابطه مستقیم و خطی دارد.

1. Detector cell

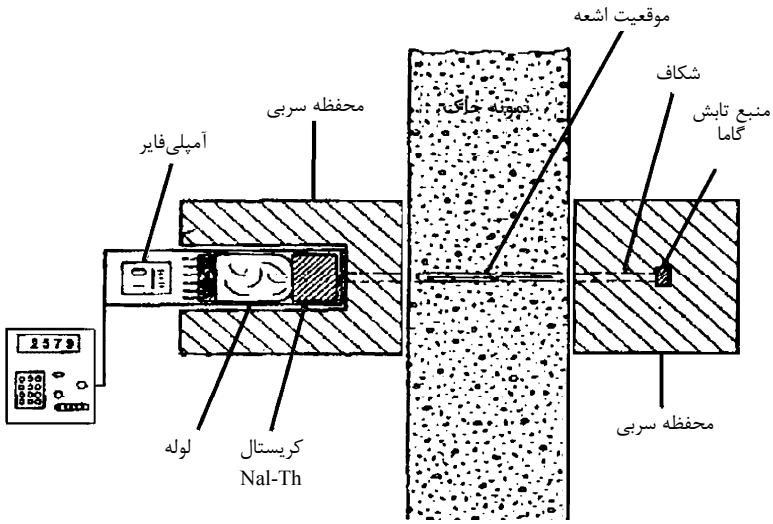


شکل۴-۴ نحوه استفاده از نوترون‌متر در مزرعه. با کالیبراسیون میزان شمارش نوترون‌های کندشده با مقدار آب خاک می‌توان در دفعات بعد در همان محل از روی میزان شمارش به‌مقدار آب خاک پی‌برد (میلر و داناهو، ۱۹۹۰).

نوترون‌متر (شکل۳-۴) از یک لوله متشکل از یک منبع نوترون‌های سریع و یک شمارش‌گر برای شمارش تعداد نوترون‌های کندشده تشکیل شده است که این شمارش‌گر ازطریق یک آمپلی‌فایر به صفحه سنجش دستگاه متصل می‌شود. به هنگام استفاده منبع و شمارش‌گر در داخل یک لوله پلاستیکی یا آلومینیومی به پایین فرستاده می‌شود و عمل قرائت دستگاه در عمق‌های موردنظر انجام می‌گیرد. با کالیبراسیون میزان شمارش با مقدار آب خاک، می‌توان در دفعات بعد در همان محل از روی میزان شمارش به‌مقدار آب خاک پی برد (شکل۴-۴).

بنابراین، از روی شمارش نوترون‌های کندشده در مجاورت منبع تولید نوترون‌های سریع می‌توان مقدار اتم‌های هیدروژن را تخمین زد. چون مهم‌ترین منبع هیدروژن در اکثر خاک‌ها آب است، از این اصل می‌توان برای اندازه‌گیری آب خاک سود برد. البته در خاک‌هایی که تراکم ریشه زیاد است و یا در خاک‌هایی که دارای مقدار زیادی بقایای آلی می‌باشند، ممکن‌است مقدار هیدروژن آلی بر تخمین مقدار آب مؤثر باشد. اما این مقدار هیدروژن درمقایسه‌با هیدروژن موجود در آب خاک کم است و می‌توان از آن صرف‌نظر کرد. نوترون‌متر متوسط رطوبت خاک را در حجم کره‌ای به شعاع ۲۰ سانتی‌متر اندازه‌گیری می‌کند.

مزیت این روش نسبت به‌روش جرمی این‌است‌که اولاً اندازه‌گیری به‌سرعت انجام شده و نیازی به صرف وقت ۲۴ ساعت برای خشک‌کردن نمونه‌ها نیست. ثانیاً اندازه‌گیری مستقیماً در صحرا و در شرایط طبیعی صورت می‌گیرد. از عیوب این دستگاه گرانی بسیار زیاد آن، خطرات ناشی‌از تابش نوترون، داشتن اجزای الکتریکی ظریف، به‌هم‌خوردگی خاک برای جایگذاری لوله ارزیابی، تحت‌تأثیر قرارگرفتن نتایج در اثر وجود سایر منابع هیدروژن مثل مواد آلی و عناصری



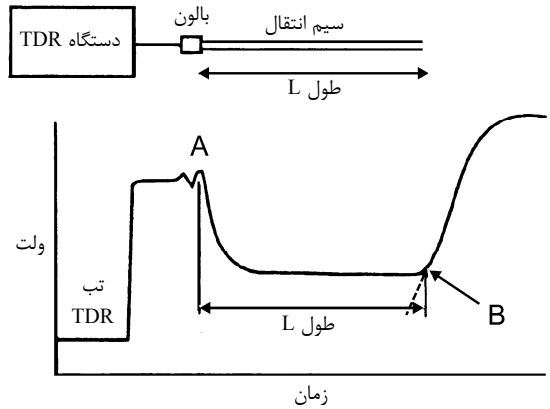
شکل۵-۴ اندازه‌گیری رطوبت خاک به‌روش تابش گاما. کاهش شدت تابش به چگالی، رطوبت و ضخامت نمونه خاکی که تابش از آن عبور می‌کند، بستگی دارد. اگر چگالی خاک ثابت باشد، تغییرات شدت تابش به رطوبت خاک ارتباط دارد (علیزاده، ۱۳۸۳).

مثل کلر، آهن و بور و غیرقابل استفاده‌بودن دستگاه برای اندازه‌گیری رطوبت در نزدیکی سطح خاک است. انواع جدید نوترون‌متر نیاز به کالیبراسیون نداشته و سنجش آن‌ها برای مواد تأثیرگذار قابل‌تصحیح است. همچنین، این انواع جدید قادرند رطوبت خاک در نزدیک سطح زمین را نیز اندازه‌گیری کنند (میلر و داناهو، ۱۹۹۰).

۴-۴-۳ استفاده از دستگاه تابش گاما

یکی از روش‌های تابشی برای تعیین رطوبت خاک استفاده از دستگاههایی است که تابش گاما را به‌داخل خاک گسیل می‌دارند. اگر نمونه‌ای از خاک را انتخاب و از یک طرف تابش گاما را وارد آن کنیم و در طرف دیگر نمونه شدت تابش را اندازه‌گیری کنیم ملاحظه خواهد شد که از مقدار تابش کاسته شده است. کاهش شدت تابش به چگالی خاک و میزان رطوبت خاک و فاصله‌ای که تابش در خاک طی می‌کند (ضخامت نمونه خاک که تابش از آن عبور می‌کند) بستگی دارد و اگر چگالی خاک ثابت باقی بماند می‌توان گفت که تغییرات شدت تابش به رطوبت خاک بستگی دارد.

در دستگاه تابش گاما منبع رادیواکتیو در داخل محفظه سربی قرار گرفته است تا درحالت عادی خطرات ناشی‌از آن به‌حداقل برسد (شکل۵-۴). پس‌از آنکه تابش‌های تولیدشده به‌وسیله منبع رادیواکتیو از داخل خاک عبور کرد در طرف دیگر یک وسیله حساس تابش‌های مستهلک‌شده را دریافت و ثبت می‌نماید. با این روش می‌توان رطوبت را در هر مقطعی از خاک تعیین کرد.



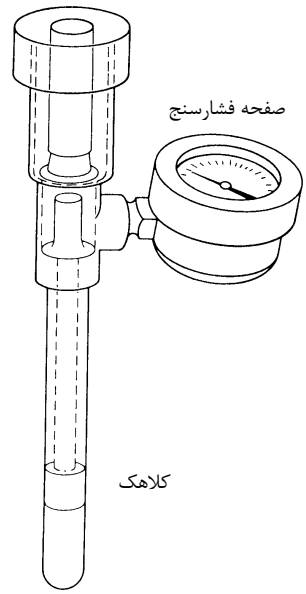
شکل۶-۴ اجزای تشکیل‌دهنده دستگاه TDR و تیپ منحنی‌های حاصل از آن. نقطهA زمانی است که سیگنال وارد خاک شده و نقطهB نشان‌دهنده زمان برگشت آن است. سرعت انتشار علائم با مقدار ثابت دی‌الکتریک خاک که تابعی از رطوبت آن می‌باشد نسبت معکوس دارد (علیزاده، ۱۳۸۳).

۴-۴-۴ روش انعکاس‌سنجی زمانی

یکی‌از روش‌های نسبتاً جدید در اندازه‌گیری میزان رطوبت خاک روش انعکاس‌سنجی زمانی[1] است که اصطلاحاً روش TDR نام گرفته است (علیزاده، ۱۳۸۳). در این روش دو میله فلزی موازی، که معمولاً از جنس مس یا فولاد انتخاب می‌شوند، به یک دستگاه گیرنده متصل می‌باشند (شکل۶-۴). این دو میله سپس به‌داخل خاک فرو برده می‌شوند. میله‌ها که قطرشان حدود ۵ میلی‌متر است به‌عنوان هادی عمل کرده و خاکی که بین میله و اطراف آن‌ها واقع شده است نقش محیط دی‌الکتریک را ایفا می‌کند. حال اگر دستگاه TDR علائمی را ایجاد کرده و آن‌را در طول میله‌های موازی منتشر نماید، سرعت این علائم که با فرکانس زیاد خارج شده‌اند توسط موادی مانند خاک مرطوب که ثابت دی‌الکتریک آن‌ها زیاد است کاهش پیدا می‌کند (به‌طورکلی، دی‌الکتریک به معنی نارسانابودن الکتریسیته است و جسمی که بین دو سطح باردار قرار می‌گیرد مانع‌از تشکیل شبکه جریان بار الکتریکی می‌گردد).

سیگنال‌هایی که سرعت آن‌ها کم شده است از انتهای میله منعکس شده و پس‌از برگشت وارد دستگاه می‌شوند. این دستگاه زمان بین فرستادن و دریافت علائم منعکس‌شده را اندازه‌گیری می‌کند. سرعت انتشار علائم با مقدار ثابت دی‌الکتریک خاک که تابعی از رطوبت آن می‌باشد نسبت معکوس دارد. به‌این‌ترتیب که هرچه رطوبت خاک افزایش یابد، ثابت دی‌الکتریک افزایش یافته و بنابراین سرعت انتشار علائم کاهش و فاصله زمانی بین رفت و برگشت علائم افزایش پیدا می‌کند.

1. Time domain reflectometry



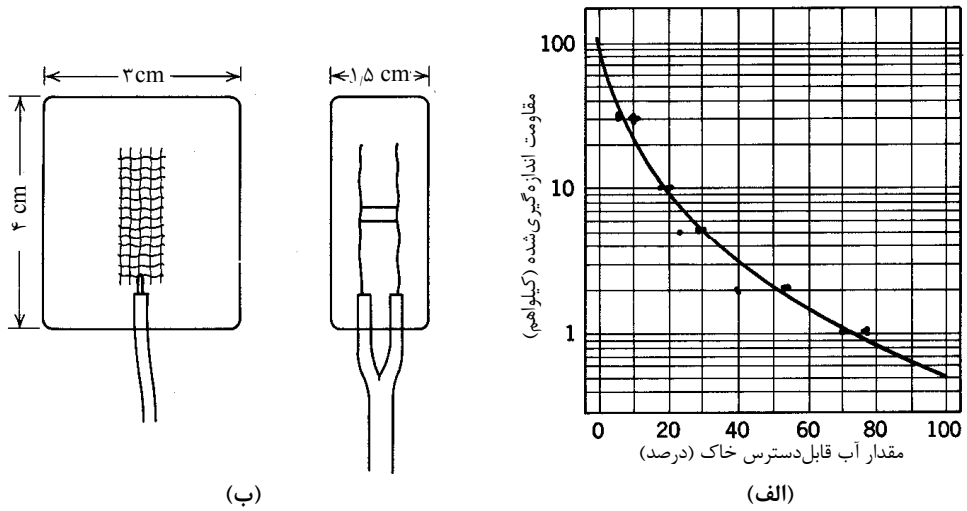
شکل۷-۴ تانسیومتر از یک لوله پُرازآب که درانتهای آن یک کلاهک متخلخل قرار دارد، تشکیل شده است. لوله پُرازآب به یک فشارسنج متصل است و مقدار فشار منفی آب داخل لوله را اندازه‌گیری می‌کند (کرامر، ۱۹۹۵).

از دستگاه TDR به‌خوبی می‌توان در اندازه‌گیری رطوبت خاک برای اهداف آبیاری و مطالعات آب و خاک استفاده کرد. در این دستگاه فاصله میله‌هایی که درخاک فروبرده می‌شوند حدود ۵ سانتی‌متر است. به‌این‌ترتیب، در دستگاه TDR رطوبت استوانه‌ای از خاک اندازه‌گیری می‌شود که محور آن منطبق بر خط وسط میله‌ها و ارتفاع آن معادل طول میله‌ها است. نکته قابل‌توجه درمورد این دستگاه، که غالباً باعث ایجاد اشتباه در اندازه‌گیری‌ها می‌گردد، عدم‌تماس کامل میله‌ها با خاک است. این‌حالت به‌خصوص در خاک‌های خشک و منقبض‌شده صورت می‌گیرد. برای رفع این مشکل توصیه می‌شود که میله‌ها به‌صورت مایل در خاک فرو برده شوند.

هرچند سرعت سیگنال‌های TDR تحت‌تأثیر هدایت الکتریکی محلول خاک قرار نمی‌گیرد، ولی شدت سیگنال‌ها (کاهش ولتاژ) می‌تواند به‌عنوان شاخصی از مقدار شوری محلول خاک مورداستفاده قرار گیرد. از این نظر، دستگاه TDR برای اندازه‌گیری شوری خاک (ولی با دقت کمتر) نیز می‌تواند مورداستفاده قرار گیرد.

۴-۴-۵ تانسیومتر

[illegible] برای اندازه‌گیری سیستم پتانسیل آب خاک در مزرعه، استفاده از تانسیومتر است. از این وسیله درصورتی‌که کالیبراسیون انجام شده باشد می‌توان برای تعیین‌مقدار رطوبت خاک نیز استفاده کرد. تانسیومتر از یک لوله پُرازآب، که درانتهای آن یک کلاهک متخلخل قرار دارد، تشکیل شده است. لوله پُرازآب به یک فشارسنج (سنجنده خلأ) متصل است و کلاهک را می‌توان در هر عمقی قرار داد (شکل۷-۴).



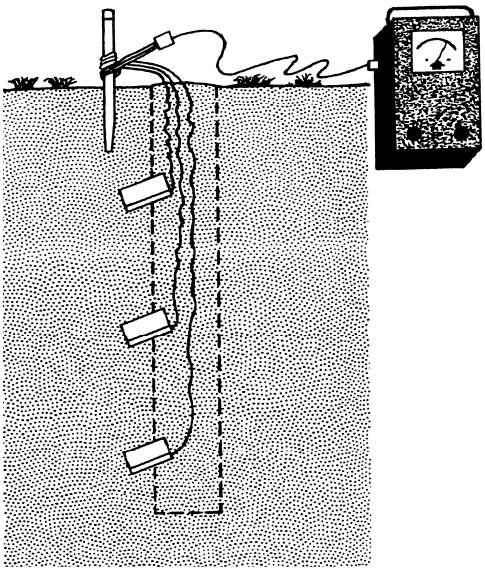
شکل۸-۴ (الف) رابطه مقاومت الکتریکی با مقدار آب در خاک؛ (ب) ساختمان بلوک گچی از مقابل و کنار. هدایت الکتریکی قالب متخلخل به‌عنوان تابعی از رطوبت جذب‌شده از خاک به‌شمار می‌رود (کرامر، ۱۹۹۵).

فشارسنج، مقدار فشار منفی (مکش) آب داخل لوله را که ازطریق کلاهک با پتانسیل ماتریک آب خاک درحال‌تعادل است، اندازه‌گیری می‌کند. دقت تانسیومتر در خاک‌های مرطوب بسیار خوب است، ولی اگر پتانسیل ماتریک کمتر از ۰٫۰۸ MPa- شود، در اثر مکش ایجادشده، هوا به‌داخل آن نفوذ کرده و استفاده از این وسیله غیرعملی می‌شود.

از معایب این روش می‌توان به موارد زیر اشاره کرد: (۱) گرچه رشد سریع گیاه معمولاً در محدوده رطوبتی انجام می‌شود که این وسیله به آن حساس است (پتانسیل آب حدود ۰٫۰۳- تا ۰٫۰۸- مگاپاسکال)، ولی محاسبه پتانسیل‌های آب پایین‌تر نیز برای ما اهمیت دارند که با این دستگاه قابل‌سنجش نیستند، (۲) هربار پس‌از ورود هوا به لوله باید مجدداً لوله از آب پر شود، و (۳) رشد زیاد ریشه در اطراف کلاهک می‌تواند در سنجش میزان پتانسیل ماتریک ایجاد خطا کند.

۴-۴-۶ بلوک‌های مقاومت الکتریکی

بلوک‌های مقاومت الکتریکی از یک بلوک گچی که در داخل آن الکترودهایی قرار دارند، تشکیل شده است (شکل۸-۴). بلوک‌های گچی در داخل خاک و در عمق موردنظر قرار داده می‌شوند و با سیم‌هایی کاملاً عایق‌کاری‌شده به‌دستگاه اندازه‌گیری مقاومت متصل می‌شوند (شکل۹-۴). چون مقدار آب قطعات گچی تابعی از تغییرات رطوبت خاک است، محلولی که بین الکترودها قرار می‌گیرد بستگی به‌مقدار آب خاک دارد و درنتیجه تغییرات مقاومت الکتریکی آن به‌مقدار آب خاک مرتبط است. در شرایط معمول بلوک‌های گچی می‌توانند ماهها و حتی سال‌ها در خاک باقی بمانند،

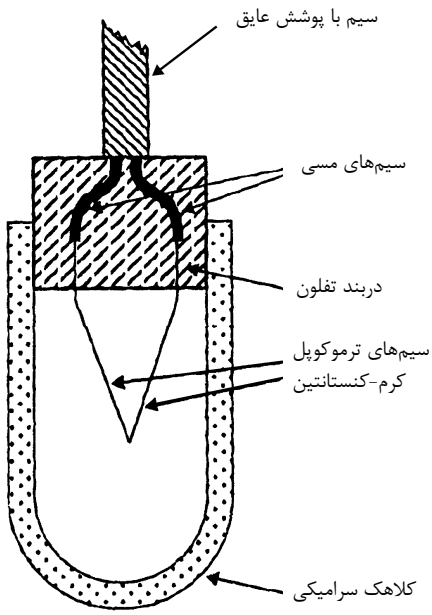


شکل۹-۴ نحوه قرارگیری بلوک‌های گچی در خاک مزرعه. بلوک‌های گچی در داخل خاک و در عمق موردنظر قرار داده می‌شوند و با سیم‌هایی کاملاً عایق‌کاری‌شده به‌دستگاه اندازه‌گیری مقاومت متصل می‌شوند (میلر و

ولی اگر از گچ معمولی یا گچ پاریس (شکسته‌بندی) ساخته شده باشند در محیط‌های اسیدی و مرطوب تجزیه شده و اغلب بیش‌از یک فصل دوام نمی‌آورند. عمر بلوک‌های گچی را می‌توان با فروبردن آن‌ها در صمغ افزایش داد. حساسیت بلوک‌های گچی معمولی در خاک‌های خشک بیشتر از خاک‌های مرطوب است.

انواعی از بلوک‌های گچی که در آن‌ها الکترودها داخل نایلون یا فایبرگلاس قرار داده می‌شوند، دارای عمر طولانی بوده و علاوه بر سرعت عمل در پتانسیل‌های بالاتر از ۰٫۰۱ MPa-، درمقایسه‌با انواع گچی حساس‌تر هستند. ولی حساسیت آن‌ها نسبت به‌مقدار نمک خاک بیشتر از نوع گچی است و در خاک‌های خشک حساسیت کمتری دارند. بلوک‌های گچی دربرابر نمک‌ها حساسیت کمتری نشان می‌دهند.

واسنجی بلوک‌ها به دو صورت انجام می‌شود: (۱) کالیبراسیون مقاومت الکتریکی قرائت‌شده دربرابر مقدار آب موجود در خاک، و (۲) کالیبراسیون دربرابر پتانسیل ماتریک بلوک. درحالت اخیر، برای انجام کالیبراسیون، بلوک‌ها را در داخل دستگاه صفحه فشاری قرار داده و مقدار مقاومت آن‌ها تحت‌فشارهای مختلف (پتانسیل‌های مختلف) اندازه‌گیری می‌شود. دراین‌صورت، می‌توان از روی قرائت میزان مقاومت به پتانسیل ماتریک خاک پی برد. برای کالیبراسیون حالت اول، می‌توان قرائت مقاومت‌ها را با مقدار رطوبت خاک نزدیک بلوک‌ها (وزنی یا حجمی) واسنجی کرد. حالت دوم خاص بلوک بوده و در کلیه خاک‌ها همان خواهد بود، ولی کالیبراسیون حالت اول از خاکی به خاک دیگر تغییر می‌یابد و لازم‌است برای هر خاک جداگانه انجام شود. عیب این روش آن‌است‌که دستگاه باید برای هر خاکی واسنجی شود.



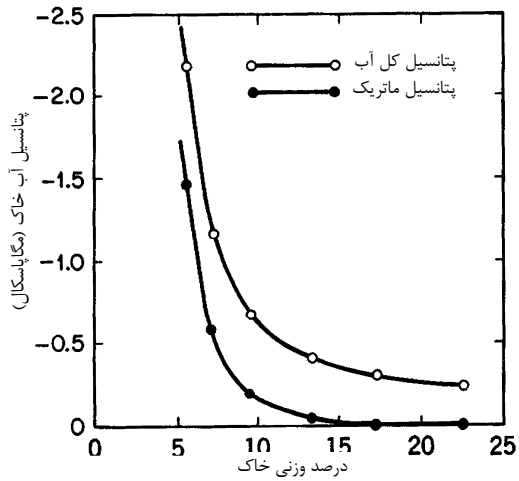
شکل۱۰-۴ نمونه‌ای از یک ترموکوپل سایکرومتر برای اندازه‌گیری پتانسیل آب خاک. این دستگاه از محفظه‌ای کوچک از سرامیک متخلخل درست شده است و درون خاک قرار داده می‌شود. ازآنجاکه بخار آب به‌سادگی از سرامیک عبور می‌کند، فشار بخار هوای درون محفظه سرامیکی با فشار بخار هوای خاک در تعادل باقی می‌ماند (علیزاده، ۱۳۸۳).

۴-۴-۷ ترموکوپل‌سایکرومتر

به‌نظر می‌رسد بهترین روش اندازه‌گیری پتانسیل آب خاک، استفاده از ترموکوپل‌سایکرومتر باشد (thermocouple psychrometry) (شکل۱۰-۴). چنان‌که در فصل۲ توضیح داده شد (رابطه۱۵-۲) پتانسیل آب در هر سیستمی، ازجمله خاک، از روی رطوبت نسبی فاز گازی در تعادل با آن قابل‌تعیین می‌باشد. در این روش رطوبت نسبی در داخل یک محفظه چینی یا سرامیکی کوچک و دارای منافذ، که با فاز گازی خاک ارتباط دارد، اندازه‌گیری می‌شود و سپس رطوبت نسبی به پتانسیل آب برگردانده می‌شود (براساس رابطه۱۵-۲). همان طور که از نام دستگاه پیداست (نم‌سنج دما جفت)، رطوبت نسبی برمبنای تغییردما در محل اتصال دو سیم فلزی از جنس مختلف و ایجاد جریان الکتریکی، اندازه‌گیری می‌شود.

۴-۴-۸ اندازه‌گیری پتانسیل ماتریک

در خاک‌هایی با میزان املاح کم، پتانسیل آب عموماً از پتانسیل ماتریک تشکیل شده است. برای تعیین پتانسیل آب در چنین حالتی اگر منحنی مشخصه رطوبتی خاک دردست باشد، با تعیین مقدار آب نمونه در آزمایشگاه و استفاده از منحنی مشخصه رطوبتی خاک می‌توان به پتانسیل ماتریک و درنتیجه پتانسیل آب پی برد (شکل۱۱-۴). اگر مقدار املاح خاک مانند خاک‌های شور و خاک‌هایی که کود زیادی به آن‌ها داده شده است زیاد باشد، درآن‌صورت پتانسیل آب با پتانسیل ماتریک برابر نبوده ($\Psi_w \neq \Psi_m$) و پتانسیل اسمزی در محاسبه پتانسیل آب قابل‌صرف‌نظرکردن نیست.



شکل۱۱-۴ رابطه پتانسیل ماتریک و پتانسیل آب با مقدار رطوبت خاک. با تعیین مقدار آب نمونه در آزمایشگاه و استفاده از منحنی مشخصه رطوبتی خاک می‌توان به پتانسیل ماتریک و درنتیجه پتانسیل آب پی برد (کرامر، ۱۹۹۵).

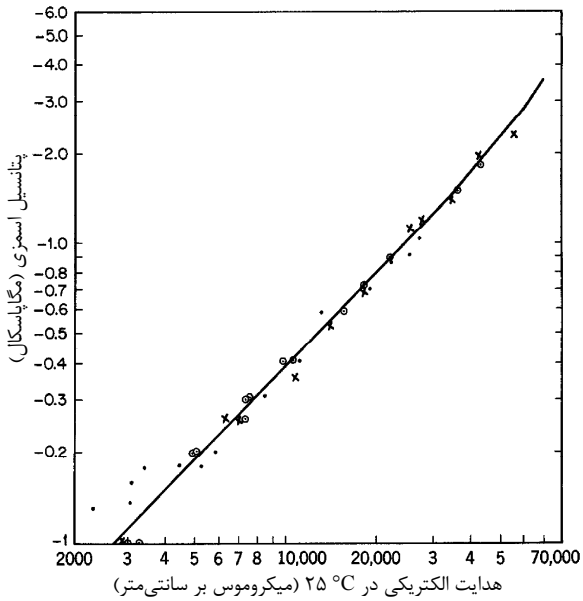
برای تعیین منحنی مشخصه آب خاک در آزمایشگاه اغلب از دستگاه صفحه فشاری[1] یا غشای فشاری[2] استفاده می‌شود (مراجعه شود به فصل۶، شکل۵-۶ و ۶-۶). در این روش نمونه خاک که قبلاً مرطوب شده است روی غشایی که نسبت به آب و اجسام حل‌شدنی نفوذپذیر است، قرار می‌گیرد. سپس به این نمونه خاک از بالا فشار و یا از پایین مکش اعمال شده که درنتیجه آب از نمونه خارج می‌شود. وقتی جریان آب خروجی متوقف شد، بدین معنا است که بین پتانسیل ماتریک نمونه و فشار یا مکش وارده تعادل برقرار شده ($P=-\Psi_m$) و بنابراین پتانسیل ماتریک برابر فشار وارده است. در این هنگام نمونه را بیرون می‌آورند و مقدار رطوبت آن‌را اندازه می‌گیرند.

غشای به‌کاررفته از جنس استات سلولز یا سرامیک متخلخل است و برروی صفحه فلزی مشبک قرار داده می‌شود. در خاک‌هایی که بر اثر خشک‌شدن چروکیده می‌شوند، اشکالاتی در تماس بین نمونه خاک و غشا به‌وجود می‌آید. مقدار آب خاک در فشار ۱٫۵ MPa که با این روش به‌دست می‌آید، تقریب خوبی از نقطه پژمردگی دائم می‌باشد.

۹-۴-۴ اندازه‌گیری پتانسیل اسمزی

پتانسیل اسمزی نمونه را فقط بعد از استخراج محلول خاک می‌توان اندازه گرفت. بدین‌منظور ابتدا نمونه گل اشباع تولید شده، سپس از آن عصاره گرفته می‌شود و سرانجام پتانسیل اسمزی عصاره اشباع اندازه‌گیری می‌شود. پتانسیل اسمزی عصاره را می‌توان با روش کریوسکوپی، یا روش استفاده از ترموکوپل‌سایکرومتر، یا اندازه‌گیری هدایت الکتریکی آن به‌دست آورد. پتانسیل اسمزی که از عصاره اشباع خاک به‌دست می‌آید را می‌توان برای رطوبت حقیقی خاک اصلاح کرد. شکل۱۲-۴ رابطه هدایت الکتریکی عصاره با پتانسیل اسمزی را نشان می‌دهد.

1. Pressure plate
2. Pressure membrance



شکل۱۲-۴ رابطه پتانسیل اسمزی محلول با هدایت الکتریکی آن. مشاهده می شود که با افزایش هدایت الکتریکی پتانسیل اسمزی کاهش می‌یابد (کرامر، ۱۹۹۵).

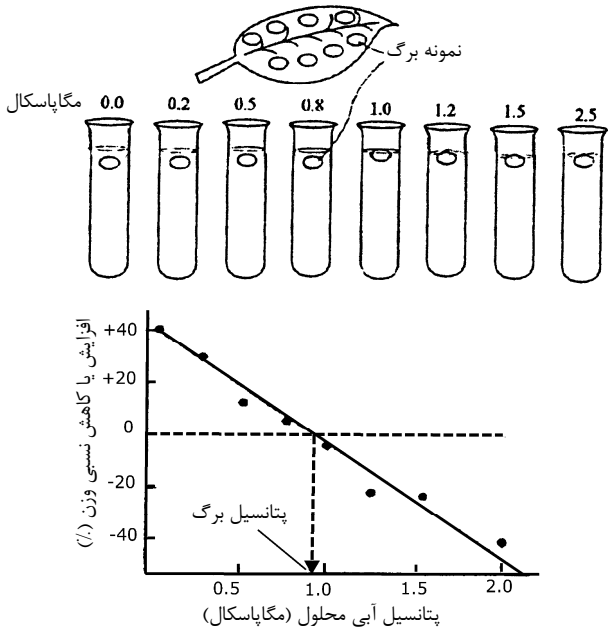
۴-۵ اندازه‌گیری مقدار آب و پتانسیل آن در گیاه

باتوجه به اینکه پتانسیل آب گیاه از دو جزء پتانسیل فشاری و پتانسیل اسمزی تشکیل شده است، دراینجا به ذکر روش‌های اندازه‌گیری و محاسبه این دو جزء پرداخته می‌شود.

۴-۵-۱ روش تعادل مایع

در روش تعادل مایع[1] ابتدا محلول‌هایی با پتانسیل‌های اسمزی متفاوت تهیه می‌شود. دامنه این پتانسیل‌های اسمزی ایجادشده باید طوری باشد که شامل پتانسیل آب بافت که معمولاً محدوده آن بین پتانسیل ۰ تا ۲- مگاپاسکال است، باشد. قطعه‌ای از بافت موردنظر در هر یک از این محلول‌ها قرار داده می‌شود. وزن این قطعات قبل و بعد از قرارگیری در محلول اندازه‌گیری می‌شود. محلول‌های حاوی قطعه بافت را با کاغذ آلومینیوم یا پلاستیک پوشانده و سپس به‌مدت ۸ الی ۲۴ ساعت در دمای $4^{\circ}C$ و در تاریکی گذاشته می‌شود. تاریکی از فتوسنتز و افزایش وزن نمونه جلوگیری می‌کند و دمای پایین موجب توقف تنفس و کاهش وزن نمونه می‌گردد. پتانسیل آب بافت عبارت از پتانسیلی است که در آن، بافت نه آب جذب کند و نه آب ازدست بدهد. این پتانسیل را با رسم نموداری که محور y آن اختلاف وزن نمونه در قبل و بعد از قرارگیری در محلول و محور x آن پتانسیل اسمزی محلول است به‌دست می‌آورند. نقطه‌ای که نمودار محور xها را قطع می‌کند برابر پتانسیل اسمزی بافت است (شکل۱۳-۴).

1. Liquid equilibration method



شکل۱۳-۴ تعیین پتانسیل اسمزی به‌روش تعادل مایع. نقطه‌ای که نمودار محور xها را قطع می‌کند برابر پتانسیل اسمزی برگ است.

برای ایجاد پتانسیل‌های اسمزی باید ترجیحاً از موادی مانند ساکاروز، مانیتول یا پلی‌اتیلن گلیکول، که جذب بافت گیاهی نمی‌شوند، استفاده شود. درصورت استفاده از کلریدسدیم ممکن‌است مقداری از آن جذب بافت شده و درنتیجه به‌خاطر تنظیم اسمزی، مقداری آب (بیشتر از حد طبیعی آن) توسط بافت جذب شده و سبب اشکال در اندازه‌گیری شود.

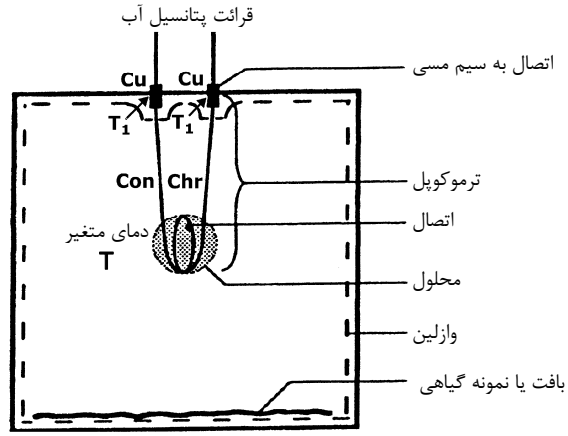
۴-۵-۲ روش تعادل بخار

محاسبه پتانسیل آب گیاه در روش تعادل بخار[1] مشابه روش تعادل مایع است، با این تفاوت که بافت گیاه به‌جای اینکه مستقیماً در داخل محلول قرار گیرد، بااستفاده‌از توری‌های ویژه‌ای برروی محلول قرار می‌گیرد. ازآن‌جایی‌که در این روش بافت گیاه مستقیماً در تماس با محلول قرار نمی‌گیرد، بنابراین، نسبت به‌روش تعادل مایع دقیق‌تر است.

۴-۵-۳ استفاده از ترموکوپل‌سایکرومتر

دراین‌مورد ترموکوپل‌سایکرومتر دستگاهی است که یک محفظه کوچک دارد و بافت گیاهی در داخل این محفظه قرار می‌گیرد. پس‌از چند دقیقه و برقراری تعادل بین بافت و فاز گازی (هوای اتاقک)، رطوبت نسبی فاز گازی اندازه‌گیری شده و سپس از روی این رطوبت نسبی پتانسیل آب، ازطریق رابطه۱۵-۲ (به فصل۲ رجوع شود)، محاسبه می‌شود (شکل۱۴-۴). ازآن‌جایی‌که پتانسیل آب بافت باتوجه به رطوبت نسبی فاز

1. Vapor pressure method



شکل۱۴-۴ استفاده از ترموکوپل‌سایکرومتر برای اندازه‌گیری پتانسیل آب نمونه گیاهی. پس‌از برقراری تعادل بین بافت و فاز گازی (هوای اتاقک)، رطوبت نسبی فاز گازی اندازه‌گیری شده و سپس از روی این رطوبت نسبی، پتانسیل آب محاسبه می‌شود (کافی و همکاران، ۱۳۷۸).

گازی محاسبه می‌شود، برقراری کامل تعادل بین بافت و فاز گازی جهت تعیین صحیح پتانسیل آب بافت لازم است. ذکر این نکته ضروری است که ترموکوپل‌سایکرومتر پتانسیل آب دیواره‌های سلولی (فضای اپوپلاست) را اندازه‌گیری می‌کند، بنابراین، باید پتانسیل آب دیواره‌های سلول مشابه درون سلول (پروتوپلاست) بوده و پتانسیل اندازه‌گیری‌شده مشابه پتانسیل درون سلول درنظر گرفته شود.

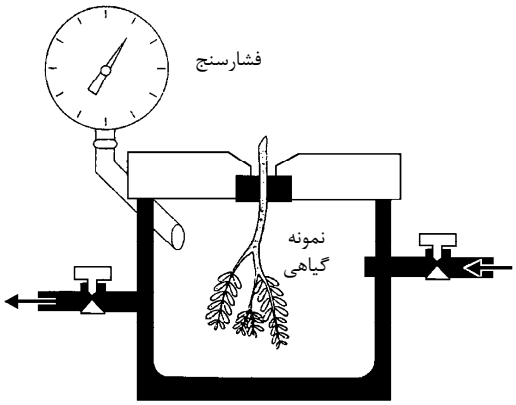
از ترموکوپل‌سایکرومتر برای اندازه‌گیری پتانسیل اسمزی بافت نیز استفاده می‌شود. برای این منظور، ابتدا بافت گیاهی در دمای بسیار کم قرار می‌گیرد تا یخ بزند. سپس برای رسیدن به دمای معمول بافت گرم می‌شود. با یخ‌زدن بافت گیاه ساختار غشای تونوپلاست (غشای واکوئل) و سلول ازبین رفته و بافت گیاه تبدیل به یک بخش غیرزنده می‌شود. در چنین حالتی، پتانسیل فشاری بافت مرده برابر صفر شده و پتانسیل آب قرائت شده پس‌از آب‌شدن و خروج از حالت یخ‌زدگی بافت و اندازه‌گیری آن بااستفاده‌از دستگاه ترموکوپل‌سایکرومتر معادل پتانسیل اسمزی بافت است. در گیاه، تعیین پتانسیل اسمزی و سایر سنجش‌های مشابه، معمولاً روی آخرین برگ کاملاً توسعه‌یافته انجام می‌گیرد.

لازم‌به‌ذکر است که ترموکوپل‌سایکرومتر دارای انواع مختلفی بوده که در آن‌ها اندازه‌گیری رطوبت نسبی با روش‌های متفاوتی صورت می‌گیرد.

۴-۵-۴ استفاده از محفظه فشاری

دستگاه محفظه فشاری[1] از یک محفظه توخالی جهت قرارگرفتن نمونه (برگ)، یک واشر جهت نگه‌داشتن دمبرگ، یک فشارسنج و یک کپسول هوای فشرده تشکیل شده است. برگ در داخل محفظه

1. Pressure chamber



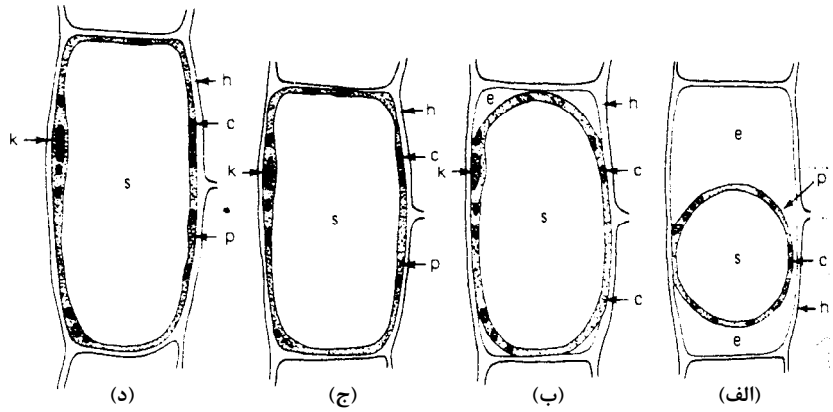
شکل۱۵-۴ اندازه‌گیری پتانسیل آب نمونه گیاهی بااستفاده‌از دستگاه محفظه فشاری. اگر پتانسیل آب برگ در ناحیه سیم‌پلاستی برابر پتانسیل آب برگ ناحیه اپوپلاستی باشد، مقدار فشار قرائت‌شده برابر پتانسیل آب برگ است (علیزاده، ۱۳۸۳).

و به‌طریقی که دمبرگ در بیرون محفظه واقع شود، قرار داده می‌شود (شکل۱۵-۴). باتوجه به نوع برگ‌ها و اینکه دارای دمبرگ و یا بدون‌دمبرگ هستند، نوع واشر به‌کارگرفته‌شده در دستگاه متفاوت است. با بازکردن شیر کپسول هوای فشرده، فشار داخل محفظه به‌تدریج افزایش یافته و درست در لحظه‌ای که اولین قطره آب از برگ درحال خارج‌شدن است، فشار دستگاه قرائت می‌گردد. درصورتی‌که پتانسیل آب برگ در ناحیه سیم‌پلاستی برابر پتانسیل آب برگ در ناحیه اپوپلاستی باشد، مقدار فشار قرائت‌شده در این لحظه برابر پتانسیل آب برگ است. ازآن‌جایی‌که در این دستگاه پتانسیل آب سیم‌پلاست از روی پتانسیل آب اپوپلاست تعیین می‌شود، برابربودن پتانسیل آب سیم‌پلاستی و اپوپلاستی ضروری می‌باشد. لازم‌به‌ذکر است درصورتی‌که پتانسیل اسمزی شیره خام آوند چوبی برابر صفر باشد (حدود صفر)، پتانسیل آب به‌دست‌آمده ازطریق دستگاه محفظه فشاری برابر پتانسیل فشاری آوند چوبی خواهد بود.

ازآن‌جایی‌که درطول شب روزنه‌ها بسته بوده وبین پتانسیل آب گیاه و خاک یک تعادل نسبی برقرار می‌شود، با قرائت پتانسیل آب گیاه در صبح و درست قبل‌از طلوع آفتاب و بازشدن روزنه‌ها (موقع تعادل پتانسیل آب گیاه و خاک) می‌توان پتانسیل آب خاک را ازطریق دستگاه محفظه فشاری به‌طور غیرمستقیم محاسبه کرد.

۴-۵-۵ روش پلاسمولیز

در روش پلاسمولیز ابتدا محلول‌های مختلف با پتانسیل‌های اسمزی متفاوت تهیه شده و سپس نمونه‌های بافت گیاهی در داخل این محلول‌ها قرار داده می‌شوند. پس‌از برقراری تعادل ازنظر پتانسیل آب بین نمونه‌های بافت و محلول‌ها، نمونه‌های میکروسکوپی از بافت تهیه شده و در زیر میکروسکوپ موردبررسی قرار می‌گیرند. پتانسیل آب بافت برابر پتانسیلی از محلول است که در آن، پتانسیل پلاسمولیز شروع شده باشد (شکل۱۶-۴). درواقع غلظت معینی از محلول سبب شروع



شکل۱۶-۴ تعیین پتانسیل آب بافت به‌وسیله روش پلاسمولیز. (الف) سلول گیاهی در محلول ۱۵٪ نیترات پتاسیم با پتانسیل اسمزی ۵- مگاپاسکال؛ (ب) همان سلول در محلول ۶٪ نیترات پتاسیم با پتانسیل اسمزی ۲٫۷- مگاپاسکال؛ (ج) همان سلول در محلول ۴٪ نیترات پتاسیم با پتانسیل اسمزی ۱٫۸- مگاپاسکال؛ و (د) همان سلول بدون‌قراردادن در نیترات پتاسیم. توجه شود که پتانسیل آب بافت برابر پتانسیلی از محلول است که در آن پتانسیل، پلاسمولیز شروع شده باشد.

پلاسمولیز سلول و جداشدن پروتوپلاست از دیواره سلولی می‌شود. لازم‌به‌ذکر است ازآن‌جایی‌که درحالت پلاسمولیز، پتانسیل فشاری برابر صفر و یا تقریباً معادل صفر درنظر گرفته می‌شود، بنابراین، پتانسیل آب درون سلول برابر پتانسیل اسمزی است.

۴-۵-۶ روش کریوسکوپی

روش کریوسکوپی (Cryoscopic) یا روش کاهش نقطه انجماد برای تعیین پتانسیل اسمزی بافت گیاه در آزمایشگاه مورداستفاده واقع می‌شود. در این روش ابتدا بافت گیاهی را به یک بافت مرده تبدیل می‌کنند و سپس بافت مرده را درحالی‌که دما درحال کم‌شدن است (در بافت مرده گیاهی پتانسیل فشاری مساوی صفر و پتانسیل آب بافت برابر پتانسیل اسمزی است)، در زیر میکروسکوپ موردبررسی قرار می‌دهند. درست لحظه‌ای که انجماد صورت گرفته و بلورهای یخی درحال تشکیل‌شدن است، دما یادداشت می‌شود. سپس بااستفاده‌از رابطه۲۴-۲ (به فصل۲ رجوع شود) پتانسیل اسمزی بافت تعیین می‌شود.

۴-۵-۷ پتانسیل فشاری در گیاه

به‌طور معمول در گیاه پتانسیل فشاری اندازه‌گیری نمی‌شود، بلکه پتانسیل آب و پتانسیل اسمزی اندازه‌گیری می‌شوند و پس‌از محاسبه تفاضل آن‌ها، پتانسیل فشاری به‌دست می‌آید ($\psi_w = \psi_s + \psi_p$).

۵

ریشه: نقش، رشد و اندازه‌گیری

در این فصل می‌خوانیم:

۵-۱ ساختمان و رشد ریشه
۵-۲ ناحیه جذب ریشه‌ها
۵-۳ عوامل درونی و بیرونی مؤثر بر رشد ریشه
۵-۴ اندازه‌گیری مشخصات ریشه و سیستم ریشه‌ای

مقدمه

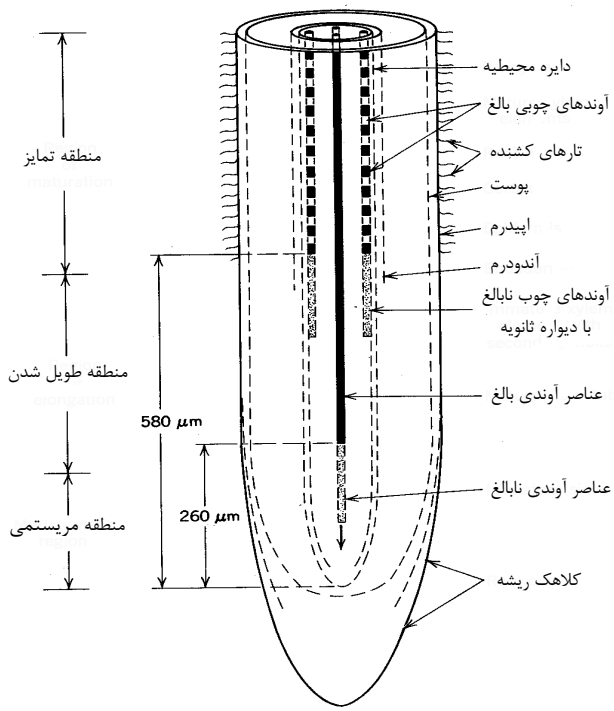
رشد مناسب اندام‌های هوایی گیاه مستلزم داشتن سیستم ریشه‌ای مناسب و گسترده است. درواقع، رشد ریشه و اندام‌های هوایی کاملاً به‌یکدیگر وابسته بوده و در شرایطی‌که یکی‌از آن‌ها معیوب باشد، در وظیفه و رشد اندام دیگر نیز مشکل ایجاد خواهد شد. جذب آب و موادغذایی، استقرار و نگهداری گیاه در خاک، سنتز تعدادی از هورمون‌های گیاهی مانند جیبرلین و سیتوکنین، انتقال آب و موادغذایی به اندام‌های هوایی، ذخیره مواد به‌خصوص در ریشه‌های مسن‌تر و همچنین ریشه‌های ضخیم دولپه‌ای‌ها، احیای عناصر معدنی مانند نیتروژن، فسفر و گوگرد و تکثیر رویشی که ناشی‌از قابلیت رشد جوانه‌های نابجای روی آن‌ها می‌باشد، از مهم‌ترین وظایف ریشه است (کرامر، ۱۹۹۵). به‌هرحال، گرچه ریشه دارای نقش‌های فراوان و مهمی می‌باشد، ولی درمقایسه‌با اندام‌های هوایی، به‌دلیل درمعرض‌دیدنبودن و دشوارتربودن بررسی آن، مطالعات کمتری روی آن انجام شده است (بوهم، ۱۹۷۹).

۵-۱ ساختمان و رشد ریشه

۵-۱-۱ ساختمان و رشد اولیه ریشه[1]

در یک ریشه جوان (یا نوک ریشه) که درحال طویل‌شدن می‌باشد، می‌توان چهار منطقه کلاهک ریشه[2]، منطقه مریستمی[3]، منطقه طویل‌شدن سلول‌ها[4] و منطقه تمایز سلولی[5] را مشخص ساخت (شکل ۱-۵)،

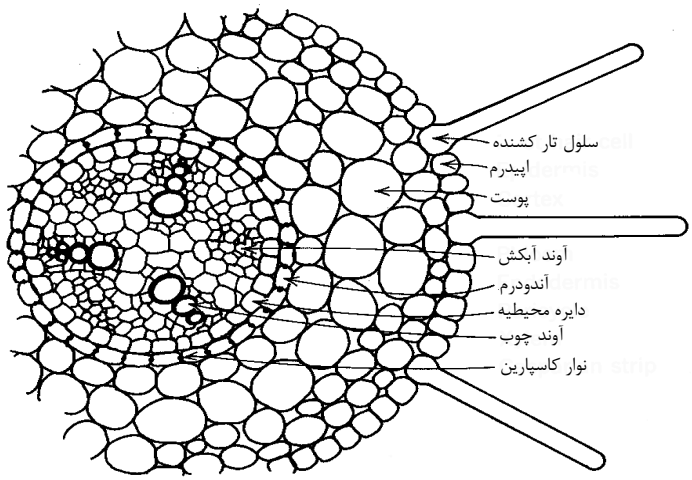
1. Primary growth and structure
2. Root cap
3. Meristematic region
4. Region of cell elongation
5. Region of cell differentiating



شکل ۱-۵ ساختمان اولیه ریشه در برش طولی. فاصله بین نوک ریشه تا منطقه مریستمی، طویل‌شدن و بلوغ باتوجه به نوع و سرعت رشد ریشه متغیر است. ازآن‌جایی‌که انواع مختلف سلول‌ها و بافت‌ها در فواصل متفاوتی از نوک ریشه تمایز حاصل می‌کنند، بنابراین، تعیین مرز دقیق منطقه تمایز سلول‌ها دشوار می‌باشد (کرامر، ۱۹۹۵).

گرچه مرز دقیق و کاملاً مشخصی بین مناطق مذکور وجود ندارد (سالیسبوری و راس، ۱۹۹۶). کلاهک ریشه از مجموعه‌ای از سلول‌ها که آزادانه در کنار یکدیگر قرار گرفته‌اند تشکیل شده و معمولاً از مناطق دیگر کاملاً متمایز است. ازآن‌جایی‌که ارتباط مستقیمی بین کلاهک ریشه و سیستم آوندی آن وجود ندارند، به‌نظر می‌رسد که کلاهک در جذب آب و موادغذایی نقشی ندارد. به‌هرحال، در برخی ریشه‌ها مانند ریشه‌های کوتاه کاج، کلاهک دیده نمی‌شود (کرامر، ۱۹۹۵).

منطقه مریستمی از تعداد زیادی سلول‌های کوچک و کاملاً چسبیده‌به‌هم و دارای دیواره نازک تشکیل شده است که بخش عمده این سلول‌ها را سیتوپلاسم تشکیل می‌دهد. به‌دلیل وجود مقاومت زیاد در مسیر حرکت آب و املاح از سیتوپلاسم و نداشتن سیستم هادی در منطقه مریستمی، آب و املاح نسبتاً کمی از این منطقه جذب می‌شود. ازآن‌جایی‌که آوند آبکش تا منطقه مریستمی تمایز پیدا نکرده و موادغذایی برای رسیدن به این بخش باید ازطریق انتشار از یک لایه ضخیم از سلول‌ها عبور کنند، احتمالاً بر اثر محدودیت تأمین موادغذایی، رشد در بخش انتهایی این منطقه دچار محدودیت می‌باشد.



شکل۲-۵ ساختمان اولیه ریشه دربرش عرضی. تارهای کشنده تعدادی از سلول‌های برآمده لایه اپیدرم یا در بعضی مواقع لایه هیپودرم زیر آن بوده و سبب افزایش قابل‌توجه سطح تماس ریشه با خاک و کاهش مسافت طی شده یون‌ها و آب برای رسیدن به سطح ریشه می‌شوند (نوبل، ۱۹۹۴).

به‌طورکلی، رشد ریشه ناشی‌از تقسیم سلولی و افزایش فشار به‌وسیله سلول‌های تازه تشکیل شده است. در نزدیکی نوک ریشه، رشد ازطریق تقسیم سلولی انجام می‌شود، ولی در فاصله‌ای کمتر از یک میلی‌متر آن طرف‌تر از نوک ریشه، معمولاً یک منطقه طویل‌شدن سریع سلول‌ها وجود دارد. پس‌از این منطقه، منطقه تمایز سلول‌ها واقع شده است. چون انواع مختلف سلول‌ها و بافت‌ها در فواصل متفاوتی از نوک ریشه تمایز حاصل می‌کنند، بنابراین، تعیین مرز دقیق منطقه تمایز سلول‌ها دشوار می‌باشد.

همچنان‌که درقاعده منطقه طویل‌شدن، طویل‌شدن سلول‌های تازه‌طویل‌شده با دیواره‌های نازک سلولی متوقف می‌شود، تمایز آن‌ها به اپیدرم[1]، پوست[2] و استوانه مرکزی[3] آغاز می‌شود که ساختمان اولیه یک ریشه را تشکیل می‌دهند. ساختمان اولیه یک ریشه دولپه‌ای درشکل‌های۱-۵ و ۲-۵ نشان داده‌شده است.

اپیدرم و تارهای کشنده

لایهٔ ریشه‌های مویی یا تارهای کشنده[4]، لایه چوب‌پنبه و پارانشیم پوستی در پوست ریشه و به‌ترتیب از خارج به‌داخل قرار گرفته‌اند. ازآن‌جایی‌که اپیدرم و تارهای کشنده در تماس مستقیم با خاک هستند، بنابراین، به‌عنوان سطوحی که آب و موادغذایی ازطریق آن‌ها وارد ریشه می‌شوند، حائزاهمیت هستند.

1. Epidermis
2. Context
3. Stele
4. Root hairs

اپیدرم از یک ردیف سلول‌ها با دیواره نسبتاً نازک تشکیل شده است. تارهای کشنده تعدادی از سلول‌های برآمده لایه اپیدرم یا در بعضی مواقع لایه هیپودرم (hypodermis) زیر آن بوده و سبب افزایش قابل‌توجه سطح تماس ریشه با خاک و کاهش مسافت طی‌شده یون‌ها و آب برای رسیدن به سطح ریشه می‌شوند. لازم‌به‌ذکر است هیپودرم یک لایه سلولی فشرده بوده که بلافاصله در زیر لایه سلولی فشرده اپیدرم قرار گرفته است (سالیسبوری و راس، ۱۹۹۶).

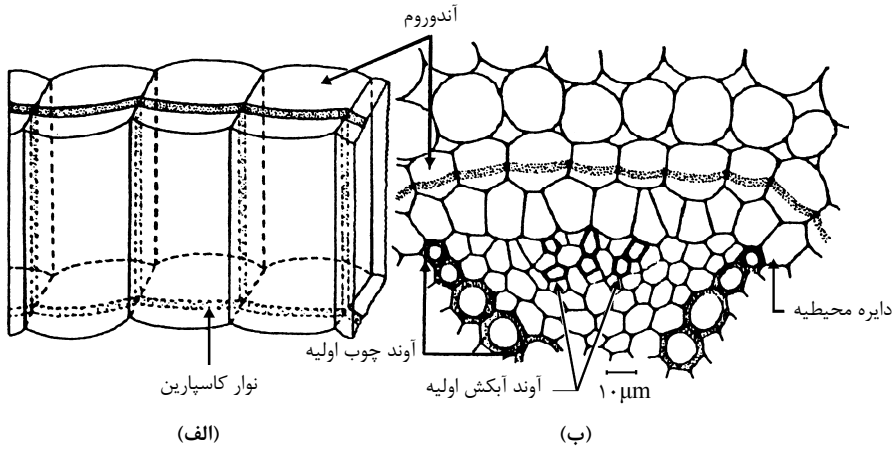
تعداد تارهای کشنده باتوجه به گونه گیاهی و شرایط خاک متغیر است، ولی به‌طورکلی بیشترین فراوانی آن‌ها در خاک‌های لومی مرطوب، خوب‌زهکشی‌شده و دارای تهویه مناسب مشاهده می‌شود. تعداد تارهای کشنده گزارش‌شده از ۲۰ تا ۵۰۰ عدد در سانتی‌مترمربع سطح ریشه در ریشه‌های بعضی از درختان و تا ۲۵۰۰ عدد در سانتی‌مترمربع سطح ریشه در ریشه‌های چاودار زمستانه متغیر است. میزان اهمیت و نقش نسبی تارهای کشنده در جذب آب و موادغذایی باتوجه به شرایط خاک و گونه گیاهی متفاوت است.

سلول‌های اپیدرمی و تارهای کشنده در محل تماس خود با هوا به‌وسیله یک لایه نازک کوتینی (cutin) پوشیده شده‌اند. تشکیل تارهای کشنده در شرایط خاک‌های سنگین و نفوذناپذیر، کمبود شدید رطوبت، تهویه نامناسب و کمبود اکسیژن و وجود مایکوریزای اکتوتروفیک (که سبب افزایش جذب آب و موادغذایی به‌وسیله ریشه‌ها می‌شود) محدود می‌شود. پس‌از افتادن ریشه‌های مویی، لایه سلول‌هایی که در زیر آن قرار گرفته است چوب‌پنبه‌ای شده و لایه چوب‌پنبه نامیده می‌شود. البته تا زمانی‌که تارهای کشنده وجود دارند، این لایه چوب‌پنبه‌ای تشکیل نمی‌شود.

پارانشیم پوستی

پارانشیم پوستی شامل چند لایه نامنظم سلول است که دیوارهٔ نازک دارد و ذخیرهٔ مواد (برای ریشه‌هایی که عمل ذخیره مواد را انجام می‌دهند) در آن‌ها انجام می‌شود. سلول‌های بخش داخلی‌تر پارانشیم پوستی منظم‌تر هستند. آخرین لایه سلول‌های پارانشیم پوستی، از سلول‌هایی مکعبی‌شکل تشکیل شده و آندودرم (endodermis) نامیده می‌شوند. این سلول‌ها از چهارسمت چوب‌پنبه‌ای شده و تنها دو سمتی که هر سلول را با سلول‌های خارج و داخل مرتبط می‌سازد، چوب‌پنبه‌ای نمی‌شود. در همین دو سمت منافذ[1] زیادی وجود دارد که پروتوپلاسم سلول‌های آندودرم را به سلول‌های مجاور متصل می‌کنند و باعث تسهیل انتقال آب و موادغذایی می‌شوند. نوار چوب‌پنبه‌ای‌شده سلول‌های آندودرم، نوار کاسپارین[2] نام دارد و دربرابر حرکت آب و موادغذایی نفوذناپذیر است (شکل۳-۵). در بسیاری‌از انواع ریشه‌ها، به‌ویژه ریشه‌های گیاهان خانواده گندمیان، لایه آندودرم توسط تعداد زیادی از شاخه‌های فرعی ریشه سوراخ شده و مسیرهایی برای نفوذ آب تشکیل می‌شود (کرامر، ۱۹۹۵).

1. Pits
2. Casparian strip



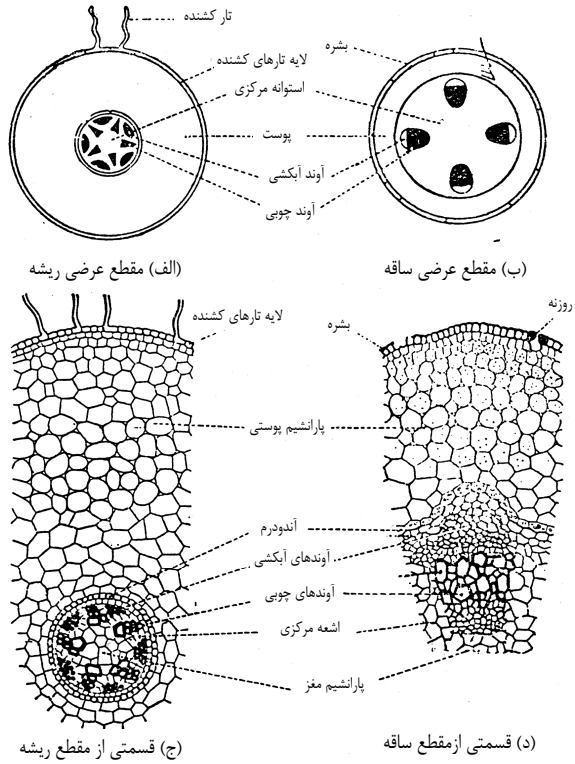
شکل۳-۵ برش عرضی ریشه که در آن، لایه آندودرم و نوار کاسپارین به‌وضوح نشان داده شده‌اند. (الف) موقعیت آندودرم در دیواره‌های سلولی؛ (ب) برش عرضی ریشه و موقعیت آندودرم، دایره محیطیه و عناصر آوندی چوب و آبکش (کرامر، ۱۹۹۵).

استوانه مرکزی

استوانه مرکزی از دایره محیطیه[1]، دسته‌های آوندی چوب[2] و آبکش[3] و پارانشیم داخلی تشکیل شده است. دایره محیطیه یا لایه ریشه‌زا از یک ردیف سلول ساخته شده، که به‌طور منظم پهلوی هم قرار داشته و هر سلول آن درمقابل دو سلول آندودرم قرار گرفته است. ازآن‌جایی‌که ریشه‌های فرعی به‌وسیله دایره محیطیه به‌وجود می‌آیند، به دایره محیطیه، لایه ریشه‌زا نیز می‌گویند. دسته‌های آوند چوب و آبکش ریشه جدا از هم بوده و به‌طور متناوب قرار گرفته‌اند. هردسته آوند چوبی در مقطع عرضی به مثلثی شبیه است، که قاعده آن متوجه مرکز و رأس آن به‌طرف آندودرم می‌باشد. در این دسته‌های آوندی، آوندهای بزرگتر در داخل و آوندهای کوچکتر در خارج قرار گرفته‌اند.

تعداد دسته‌های آوند چوب در هر گیاهی ثابت است و به‌عنوان مثال در سیر دو، در نخود فرنگی سه و در لوبیا چهار دسته می‌باشد. شکل مقطع هر دسته آوند آبکش شبیه یک بیضی بوده و تعداد دسته‌های آن مساوی تعداد دسته‌های آوند چوب است. همچنین، قسمت مرکزی استوانه مرکزی را پارانشیم داخلی پرکرده است که بخشی از آن به‌نام مغز ریشه در وسط و بخش‌هایی به‌نام اشعه مغزی در میان دسته‌های آوند چوب و آبکش قرار گرفته‌اند (شکل۴-۵).

1. Pericycle
2. Xylem
3. Phloem



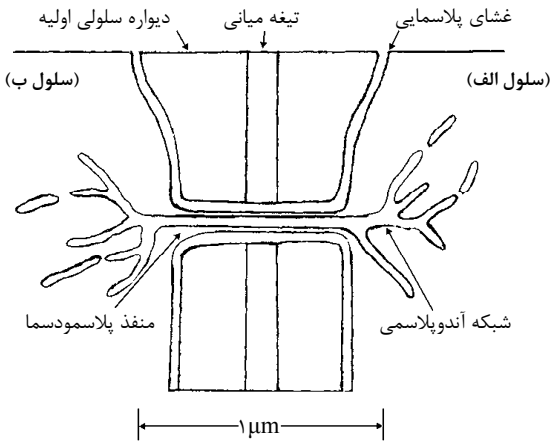
شکل۴-۵ ساختمان نخستین ریشه و ساقه. قسمت مرکزی استوانه مرکزی را پارانشیم داخلی پرکرده است که بخشی از آن به‌نام مغز ریشه در وسط و بخش‌هایی به‌نام اشعه مغزی در میان دسته‌های آوند چوب و آبکش قرار گرفته‌اند.

۲-۱-۵ ساختمان و رشد ثانویه ریشه[1]

در تعدادی از گیاهان مثل تک‌لپه‌ای‌ها، نهان‌زادان آوندی و معدودی از دولپه‌ای‌ها ساختمان اولیه ریشه و ساقه به‌همان شکل اولیه و بدون‌تغییر باقی می‌ماند. در این گیاهان فقط دیواره سلول‌های پارانشیمی ریشه و ساقه چوب‌پنبه‌ای شده و به آن‌ها مقاومت بیشتری می‌دهد. در سایر گیاهان دولپه و بازدانگان، به‌علت پیدایش مریستم‌های حلقوی در دو بخش پوست و استوانه مرکزی و فعالیت این مریستم‌ها، بافت‌های جدید به‌وجود آمده و سبب ایجاد نمو قطری ریشه می‌شود. با ایجاد بافت‌های جدید ساختمان نخستین ریشه به‌طور کامل تغییر کرده (شکل‌های ۴-۵ و ۶-۵) و ساختمان ثانویه یا پسین‌ریشه و ساقه به‌وجود می‌آید (کرامر، ۱۹۹۵).

نمو قطری ریشه که در اثر رشد ثانویه آن ایجاد می‌شود نتیجه فعالیت دو مریستم حلقوی است. مریستم چوب آبکش که در استوانه مرکزی بین آوندهای چوب و آبکش ظاهر می‌شود و مریستم پوست که در پوست ریشه به‌وجود می‌آید، با همدیگر سبب رشد ثانویه و ایجاد نمو قطری ریشه می‌شوند (شکل۷-۵).

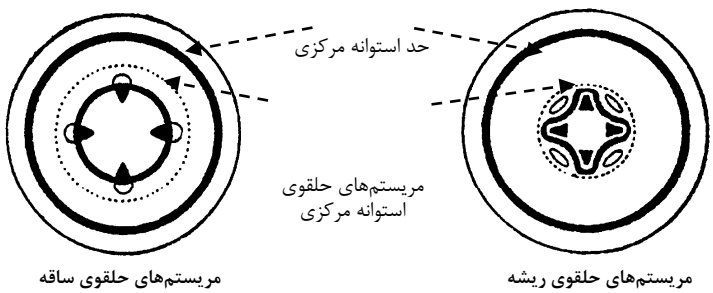
1. Secondary growth and structure



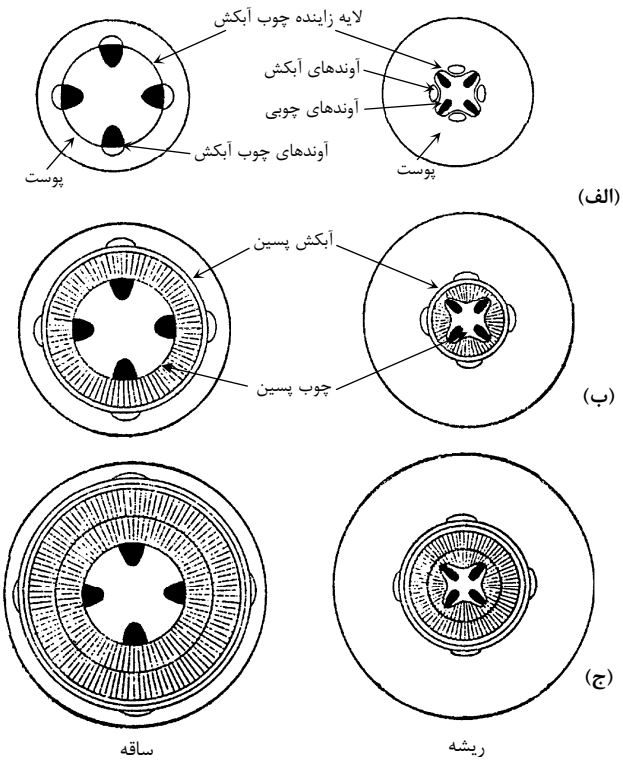
شکل۵-۵ برش طولی دو سلول ریشه که نشان‌دهنده یک منفذ پلاسمودسما است، که پروتوپلاسم دو سلول مجاور را به‌هم وصل می‌کند. مشاهده می‌شود که دیواره‌های سلولی اولیه در محل این منفذ نازکتر هستند (نوبل، ۱۹۹۴).

مریستم چوب آبکش

سلول‌های مریستمی در آغاز کوچک و جدا از هم هستند و سپس به‌تدریج به‌هم پیوسته شده و به‌صورت لایه‌ای پیچ‌وخم‌دار بین دسته‌های چوب و آبکش قرار می‌گیرند. قرارگرفتن سلول‌های مریستمی بین دسته‌های چوب و آبکش طوری‌است که آوندهای آبکش درخارج و آوندهای چوب در داخل آن‌ها دیده می‌شوند. سلول‌هایی که توسط این مریستم تولید و به‌خارج حلقه مریستمی رانده می‌شوند به‌تدریج به بافت آبکش ثانویه و سلول‌هایی که به‌داخل رانده می‌شوند به‌تدریج به بافت چوبی ثانویه تبدیل می‌شوند. گرچه حلقه مریستمی استوانه مرکزی در آغاز به‌شکل دایره کامل نیست، ولی رفته‌رفته به‌صورت دایره کامل درمی‌آید.



شکل۶-۵ مریستم‌های حلقوی ریشه و ساقه. نمو قطری ریشه و ساقه که در اثر رشد ثانویه آن ایجاد می‌شود نتیجه فعالیت دو مریستم حلقوی است.



شکل۷-۵ رشد اولیه و ثانویه ریشه و ساقه. مریستم چوب آبکش که در استوانه مرکزی بین آوندهای چوب و آبکش ظاهر می‌شود و مریستم پوست که در پوست ریشه به‌وجود می‌آید، با همدیگر سبب رشد ثانویه و نمو قطری ریشه می‌شوند.

در کنار آوندهای چوبی، بیشتر سلول‌هایی که از تقسیم سلول‌های زاینده به‌وجود آمده و به‌داخل مریستم حلقوی رانده می‌شوند، به سلول‌های اسکلرانشیمی و فیبرهای چوبی تبدیل شده و سبب استحکام آوندها می‌شوند.

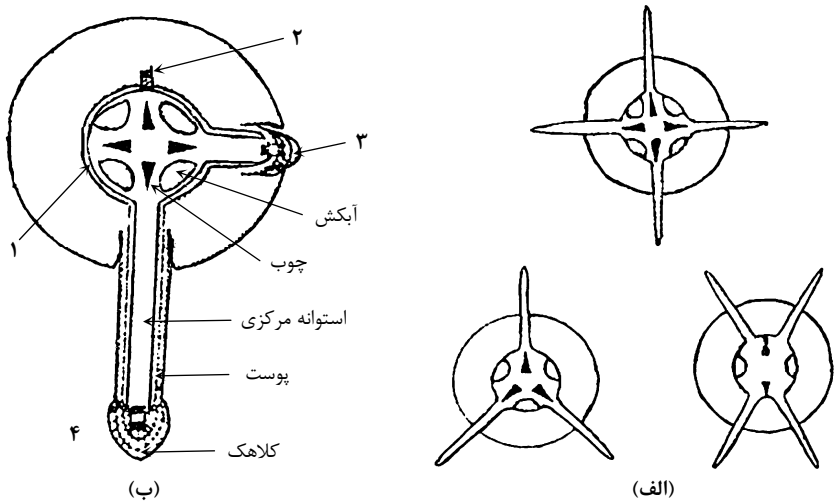
مریستم پوست

مریستم پوست یا مریستم چوب‌پنبه فلودرم به‌صورت حلقه‌ای در پارانشیم پوست ظاهر می‌شود. این لایه از خارج چوب‌پنبه و از داخل پارانشیم پوستی یا فلودرم را می‌سازد. طبقه چوب‌پنبه‌ای، که بر اثر فعالیت این لایه در ریشه ایجاد می‌شود، بافت محافظ ریشه را تشکیل می‌دهد. هر لایه از مریستم پوست پس‌از مدتی فعالیت‌کردن از کار افتاده و لایه دیگری از این مریستم به‌جای آن، در قسمت عمیق‌تر به‌وجود می‌آید.

۵-۱-۳ تشکیل ریشه‌های فرعی[1]

ریشه‌های فرعی از ناحیه بالای تارهای کشنده یا ریشه‌های مویی تولید می‌شوند. تولید ریشه‌های فرعی به این شکل‌است که در سلول‌های دایره محیطیه مقابل آوندهای چوب، سه سلول به‌وجود می‌آید. این سلول‌ها که دارای سیتوپلاسم متراکم‌تری نسبت به سلول‌های دیگر هستند، سلول‌های اصلی مولد ریشه

1. Lateral root formation



شکل۸-۵ (الف) سه نوع رویش ریشه‌های فرعی؛ (ب) چهار مرحله از رویش ریشه‌های فرعی.

فرعی هستند. از این سه سلول، سلول داخلی‌تر استوانه مرکزی ریشه فرعی، سلول وسطی پوست ریشه فرعی و سلول خارجی کلاهک ریشه فرعی را می‌سازد (شکل۸-۵). مریستمی که از تقسیمات مکرر سلول‌های اصلی نتیجه می‌شود، توده‌ای سلولی را به‌وجود می‌آورد که آندودرم را پاره کرده و از آن عبور می‌کند. درواقع، این توده سلولی ضمن ترشح آنزیم، همه بافت‌های پوست را تجزیه کرده و از آن خارج می‌شود. درنهایت، ضمن به‌وجودآمدن بافت‌های جدید در ریشه‌های فرعی، آوندهای آن‌ها با آوندهای ریشه اصلی ارتباط حاصل می‌کنند.

تعداد ریشه‌های فرعی عموماً متناسب با تعداد دسته‌های چوب آبکش ریشه اصلی است. به‌عنوان مثال، در لوبیا، که دارای چهار دسته چوب آبکش می‌باشد، چهار ردیف ریشه فرعی نیز به‌وجود می‌آید. البته اگر گیاهی تنها دارای دو دسته آوند چوب آبکش باشد، تعداد ردیف‌های ریشه‌های فرعی آن مضاعف می‌گردد. این مسئله درمورد ریشه‌های فرعی چغندرقند صادق بوده و دارای چهار ردیف ریشه فرعی است. لازم‌به‌ذکر است که در نهان‌زادان آوندی ریشه‌های فرعی همیشه از آندودرم به‌وجود می‌آیند.

۵-۱-۴ انقباض ریشه[1]

یکی‌از جنبه‌های رشد ریشه که به‌ندرت از آن یاد می‌شود، انقباض ریشه است که در برخی‌از گونه‌های گیاهی مشاهده می‌شود. در این پدیده، شکل سلول‌های پوست ریشه تغییر می‌کند. این سلول‌ها از طول منقبض شده و در عرض اتساع می‌یابند که درنتیجه ریشه کوتاه‌تر و کلفت‌تر می‌شود. درطی انقباض ریشه معمولاً بافت‌های آوندی به‌مقدار قابل‌ملاحظه‌ای تخریب می‌شوند. همچنین، اندام‌های هوایی گیاه

1. Root Contraction

به‌سطح زمین نزدیک‌تر شده و در گیاهان پیازدار[1]، پیازها در عمق بیشتری از خاک قرار می‌گیرند. پدیده انقباض ریشه در تعدادی از گیاهان پیازدار و در گیاهانی که تشکیل روزت (rosette) می‌دهند، وجود دارد (کرامر، ۱۹۹۵).

۵-۲ ناحیه جذب ریشه‌ها[2]

باتوجه به اینکه ریشه عمدتاً به‌عنوان اندام جذب‌کننده آب و موادمعدنی موردتوجه است، بنابراین، تعیین مساحت فعال ریشه جهت جذب یا ورود آب و موادمعدنی مهم می‌باشد. آشکاراست که آب از مناطقی که مقاومت کمتری را دربرابر حرکت آن ایجاد می‌کنند، با سرعت بیشتری وارد ریشه می‌شود. مکان قرارگرفتن این مناطق با مقاومت کمتر، بسته به گونه، سن و سرعت رشد و در برخی موارد مقدار کششی که در داخل سیستم هادی توسعه می‌یابد، متغیر است (کرامر، ۱۹۹۵).

۵-۲-۱ ریشه‌های جوان

به‌طورکلی، گرچه بخش‌های مسن‌تر ریشه نیز در جذب آب و موادمعدنی نقش دارند، ولی جذب آب و موادمعدنی عمدتاً توسط نوک ریشه‌ها و تارهای کشنده انجام می‌شود. به‌عبارت دیگر، با درنظرگرفتن ساختمان و آناتومی ریشه‌های اولیه می‌توان اظهار داشت که جذب آب و موادمعدنی عمدتاً در چند سانتی‌متر بعد از نوک ریشه، یعنی تقریباً معادل‌با منطقه وجود ریشه‌های مویی، انجام می‌گیرد. ازآن‌جایی‌که در منطقه مریستمی، به‌واسطه وجود پروتوپلاسم متراکم، مقاومت دربرابر حرکت آب بالا بوده و همچنین آوندهای چوبی برای انتقال آب وجود ندارد، آب کمی ازطریق منطقه مریستمی وارد ریشه می‌شود. ازطرفی، گرچه در فواصل خیلی دورتر از نوک ریشه، آوندهای چوب فعال وجود دارد، ولی چوب‌پنبه‌ای[3] و لیگنینه‌شدن[4] هیپودرم و به‌ویژه اپیدرم، به‌مقدار زیادی ورود آب و موادمعدنی از این منطقه را کاهش می‌دهد. نفوذپذیری دیواره‌های سلولی این دو لایه به‌مقدار قابل‌توجهی متغیر است و به‌میزان چوب‌پنبه‌ای‌شدن آن‌ها بستگی دارد.

به‌هرحال، درمورد این مسئله که قسمت عمده جذب آب در چند سانتی‌متری نوک ریشه‌ها انجام می‌شود، مطالعاتی بااستفاده‌از پتومتر (potometer) صورت گرفته است. در ریشه‌های ذرت با طول بیشتر از ۱۰ سانتی‌متر، جذب آب در فاصله ۱۰ سانتی‌متری از رأس ریشه حداکثر بوده و با حرکت به‌طرف قاعده از مقدار جذب کاسته شده است. در ریشه‌های ۷ سانتی‌متری پیاز حداکثر جذب به‌فاصله ۶-۴ سانتی‌متر از رأس ریشه‌ها بوده و با حرکت به‌طرف رأس یا قاعده از مقدار جذب کاسته شده است. در باقلا حداکثر جذب در ریشه‌های ۱۰ سانتی‌متری آن از منطقه‌ای انجام شده است که بین ۱٫۵ تا ۸

1. Bulbous
2. The absorbing zone of roots
3. Suberization
4. Lignification

جدول۱-۵ اثر حذف ریشه‌های چوب‌پنبه‌ای‌نشده بر جذب آب و فسفر۳۲ (P^{32}) توسط گیاهچه‌های کاج[1] (کرامر، ۱۹۹۵).

سیستم هرس	کل سطح ریشه (سانتی‌مترمربع)	سرعت جذب آب (سانتی‌متربرثانیه)	سرعت جذب فسفر۳۲ cpm بر سانتی‌مترمربع در ثانیه
سیستم ریشه هرس‌نشده (کامل)	۱۴۷٫۳	۴٫۶۹	۳۳۳
هرس بخشی از ریشه‌های چوب‌پنبه‌ای‌نشده	۱۱۲ (٪۲۴)	۴٫۲۸(٪۹)	۲۳۹ (٪۲۸)
هرس کلیه ریشه‌های چوب‌پنبه‌ای‌نشده	۸۶ (٪۴۲)	۳٫۶۱(٪۲۳)	۱۷۸ (٪۴۷)

۱. اعداد داخل پرانتز درصد کاهش نسبت به‌حالت عدم‌هرس ریشه را نشان می‌دهند.

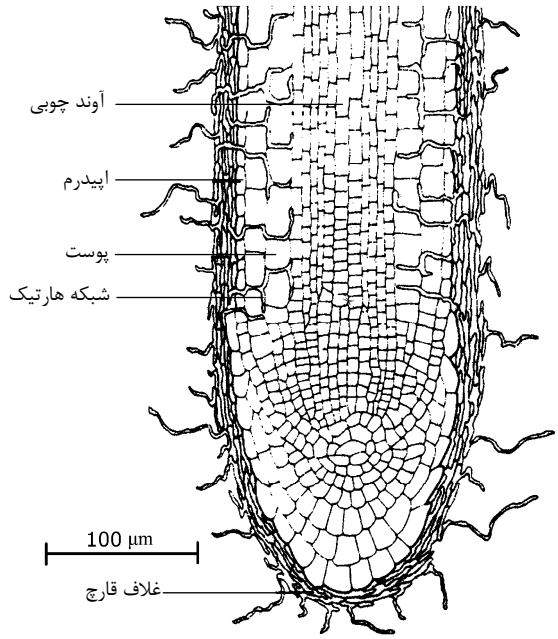
سانتی‌متر از رأس ریشه قرار داشته است. همچنین، مشخص شده است که با افزایش تعرق یعنی افزایش نیاز به جذب آب، نه‌تنها بر وسعت منطقه جذب افزوده شده است، بلکه منطقه حداکثر جذب به‌طرف قاعده ریشه حرکت می‌کند. احتمالاً وجود عناصر آوندی کاملاً توسعه‌یافته در این منطقه، که توانایی جذب آب و موادغذایی بالایی را دارند، در این مسئله نقش دارد.

۵-۲-۲ ریشه‌های مسن‌تر

باتوجه به اینکه اکثر مباحث مربوط به جذب آب و عناصرغذایی درباره ریشه‌های جوان بوده است، این تصور را ایجاد کرده که ریشه‌های چوب‌پنبه‌ای‌شده مسن‌تر به‌عنوان سطوح جذب‌کننده آب و موادغذایی عمل نمی‌کنند. به‌نظر می‌رسد که این تصور در بسیاری‌از موارد اشتباه است. در بسیاری‌از گیاهان چندساله که ریشه‌های آن‌ها رشد ثانویه را طی کرده و با لایه‌هایی از بافت چوب‌پنبه‌ای پوشیده شده‌اند، احتمالاً بخش بزرگی از جذب آب و مواد محلول ازطریق همین ریشه‌ها انجام می‌شود. همچنین، در شرایطی‌که خاک سرد یا خشک بوده و یا محلول خاک خیلی غلیظ یا شور می‌باشد، تعداد ریشه‌های چوب‌پنبه‌ای‌نشده اندک یا هیچ است. در انواع گونه‌های کاج که در هوای خشک یا سرد رشد می‌کنند، در مرکبات درطی زمستان و همچنین در سیب در اواسط تابستان تعداد ریشه‌های چوب‌پنبه‌ای‌نشده کم می‌باشد، درحالی‌که جذب املاح و آب ادامه دارد. بنابراین، در این شرایط نیز ریشه‌های چوب‌پنبه‌ای‌شده و مسن‌تر نقش مهمی در جذب آب و عناصرغذایی دارند.

در درختان با وجود اینکه ریشه‌های چوب‌پنبه‌ای‌نشده در مقایسه با ریشه‌های چوب‌پنبه‌ای‌شده، نفوذپذیری بیشتری نسبت به آب و املاح دارند، ولی ازآن‌جایی‌که این ریشه‌ها درصد بسیار کوچکی از سطح ریشه را تشکیل می‌دهند، نمی‌توان جذب تمام آب و املاح در درختان را به‌حساب ریشه‌های چوب‌پنبه‌ای‌نشده گذاشت. در جدول۱-۵ اثر حذف ریشه‌های چوب‌پنبه‌ای‌نشده بر جذب آب و فسفر۳۲ (P^{32}) توسط گیاهچه‌های کاج نشان داده شده است.

ملاحظه می‌شود که حذف ریشه‌های چوب‌پنبه‌ای‌نشده از جذب آب و موادمعدنی جلوگیری نمی‌کند. به‌نظر می‌رسد در بسیاری‌از گیاهان چندساله سطح ریشه‌های چوب‌پنبه‌ای‌نشده بسیار محدود



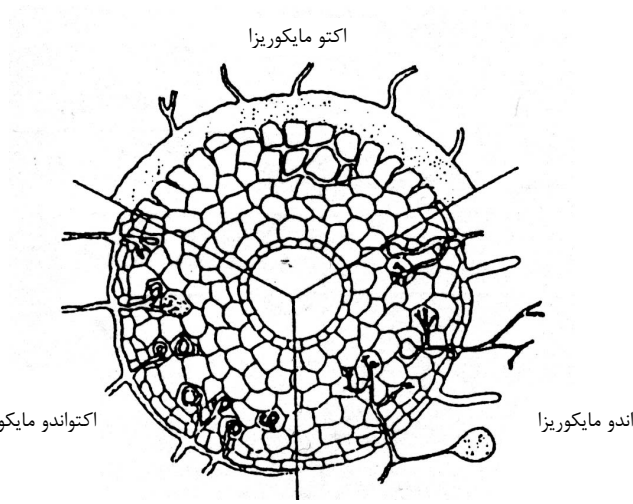
شکل۹-۵ ریشه‌ای که به قارچ مایکوریزای اکتوتروف آلوده شده است. در ریشه‌های آلوده، هیف‌های قارچ، ریشه را احاطه کرده و غلاف فشرده‌ای از هیف تولید می‌کنند. برخی ازهیف‌ها نیز به‌داخل فضای بین سلول‌های پوست نفوذ کرده و شبکه هارتیک را ایجاد می‌کنند (کوچکی و سلطانی، ۱۳۷۷).

است و فقط حجم بسیار کوچکی از خاک را اشغال می‌کنند. بنابراین، در این گیاهان، ریشه‌های چوب‌پنبه‌ای‌نشده نمی‌توانند کل آب و عناصر معدنی موردنیاز گیاه را جذب کنند.

۵-۲-۳ نقش مایکوریزا

تحت بعضی از شرایط، سیستم‌های ریشه‌ای و سطوح جذب‌کننده اکثر درختان و گیاهان علفی توسط قارچ‌ها موردهجوم قرار گرفته و یک رابطه همزیستی بین گیاه و قارچ ایجاد می‌کند که به مایکوریزا (Mycorrhizae) معروف است. این نوع همزیستی یکی‌از شناخته‌شده‌ترین و درعین‌حال گسترده‌ترین و مهم‌ترین رابطه همزیستی موجود در کره زمین است. قارچ‌های مایکوریزا ترکیبات کربنی موردنیاز خودرا از گیاه میزبان دریافت کرده و درمقابل به جذب موادغذایی توسط گیاه کمک می‌کنند (شکل۹-۵). به‌طورکلی، دو نوع اصلی قارچ مایکوریزا وجود دارد که شامل اکتومایکوریزا (Ectomycorrhizae) و اندومایکوریزا (Endomycorrhizae) هستند. همچنین، حالت مرکب این دو نیز دیده می‌شود، که اکتواندومایکوریزا (Ectoendomycorrhizae) نامیده می‌شود (شکل۱۰-۵) (کوچکی و سلطانی، ۱۳۷۷).

اکتومایکوریزا شامل یک شبکه قارچی بوده، که ریشه‌ها و فضای بین‌سلولی چند لایه اول پوست ریشه را دربرمی‌گیرند. درواقع، هیف‌های قارچ اکتومایکوریزا درون پوست ریشه و در فضای بین‌سلولی

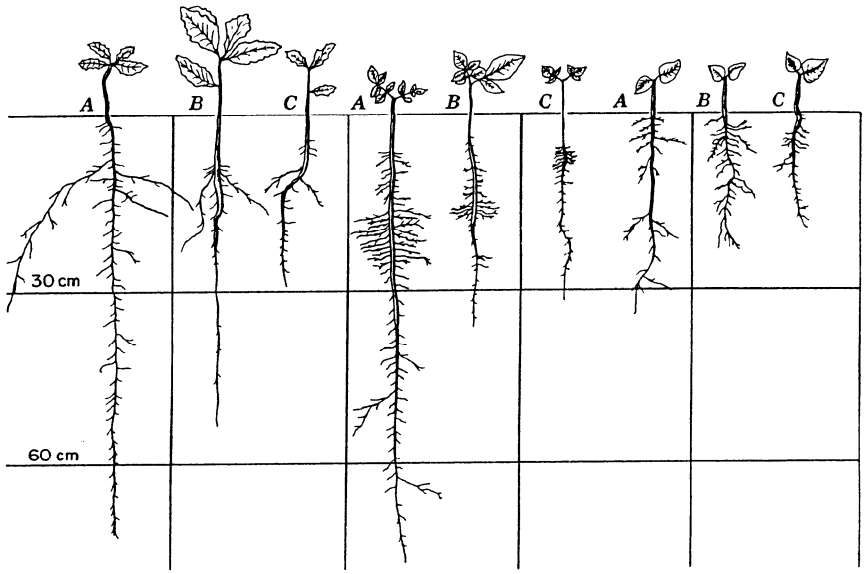


شکل۱۰-۵ انواع مایکوریزا. اکتومایکوریزا شامل یک شبکه قارچی در سطح ریشه بوده و به‌مقدار محدودی به فضاهای بین‌سلولی نفوذ می‌کند. اندومایکوریزا رشته‌های قارچی در خاک اطراف پراکنده کرده و تولید اسپورهای بزرگ می‌کند. اکتواندومایکوریزا به فضاهای درون سلول‌های ریشه نفوذ می‌کند (کوچکی و سلطانی، ۱۳۷۷).

گسترده شده و بخش عمده‌ای از ریشه‌های مویین گیاه توسط غلاف قارچ پوشیده می‌شود. از غلاف قارچ موجود در سطح ریشه هیف‌های قارچ در خاک اطراف پراکنده می‌شوند و مساحت ناحیه جذب ریشه را افزایش می‌دهند. گیاهان میزبان در این نوع همزیستی انواع گونه‌های درختی، درختچه‌ای و گاهی گیاهان علفی هستند.

اندومایکوریزا عبارت از یک شبکه قارچی در خاک و داخل پوست ریشه است. برخلاف اکتومایکوریزا که هیف‌های آن در فضای بین سلول‌های ریشه فعالیت می‌کنند، در اندومایکوریزا هیف‌ها وارد فضای داخلی سلول‌های ریشه می‌شوند. اندومایکوریزا در بسیاری‌از گیاهان زراعی مانند گندم، ذرت، پنبه، بقولات و علف‌های چمنی مشاهده می‌شود. سرعت و میزان آلودگی این گیاهان به مایکوریزا تحت‌تأثیر عوامل مختلف خاک قرار دارد. pH نسبتاً اسیدی و دمای ۲۰ تا ۲۵ $^{\circ}C$ شرایط مطلوب برای آلودگی به این قارچ هستند. در گیاهانی که دچار کمبود نیتروژن هستند، میزان آلودگی کاهش می‌یابد.

مایکوریزا به‌ویژه نوع اندومایکوریزا در بهبود جذب عناصرغذایی کم‌تحرک توسط ریشه اکثر گیاهان زراعی بسیار مؤثر بوده و درواقع عمده‌ترین نقش آن‌ها بهبود جذب فسفر در خاک‌های دارای فسفر کم می‌باشد. ارتباط مایکوریزا ـ گیاه بر اثر حاصلخیزی کم یا متوسط خاک تشدید می‌شود که احتمالاً به‌دلیل نقش بیشتر مایکوریزا در بهبود روابط آب و جذب آب و موادغذایی تحت این شرایط است. ازطرفی، معمولاً در خاک‌های بسیار حاصلخیز و به‌خصوص در خاک‌هایی که مقدار نیتروژن و فسفر آن‌ها زیاد



شکل۱۱-۵ اثر متقابل وراثت و محیط بر مقدار رشد ریشه سه گونه درختی در سه محیط متفاوت. (چپ)Quercus rubra، (وسط) Hicoria ovata و (راست) Tilia Americana. کشت در مرتع (A)، کشت در جنگل (B) و کشت در شرایط سایه کامل یک جنگل مرطوب (C) (کرامر، ۱۹۹۵).

است، استقرار مایکوریزا کاهش می‌یابد. ملاحظه شده است که گیاهان آلوده به مایکوریزا بعد از تنش کمبود آب سریع‌تر بهبود می‌یابند، که احتمالاً به‌علت مقاومت کمتر ریشه‌های آلوده در انتقال آب می‌باشد. درمقایسه‌با جذب فسفر، نقش مایکوریزا در جذب آب و نیتروژن دارای اهمیت کمتری است.

لازم‌به‌ذکر است که با افزایش زیاد تراکم ریشه‌ها در خاک نقش مایکوریزا در کمک به جذب آب و موادغذایی کاهش می‌یابد. این مسئله به‌علت رقابت ایجادشده بین تارهای کشنده ریشه و هیف‌های قارچ در جذب موادغذایی از ناحیه مشخصی از خاک است.

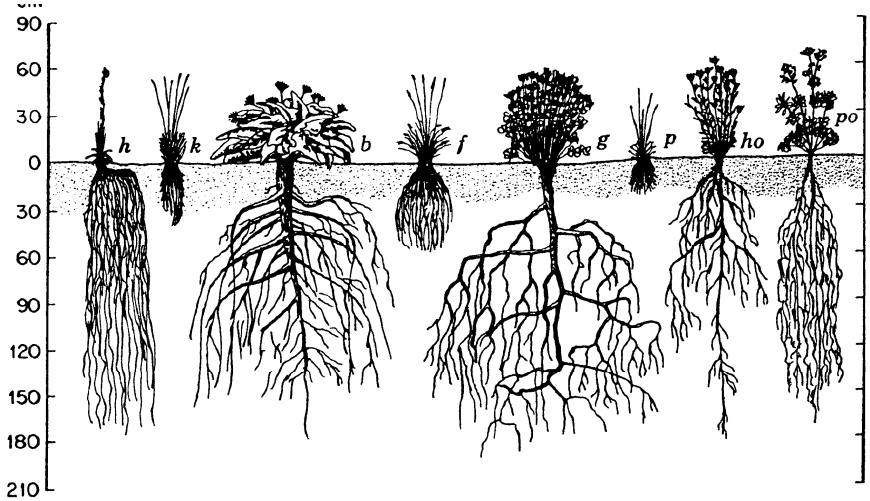
۵-۳ عوامل مؤثر بر رشد ریشه

۵-۳-۱ عوامل درونی مؤثر بر رشد ریشه

خصوصیات ارثی[1]

به‌طورکلی، نوع و نحوه رشد سیستم ریشه‌ای گیاه توسط خصوصیات ارثی و درواقع ژنوتیپ تعیین می‌شود، ولی می‌تواند توسط عوامل محیطی تغییر پیدا کند (کرامر، ۱۹۹۵). نمونه‌ای از اثر متقابل وراثت و عوامل محیطی بر نمو ریشه در شکل۱۱-۵ نشان داده شده است. اهمیت عوامل ارثی در کنترل نمو

1. Hereditary characteristics



شکل۱۲-۵ اختلافات در پراکنش و عمق سیستم ریشه گونه‌های مختلف گیاهی در یک خاک عمیق با تهویه مناسب (کرامر، ۱۹۹۵).

h: *Hieracium scouleri* k: *Koeleria eristata* b: *Balsamina sagittata*
f: *Festuca ovina ingrate* g: *Geranium viscosissimum* p: *Poa sandbergii*
ho: *Hoorebekia racemosa* po: *Potentilla blaschkeana*

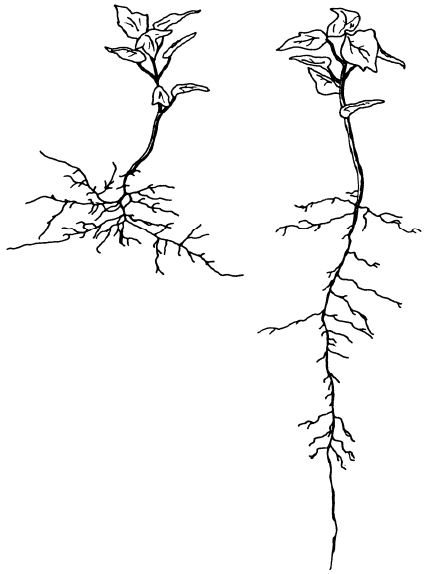
ریشه وقتی مشخص می‌شود که تعدادی از گونه‌های مختلف، در یک خاک معین، با هم کشت می‌شوند (شکل۱۲-۵). بعضی از گونه‌ها دارای سیستم ریشه‌راست[1] و برخی دیگر دارای سیستم ریشه‌افشان[2] هستند. همچنین، برخی‌از گونه‌ها دارای ریشه عمیق و برخی دیگر دارای ریشه کم‌عمق هستند.

ازطرفی، گونه‌هایی وجود دارند که در خاک‌هایی با شرایط مختلف دارای سیستم ریشه متفاوتی هستند (شکل۱۳-۵). نکته قابل‌توجه این‌است‌که اختلافات ارثی رشد ریشه می‌تواند بر اختلافات مقاومت به خشکی گیاهان مؤثر باشد. به‌عنوان مثال، دلیل اصلی مقاومت زیاد سورگوم به خشکی، ناشی‌از سیستم ریشه گسترده و پرانشعاب آن می‌باشد (کوچکی و سلطانی، ۱۳۷۷).

رابطه ریشه با اندام‌های هوایی

ریشه‌ها برای تأمین کربوهیدرات، تعدادی از مواد تنظیم‌کننده رشد و ترکیبات آلی مثل تیامین (Thiamin) و نیاسین (Niacin) به اندام‌های هوایی یا اندام‌های هوایی گیاه وابسته هستند. ازطرفی، اندام‌های هوایی نیز برای تأمین آب، موادمعدنی و تعدادی از مواد تنظیم‌کننده رشد موردنیاز خود به ریشه‌ها وابسته است. بنابراین، رشد موفقیت‌آمیز گیاه به حفظ یک موازنه متعادل در رشد و کارکرد بین اندام‌های هوایی و ریشه بستگی دارد. به‌عنوان مثال، هیچ‌کدام از این دو اندام، نباید ازنظر تأمین مواد ضروری برای اندام

1. Tap root system
2. Fibrous root system



شکل۱۳-۵ تأثیر شرایط خاک بر رشد ریشه گیاه *Acer rubrum*. (سمت راست) گیاهچه در خاکی با زهکشی مناسب. (سمت چپ) گیاهچه در شرایط خاک مرداب (کرامر، ۱۹۹۵).

دیگر دچار مشکل و کمبود جدی شوند. نسبت ریشه به اندام‌های هوایی به‌طور وسیعی بین گونه‌ها و باتوجه به سن و شرایط محیطی متغیر است (کرامر، ۱۹۹۵).

اثر اندام‌های هوایی بر ریشه

چون رشد ریشه به عرضه کربوهیدرات از اندام‌های هوایی وابسته است، سایه‌اندازی وکاهش سطح برگ معمولاً باعث کاهش رشد ریشه می‌شود. چرای بیش‌ازحد مراتع و قطع مکرر مزارع علوفه‌ای می‌تواند باعث کاهش شدید وزن خشک ریشه شود. سایه‌اندازی معمولاً هم اندازه مطلق ریشه و هم نسبت ریشه به اندام‌های هوایی را کاهش می‌دهد، ولی استثناهایی هم در این ارتباط وجود دارد. رشد و توسعه میوه و دانه به‌دلیل مصرف زیاد کربوهیدرات‌ها، اغلب می‌تواند سبب کاهش قابلیت دسترسی این مواد برای ریشه شده و درنتیجه سبب کاهش رشد ریشه شود.

گزارش شده است درصورتی‌که در پنبه از تشکیل غوزه و شاخه‌زنی جلوگیری شود، وزن خشک ریشه و نسبت ریشه به اندام‌های هوایی می‌تواند تا چندبرابر افزایش یابد. مشاهده شده است که تشکیل خوشه سبب کاهش رشد ریشه ذرت می‌گردد و با حذف خوشه‌ها رشد ریشه تا زمانی‌که سرمای آخر فصل رشد را کاملاً متوقف کند، ادامه می‌یابد. در درخت کیوی، قسمت اعظم رشد ریشه زمانی صورت می‌گیرد که رشد میوه و اندام‌های هوایی تقریباً کامل شده است. این مسئله نشان می‌دهد که میوه‌های کیوی نسبت به ریشه‌های آن مقاصد فتوسنتزی[1] قوی‌تری برای مواد فتوسنتزی تولیدشده توسط گیاه

1.Sink

هستند. همچنین، در این گیاه، کاهش اندک برگ‌ها سبب گردید تا رشد ریشه بیشتر از میوه کاهش یابد. در یک مطالعه دیگر، ظهور گل‌ها در خیار باعث توقف رشد ریشه شد. در این آزمایش، رشد ریشه قبل‌از آنکه میوه‌ها به‌قدر کافی بزرگ شده و بتوانند برای دریافت مواد پرورده با ریشه رقابت کنند، متوقف گردید. این مسئله نشان می‌دهد که توقف رشد ریشه صرفاً بر اثر رقابت برای دریافت مواد فتوسنتزی نیست و عوامل دیگری مانند کنترل هورمونی نیز می‌توانند در این مسئله مؤثر باشند (کرامر، ۱۹۹۵).

اثر ریشه بر اندام‌های هوایی

باوجود اینکه برخی‌از اثرات ریشه بر اندام‌های هوایی، مثل نقش ریشه در جذب و نگهداری گیاه کاملاً روشن است، ولی برخی‌از اثرات دیگر آن کمتر مشهود هستند. تعجب‌آور نیست که آسیب به سیستم ریشه، به‌طوری‌که سبب کاهش جذب آب و موادمعدنی شود، می‌تواند باعث کاهش یا توقف رشد اندام‌های هوایی گردد. اما، نکته جالب‌توجه این‌است‌که مقدار عناصر معدنی در برگ‌های پرتقال و همچنین کیفیت میوه آن تحت‌تأثیر پایه می‌باشد که اندام‌های هوایی روی آن پیوند شده است (کرامر، ۱۹۹۵). در این ارتباط موارد مشابه دیگری نیز ملاحظه شده است، که دلایل آن دست‌کم در برخی موارد کاملاً روشن نیست (پاسیورا، ۲۰۰۲).

۵-۳-۲ عوامل بیرونی مؤثر بر رشد ریشه

خصوصیات فیزیکی خاک

بافت خاک بر رشد ریشه مؤثر است. به‌عنوان مثال، خاک‌های شنی از ظرفیت ذخیره آب محدودی برخوردارند، درصورتی‌که خاک‌های رسی دارای مقادیر بیشتری آب قابل‌دسترس هستند، گرچه اغلب رشد ریشه در خاک‌های رسی بر اثر کمبود تهویه و مقاومت فیزیکی زیاد دربرابر نفوذ ریشه، محدود می‌شود. ازآن‌جایی‌که ذرات رس بسیار ریز هستند، با افزایش مقدار رس خاک میانگین اندازه منافذ خاک کاهش می‌یابد. این مسئله سبب می‌شود تا منافذ بیشتری از آب پر شده و تهویه خاک دچار اشکال شود.

در خاک‌های رسی و با بافت سنگین، ریشه‌ها معمولاً قادر نیستند به‌داخل منافذی که قطر آن‌ها کمتر از قطر خود ریشه است نفوذ کنند. حداقل قطر لازم منافذ خاک برای رشد ریشه‌ها حدود ۶۰ میکرومتر بوده، که معادل قطر ظریف‌ترین ریشه‌ها است. به‌هرحال، برای رشد مناسب ریشه، وجود درصد کوچکی از منافذ بزرگ کافی بوده و ریشه‌های مویی و میسلیوم قارچ‌های مایکوریزا می‌توانند منافذ ریزتر را اشغال کنند.

ساختمان خاک نیز بر رشد ریشه اثر دارد. فشردگی خاک از مواردی است که درنتیجه آن ساختمان خاک دچار مشکل شده و رشد ریشه محدود می‌گردد. بالابودن وزن مخصوص ظاهری خاک نشان‌دهنده فشردگی خاک است. حرکت ماشین‌آلات کشاورزی باعث افزایش فشردگی در مزرعه می‌شود. بر اثر فشردگی خاک، ظرفیت ذخیره‌سازی آب قابل‌دسترس و تهویه خاک کاهش یافته و درنتیجه رشد ریشه دچار مشکل می‌شود (کرامر، ۱۹۹۵).

کمبود آب خاک

باوجود اینکه با افزایش تنش خشکی رشد ریشه کاهش می‌یابد، ولی به‌دلیل اینکه رشد ریشه کمتر از رشد اندام‌های هوایی تحت‌تأثیر کمبود آب واقع می‌شود، تنش خشکی سبب می‌شود تا نسبت اندام‌های هوایی به ریشه کاهش یابد. در شرایطی‌که آبیاری به‌طور مکرر و به‌مقدار کم انجام می‌شود، فقط بخش کوچکی از منطقه بالقوه ریشه‌دهی مرطوب شده و درنتیجه نفوذ ریشه محدود می‌گردد. این مسئله سبب می‌شود که گیاه به دوره‌های خشکی در مراحل بعدی رشد، بسیار حساس شود (کوچکی و سلطانی، ۱۳۷۷).

تهویه خاک

معمولاً به‌لحاظ ترکیب، اتمسفر ریشه‌ها با هوا کاملاً متفاوت است. غلظت اکسیژن در خاک بسیار کمتر از هوا و غلظت دی‌اکسیدکربن بسیار بیشتر است. نیتروژن گازی خنثی بوده و غلظت آن بر رشد ریشه‌ها تأثیر چندانی ندارد، درحالی‌که غلظت اکسیژن و دی‌اکسیدکربن بر رشد ریشه‌ها مؤثر می‌باشد. اکسیژن برای فرایندهای متابولیکی ریشه لازم است و کمبود آن باعث اختلالات متابولیکی مثل اختلال در تنفس و کاهش رشد ریشه می‌شود. کمبود اکسیژن در شرایط غرقابی و یا سنگین‌بودن خاک حادث می‌شود و می‌تواند سبب پژمردگی، اپی‌ناستی (تشکیل ناقص برگ و یا تشکیل برگ به‌شکل غیرطبیعی) و زردشدن برگ‌ها شود.

بعضی گونه‌ها مثل برنج، اکسیژن را ازطریق اندام‌های هوایی به ریشه منتقل کرده و به‌همین علت نسبت به شرایط غرقابی مقاوم هستند. در این گیاه، انتقال اکسیژن ازطریق مجاری مخصوصی، که از ساقه به ریشه امتداد داشته و آئرانشیم (Aerenchyma) نامیده می‌شود، صورت می‌گیرد. لازم‌به‌ذکر است که برخی‌از گونه‌های بیماری‌زا در خاک‌های دارای تهویه ضعیف، به‌خوبی گسترش یافته و خسارت زیادی به گیاه وارد می‌سازند.

دمای خاک

دمای مطلوب برای رشد طبیعی ریشه‌ها بسته به گونه گیاهی متفاوت بوده و میزان آن معمولاً کمتر از اندام‌های هوایی است. تأثیر دما بر رشد ریشه بیشتر از اثر دما بر رشد اندام‌های هوایی است. به‌طورکلی، دماهای بالا و پایین که در شرایط طبیعی رخ می‌دهند، می‌توانند سبب محدودیت رشد ریشه شوند. انجماد و ذوب‌شدن خاک سطحی و آب موجود در آن، یکی‌از عوامل صدمه به ریشه‌ها بوده و می‌تواند در گیاهانی مثل یونجه و غلات زمستانی باعث قطع ارتباط اندام‌های هوایی با ریشه‌ها شود.

حاصلخیزی، شوری و pH خاک

ریشه مثل اندام‌های هوایی، به املاح معدنی برای رشد مطلوب نیاز دارد. به‌علت نزدیکی ریشه‌ها به منبع آب و موادغذایی، ریشه‌ها اولین فرصت را برای استفاده از آب و عناصرغذایی دارند، درحالی‌که درمورداستفاده از مواد فتوسنتزی تشکیل شده در اندام‌های هوایی، آخرین شانس را دارند. به‌همین دلیل

تأثیر کمبود آب و موادمعدنی روی رشد ریشه کمتر از اندام‌های هوایی است، مگر اینکه این کاهش مستقیماً روی فتوسنتز اثر بگذارد (مثل کمبود آهن که سبب کاهش کلروفیل می‌شود). کوددهی برای بروز خصوصیات ذاتی ریشه مناسب و گاهی لازم است. کلسیم و بُر اثرات مستقیمی بر رشد ریشه داشته و برای رشد ریشه ضروری هستند.

گرچه وفور برخی‌از عناصرغذایی به‌ویژه فسفر و نیتروژن می‌تواند باعث تحریک رشد ریشه شود، ولی به‌دلیل اینکه رشد اندام‌های هوایی بیشتر از رشد ریشه تحریک می‌شود، بنابراین، در خاک‌های حاصلخیز معمولاً نسبت ریشه به اندام‌های هوایی کمتر از خاک‌های ضعیف‌تر می‌باشد. به‌هرحال، اطلاعات کافی از اثرات تک‌تک عناصر بر رشد ریشه دردست نیست، ولی مشخص شده است که کمبود بُر و کلسیم باعث کوتاه‌شدن انشعابات ریشه و مرگ نوک ریشه‌ها می‌شود. احتمالاً عدم‌توانایی نفوذ ریشه در بعضی از خاک‌ها، بیشتر مربوط به کمبود عناصرغذایی است، تا اینکه به‌دلیل مقاومت مکانیکی یا کمبود تهویه خاک باشد. به‌نظر می‌رسد پتاسیم در طویل‌شدن و منشعب‌شدن ریشه اثر مستقیمی نداشته باشد، ولی وجود آن برای برخی اعمال فیزیولوژیکی ریشه لازم است. نقصان پتاسیم ممکن‌است باعث تضعیف سیستم انتقال مواد و کاهش نفوذپذیری سلول‌ها شود.

ازطرفی غلظت زیاد املاح خاک رشد ریشه را کند یا متوقف ساخته و بلوغ آن‌را تسریع می‌کند، که درنتیجه ریشه‌ها چوب‌پنبه‌ای می‌شوند. به‌هرحال، ازنظر میزان تحمل ریشه‌ها نسبت به شوری خاک و آب آبیاری، اختلافات بین‌گونه‌ای و درون‌گونه‌ای زیادی وجود دارد، که می‌توان از این اختلافات در برنامه‌های به‌نژادی استفاده کرد و ژن‌های مقاومت را به گیاهان موردنظر منتقل نمود.

pH خاک در دامنه وسیعی، اثر مستقیم اندکی بر رشد ریشه دارد و فقط وقتی اهمیت می‌یابد که باعث غیرقابل دسترس‌شدن تعدادی از عناصرغذایی می‌شود. pHهای بالا و پایین ازطریق کاهش حلالیت تعدادی از عناصر و یا افزایش حلالیت برخی‌از عناصر تاحد مقادیر سمی می‌توانند برای گیاه مشکل‌ساز شوند. به‌عنوان مثال، pH بالا می‌تواند سبب کمبود آهن و منگنز قابل‌دسترس برای ریشه‌ها شود. همچنین، pH پایین می‌تواند ازطریق افزایش حلالیت آلومینیوم این عنصر را تاحد مقادیر سمی دردسترس ریشه‌ها قرار دهد. به‌طورکلی، درصورت مهیابودن عناصرغذایی، گیاهان قادرند تا در pH بین ۴ تا ۹ به‌خوبی رشد کنند.

رقابت

افزایش تراکم بوته، باعث تشدید رقابت و کاهش رشد ریشه تک‌بوته می‌شود. برای مثال، ملاحظه شده است که سیستم ریشه جو و گندم در شرایط عدم‌رقابت می‌تواند تا ۱۰۰ برابر بزرگتر از حالتی باشد که این گیاهان در ردیف‌های ۱۵ سانتی‌متری کشت می‌شوند. ثابت شده است که ریشه علف‌های هرز ازطریق مصرف و درنتیجه کاهش اکسیژن خاک و افزایش غلظت دی‌اکسیدکربن، رشد ریشه درختان را کاهش می‌دهند. اثرات منفی یک گیاه بر گیاه دیگر می‌تواند ناشی‌از تخلیه آب یا عناصرغذایی مخصوصاً

نیتروژن توسط گیاه اول، آزادکردن ترکیبات سمی از ریشه یا برگ‌ها و تولید ترکیبات سمی از تجزیه بقایای گیاه اول و اثر آن بر گیاه دوم باشد. در مواردی که کاهش رشد ناشی‌از ترکیبات سمی یک گیاه بر گیاه دیگر باشد، به آن آللوپاتی (allelopathy) می‌گویند (کرامر، ۱۹۹۵).

۵-۴ اندازه‌گیری مشخصات ریشه و سیستم ریشه‌ای

در این قسمت به بررسی روش‌های متداول نمونه‌برداری ریشه، شستشوی ریشه‌ها از خاک و سنجش پارامترهای رشد ریشه پرداخته می‌شود (بوهم، ۱۹۷۹).

۵-۴-۱ نمونه‌برداری

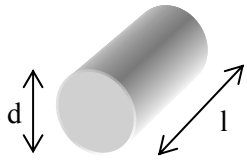
متداول‌ترین روش‌های تهیه نمونه ریشه برای مطالعه در کشاورزی، تهیه نمونه از مزرعه یا باغ بااستفاده‌از آگر (Auger) و یا تهیه نمونه از گیاهانی که تحت تیمارهای مختلف و در شرایط گلدان پرورش یافته‌اند، می‌باشد. استفاده از آگر یکی‌از بهترین روش‌ها است که در آن، برداشت کل سیستم ریشه و تهیه نمونه کامل ریشه در فرم طبیعی و دست‌نخورده منظور نمی‌باشد (تننت، ۱۹۷۵). متداول‌ترین نوع آگر مورداستفاده دارای لوله سیلندری به ارتفاع ۱۵ سانتی‌متر و با قطر داخلی ۷ سانتی‌متر است. دسته این آگر حدود ۱۰۰ سانتی‌متر طول دارد و به فواصل ۱۰ سانتی‌متری علامت خورده است.

برای تهیه نمونه، آگر به‌داخل خاک فشار داده شده تا به‌عمق موردنظر برسد. برای مطالعه پارامترهای موردنظر در عمق‌های مختلف خاک، نمونه‌های آگر برای عمق‌های مختلف و با فواصل ۱۰ سانتی‌متری برداشته می‌شوند. تعداد نمونه‌های موردنیاز از محیط طبیعی یا کرت‌های مزرعه به هدف مطالعه، نوع مطالعه و حجم کار بستگی دارد. حداقل تعداد نمونه درمورد گیاهان ردیفی دو نمونه است، که یک نمونه از روی ردیف و دیگری ازبین یا وسط ردیف‌ها برداشته می‌شود. در مواردی‌که گیاه در داخل گلدان رشد داده می‌شود، هر گلدان خود می‌تواند یک نمونه باشد.

۵-۴-۲ شستشوی ریشه از خاک

به‌طورکلی، مطالعه ریشه‌ها کار وقت‌گیر و پرزحمتی بوده و این امکان وجود دارد که در بعضی مواقع مدتی طول بکشد تا نمونه‌ها به مرحله شستشو برسند. در مواقعی‌که امکان شستشوی فوری همه نمونه‌ها نیست، باید این نمونه‌ها به‌گونه‌ای نگهداری شوند. درصورتی‌که نمونه‌ها در آب به‌صورت غرق‌شده باشند، می‌توان آن‌ها را به‌همان صورت به‌مدت ۲ تا ۵ روز در دمای ۱۵ تا $25^{\circ}C$ نگهداری کرد. در چنین شرایطی دررابطه‌با گیاهان گلدانی، باید بخش هوایی گیاه ازبین برده شود (بوهم، ۱۹۷۹).

درصورتی‌که هدف نگهداری نمونه‌ها به‌مدت چند هفته باشد، باید به‌شکلی که غلظت الکل کمتر از ۱۰٪ نباشد، اتانول یا الکل دیگری به سوسپانسیون خاک–ریشه– آب اضافه شود. هرچه دمای محیط



شکل۱۴-۵ ریشه را می‌توان به‌صورت یک استوانه درنظر گرفت که دارای طول l و قطر d می‌باشد (از مؤلف).

نگهداری بیشتر باشد، باید از غلظت الکل بالاتری استفاده شود. البته برای این منظور از مواد دیگری نیز استفاده می‌شود. قبل‌از شستشوی نمونه‌ها و جهت جداشدن بهتر خاک از ریشه‌ها، معمولاً نمونه‌ها را یک‌شب درآب می‌خوابانند. معمولاً برای تسهیل جداسازی ریشه‌ها از خاک، به‌خصوص خاک‌های ریزبافت، موادشیمیایی نیز به‌کار می‌رود.

مواد شیمیایی متداول جهت این منظور پیروفسفات‌ها (pyrophosphates) مانند پیروفسفات سدیم به‌صورت محلول ۰/۲۷درصد و کلریدسدیم می‌باشند. ساده‌ترین روش شستشو استفاده ازدست می‌باشد. در این روش آب روی نمونه خاک حاوی ریشه اسپری شده و خاک ریشه به‌آرامی با دست نرمش داده می‌شود. این عمل روی الک‌هایی با اندازه سوراخ‌های ۰/۲ تا ۲ میلی‌مترمربع صورت می‌گیرد. هرچه ظرافت ریشه‌ها بیشتر باشد، از الک‌هایی با اندازه سوراخ کوچکتری استفاده می‌شود، ولی متداول‌ترین الک مورداستفاده دارای سوراخ‌های ۰/۵ میلی‌مترمربعی است. لازم‌به‌ذکر است که برای شستشوی مکانیکی ریشه‌ها ادواتی ابداع و تهیه شده‌اند (بوهم، ۱۹۷۹).

۵-۴-۳ سنجش پارامترهای ریشه

وزن تر و خشک، سطح، حجم، قطر و طول ریشه مهم‌ترین پارامترهای ریشه هستند که در این قسمت به آن‌ها می‌پردازیم. البته قبل‌از پرداختن به‌روش اندازه‌گیری باید به این نکته توجه کرد که ریشه را می‌توان به‌صورت یک استوانه درنظر گرفت که دارای طول l، قطر d، شعاع r، سطح A_r و حجم V_r می‌باشد (شکل۱۴-۵). باتوجه به روابطی که بین این متغیرها وجود دارد، می‌توان تعدادی را اندازه‌گیری و

جدول۲-۵ نحوه به‌دست‌آوردن پارامترهای ریشه در آزمایشگاه.

پارامتر	حالت الف	حالت ب
طول ریشه	اندازه‌گیری	اندازه‌گیری
حجم ریشه	اندازه‌گیری	$\pi r^2 l$
سطح ریشه*	$2\pi rl$	اندازه‌گیری
قطر ریشه	$2\sqrt{\frac{V_r}{\pi l}}$	$\frac{Ar}{2\pi l}\times 2$

* سطح کل ریشه، نه سطح پیش‌آمده.

تعدادی را با معادله برآورد کرد (جدول۲-۵).

سطح ریشه

سطح ریشه را می‌توان مثل سطح برگ بااستفاده‌از دستگاه پلانی‌متر اندازه‌گیری کرد (کوستا، ۲۰۰۰). در این رابطه باید توجه داشت که ریشه‌ها چروکیده و خشک نشوند و باید مثل حالت طبیعی آب جذب کرده و متورم باشند. همچنین، اگر ریشه‌ها شفاف باشند، باید قبل‌از سنجش با یک ماده رنگی، تیره شوند تا دستگاه قادر به قرائت و دیدن آن‌ها باشد. درموقع سنجش باید دقت شود که ریشه‌ها روی‌هم نیفتاده باشند. لازم‌به‌ذکر است که قرائت دستگاه پلانی‌متر سطح حقیقی ریشه نبوده، بلکه سطح پیش‌آمده[1] ریشه است. برای تعیین کل سطح ریشه و درواقع سطح حقیقی آن، سطح به‌دست‌آمده به‌وسیله پلانی‌متر در π (۳٫۱۴) ضرب می‌شود.

حجم ریشه

برای این منظور می‌توان از استوانه مدرج استفاده کرد. ریشه‌های آب جذب‌کرده و متورم در آب ریخته شده و با اندازه‌گیری میزان جابه‌جایی آب در استوانه، حجم ریشه به‌دست می‌آید (بوهم، ۱۹۷۹).

قطر ریشه

قطر ریشه از روی نمونه‌های تازه‌شسته‌شده و متورم و بااستفاده‌از میکروسکوپ مجهز به میکرومتر اندازه‌گیری می‌شود. لازم‌به‌ذکر است درصورتی‌که ریشه‌ها بزرگتر باشند، می‌توان به‌کمک ذره‌بین و ابزار معمولی‌تر نیز سنجش قطر ریشه را انجام داد (بوهم، ۱۹۷۹).

طول ریشه

طول ریشه را می‌توان با روش نیومن (۱۹۶۶) که توسط تننت (۱۹۷۵) ساده شده است، تخمین زد. روش کار بدین‌ترتیب است که تعداد برخوردهای ریشه‌ها با یک‌سری خطوط عمودی و افقی شمارش شده و سپس باکمک تعداد برخوردها، طول ریشه تخمین زده می‌شود. بدین‌منظور از یک ظرف شیشه‌ای که زیر آن یک کاغذ شطرنجی با ابعاد مختلف قرار می‌گیرد، استفاده می‌شود. برای پخش بهتر ریشه در داخل ظرف، داخل آن مقداری آب ریخته شده و ریشه‌ها داخل آب پراکنده می‌شوند. ابعاد متداول کاغذ شطرنجی ۱×۱، ۲×۲ و ۵×۵ سانتی‌متر می‌باشد، که به‌ترتیب برای سنجش طول‌های ۱، ۵ و بیشتر از ۵ متر استفاده می‌شوند. پس‌از پخش یکنواخت ریشه‌ها در داخل ظرف، تعداد برخوردها با خطوط عمودی و افقی شمارش و یادداشت می‌شود (N). سپس طول ریشه (l) باتوجه به‌ابعاد کاغذ شطرنجی و استفاده از روابط ۱-۵ ، ۲-۵ و ۳-۵ به‌دست می‌آید.

$l = ۰٫۷۸۶\ N$ ابعاد کاغذ ۱×۱ (۵-۱)

1. Projected area

$l = ۱٫۵۷۰ N$ ابعاد کاغذ ۲×۲ (۵-۲)

$l = ۳٫۹۳۰ N$ ابعاد کاغذ ۵×۵ (۵-۳)

لازم‌به‌ذکر است که در محاسبه طول ریشه باید سعی شود که تعداد N شمارش‌شده در هر نوبت بیشتر از ۴۰۰ و کمتر از ۵۰ عدد نباشد. نکته آخر اینکه طول ریشه را اغلب برای واحد حجم خاک بیان می‌کنند و واحد آن سانتی‌متر طول ریشه بر سانتی‌مترمکعب خاک می‌باشد. این پارامتر تراکم طول ریشه[1] بوده و با L_v نشان داده می‌شود.

1. Root length density

۶

آب در خاک

در این فصل می‌خوانیم:

۶-۱ ویژگی‌های مهم خاک دررابطه‌با آب
۶-۲ نگهداری آب در خاک
۶-۳ حرکت آب در خاک

مقدمه

در مبحث رابطه آب خاک و گیاه، خاک به‌عنوان محیط رشد ریشه و ذخیره آب، منبع عناصرغذایی و استقرار و نگهداری گیاه موردتوجه می‌باشد. درمقابل، خاک همچنین دارای محدودیت‌های مختلف فیزیکی، شیمیایی و بیولوژیکی برای رشد ریشه بوده و می‌تواند بر نفوذ و رشد ریشه و جذب موادغذایی توسط آن تأثیر منفی بگذارد. در این فصل، ابتدا مفاهیم و تعاریف اساسی مربوط به خاک و آب خاک که با گیاه درارتباط هستند، تعریف شده و سپس نگهداری و حرکت آب در خاک به‌اختصار موردبحث قرار می‌گیرد.

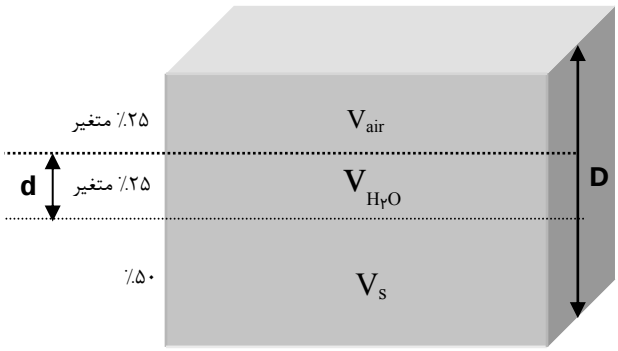
۶-۱ ویژگی‌های مهم خاک دررابطه‌با آب

به‌طورکلی، خاک از سه قسمت جامد، مایع و گاز تشکیل شده است (شکل۱-۶). مقدار و نسبت هرکدام از این سه جزء در خاک‌های مختلف متفاوت بوده و سبب ایجاد خصوصیات مختلفی برای خاک‌های گوناگون می‌گردد. برای درک بهتر روابط آب و خاک، شناخت این خصوصیات ضروری است. مهم‌ترین خصوصیات و پارامترهای خاک عبارت‌اند از:

۶-۱-۱ وزن مخصوص ظاهری[1] خاک

وزن مخصوص ظاهری خاک (ρ_b) عبارت‌است از نسبت وزن ذرات جامد خاک به حجم کل خاک (رابطه۱-۶). معمولاً خاک‌های شنی و دارای خلل‌وفرج کمتر به‌دلیل دارابودن نسبت ذرات جامد بیشتر، دارای وزن مخصوص ظاهری بیشتری هستند. وزن مخصوص ظاهری خاک‌های زراعی بین ۱٫۱ تا ۱٫۴ گرم بر سانتی‌مترمکعب می‌باشد. برای رشد مناسب گیاه باید وزن مخصوص ظاهری در خاک‌های شنی کمتر از ۱٫۶ و در خاک‌های رسی کمتر از ۱٫۴ گرم بر سانتی‌مترمکعب باشد.

1. Bulk density



شکل۱-۶ بیان رطوبت خاک. خاک از سه جزء جامد، مایع و گاز تشکیل شده است که معمولاً به‌ترتیب ۵۰، ۲۵ و ۲۵ درصد حجم خاک را اشغال می‌کنند. در این شکل، D عمق خاک و d ضخامت هرکدام از اجزای خاک می‌باشد (از مؤلف).

$$\rho_b = \frac{m_s}{V_a + V_w + V_s} \ g\ cm^{-3} \qquad (۶-۱)$$

در اینجا، ρ_b وزن مخصوص ظاهری و V_s، V_w و V_a به‌ترتیب حجم ذرات جامد، آب و هوای خاک هستند.

۶-۱-۲ وزن مخصوص حقیقی[1] خاک

وزن مخصوص حقیقی خاک (ρ_p) عبارت از نسبت وزن ذرات جامد خاک به حجم ذرات جامد است (رابطه۲-۶). به‌طور معمول وزن مخصوص حقیقی خاک‌های زراعی حدود ۲٫۶۵ گرم بر سانتی‌مترمکعب می‌باشد.

$$\rho_p = \frac{m_s}{V_s} \ g\ cm^{-3} \qquad (۶-۲)$$

دراین رابطه ρ_p وزن‌مخصوص حقیقی خاک و m_s و V_s به‌ترتیب وزن و حجم ذرات جامد خاک هستند.

۶-۱-۳ تخلخل[2] خاک

تخلخل خاک (E_ρ) عبارت‌است از نسبتی از حجم کل خاک که توسط آب و هوا اشغال شده است (رابطه۳-۶). معمولاً خاک‌های رسی و دارای بافت ریز نسبت به خاک‌های شنی و دارای بافت درشت، درصد تخلخل بیشتری دارند. مقدار تخلخل خاک از ۳۵٪ در خاک‌های فشرده تا ۶۵٪ در خاک‌های باتخلخل زیاد متغیر است.

$$E_p = (۱ - \frac{\rho_b}{\rho_p}) \times ۱۰۰ = \frac{Va + Vw}{V_T} \times ۱۰۰ \qquad (۶-۳)$$

1. Particle density
2. Porosity

در این رابطه، E_p درصد تخلخل خاک، ρ_b و ρ_p به‌ترتیب وزن مخصوص ظاهری و حقیقی خاک و V_a، V_w و V_T به‌ترتیب حجم هوا، آب و کل خاک هستند. مقدار V_T از رابطه۴-۶ به‌دست می‌آید:

$$V_T = V_a + V_w + V_s \qquad (۶-۴)$$

۶-۱-۴ درصد جرمی رطوبت خاک

درصد جرمی رطوبت خاک عبارت‌است از نسبت جرم رطوبت خاک به جرم ذرات جامد خاک (رابطه۵-۶).

$$P_m = \frac{m_w}{m_s} \times ۱۰۰ = \theta_m \times ۱۰۰ \qquad (۶-۵)$$

در این رابطهP_m درصد جرمی رطوبت خاک، m_w جرم رطوبت خاک، m_s جرم ذرات جامد خاک و θ_m نسبت جرمی رطوبت خاک است.

۶-۱-۵ درصد حجمی رطوبت خاک

درصد حجمی رطوبت خاک عبارت‌از نسبت حجمی رطوبت خاک به‌حجم‌کل خاک می‌باشد(رابطه۶-۶):

$$P_V = \theta_v \times ۱۰۰ = \frac{V_w}{V_a + V_W + V_S} ۱۰۰ = \frac{Vw}{V_T} ۱۰۰ = \frac{\frac{m_w}{\rho_{H_2O}}}{\frac{m_s}{\rho_b}} \times ۱۰۰ = \frac{m_w}{V_T} \times ۱۰۰ \qquad (۶-۶)$$

در این رابطه P_V درصد حجمی رطوبت خاک، θ_v نسبت حجمی رطوبت خاک، ρ_b وزن مخصوص ظاهری خاک، V_a، V_W، V_S و V_T به‌ترتیب حجم هوا، آب، ذرات جامد و کل خاک، m_w جرم رطوبت خاک، ρ_{H_2O} چگالی آب و m_S جرم ذرات جامد خاک است. درصد حجمی رطوبت خاک و عمق آب از روابط ۶-۷ و ۶-۸ نیز به‌دست می‌آیند.

$$P_V = P_m \rho_b \qquad (۶-۷)$$

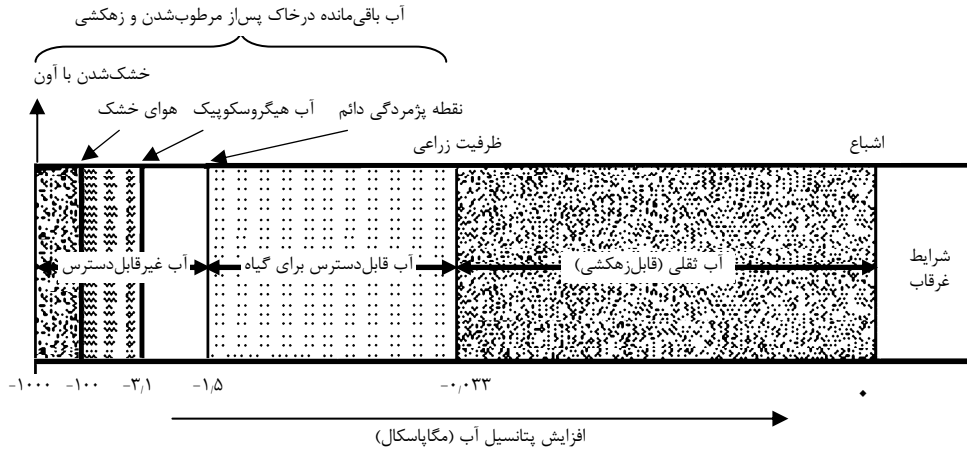
$$d_W = \theta_v d_s \qquad (۶-۸)$$

دراینجا θ_v میزان رطوبت حجمی برحسب مترمکعب بر مترمکعب، d_s عمق خاک برحسب سانتی‌متر و d_w عمق آب برحسب سانتی‌متر می‌باشد. θ_v برای محاسبه مقدار آب مناسب‌تر بوده و درمقایسه‌با θ_m با وضوح بیشتری مقدار آب قابل‌دسترس برای ریشه گیاه را نشان می‌دهد.

۶-۱-۶ ظرفیت زراعی

به‌مقدار رطوبت باقی‌مانده پس‌از خروج آب ثقلی از خاک بر اثر نیروی جاذبه، ظرفیت زراعی[1] (FC) یا حد بالای رطوبت خاک[2] (DUL) می‌گویند و با P_m و P_V قابل‌بیان است (شکل۲-۶). معمولاً در FC، ۵۰% تخلخل خاک با آب و ۵۰٪ مابقی با هوا پر شده است. به‌عبارت دیگر، FC مقدار رطوبتی است که در پتانسیل بین ۰٫۰۱- تا ۰٫۰۳- مگاپاسکال (۰٫۱- تا ۰٫۳- بار) توسط خاک نگهداری می‌شود (جدول۱-۶).

1. Field Capacity
2. Drained Upper Limit



شکل۲-۶ وضعیت آب در خاک. تنها آب بین ظرفیت زراعی (FC) و نقطه پژمردگی دایم (PWP) قابل استفاده برای گیاه است. در این شرایط آب معمولاً در پتانسیل بین ۰/۰۳۳- تا ۱/۵- مگاپاسکال توسط خاک نگهداری می‌شود (میلر و داناهو، ۱۹۹۰).

۶-۱-۷ نقطه پژمردگی دایم

نقطه پژمردگی دایم[1] (PWP) یا حد تحتانی رطوبت خاک[2] (LL) مقدار رطوبتی است که در آن، گیاه پژمرده شده قابلیت برگشت خود را ازدست بدهد (شکل۲-۶). پتانسیل آب در نقطه پژمردگی دایم باتوجه به گونه گیاهی و میزان توسعه ریشه آن متفاوت بوده، ولی معمولاً بین ۱/۰- تا ۲/۰- مگاپاسکال (۱۰/۰- تا ۲۰/۰- بار) می‌باشد. در مطالعات زراعی نقطه پژمردگی دایم، تقریباً ۱/۵- مگاپاسکال درنظر گرفته می‌شود.

برای درک بهتر محتوای رطوبتی بافت‌های مختلف خاک در ظرفیت زراعی و نقطه پژمردگی دایم،

جدول۱-۶ مقادیر وزن مخصوص ظاهری (ρ_b) و تخلخل چند نوع خاک با بافت‌های مختلف (میلر و داناهو، ۱۹۹۰).

بافت خاک	وزن مخصوص ظاهری ($g.cm^{-3}$)	تخلخل (٪)
شنی درشت (gravelly sand)	۱/۸۷	۲۹/۴
شن لومی درشت (coarse loamy sand)	۱/۶۸	۳۶/۶
لوم شنی (sandy loam)	۱/۵۱	۴۳/۰
لومی (loam)	۱/۳۴	۴۹/۴
لوم رسی (clay loam)	۱/۲۶	۵۲/۵
رسی (clay)	۱/۱۸	۵۵/۵

1. Permenant Wilting Point
2. Lower limit

جدول۲-۶ درصد جرمی رطوبت خاک (P_m) در ظرفیت زراعی و نقطه پژمردگی دایم در خاک‌های مختلف (میلر و داناهو، ۱۹۹۰).

بافت خاک	درصد رطوبت	
	در ظرفیت زراعی	در نقطه پژمردگی دایم
شنی متوسط	۶٫۸	۱٫۷
شنی ریز	۸٫۵	۲٫۳
لوم شنی	۱۱٫۳	۳٫۴
لوم شنی ریز	۱۴٫۷	۴٫۵
لوم	۱۸٫۱	۶٫۸
لوم سیلتی	۱۹٫۸	۷٫۹
لوم رسی	۲۱٫۵	۱۰٫۲
رسی	۲۲٫۶	۱۴٫۷

مقادیر درصد جرمی رطوبت خاک (P_m) درحالت ظرفیت زراعی و نقطه پژمردگی دایم هشت نمونه خاک با بافت مختلف در جدول۲-۶ آورده شده است. ملاحظه می‌شود که درصد جرمی رطوبت خاک با سنگین‌ترشدن بافت خاک افزایش می‌یابد.

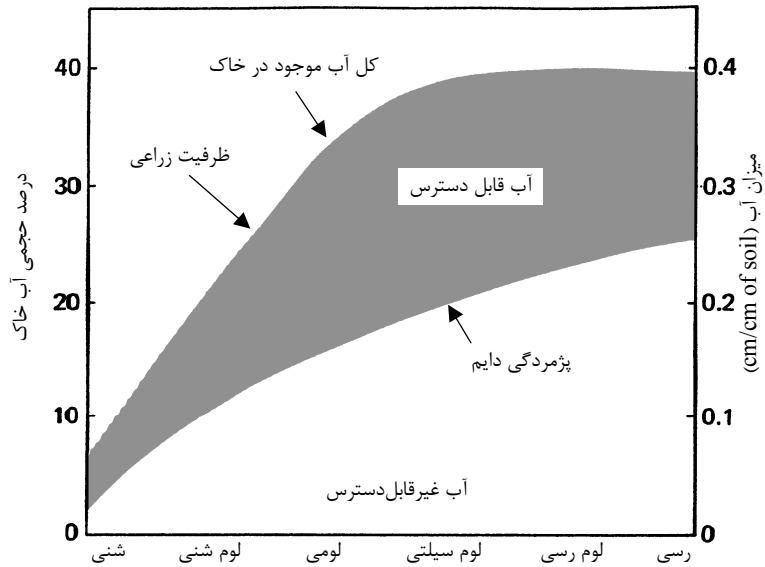
۶-۱-۸ نقطه اشباع

نقطه اشباع[1] عبارت‌است از مقدار رطوبت خاک به‌صورت وزنی یا حجمی، وقتی‌که کل حجم منافذ خاک با آب پر شده باشد (شکل۲-۶). گرچه گیاهان زراعی مانند برنج به‌دلیل توانایی انتقال اکسیژن از اندام‌های هوایی به ریشه‌ها قادر هستند تا در خاک‌های اشباع از آب رشد کنند، ولی اکثر گیاهان زراعی در خاک‌های اشباع از آب، قادر به تنفس و ادامه حیات نبوده و در اثر خفگی ازبین می‌روند.

۶-۱-۹ آب موجود در خاک

عبارت‌است از میزان آب خاک که در شرایط مختلف رطوبتی وجود دارد. برای تعیین میزان آب موجود در خاک[2] (ASW)، نمونه‌های خاک از اعماق مختلف گرفته شده و سپس خشک می‌شوند. اختلاف وزن خشک و مرطوب نمونه‌ها بیانگر میزان آب موجود خاک است. لازم‌به‌ذکر است که بدون‌توجه به بافت خاک، مقدار ASW بیان‌کننده میزان آب قابل‌دسترس گیاه نیست. برای مثال، در ASW برابر ۱۷٪ ممکن‌است یک خاک با بافت شنی درحالت اشباع و یک خاک با بافت رسی در پتانسیل آب کمتر از نقطه پژمردگی دایمی باشد. بنابراین، در استفاده از ASW، دانستن پتانسیل آب خاک یا نقاط FC و PWP آن، در تعیین وضعیت رطوبتی خاک و گیاه ضروری است.

1. Saturation Point
2. Actual Soil Water



شکل۳-۶ مقدار آب خاک در نقطه ظرفیت زراعی و پژمردگی دائم در خاک‌های مختلف. فاصله بین میزان آب در ظرفیت زراعی و نقطه پژمردگی دایم (ضخامت لایه مشکی) نشان‌دهنده آب قابل‌استفاده گیاه است و این ضخامت در خاک لوم سیلتی بیشترین میزان می‌باشد. مشاهده می‌شود که گرچه ازنظر میزان کل آب خاک بین خاک‌های لوم سیلتی و رسی اختلاف چندانی وجود ندارد، ولی به‌دلیل اینکه در خاک‌های رسی نقطه پژمردگی دایم (پتانسیل حدود ۱٫۵ MPa-) در مقادیر رطوبتی بالاتری حادث می‌شود، مقدار آب قابل‌استفاده برای گیاه در خاک‌هایی با بافت متوسط (لوم سیلتی) بیشتر است. درصد حجمی رطوبت در ظرفیت زراعی برای دو خاک فوق حدود ۳۸٪ بوده، ولی درصد رطوبت در نقطه پژمردگی دایم برای خاک رسی حدود ۲۲٪ و برای خاک لوم سیلتی حدود ۱۸٪ است. بنابراین، میزان درصد رطوبت حجمی قابل‌استفاده برای گیاه در خاک لوم سیلتی حدود ۲۰٪ (۲۰ = ۱۸ - ۳۸) و در خاک رسی حدود ۱۶٪ (۱۶ = ۲۲ - ۳۸) است (کرامر، ۱۹۹۵).

۶-۱-۱۰ کل آب قابل‌دسترس خاک

کل آب قابل‌دسترس خاک[1] (TASW) یا ظرفیت آب قابل‌دسترس گیاه[2] (PAWC) عبارت از میزان آب موجود در خاک بین ظرفیت زراعی و نقطه پژمردگی دایم (شکل‌های ۲-۶ و ۳-۶) با هرکدام از معیارهای رطوبتی مانند سانتی‌متر آب یا درصد رطوبت می‌باشد (رابطه۹-۶):

$$TASW = FC - PWP \qquad (۶-۹)$$

1. Total Available Soil Water
2. Plant Available Water Capacity

مثال مطلوب‌است مقادیر TASW یک نمونه خاک، (الف) درحالتی‌که میزان رطوبت جرمی (θ_m) در ظرفیت مزرعه و نقطه پژمردگی دائم به‌ترتیب ۱۱٫۳ و ۳٫۴٪ می‌باشد؛ و (ب) درحالتی‌که عمق آب (d_w) در خاکی به‌عمق ۳۰ سانتی‌متر در ظرفیت مزرعه و نقطه پژمردگی دائم به‌ترتیب ۵٫۰ و ۱٫۵ سانتی‌متر می‌باشد.

(الف) FC: $\theta_m = ٪۱۱٫۳$, PWP: $\theta_m = ٪۳٫۴$

$TASW = PAWC = FC - PWP = ۱۱٫۳ - ۳٫۴ = ٪۷٫۹$

(ب) FC: $d_w\ (۳۰) = ۵\ cm$, PWP: $d_w\ (۳۰) = ۱٫۵\ cm$

$TASW\ (۳۰) = PAWC\ (۳۰) = FC - PWP = ۵٫۰ - ۱٫۵ = ۳٫۵\ cm$

به‌طورکلی، میانگین TASW در خاک‌های کشاورزی ۰٫۱۳ مترمکعب بر مترمکعب درنظر گرفته می‌شود.

۶-۱-۱۱ آب قابل‌دسترس حقیقی خاک

آب قابل‌دسترس حقیقی خاک[1] (AASW) مقدار آب قابل‌دسترسی که حقیقتاً در خاک وجود دارد را نشان می‌دهد و عبارت است از تفاضل آب قابل‌دسترس خاک[2] (ASW) از نقطه پژمردگی دایم (رابطه۱۰-۶). به‌عنوان مثال، درصورتی‌که در مثال فوق θ_m برابر ۱۰٪ باشد میزان AASW برابر با ۶٫۶٪ می‌شود (AASW= ٪۱۰-٪۳٫۴ = ٪۶٫۶).

$$AASW = ASW - PWP \qquad (۶-۱۰)$$

۶-۱-۱۲ کسر آب قابل‌دسترس خاک

نسبت آب قابل‌دسترس حقیقی خاک (AASW) به کل آب قابل‌دسترس خاک (TASW) را کسر آب قابل‌دسترس خاک[3] (FASW) می‌گویند (رابطه ۶-۱۱):

$$FASW = \frac{AASW}{TASW} \qquad (۶-۱۱)$$

کسر آب قابل‌دسترس خاک نشان می‌دهد که چه نسبت یا درصدی از کل آب قابل‌دسترس خاک، در یک زمان معین در خاک وجود دارد. در مثال بالا، میزان کسر آب قابل‌دسترس خاک برابر ۰٫۸۴ است (FASW = ۶٫۷:۶٫۹ =۰٫۸۴). یعنی میزان آب قابل‌دسترس خاک ۸۴٪ از حد بالقوه خود می‌باشد. FASW پارامتر مهمی در زراعت، آبیاری،فیزیولوژی و رابطه آب خاک و گیاه است.

۶-۱-۱۳ آب سهل‌الوصول

تمامی آب قابل‌دسترس خاک نمی‌تواند به‌آسانی توسط گیاه جذب شده و با افزایش تخلیه رطوبت خاک، جذب رطوبت توسط گیاه، با سختی بیشتری انجام می‌شود. میزان رطوبتی که به‌آسانی و بدون ایجاد شرایط تنش، توسط گیاه جذب می‌شود آب سهل‌الوصول[4] (RASW) نامیده می‌شود (رابطه ۶-۱۲).

1. Actual Available Soil Water
2. Available Soil Water
3. Fraction of Available Soil Water
4. Readily Available Soil Water

مقدار آب سهل‌الوصول باتوجه به گونه گیاهی، رقم و خصوصیات خاک متفاوت بوده، ولی مقدار تقریبی آن بین ۵۰ تا ۸۵ درصد از TASW است.

$$RASW= (1-C_T)\ TASW \qquad (۶-۱۲)$$

در این رابطه C_T مقداری از کسر آب قابل‌دسترس خاک است که در کمتر از آن میزان، گیاه در جذب آب قابل‌دسترس با مشکل مواجه شده و درنتیجه دچار تنش می‌شود (سلطانی و همکاران، ۲۰۰۰). مقدار C_T در گیاهان زراعی مختلف متفاوت است، ولی مقادیر تقریبی آن بین ۰٫۱۵ تا ۰٫۵ می‌باشد. به‌عنوان مثال، مقدار C_T در گندم و سویا حدود ۰٫۲۵، در نخود ۰٫۳۴ و در سیب‌زمینی ۰٫۵ برآورد شده است. در مثال قبلی برای نخود میزان آب سهل‌الوصول برابر ۵٫۲ درصد [RASW= (۱ - ۰٫۳۴) × ٪۷٫۹ = ٪۵٫۲] است. یعنی کل آب قابل‌دسترس گیاه ٪۷٫۹ است و گیاه نخود می‌تواند ٪۵٫۲ آب را به‌صورت سهل‌الوصول و بدون مواجه‌شدن با شرایط تنش از خاک جذب کند.

برای درک بهتر مفاهیم رطوبتی خاک، مقادیر تیپیک رطوبت خاک درحالت اشباع (SAT)، ظرفیت زراعی (FC)، نقطه پژمردگی دایم (PWP) و کل آب قابل‌دسترس خاک (TASW) برای چهار گروه مهم خاک در جدول۳-۶ آورده شده است.

مثال باتوجه به آمار جدول۳-۶، در یک خاک لوم شنی با عمق ۱۳۰ سانتی‌متر، مقدار آب خاک در نقاط SAT، FC و PWP را حساب کنید. کل ظرفیت این خاک برای ذخیره آب قابل‌دسترس گیاه چقدر است. مقدار RASW را برای گیاه سورگوم (C_T=۰٫۱۵) درنظر بگیرید. اگر در یک روز معین ۱۴ سانتی‌متر آب در این خاک وجود داشته باشد (θ_v=۰٫۱۱) آیا گیاه موردنظر دچار تنش می‌شود.

کل آب موجود در خاک وقتی خاک اشباع شود:

SAT= (۰٫۳۲ cm/cm) (۱۳۰ cm)= ۴۱/۶ cm

کل آب موجود در خاک وقتی رطوبت در FC باشد:

FC= (۰/۲۲ cm/cm) (۱۳۰ cm)= ۲۸/۶ cm

کل آب موجود در خاک وقتی رطوبت به PWP رسیده باشد:

PWP= (۰/۰۸۷ cm/cm) (۱۳۰ cm)=۱۱/۳۱ cm

ظرفیت این خاک برای ذخیره‌سازی آب قابل‌دسترس برای گیاه:

TASW= (۰/۱۳۳ cm/cm) (۱۳۰ cm)= ۱۷/۲۹ cm یا ۲۸/۶-۱۱/۳۱= ۱۷/۲۹

مقدار RASW برای گیاه سورگوم:

RASW= (۱-۰/۱۵) (۱۷/۲۹ cm)= ۱۴/۷ cm

آب قابل‌دسترس موجود در خاک:

ASW=۱۴ cm: AASW= ASW-PWP= ۱۴-۱۱/۳۱= ۲/۶۹ cm

FASW= AASW/TASW= (۲/۶۹)/(۱۷/۲۹)= ۰/۱۶

جدول۳-۶ مقادیر تیپیک SAT، FC، PWP و TASW در چهار گروه مهم خاک[۱] (سلطانی و همکاران، ۱۳۷۷).

بافت خاک	SAT	FC	PWP	TASW
رس لومی	۰٫۷۵۶	۰٫۶۷۷	۰٫۵۱۷	۰٫۱۶۰
لوم سیلتی	۰٫۳۶۱	۰٫۲۶۱	۰٫۱۱۰	۰٫۱۵۱
لوم شنی	۰٫۳۲۰	۰٫۲۲۰	۰٫۰۸۷	۰٫۱۳۳
شنی	۰٫۲۶۷	۰٫۱۰۷	۰٫۰۳۳	۰٫۰۷۴

۱. همگی اعداد برحسب مترمکعب بر مترمکعب یا متر بر متر یا سانتی‌متر بر سانتی‌متر هستند.

مشاهده می‌شود که گیاه تنش نمی‌بیند، ولی در نزدیکی آستانه صدمه به‌وسیله تنش خشکی قرار دارد.

مثال باتوجه به جدول۳-۶ درصورتی‌که عمق خاک (d_s) ۱۵۰ سانتی‌متر باشد، کل آب خاک (TSW) و کل آب قابل‌دسترس خاک (TASW) را برای چهار گروه خاک حساب کنید. مقدار RASW برای گیاهی با C_T =۰/۳ چقدر است.

کل آب خاک:

$$TSW= FC\ ds$$

کل آب قابل‌دسترس خاک:

$$TASW= (FC-PWP)\ ds$$

آب سهل‌الوصول:

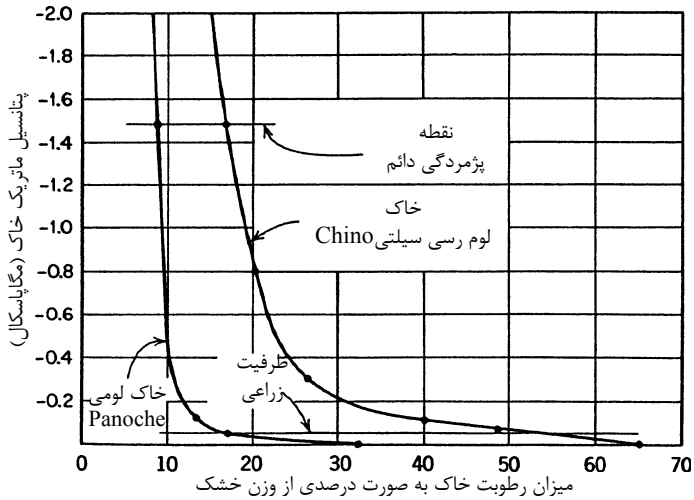
$$RASW= (1-C_T)\ TASW$$

بنابراین:

بافت خاک	FC	PWP	FC-PWP	TSW	TASW	RASW
رس لومی	۰٫۶۷۷	۰٫۵۱۷	۰٫۱۶۰	۱۰۱٫۶	۲۴٫۰	۱۶٫۸
لوم سیلتی	۰٫۲۶۱	۰٫۱۱۰	۰٫۱۵۱	۳۹٫۲	۲۲٫۷	۱۵٫۹
لوم شنی	۰٫۲۲۰	۰٫۰۸۷	۰٫۱۳۳	۳۳٫۰	۲۰٫۰	۱۴٫۰
شنی	۰٫۱۰۷	۰٫۰۳۳	۰٫۰۷۴	۱۶٫۱	۱۱٫۱	۷٫۸

* تمامی اعداد برحسب سانتی‌متر بر سانتی‌متر می‌باشند.

مشاهده می‌شود که با سبک‌ترشدن بافت خاک، کل آب خاک (TSW) به‌سرعت کاهش می‌یابد، درحالی‌که کاهش کل آب قابل‌دسترس خاک (TASW) با شدت کمتری صورت می‌گیرد. این مسئله به این علت‌است که در خاک‌های سنگین (بافت رسی) نسبت به خاک‌های سبک (بافت شنی) آب با قدرت بیشتری توسط ذرات خاک جذب و نگهداری شده و دسترسی آن برای گیاه سخت‌تر است. بنابراین، گرچه با سبک‌ترشدن بافت خاک میزان آب کمتری توسط خاک ذخیره می‌شود، ولی به‌دلیل قدرت کمتر ذرات شن در جذب آب، آسان‌تر برای گیاه قابل‌دسترس بوده و درنتیجه اختلاف بین TASW در بافت‌های مختلف خاک کمتر از اختلاف بین TSW است.



شکل۴-۶ منحنی مشخصه رطوبت خاک که رابطه پتانسیل ماتریک خاک با مقدار آب آن‌را نشان می‌دهد. مشاهده می‌شود که در یک پتانسیل ماتریک معین میزان رطوبت خاک در یک خاک با بافت سنگین‌تر (لوم رسی سیلتی Chino) بیشتر از یک خاک با بافت سبک‌تر (لومی Panoche) است (کرامر، ۱۹۹۵).

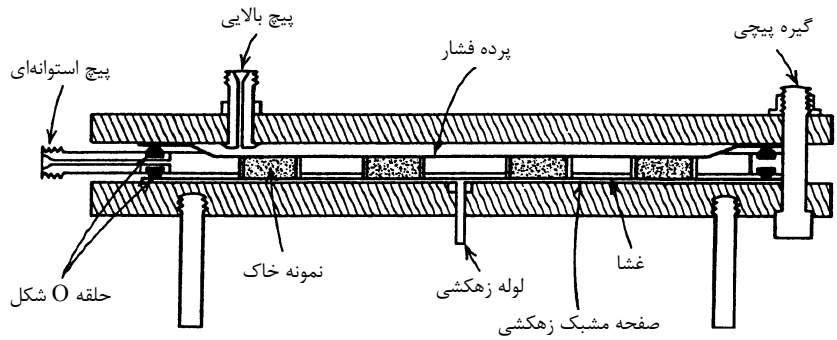
۶-۱-۱۴ منحنی مشخصه آب خاک

یکی از روش‌های نشان‌دادن وضعیت رطوبتی خاک، استفاده از رابطه بین مکش خاک (Ψ_m) و رطوبت خاک است که به‌وسیله منحنی مشخصه آب خاک[1] (SWCC) یا منحنی آزادسازی رطوبت خاک[2] (SMRC) نشان داده می‌شود (حق نیا، ۱۳۷۴، کرامر، ۱۹۹۵).

منحنی مشخصه آب خاک دربرگیرنده یک‌سری از مشخصات خاک است و خاک‌های مختلف دارای منحنی مشخصه آب خاک مختلفی هستند. شکل منحنی مشخصه آب خاک به توزیع و اندازه منافذ خاک و تخلخل کل خاک بستگی دارد (شکل۴-۶). هرچه درصد منافذ ریز خاک زیادتر و تخلخل کل آن بیشتر باشد، منحنی در وضعیت بالاتری قرار می‌گیرد. از این منحنی، برای تعیین FC، PWP، حل معادلات مختلف حرکت آب در خاک در آبیاری و تعیین سطوح Ψ_w در خاک استفاده می‌شود. به‌طورکلی، در مکش‌های پایین (پتانسیل ماتریک حدود MPa ۰/۰۵-) تغییرات جزئی در مقدار رطوبت با تغییرات کمی در پتانسیل ماتریک همراه است، درصورتی‌که در مکش‌های بالا (پتانسیل ماتریک حدود MPa ۱-) تغییرات جزئی در مقدار رطوبت تغییرات زیادی را در پتانسیل ماتریک سبب می‌شود.

به‌طور معمول، منحنی مشخصه آب خاک با دو روش استفاده از دستگاه صفحات فشاری یا غشای فشاری (شکل‌های ۵-۶ و ۶-۶) و روابط تجربی-تئوریک (مثل رابطه۱۳-۶) تعیین می‌گردد (کرامر،

1. Soil Water Chararcteristic Curve
2. Soil Moissture Release Curve



شکل۵-۶ ساختمان یک دستگاه صفحات فشاری برای تعیین منحنی مشخصه رطوبت خاک. نمونه خاک در داخل حلقه‌های فلزی که روی غشا گذاشته شده‌اند قرار می‌گیرد. زمانی‌که فشار به نقطه پتانسیلی موردنظر رسید، خاک داخل محفظه خارج شده و درصد جرمی رطوبت نمونه خاک اندازه‌گیری می‌شود (کرامر، ۱۹۹۵).

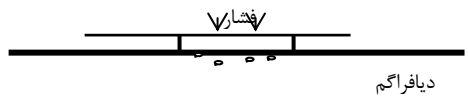
۱۹۹۵، کمبل و نورمن، ۱۹۹۸). درواقع، برای تعیین منحنی مشخصه آب خاک مقدار رطوبت خاک در پتانسیل‌های مختلف اندازه‌گیری شده و نسبت به‌یکدیگر رسم می‌گردند. از این منحنی، در تبدیل پتانسیل و رطوبت خاک به‌یکدیگر و همچنین تعیین مقدار آب قابل‌ذخیره در خاک استفاده می‌شود. یک نمونه از روابط تجربی-تئوریک به‌صورت زیرمی باشد (کمبل و نورمن، ۱۹۹۸، گیسمن و همکاران، ۲۰۰۳):

$$\Psi_m = A\theta_V^B \qquad (۶-۱۳)$$

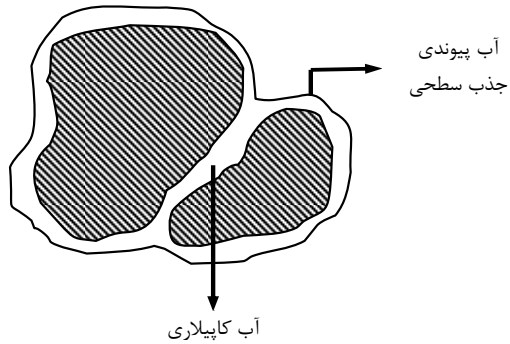
در این رابطه Ψ_m پتانسیل ماتریک خاک برحسب کیلوپاسکال، θ_v مقدار رطوبت حجمی خاک برحسب مترمکعب بر مترمکعب و A و B ضرایبی هستند که می‌توان آن‌ها را به ویژگی‌های خاک ارتباط داد. برای مثال، در مطالعه‌ای (ساکستون و همکاران، ۱۹۸۶) روابط زیر برای ضرایب A و B حاصل شده است. در این روابط C درصد رس و S درصد شن خاک می‌باشد.

$$A= \exp[-۴٫۳۹۶-۰٫۰۷۱۵\ (C)\ -۴٫۸۸\times۱۰^{-۴}(S)^۲\ -۴٫۲۸۵\times۱۰^{-۵}\ (S)^۲\ (C)]۱۰۰ \qquad (۶-۱۴)$$

$$B= -۳٫۱۴-۰٫۰۰۲۲۲\ C^۲-۳٫۴۸۴ \times ۱۰^{-۵}\ S^۲\ C \qquad (۶-۱۵)$$



شکل۶-۶ تصویر شماتیک نحوه عمل دستگاه صفحات فشاری با غشای استات سلولز و سرامیک منفذدار (از مؤلف).



شکل۷-۶ مکانیسم‌های نگهدارنده آب در خاک. آب به‌وسیله نیروی کاپیلاری و نیروی جذب سطحی ذرات خاک در خاک نگهداری می‌شود (از مؤلف).

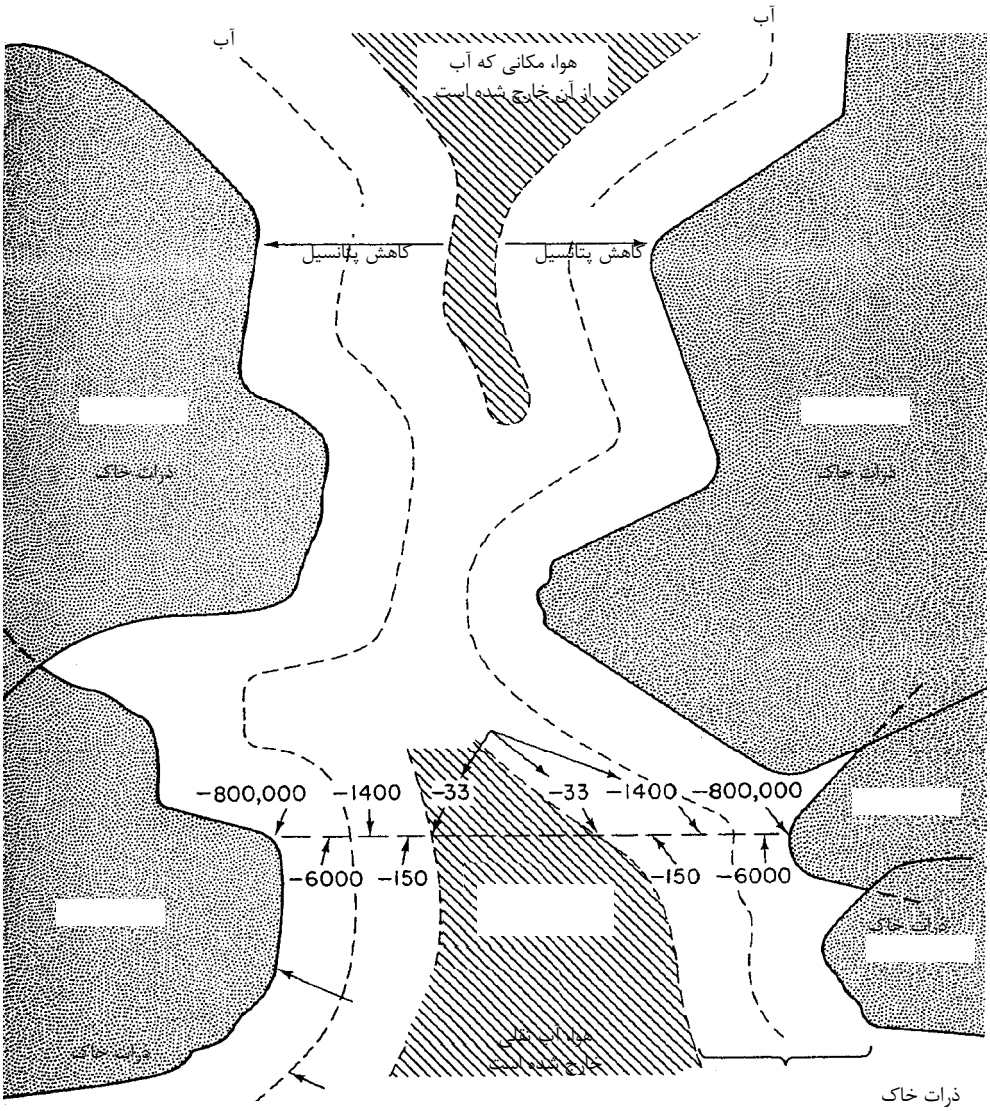
۶-۲ نگهداری آب در خاک

نیروهای جذب سطحی و کاپیلاری مکانیسم‌های اصلی نگهداری آب در خاک می‌باشند (شکل۷-۶). درواقع، پیوند هیدروژنی بین مولکول‌های آب، نیروی چسبندگی بین مولکول‌های آب و مولکول‌های آب با دیواره‌های منافذ خاک و نیروی کشش سطحی آب توجیه‌کننده دلایل نگهداری و حرکت آب در خاک هستند. منافذ ریز کمتر از ۰٫۰۱ میلی‌متر برای ذخیره آب بسیار مفید هستند. دیواره‌های این منافذ با قدرت بالایی مولکول‌های آب را نگه داشته و از خروج آن‌ها جلوگیری می‌کنند. فاصله بین مولکول آب با دیواره منفذ، نشان‌دهنده قدرت نگهداری آب توسط دیواره است. هرچه این فاصله بیشتر باشد آب با قدرت کمتری توسط دیواره نگه داشته شده و آسان‌تر از خاک خارج می‌شود (کوچکی و سلطانی، ۱۳۷۷).

بنابراین، منافذ درشت بزرگ‌تر از ۰٫۰۶ میلی‌متر امکان نفوذ سریع و زهکشی آب را فراهم آورده و تهویه خاک را افزایش می‌دهند، درحالی‌که منافذ متوسط با قطر بین ۰٫۰۱ تا ۰٫۰۶ میلی‌متر هدایت کاپیلاری را تسهیل کرده و بیشترین نقش را در صعود آب به سطح خاک ایفا می‌کنند (شکل۸-۶). در منافذ خالی و نیمه‌پر، مقدار پتانسیل ماتریک با قطر منفذ یا قطر هلال آب رابطه معکوس داشته و با روابط ۲۱-۲ و ۲۲-۲ (فصل۲) قابل‌محاسبه است.

۶-۳ حرکت آب در خاک

حرکت آب در خاک، در دو فاز بخار و مایع انجام می‌گیرد. حرکت به‌صورت بخار فقط در شرایطی اهمیت دارد که رطوبت خاک کمتر از PWP باشد و این انتقال نمی‌تواند نیاز گیاه به آب در شرایط مزرعه را تأمین کند (کرامر، ۱۹۹۵). با افزایش اختلاف دما بین لایه‌های مختلف خاک، سرعت انتقال بخار افزایش می‌یابد. مثلاً در شب، بخار آب از لایه مرطوب‌تر و گرم‌تر زیرین به لایه خشک‌تر و سردتر سطحی منتقل می‌شود. حرکت مایع آب خاک، ازطریق منافذ بین ذرات خاک و نیز لایه‌های آب فراگرفته دور ذرات انجام می‌شود. در شرایط طبیعی، حرکت فاز مایع آب خاک اهمیت بسیار بیشتری نسبت به‌حرکت فاز بخار دارد.



شکل۸-۶ نحوه نگهداری آب در خاک. با نزدیک‌شدن مولکول‌های آب به سطح ذرات جامد، قدرت جذب آن‌ها بیشتر و پتانسیل آب منفی‌تر می‌شود. بنابراین، با خشک‌ترشدن خاک، جذب آب از خاک توسط گیاه مشکل‌تر شده و در تنش‌های زیاد عملاً غیرممکن می‌گردد. اعداد داخل شکل نشان‌دهنده پتانسیل آب برحسب کیلوپاسکال است (میلر و داناهو، ۱۹۹۰).

حرکت یا جریان آب در خاک، در دو حالت قابل‌بحث است: (۱) جریان اشباع آب در خاک وقتی‌که خاک اشباع از آب باشد و (۲) جریان غیراشباع آب در خاک وقتی بخشی از منافذ خاک خالی از آب باشند و آب فقط در بخشی از منافذ حرکت کند. برای بیان حرکت آب در هر دو حالت اشباع و غیراشباع از قانون دارسی (Darcy) (روابط ۶-۱۶ و ۶-۱۷) استفاده می‌شود (اسلاچر، ۱۹۷۷):

$$Q = -Ki \qquad (۶-۱۶)$$

$$Q = - K\Delta H/L \qquad (۶-۱۷)$$

در این روابط، i شیب هیدرولیکی یا گرادیان هیدرولیکی، Q دبی آب انتقال‌یافته بین دو نقطه یا سرعت انتقال آب، K هدایت هیدرولیکی خاک (برحسب $cm^{3}.cm^{-2}.h^{-1}$ یا $(cm.h^{-1})$، ΔH اختلاف بار پتانسیل هیدرولیکی و L طول مسیر یا فاصله بین دو نقطه است. در خاک اشباع از آب K به‌صورت K_s نشان داده می‌شود. K سهولت مسیر ازنظر حرکت آب را نشان داده و هدایت هیدرولیکی خاک درحالت اشباع بسیار بیشتر از حالت غیراشباع آن است. K درحالت غیراشباع، به θ بستگی زیاد داشته و با $K(\theta)$ نشان داده می‌شود. دراینجا، اجزای قانون دارسی موردبحث بیشتری قرار می‌گیرند.

۶-۳-۱ اختلاف بار (پتانسیل) هیدرولیکی (ΔH)

اختلاف بار (پتانسیل) هیدرولیکی[1]، همان اختلاف پتانسیل آب بین دو نقطه (برحسب متر یا سانتی‌متر) است و با افزایش آن میزان حرکت و انتقال آب افزایش می‌یابد. پتانسیل آب در هر نقطه از خاک، برابر با مجموع اجزای پتانسیل آب است ($\Psi_H=\Psi_M+\Psi_P+\Psi_Z$). ازآن‌جایی‌که پتانسیل اسمزی (Ψ_s) تنها در انتقال آب در طرفین غشاها نقش داشته و در انتقال آب در خاک به‌دلیل عدم‌وجود غشا نقشی ندارد، در محاسبه پتانسیل آب خاک، از آن صرف‌نظر می‌شود. بنابراین، پتانسیل هیدرولیکی هرنقطه از خاک، ازطریق روابط زیر محاسبه می‌شود. اندیس‌های ۱ و ۲، به دو نقطه دلخواه در خاک اشاره دارند.

$$\Psi_H=\Psi_M+\Psi_P+\Psi_Z \qquad (۶-۱۸)$$

$$\Delta H=\left(\Psi_m^{۲}-\Psi_m^{۱}\right)+\left(\Psi_P^{۲}-\Psi_P^{۱}\right)+\left(\Psi_Z^{۲}-\Psi_Z^{۱}\right)$$

$$\Delta H=\left(\Psi_m^{۲}+\Psi_P^{۲}+\Psi_Z^{۲}\right)-\left(\Psi^{۱}m+\Psi^{۱}P+\Psi^{۱}Z\right)$$

در خاک‌های اشباع از آب پتانسیل ماتریک در انتقال آب نقش ندارد ($\Psi_m^{۲}=\Psi^{۱}{}_m=۰$) و بنابراین:

$$\Delta H=\left(\Psi_P^{۲}+\Psi_Z^{۲}\right)-\left(\Psi^{۱}P+\Psi^{۱}Z\right) \qquad (۶-۱۹)$$

در خاک‌های غیراشباع پتانسیل فشاری در انتقال آب نقش ندارد ($\Psi_P^{۲}=\Psi^{۱}{}_P=۰$) و بنابراین:

$$\Delta H=\left(\Psi_m^{۲}+\Psi_Z^{۲}\right)-\left(\Psi^{۱}m+\Psi^{۱}Z\right) \qquad (۶-۲۰)$$

روابط فوق بدین معنی هستند که حرکت آب در خاک‌های اشباع ناشی‌از اختلاف پتانسیل فشاری و ثقلی و در خاک‌های غیراشباع، ناشی‌از اختلاف پتانسیل ماتریک و ثقلی می‌باشد.

1. Hydrolytic head

جدول۴-۶ مقادیر تیپیک هدایت هیدرولیکی اشباع (K_S) در چهار نمونه خاک با بافت مختلف*.

بافت خاک	هدایت هیدرولیکی اشباع (سانتی‌متر بر ساعت)
رس سیلتی	۰/۰۵
سیلت‌لوم	۰/۲۷
لوم شنی	۰/۶۹
شنی	۴/۵۸

*. مشاهده می‌شود که با سبک‌ترشدن بافت خاک، مقدار K_S به‌شدت افزایش می‌یابد.

۶-۳-۲ هدایت هیدرولیکی اشباع (K_S)

هدایت هیدرولیکی خاک درحالت اشباع به‌اندازه منافذ، تخلخل کل، درجه پیوستگی منافذ و دمای خاک بستگی دارد (کرامر، ۱۹۹۵). افزایش اندازه منافذ، درصد و نسبت منافذ درشت و تخلخل کل خاک نفوذپذیری خاک را بیشتر کرده و سبب افزایش هدایت هیدرولیکی اشباع خاک می‌شود. همچنین، هرچه منافذ بیشتر به‌هم پیوسته بوده و کمتر کج و غیرمستقیم باشند، میزان K_S بیشتر می‌گردد. افزایش دمای خاک ازطریق شکستن تعدادی از پیوندهای هیدروژنی بین مولکول‌های آب، سبب کاهش ویسکوزیته و حرکت آسان‌تر آب و درنتیجه افزایش K_S می‌شود. K_S یک خصوصیت ذاتی برای خاک‌ها بوده و مقدار آن برای هر خاکی عدد مشخصی است (کمبل و نورمن، ۱۹۹۸).

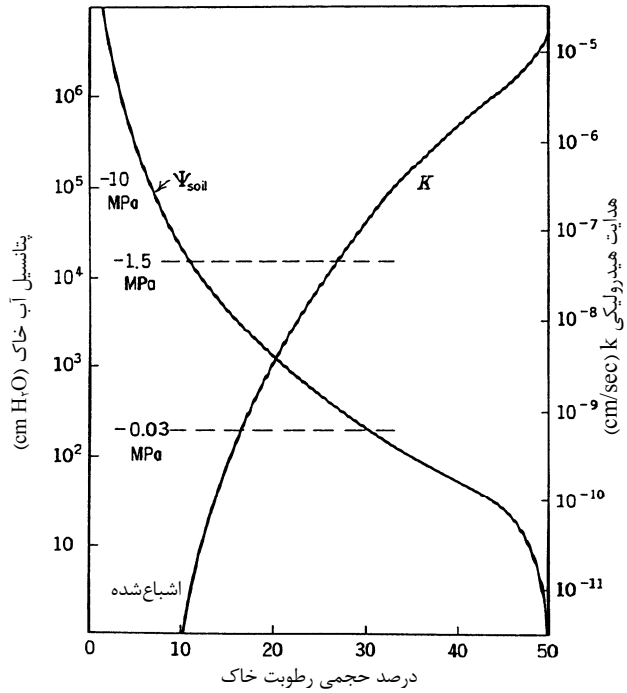
گرچه میزان تخلخل کل خاک در خاک‌های رسی بیشتر از خاک‌های شنی است، ولی به‌دلیل وجود منافذ کوچکتر و درصد منافذ ریز بیشتر، در خاک‌های رسی میزان K_S آن کمتر از خاک‌های شنی است. به‌طورکلی، مقادیر K_S خاک از حدود ۰٫۰۵ سانتی‌متر بر ساعت در خاک‌های رسی تاحدود ۱۰ سانتی‌متر بر ساعت در خاک‌های شنی متغیر است. خاک‌هایی با K_S کمتر از ۰٫۲۵ سانتی‌متر بر ساعت ازنظر زهکشی و تهویه دچار مشکل هستند. همچنین، خاک‌هایی با K_S بیشتر از ۲۵ سانتی‌متر بر ساعت به‌دلیل خروج زیاد آب، قادر به حفظ رطوبت کافی جهت رشد گیاه نیستند. جهت درک بهتر موضوع، مقادیر تیپیک K_S در ۴ نمونه خاک با بافت مختلف در جدول۴-۶ آورده شده است. لازم‌به‌ذکر است که مقدار K_s درحالت اشباع، ثابت بوده و برای هر خاک قابل‌محاسبه است.

۶-۳-۳ هدایت هیدرولیکی غیراشباع K(θ)

هدایت هیدرولیکی درحالت غیراشباع خاک، تابعی از K_S و رطوبت خاک بوده و به‌وسیله رابطه۲۱-۶ بیان می‌شود (محبوبی و نادری، ۱۳۸۰):

$$K(\theta) = K_S\left(\frac{\theta}{\theta_s}\right)^m \qquad (۶-۲۱)$$

در این رابطه، θ رطوبت موجود در خاک، θ_s رطوبت خاک درحالت اشباع، m ضریب ثابتی است که مقدار آن بسته به خاک بین ۲ تا ۴ می‌باشد، K_S هدایت هیدرولیکی خاک اشباع و $K(\theta)$ هدایت



شکل۹-۶ رابطه پتانسیل آب در خاک (ψ_{soil}) و هدایت هیدرولیکی خاک (k) با مقدار رطوبت آن. مشاهده می‌شود که با کاهش رطوبت خاک هدایت هیدرولیکی خاک (k) به‌شدت کاهش می‌یابد (کرامر، ۱۹۹۵).

هیدرولیکی خاک غیراشباع است. با خشک‌شدن خاک، هدایت هیدرولیکی خاک به‌سرعت کاهش می‌یابد (شکل۹-۶). به‌عنوان مثال، اگر در یک خاک شنی، هدایت هیدرولیکی اشباع برابر ۵ سانتی‌متر بر ساعت باشد، رسیدن رطوبت خاک به FC ممکن‌است هدایت هیدرولیکی را به ۰٫۰۰۵ سانتی‌متر بر ساعت کاهش دهد. کاهش سریع هدایت هیدرولیکی در شکل۹-۶ بدین دلیل است که منافذ درشت‌تر خاک درابتدا تخلیه شده و درنتیجه مقطع عرضی برای جریان آب به‌مقدار زیادی کاهش می‌یابد. هدایت هیدرولیکی پایین در خاک‌هایی که درحال خشک‌شدن هستند موجب محدودشدن جریان آب به‌سمت ریشه‌ها و ایجاد شرایط تنش برای گیاه می‌گردد.

۷

جذب آب از خاک

در این فصل می‌خوانیم:

۷-۱ آناتومی مسیر حرکت آب در ریشه
۷-۲ نیروی محرک در جذب آب
۷-۳ مقاومت دربرابر جذب آب
۷-۴ عوامل مؤثر بر جذب آب

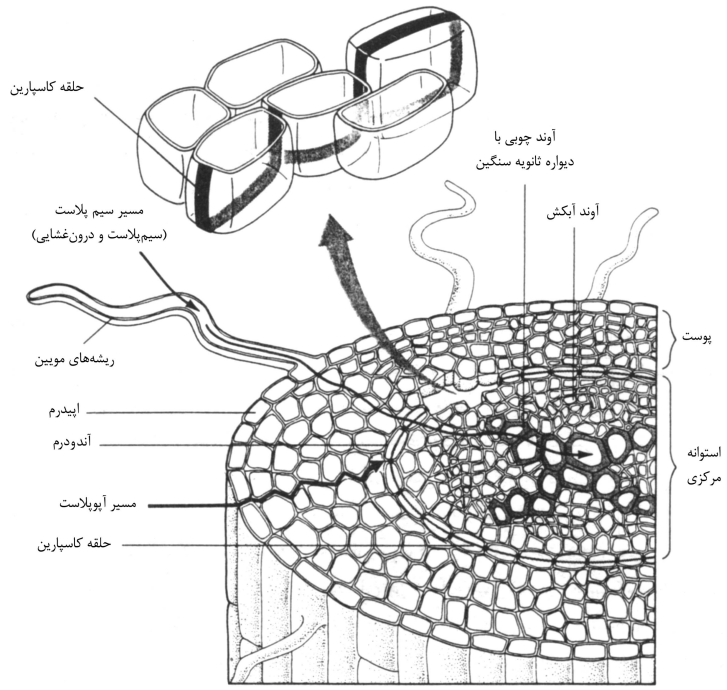
مقدمه

جذب مداوم آب برای رشد و حیات گیاه ضروری بوده و تنها گیاهان معدودی وجود دارند که می‌توانند بدون جذب آب یک یا دو روز به زندگی خود ادامه دهند. مقدار آبی که گیاه روزانه به‌صورت تعرق ازدست می‌دهد غالباً بیش‌از مقدار آب موجود در گیاه است نابراین اگر قسمت اعظم آبی که در اثر تعرق از گیاه خارج می‌شود سریعاً جایگزین نگردد، گیاه درطی یک روز تلف می‌شود.

۷-۱ آناتومی مسیر حرکت آب در ریشه

در ریشه آب می‌تواند ازطریق مسیرهای آپوپلاستی و سیم‌پلاستی حرکت کرده و وارد آوندهای چوب ریشه شود و سپس ازطریق آوندهای چوب به ساقه و سایر اندام‌های هوایی گیاه منتقل گردد (شکل۱-۷). توزیع ظرفیت حمل بین این دو مسیر به سطح مقطع و مقاومت آن‌ها بستگی دارد (اشتودل و پترسون، ۱۹۹۸، اشتودل، ۲۰۰۰). آپوپلاست بخش‌های غیرزنده گیاه بوده و دیواره‌های سلولی، آوندهای چوب و فضاهای بین‌سلولی را شامل می‌شود، که در آن، جریان آب به‌صورت پیوسته وجود دارد. در مسیر آپوپلاستی هیچ‌گونه غشایی وجود ندارد و آب ازطریق فضاهای بین‌سلولی و دیواره‌ها از اپیدرم تا آندودرم به‌راحتی درجریان است، اما در آندودرم که دارای غشای سوبرینی (Suberin) بوده، متوقف شده و برای ادامه حرکت به‌سمت آوندهای چوبی ریشه، اجباراً وارد مسیر سیم‌پلاستی می‌شود (شکل۲-۷).

وجود نوار کاسپارین (Casparian) دلیل نفوذناپذیری آندودرم نسبت به آب است. نوار کاسپارین به‌صورت کمربندی غیرقابل نفوذ، دیواره‌های اطراف سلول‌های آندودرم را فراگرفته است. به‌هرحال، اگر

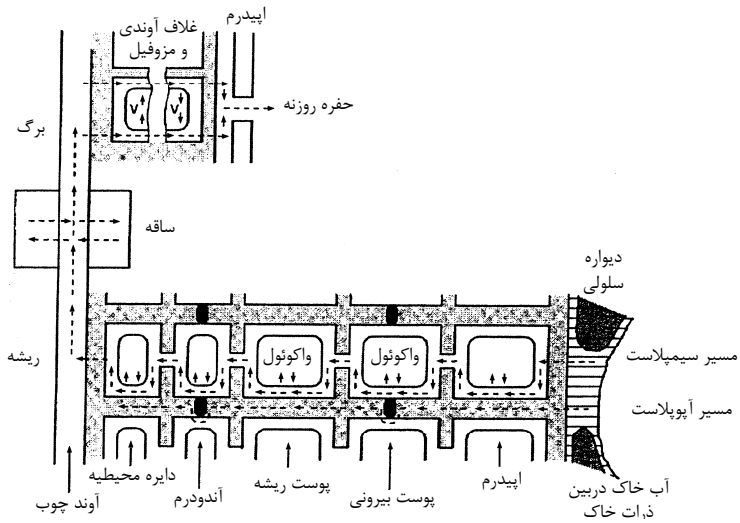


شکل ۱-۷ مسیرهای جذب آب توسط ریشه. آب ممکن‌است ازطریق مسیر آپوپلاست یا مسیر سلولی که شامل مسیرهای درون‌غشایی و سیم‌پلاست است، عبور کند (کافی و همکاران، ۱۳۷۸).

قسمت عمده آب از آپوپلاست ریشه عبور کند و نوار کاسپارین آندودرمی یک مانع مهم دربرابر جریان آب باشد، صدمه آندودرم می‌تواند سبب کاهش معنی‌دار مقاومت ریشه دربرابر جریان آب گردد (کرامر، ۱۹۹۵).

در سال‌های اخیر معلوم شده است که در بیشتر گیاهان بلافاصله بعد از اپیدرم لایه سلولی به‌نام اگزودرم وجود دارد که این لایه نیز می‌تواند دارای نوار کاسپارین با یک لاملای سوبرینی باشد. در چنین گیاهانی عبور آب و املاح تنها ازطریق پلاسمودسماتا و درنتیجه مسیر سیم‌پلاستی صورت می‌گیرد. لازم‌به‌ذکر است که اگزودرم، لایه هیپودرمی است که دارای نوار کاسپارین می‌باشد. در تعدادی از ریشه‌های گیاهان هر دو لایه آندودرم و اگزودرم تشکیل می‌شود و می‌تواند سبب افزایش مقاومت دربرابر جریان آپوپلاستی شود (سالیسبوری و راس، ۱۹۹۶).

به بخش‌های زنده گیاه و سلول‌ها مانند سیتوپلاسم که ازطریق منافذ پلاسمودسماتا به‌هم متصل بوده و یک واحد پیوسته را تشکیل می‌دهند، سیم‌پلاست گفته می‌شود که به‌عنوان یک مسیر جریان آب شناخته شده است. البته نوع دیگری از انتقال درون‌سلولی بجز مسیر پلاسمودسماتا وجود دارد که آب به‌طور مداوم از یک طرف وارد سلول شده و از طرف دیگر خارج می‌شود. در این مسیر آب حداقل از دو غشای پلاسمایی ورودی و خروجی سلول عبور می‌کند. به‌علاوه، آب ممکن‌است درطی این مسیر از



شکل۲-۷ شمای کلی جریان آب در سیستم خاک و گیاه. آب می‌تواند ازطریق مسیرهای آپوپلاستی و سیم‌پلاستی حرکت کرده و وارد آوندهای چوب شود و سپس به ساقه و سایر اندام‌های هوایی گیاه منتقل گردد. در مسیر آپوپلاستی، آب ازطریق فضاهای بین‌سلولی و دیواره‌ها از اپیدرم تا آندودرم به‌راحتی در جریان است، اما در آندودرم، که دارای غشای سوبرینی بوده، متوقف شده و برای ادامه حرکت اجباراً وارد مسیر سیم‌پلاستی می‌شود (کوچکی و همکاران، ۱۳۸۴).

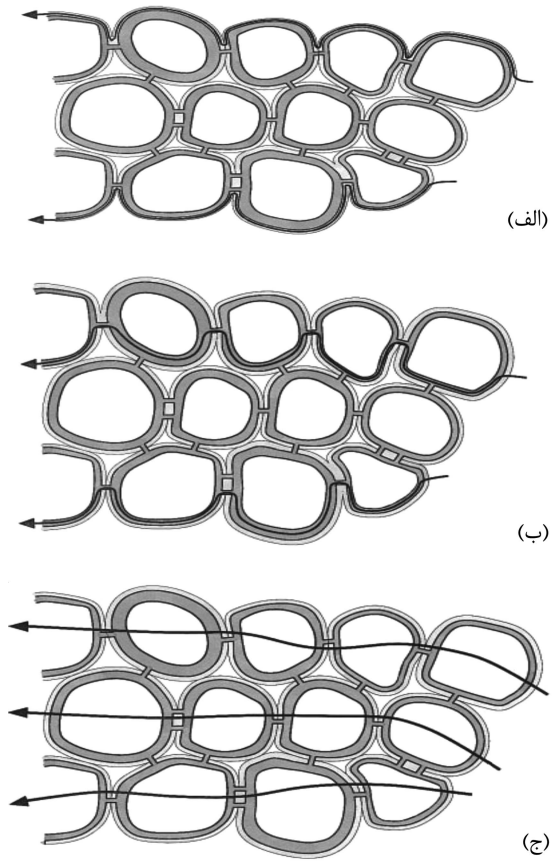
غشای تونوپلاست واکوئل یا غشای اندامک‌های دیگر درون‌سلولی نیز بگذرد. لازم‌به‌ذکر است که آب قبل‌از ورود به هر سلول موقتاً وارد فضای دیواره سلولی می‌شود. به این مسیر حرکت آب، مسیر درون‌غشایی[1] می‌گویند (اشتودل و پیترسون، ۱۹۹۸).

ازآن‌جایی‌که در مسیر سیم‌پلاستی (مسیرهای پلاسمودسماتا و درون‌غشایی) آب ازطریق منافذ پلاسمودسماتا و غشاهای سلولی منتقل می‌شود، کنترل بیشتری بر ورود آب و املاح همراه آن صورت می‌گیرد. درواقع، وجود سیستم کنترل‌کننده قوی در غشاهای سلولی واقع در مسیر سیم‌پلاستی سبب عدم‌جذب یا کاهش جذب عناصر مضر و جذب انتخابی موادغذایی موردنیاز گیاه می‌گردد. به‌هرحال، نکته قابل‌توجه این‌است‌که حرکت آب به درون ریشه و به‌سمت عناصر آوندی عمدتاً به‌صورت ترکیبی از سه مسیر آپوپلاستی، پلاسمودسماتا و درون‌غشایی می‌باشد (شکل۳-۷).

۲-۷ نیروی محرک در جذب آب

به‌طورکلی، اختلاف پتانسیل آب بین خاک و ریشه عامل و نیروی محرک انتقال آب از خاک به ریشه است که به دو طریق غیرفعال و فعال جذب گیاه می‌شود (رابطه۱-۷):

1. Transmembrane



شکل۳-۷ مسیرهای مختلف حرکت آب ازطریق سلول‌های ریشه. (الف) مسیر آپوپلاستی؛ (ب) مسیر سیم‌پلاستی؛ و (ج) مسیر درون‌غشایی. در مسیر سیم‌پلاست، آب بین سلول‌ها ازطریق پلاسمودسماتا و بدون‌عبور از غشای پلاسمایی جریان می‌یابد. در مسیر درون‌غشایی، آب از غشای پلاسمایی و غشای اندامک‌های درون‌سلولی حرکت می‌کند (اشتودل و پیترسون، ۱۹۹۸).

$$\Delta\Psi_w = \Psi_{w\,soil} - \Psi_{w\,root} \qquad (۷-۱)$$

که در آن، $\Delta\Psi_w$ اختلاف پتانسیل آب و نیروی محرک انتقال، $\Psi_{w\,soil}$ پتانسیل آب خاک و $\Psi_{w\,root}$ پتانسیل آب ریشه هستند. پتانسیل آب خاک و ریشه ازطریق رابطه۲-۷ محاسبه می‌شود، که در آن، Ψ_m پتانسیل ماتریک، Ψ_S پتانسیل اسمزی، Ψ_P پتانسیل فشاری و Ψ_g پتانسیل ثقلی هستند:

$$\Psi_{w\,soil} \text{ یا } \Psi_{w\,root} = \Psi_m+\Psi_S+\Psi_P+\Psi_g \qquad (۷-۲)$$

ازآن‌جایی‌که عمدتاً پتانسیل ثقلی و فشاری در خاک و همچنین پتانسیل ثقلی و ماتریک در ریشه ناچیز و درنتیجه قابل‌صرف‌نظرکردن هستند، اختلاف پتانسیل آب را می‌توان ازطریق رابطه۳-۷ بیان کرد:

$$\Delta\Psi_w = \Psi_{w\,soil} - \Psi_{w\,root} = (\Psi_m+\Psi_s)_{soil} - (\Psi_p+\Psi_s)_{root} \qquad (۷-۳)$$

۷-۲-۱ جذب غیرفعال

در شرایطی‌که تعرق کافی یا بالا باشد، شیرهٔ آوند چوب رقیق بوده، پتانسیل اسمزی ناچیز و پتانسیل فشاری منفی است. در چنین شرایطی، بر اثر تعرق در دیواره‌های سلولی و سطوح تبخیر پتانسیل فشاری منفی شدید ایجاد شده (قسمت۲-۲-۲) و به‌ترتیب به سلول‌های برگ، آوند چوب، ساقه و ریشه منتقل می‌شود. این مسئله سبب می‌شود تا پتانسیل فشاری در آوند چوب ریشه منفی شده و به‌حدود ۱٫۵- تا ۲٫۰- مگاپاسکال برسد و درنتیجه جذب غیرفعال به‌کار افتاده و سبب جذب آب از خاک شود (کرامر، ۱۹۹۵).

بنابراین، در جذب غیرفعال، میزان جذب به‌وسیله مقدار آبی که ازطریق اندام‌های هوایی و عمدتاً به‌صورت تعرق ازدست می‌رود، کنترل می‌شود. درواقع، خروج آب از روزنه‌های برگ‌ها سبب ایجاد اختلاف پتانسیل شده و این اختلاف پتانسیل ازطریق ستون آب پیوسته آوندهای چوب و دیواره‌های اشباع‌شده از آب سلول‌ها به سیستم ریشه منتقل می‌شود و باعث حرکت آب از ریشه به‌سمت برگ‌ها می‌گردد. بنابراین، پتانسیل فشاری منفی ایجادشده در دیواره‌های سلولی و آوندهای چوبی ریشه عامل اصلی کاهش پتانسیل آب در ریشه و درنتیجه جذب آب است.

۷-۲-۲ جذب فعال و پدیده فشار ریشه

تحت شرایط به‌خصوص مثل خاک و هوای مرطوب و تعرق کم، جذب آب به‌طریق مکانیسم دیگری به‌نام جذب فعال یا جذب اسمزی صورت می‌گیرد، که نتیجه پتانسیل اسمزی منفی‌تر در آوندهای ریشه است. درواقع، جذب اسمزی در شرایطی صورت می‌گیرد که رطوبت خاک بالا و نزدیک ظرفیت زراعی، پتانسیل ماتریک خاک ناچیز، رطوبت نسبی هوا بالا، تعرق کند و در حد قابل‌اغماض و در گیاه معادل صفر باشد. در چنین شرایطی، باتوجه به معادله۳-۷ تنها عامل ایجاد اختلاف پتانسیل آب، پتانسیل اسمزی است (جدول۱-۷). میزان جذب فعال فقط در گیاهانی قابل‌اندازه‌گیری است که تعرق آن‌ها کند باشد (کرامر، ۱۹۹۶).

درنتیجه کاهش پتانسیل اسمزی، آب از خاک وارد آوند چوب ریشه می‌شود و درنتیجه این ورود آب، پتانسیل فشاری مثبتی در آوند چوب ریشه حادث می‌شود که به فشار ریشه‌ای معروف است. ایجاد فشار ریشه‌ای می‌تواند سبب خروج آب به‌صورت مایع از برگ‌ها شود که به آن تعریق[1] می‌گویند. خروج آب به‌صورت مایع ازطریق روزنه‌های خاصی که هیداتود (hydathodes) نامیده شده و عمدتاً در نوک و حاشیه برگ‌ها واقع شده‌اند، صورت می‌گیرد. برخلاف تعرق، تعریق عمدتاً در شب انجام شده و آب تعریق‌یافته می‌تواند حاوی املاحی مانند نمک‌ها و قندها باشد. خروج آب به‌صورت تعریق، نقش چندانی در کنترل دمای گیاه و خنک‌کردن آن ندارد. همچنین ترشح آب، تنها منحصر به برگ‌ها نبوده و در بعضی مواقع از ساقه‌ها و ریشه‌ها نیز صورت می‌گیرد (کوچکی و همکاران، ۱۳۸۴).

1. Guttation

جدول۱-۷ مقادیر اجزای تشکیل‌دهنده پتانسیل آب در جذب غیرفعال و فعال در خاک، پوست و آوند چوب ریشه[۱].

پتانسیل	خاک (ظرفیت زراعی)	جذب فعال یا اسمزی		جذب‌غیرفعال	
		پوست	آوند چوب	پوست	آوند چوب
اسمزی	-۰/۰۱	-۰/۵	-۰/۲	-۰/۰۵	-۰/۰۵
ماتریک	-۰/۰۲	۰	۰	۰	۰
فشاری	۰	+۰/۴	+۰/۰۵	-۰/۳۵	-۰/۵
پتانسیل آب	-۰/۰۳	-۰/۱	-۰/۱۵	-۰/۴	-۰/۵۵

۱. تمامی مقادیر پتانسیل برحسب مگاپاسکال است.

فشار ریشه‌ای در گونه‌های گیاهی زیادی مشاهده شده است. میزان ترشح مواد درنتیجه فشار ریشه با اندازه و وضعیت گیاه و عوامل محیطی مانند دما و رطوبت بستگی داشته و در گونه‌های مختلف متفاوت است. مشاهده شده است که میزان ترشح شیره در ساقه نیشکر در مدت ۱۴ ساعت، متجاوز از ۴۰۰ میلی‌متر و در هفته اول پس‌از قطع قسمت رأس آن، ۱۰۰۰ میلی‌متر است. در نیشکر حداکثر فشار اندازه‌گیری‌شده، ۰/۱ مگاپاسکال بود. مشاهده شده است که فشار ریشه‌های پنبه در مزرعه، معادل ۰/۰۵ تا ۰/۰۸ مگاپاسکال است.

۷-۲-۳ جمع بندی

لازم‌به‌ذکر است که نقش و اهمیت اجزای تشکیل‌دهنده پتانسیل آب در خاک و ریشه، باتوجه به شرایط مختلف، متغیر بوده و این مسئله سبب ایجاد اختلاف در علل جذب آب می‌شود (جدول۱-۷). به‌عبارت دیگر، گرچه اختلاف پتانسیل آب دلیل جذب آب توسط ریشه‌های گیاه است، ولی دلیل ایجاد این اختلاف پتانسیل در جذب فعال و غیرفعال متفاوت است. در جذب غیرفعال غلظت املاح شیره آوندی پایین بوده و ایجاد اختلاف پتانسیل به‌دلیل ایجاد مکش یا فشار منفی در شیره آوندی است که ناشی‌از پتانسیل فشاری منفی و پدیده تعرق می‌باشد، درحالی‌که در جذب فعال عامل اختلاف پتانسیل آب تجمع املاح در شیره آوندی و پتانسیل اسمزی یا فشار اسمزی است.

به‌طورکلی، جذب فعال آب نسبت به جذب غیرفعال دارای اهمیت ناچیزی بوده و به‌ندرت از چند درصد حجم آب تعرق‌یافته تجاوز می‌کند. به‌نظر می‌رسد که جذب فعال می‌تواند نقش مهمی در پرکردن مجدد آوندهای چوبی که به‌وسیله حباب‌های هوا که درطی مکش تعرقی شدید یا چرخه‌های یخ‌زدن-ذوب‌شدن (پدیده حفره‌سانی یا رگ‌بستگی آوندهای چوبی) ایجاد شده‌اند، داشته باشد (رجوع شود به فصل ۸).

۷-۳ مقاومت دربرابر جذب آب

سرعت جذب آب به‌مقدار شیب پتانسیل آب و مقاومت خاک و ریشه‌ها درمقابل جریان آب بستگی دارد. درواقع، اختلاف بین جذب و تعرق، به‌علت مقاومتی‌است که درمقابل حرکت آب در سیستم و

مخصوصاً در سلول‌های ریشه پدید می‌آید. بنابراین، با درنظرگرفتن مقاومت موجود در مسیر جذب آب در خاک و ریشه، میزان جذب آب توسط ریشه به‌وسیله رابطه۴-۷ بیان می‌شود (کرامر، ۱۹۹۵):

$$\text{Absorption} = \frac{(\Psi_m + \Psi_s)_{soil} - (\Psi_p + \Psi_s)_{root}}{r_{soil} + r_{root}} \qquad (۷-۴)$$

مقاومت خاک به طول مسیر حرکت آب از خاک به سطح ریشه (l) و هدایت هیدرولیکی خاک اشباع (k_s) یا غیراشباع ($k_{(\theta)}$) بستگی داشته و به‌وسیله رابطه۵-۷ بیان می‌شود (لومیس و کانر، ۱۹۹۲):

$$r_{soil} = l/k_s \text{ یا } l/k_{(\theta)} \qquad (۷-۵)$$

با افزایش هدایت هیدرولیکی خاک و کاهش طول مسیر جریان، میزان مقاومت خاک کاهش می‌یابد. بدیهی‌است که اگر ریشه عمیق، پرانشعاب و دارای سطح زیاد باشد، مسیر حرکت آب کوتاه‌تر شده و درنتیجه، جریان آب از خاک به ریشه با سهولت بیشتری صورت خواهد گرفت. مشاهده می‌شود که مقاومت خاک دربرابر حرکت آب، بیشتر به‌میزان رطوبت خاک بستگی دارد؛ درحالی‌که مقاومت ریشه‌ها بیشتر به‌میزان خشبی‌بودن ریشه‌ها و شرایط فیزیکی پروتوپلاسم بستگی دارد. عمق ریشه‌دهی، تراکم طول ریشه (انشعابات) و هدایت هیدرولیکی ریشه (سطح ریشه) مهمترین عوامل مؤثر بر مقدار مقاومت ریشه دربرابر جریان آب هستند (رابطه۶-۷) (لومیس و کانر، ۱۹۹۲):

$$r_{root} = \frac{1}{L_V . \Delta Z . K_r} \qquad (۷-۶)$$

که در آن، L_v تراکم طول ریشه، ΔZ عمق ریشه‌دهی و K_r هدایت هیدرولیکی ریشه هستند. با افزایش هدایت هیدرولیکی ریشه، طول و عمق ریشه، مقاومت ریشه کمتر و جریان آب درون آن سهل‌تر صورت می‌گیرد. با افزایش تخلیه رطوبت از منافذ خاک، مقاومت خاک درمقابل حرکت آب به‌سمت ریشه افزایش می‌یابد.

قسمت اعظم مقاومت ریشه درمقابل حرکت آب در سلول‌های زنده آن رخ می‌دهد. مشاهده شده است که مرگ سلول‌های ریشه، مقاومت دربرابر ورود آب به‌طریقه انتشار را کاهش می‌دهد. همچنین، قطع ریشه‌ها منجر به افزایش موقتی میزان جذب آب می‌گردد. گزارش شده است که ترکیباتی مثل اسید سوکسینیک، مقاومت ریشه‌ها دربرابر حرکت آب را کاهش می‌دهد که به‌دلیل تأثیر این اسید بر لایه‌های چربی غشای سیتوپلاسمی و صدمه‌ای که به ریشه‌ها می‌زند، است.

۷-۴ عوامل مؤثر بر جذب آب

عوامل مؤثر بر جذب آب، شامل عوامل مؤثر بر اختلاف پتانسیل آب از خاک به ریشه‌ها و از ریشه‌ها به‌داخل آوندها و همچنین عوامل مؤثر بر میزان مقاومت خاک و ریشه‌ها در مسیر جریان آب می‌باشد. عواملی، مانند بافت خاک و هدایت هیدرولیکی، ازطریق تأثیر بر مقاومت خاک و سطح ریشه‌ها بر جذب آب مؤثر هستند. عواملی، مانند تهویه و دمای خاک و میزان چوبی‌بودن ریشه‌ها، ازطریق تغییرمقاومت ریشه‌ها بر جذب آب مؤثرند. به‌هرحال، تأثیر ریشه‌ها بر جذب آب بیشتر به‌میزان انتشار و نفوذپذیری

ریشه‌ها بستگی دارد. به‌طورکلی، عوامل مؤثر بر جذب آب را می‌توان به دو دسته عوامل درونی و بیرونی تقسیم کرد (کرامر، ۱۹۹۵).

۷-۴-۱ عوامل درونی مؤثر بر جذب

گستردگی، سطح و عمق سیستم ریشه

افزایش گستردگی، سطح و عمق ریشه سبب کاهش مقاومت و افزایش جذب آب می‌شود. معمولاً وجود ریشه‌های بزرگتر سبب اشغال حجم بزرگتری از خاک توسط سیستم ریشه‌ای گیاه شده و درنتیجه، حجم بیشتری از آب دردسترس آن می‌باشد. همچنین، وجود سیستم ریشه‌ای عمیق و گسترده این امکان را می‌دهد که حجم آب مورداستفاده در هر نوبت آبیاری، افزایش یافته و فاصله زمانی بین دو نوبت آبیاری بیشتر گردد.

در درختان، گرچه معمولاً میزان نفوذپذیری ریشه‌های چوبی کمتر از ریشه‌های جوان‌تر است، ولی به‌دلیل سطح زیاد ریشه‌های چوبی، که در تماس با خاک و آب می‌باشد، نقش آن‌ها در جذب آب بسیار زیاد است. لازم‌به‌ذکر است که به‌طورکلی در گیاهان، سطح ریشه‌ها بسیار بزرگتر از سطح برگ‌ها است. به‌عنوان مثال، مشاهده شده است که در چاودار زمستانه چهارماهه، سطح ریشه‌ها ۵۰ برابر بزرگتر از سطح برگ‌ها است. در گونه‌های چوبی سطح ریشه‌ها حدوداً ۵۰ برابر سطح برگ‌ها و بین ۳۵ تا ۱۰۰ سانتی‌متر بر سانتی‌مترمربع می‌باشد. در گونه‌های علفی، سطح ریشه حدوداً بین ۱۰۰ تا ۴۰۰۰ سانتی‌متر بر سانتی‌مترمربع است (کرامر، ۱۹۹۵).

نکته قابل‌توجه این‌است‌که گستردگی، سطح، عمق و مقدار انشعابات ریشه‌ها، بین گونه‌های گیاهی و حتی ارقام مختلف یک گونه متفاوت است و این مسئله سبب اختلاف تحمل گونه‌ها و ارقام نسبت به تنش خشکی می‌شود. به‌عنوان مثال، دوبرابربودن حجم ریشه‌های نازک در ذرت خوشه‌ای نسبت به ذرت معمولی، سبب تحمل بیشتر ذرت خوشه‌ای نسبت به تنش کمبود آب می‌شود (کوچکی و سلطانی، ۱۳۷۷).

نفوذپذیری ریشه

به‌طورکلی، میزان نفوذپذیری ریشه‌ها نسبت به آب متغیر بوده و به سن ریشه، شرایط محیطی و فعالیت ریشه بستگی دارد. در یک سیستم ریشه‌ای، ازآن‌جایی‌که مراحل مختلف با میزان تمایزدیدگی متفاوت وجود دارد، میزان نفوذپذیری قسمت‌های مختلف آن بسیار متغیر است. به‌عنوان مثال، میزان نفوذپذیری ریشه‌های تازه نسبت به ریشه‌هایی که رشد ثانویه را طی کرده و چوب‌پنبه‌ای شده‌اند، متفاوت است.

معمولاً میزان نفوذپذیری ریشه‌های مویی و ریشه‌های جوان چوب‌پنبه‌ای‌نشده بسیار بیشتر از ریشه‌های چوب‌پنبه‌ای شده است، گرچه از ریشه‌های چوب‌پنبه‌ای‌شده نیز مقدار قابل‌ملاحظه‌ای آب و املاح جذب می‌شود. به‌هرحال، باتوجه به اینکه در گیاهان چندساله، ریشه‌های چوب‌پنبه‌ای‌نشده تنها بخش کوچکی از سیستم ریشه این گیاهان را تشکیل می‌دهد، بنابراین، جذب آب توسط ریشه‌های چوب‌پنبه‌ای‌شده مهم است (کرامر، ۱۹۹۵).

۷-۴-۲ عوامل بیرونی مؤثر بر جذب آب

عوامل محیطی ازطریق اثر بر نیروی محرک جذب آب و میزان مقاومت موجود در مسیر، بر جذب آب مؤثر هستند. دما، خشکی، شوری و تهویه خاک مهمترین عوامل محیطی مؤثر بر جذب آب هستند.

دمای خاک

دمای خاک به‌طور مستقیم و غیرمستقیم بر جذب آب مؤثر است. کاهش قابلیت دسترسی به آب در خاک‌های سرد یا یخ‌زده یکی‌از عوامل محدودکننده رشد گیاهان در مناطق قطبی است. کم‌بودن دمای خاک، باعث کاهش رشد ریشه، افزایش ویسکوزیته آب (ویسکوزیته آب در صفر درجه سانتی‌گراد دوبرابر ویسکوزیته آن در ۲۵°C است)، افزایش مقاومت ریشه‌ها درمقابل حرکت آب (به‌دلیل کاهش نفوذپذیری غشاهای سلولی و اثرات افزایش ویسکوزیته) و کاهش فعالیت‌های متابولیکی سلول‌های ریشه می‌گردد. در خاک‌های سرد و مرطوب، درجه‌حرارت پایین و شرایط تهویه ضعیف می‌تواند سبب کاهش نفوذپذیری ریشه و افزایش مقاومت ریشه دربرابر جریان آب شود (سالیسبوری و راس، ۱۹۹۶).

دماهای بالا نیز می‌تواند سبب کاهش جذب آب شود. در گوجه‌فرنگی حداکثر میزان ترشحات ریشه در ۲۴°C اتفاق افتاد و با افزایش دما میزان این ترشحات کاهش یافت که به‌دلیل کاهش جذب آب و املاح در درجه‌حرارت‌های بالا بود. البته افزایش دما به‌نحوی که مانع جذب آب گردد، فقط درمورد ریشه‌هایی که در خاک‌های سطحی و گلدان‌هایی که درمعرض تابش آفتاب قرار گرفته بودند، صورت پذیرفت (کرامر، ۱۹۹۵).

خشکی، شوری و تهویه خاک

وجود شرایط تنش‌زا مانند خشکی و شوری خاک سبب کاهش نفوذپذیری ریشه‌ها نسبت به آب می‌شود. کاهش رطوبت خاک پتانسیل آب را کاهش داده و درنتیجه ازطریق افزایش مقاومت خاک و ریشه سبب کاهش جذب آب می‌شود. افزایش مقاومت خاک با خشک‌شدن آن، به‌دلیل خالی‌شدن منافذ بزرگتر از آب است. افزایش سوبرینی‌شدن ریشه‌ها در خاک‌های درحال خشک‌شدن نیز می‌تواند سبب کاهش نفوذپذیری ریشه و افزایش مقاومت دربرابر جریان آب گردد (اشتودل، ۲۰۰۰).

شوری و تجمع زیاد املاح علاوه بر ایجاد خسارت بر سلول‌های گیاهی و بازدارندگی فعالیت‌های متابولیکی، می‌تواند سبب کاهش رشد ریشه و همچنین کاهش نفوذپذیری آن شود (مونس، ۲۰۰۲). احتمالاً آب‌کشیدگی[1] سلول‌های ریشه و افزایش چوب‌پنبه‌ای‌شدن آن‌ها و همچنین توقف رشد ریشه در طولانی‌مدت، دلیل اصلی کاهش نفوذپذیری ریشه‌ها در شرایط تنش است. غرقاب‌شدن و تهویه کم خاک نیز ازطریق کاهش اکسیژن موردنیاز برای تنفس ریشه‌ها می‌تواند سبب کاهش نفوذپذیری ریشه‌ها شود. فشردگی خاک‌های زراعی، که معمولاً بر اثر تردد زیاد ماشین‌آلات کشاورزی به‌خصوص در خاک‌های

1. Dehydration

بارطوبت زیاد و بافت سنگین حاصل می‌شود، می‌تواند سبب کاهش تهویه خاک، افزایش وزن مخصوص ظاهری خاک، کاهش نفوذ ریشه و درنتیجه کاهش جذب آب توسط گیاه شود (کرامر، ۱۹۹۵).

نکته قابل‌توجه این‌است‌که این عوامل می‌توانند به‌صورت چندگانه وجود داشته و اثرات یکدیگر را تشدید کنند. به‌عنوان مثال، دماهای بالا می‌تواند سبب تشدید خسارت غرقاب در گونه‌های درختی شود. به‌نظر می‌رسد که افزایش فعالیت‌های متابولیکی با افزایش دما و درنتیجه نیاز بیشتر گیاه به اکسیژن دلیل اصلی این مسئله باشد. فعالیت متابولیکی ریشه در نفوذپذیری آن نسبت به آب نقش دارد. ملاحظه شده است که اگر با مواد بازدارنده‌ای مانند آزید (Azide) ، سیانید (Cyanide) و دی‌نیتروفنول (Dinitrophenol) تنفس ریشه بازداشته شود، جذب اسمزی و غیرفعال کاهش می‌یابد. کاهش جذب اسمزی یا فعال به‌دلیل افزایش مقاومت و همچنین کاهش تجمع املاح در آوند چوب ریشه و فضای آپوپلاست و کاهش جذب غیرفعال به‌دلیل افزایش مقاومت دربرابر جریان آب است (کرامر، ۱۹۹۵).

۸

حرکت آب در گیاه

در این فصل می‌خوانیم:

۸-۱ ساختار سیستم هادی
۸-۲ نیروی محرکه در انتقال آب
۸-۳ سرعت جریان
۸-۴ مقاومت دربرابر حرکت
۸-۵ کارایی سیستم هادی
۸-۶ حرکت آب در برگ‌ها
۸-۷ مقایسه مقاومت‌ها از خاک تا محل تبخیر
۸-۸ کنترل جریان

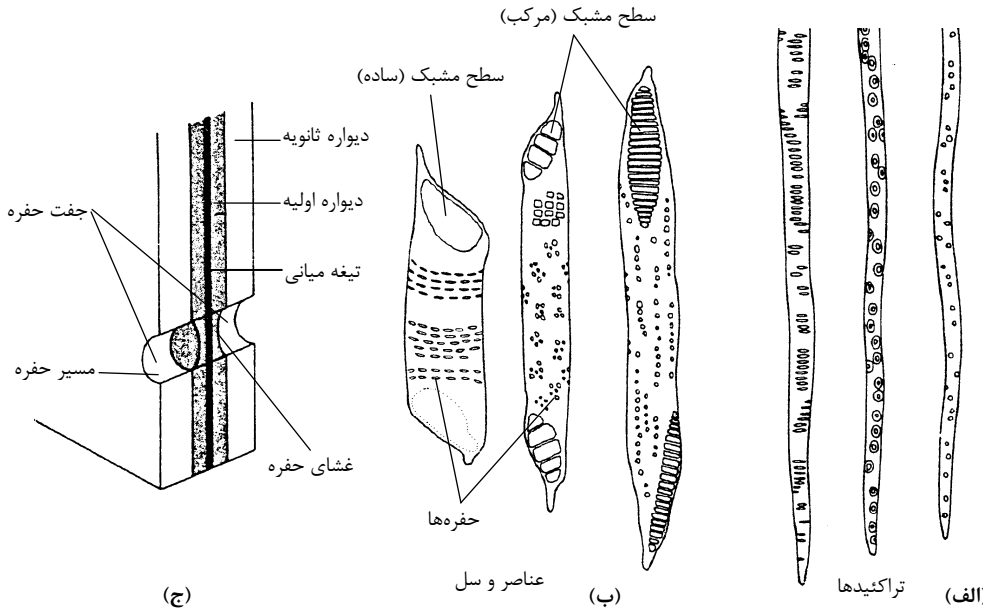
مقدمه

جهت رساندن آب و املاح جذب‌شده توسط ریشه به اندام‌های هوایی و برگ‌ها، وجود یک سیستم انتقال ضروری است. این سیستم انتقال در گیاهان، شامل اجزای مختلفی می‌باشد. در این فصل، ساختار سیستم انتقال آب در گیاه، نیروی محرک، سرعت و حجم جریان و میزان مقاومت درطی مسیر انتقال آب موردبررسی قرار می‌گیرد.

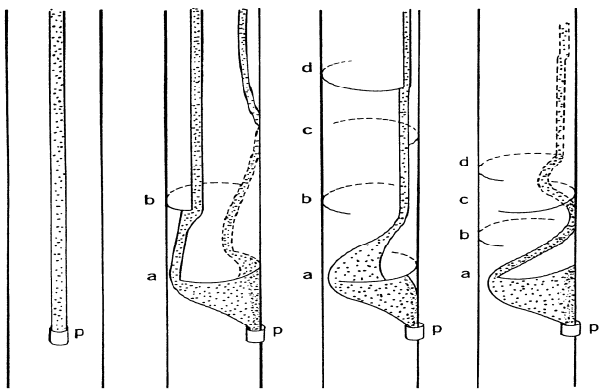
۸-۱ ساختار سیستم هادی

آوندهای چوبی شامل چهار نوع سلول تراکئید (Tracheids)، عناصر وسل (Vessel)، فیبر (Fibers) و پارانشیم آوند چوب[1] می‌باشند، که ازبین این سلول‌ها تراکئیدها و وسل‌ها دارای آرایش عمودی بوده و در کار انتقال آب دخالت دارند (شکل۱-۸). در آوند چوب، مخصوصاً در درختان، فقط سلول‌های پارانشیمی زنده هستند. البته سلول‌های فیبر و پارانشیم در آوند آبکش نیز دیده می‌شوند. سیستم آوند چوب دارای انشعاب‌ها و شاخه‌های متعددی است که انتقال ایمن آب به شاخ و برگ گیاه را تضمین می‌کند، بدین‌ترتیب که اگر بخشی از آوندها صدمه ببیند، بقیه آن‌ها کار انتقال آب را انجام می‌دهند (شکل‌های۲-۸ و ۳-۸) (سالیسبوری و راس، ۱۹۹۶).

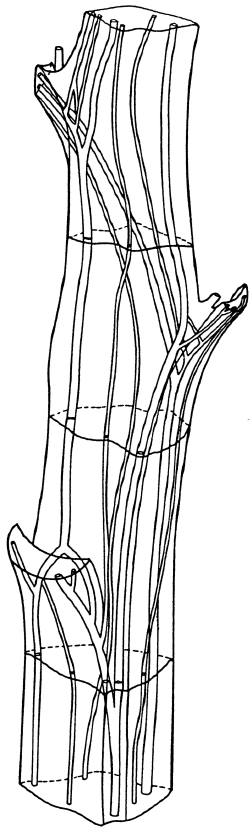
1. Xylem parenchym



شکل۱-۸ مقایسه ساختمان تراکئیدها و عناصر وسل که در انتقال آب در آوند چوبی نقش دارند. (الف) تراکئیدها سلول‌هایی طویل، توخالی، با دیواره‌ای شدیداً چوبی‌شده و مرده هستند که تقریباً در تمام گیاهان آوندی وجود دارند؛ (ب) عناصر وسل سلول‌های مرده‌ای هستند که ازطریق شبکه‌های مشبک به‌همدیگر متصل بوده و عمدتاً در نهان‌دانگان وجود دارند؛ (ج) عناصر آوندی ازطریق حفره‌های بسیار زیاد موجود در دیواره آن‌ها با همدیگر و یا با تراکئیدها متصل هستند. این حفره‌ها منافذ پیت نامیده شده و دارای دیواره اولیه هستند، ولی دیواره ثانویه ندارند (کافی و همکاران، ۱۳۷۸).



شکل۲-۸ نحوه انتقال فسفر نشان‌دارشده در تنه کاج و در شرایطی‌که برخی‌از قسمت‌های سیستم آوندی قطع شده است، مشاهده می‌شود. ازآنجایی‌که دیواره‌های عناصر آوندی ازطریق منافذ پیت به‌هم متصل بوده و ازطریق این منافذ ارتباطات جانبی آب صورت می‌گیرد، با قطع قسمت‌هایی از تنه، فسفر ازطریق عناصر آوندی مجاور منتقل می‌شود (کرامر، ۱۹۹۵).



شکل۳-۸ اتصالات و سیستم آوندهای چوبی در ساقه سیب‌زمینی (یک گیاه نهان‌دانه). عناصر آوندی دارای آرایش عمودی بوده و سبب انتقال آب و املاح می‌شوند (کرامر، ۱۹۹۵).

وسل‌ها و تراکئیدها سلول‌های طویل و مرده‌ای هستند که بعد از رشد و تمایز، بخش‌های حیاتی آن‌ها ازبین رفته و پروتوپلاست آن‌ها توسط سلول‌های دیگر جذب می‌شود. قبل‌از مرگ، تغییرات مهمی در دیواره سلولی آن‌ها رخ می‌دهد که از نقطه‌نظر جریان آب مهم می‌باشد. یکی‌از این تغییرات، تشکیل دیواره ثانویه[1] است که عمدتاً از سلولز، لیگنین و همی‌سلولز تشکیل شده و بخش بزرگی از دیواره اولیه[2] را می‌پوشاند. تشکیل دیواره ثانویه، باعث استحکام وسل‌ها و تراکئیدها شده و از درهم‌ریختن آن‌ها، که معمولاً تحت‌مکش‌های زیاد در آوند چوب به‌وجود می‌آید، جلوگیری می‌کند.

دیواره ثانویه لیگنینی‌شده مانند دیواره اولیه نسبت به آب نفوذناپذیر است، اما در آن منافذی[3] به‌وجود می‌آید که ازطریق آن منافذ دو سلول تراکئید یا وسل مجاور هم، تنها توسط دیوارهٔ اولیه از هم جدا شده‌اند. معمولاً این منافذ ساده بوده و شامل یک گودال گرد در دیواره ثانویه هستند، ولی گاهی در تراکئیدها و وسل‌ها منافذی با ساختارهای پیچیده نیز مشاهده می‌شود. به‌طورکلی، بازدانگان[4] شامل مخروطیان، کاجیان و وابستگان آن‌ها فقط دارای تراکئید هستند، درحالی‌که تقریباً کلیه نهان‌دانگان[5] و گیاهان گلدار، دارای هم تراکئید و هم وسل می‌باشند. گاهی در تراکئیدها و وسل‌ها ضخیم‌شدن مارپیچی نیز مشاهده می‌شود.

گرچه در نهان‌دانگان عناصر وسلی با قطر حدود ۵۰۰ و حتی ۸۰۰ میکرومتر نیز مشاهده شده است، ولی به‌طور معمول قطر عناصر وسل بین ۴۰ تا ۸۰ میکرومتر است. لازم‌به‌ذکر است که عموماً تراکئیدها درازتر و باریکتر از عناصر وسل بوده و قطر آن‌ها بین ۱۰ تا ۲۵ میکرومتر و طول آن‌ها معمولاً کمتر از ۵ میلی‌متر است (سالیسبوری و راس، ۱۹۹۶).

1. Secondary wall
2. Primary wall
3. pits
4. Gymnosperms
5. Angiosperms

سلول‌های تراکئید، دارای دنباله‌های باریک‌شده‌ای هستند که منافذ یا پیت‌های موجود در این دنباله‌های باریک اجازه عبور آب از یک تراکئید به تراکئید بعدی را می‌دهند (شکل۱-۸). تعداد زیاد منافذ موجود در تراکئیدها، عبور آب از یک تراکئید به تراکئید دیگر را تسهیل می‌کند. وسل‌ها در دو انتهای خود دارای صفحات سوراخ‌دار[1] هستند. این صفحات سوراخ‌هایی دارند که دارای دیواره ثانویه نبوده و دیواره اولیه و غشای میانی[2] آن‌ها نیز حل شده است. عناصر وسل که به‌این‌ترتیب به‌هم متصل می‌شوند، لوله‌های طویلی را می‌سازند که وسل نامیده شده و از چند سانتی‌متر تا چند متر در درختان بلندقامت طول دارد.

به‌دلیل وجود عناصر وسل در نهان‌دانگان و باتوجه به اینکه این عناصر قطر بیشتری نسبت به تراکئیدها دارند و همچنین وجود صفحات سوراخ‌دار در آن‌ها، مقاومت دربرابر جریان آب در نهان‌دانگان خیلی کمتر از بازدانگان است. بنابراین، حرکت و انتقال آب در آوندهای چوبی نهان‌دانگان با سهولت و سرعت بیشتری نسبت به بازدانگان صورت می‌گیرد (شکل۳-۸). البته لازم‌به‌ذکر است که قطر بیشتر وسل‌ها همیشه به‌عنوان یک مزیت نبوده و سبب می‌شود تا این عناصر راحت‌تر از تراکئیدها دچار پدیده حفره‌سانی[3] یا رگ‌بستگی[4] آوندها شوند. دراین‌حالت، سلول از بخار یا حباب‌های هوا پر شده و قادر به انتقال آب نیست (کرامر، ۱۹۹۵، کوچکی و همکاران، ۱۳۸۴).

۲-۸ نیروی محرکه در انتقال آب

در رابطه‌با علت صعود شیره خام در آوند چوب، چند تئوری مطرح است که شامل تئوری مویینگی، تئوری فشار ریشه و تئوری کوهیژن می‌باشد (کرامر، ۱۹۹۵). باتوجه به رابطه۶-۲ (فصل۲) و با قراردادن قطر تیپیک آوند چوب، ارتفاع صعود حدود ۰٫۷۵ متر می‌باشد و بنابراین تئوری مویینگی برای انتقال آب از آوند چوب مناسب نیست.

لازم‌به‌ذکر است که گرچه با قراردادن قطر منافذ دیواره‌ها ارتفاع صعود می‌تواند ازنظر تئوری به سه کیلومتر نیز برسد (به فصل۲ رجوع شود)، ولی ازآنجایی‌که این منافذ بسیار ریز و میزان آب عبور کرده از آن‌ها بسیار پایین است و ازطرفی صعود آب به‌طریق مویینگی به چنین ارتفاعی تنها وقتی امکان‌پذیر است که آب خالص بوده و فاقد املاح باشد، درحالی‌که آب موجود در خاک و آوند چوب خالص نیست، بنابراین، تئوری مویینگی پاسخگوی انتقال آب از آوند چوب نخواهد بود. همچنین، ازآنجایی‌که فشار ریشه تنها در شرایط خاصی که جذب اسمزی برقرار است، صادق بوده و برای ارسال آب برای درختان کافی نمی‌باشد، تئوری فشار ریشه نیز جهت انتقال آب از آوند چوب مناسب و کافی نیست. بنابراین، امروزه نظریه پذیرفتنی، نظریهٔ کوهیژن است.

1. Perforation plates
2. Middle lamella
3. Cavitation
4. Embolism

ویژگی‌های تئوری کوهیژن دررابطه‌با مکانیسم انتقال آب در آوند چوب عبارت‌اند از (سالیسبوری و راس، ۱۹۹۶):

(۱) آب، دارای نیروی کوهیژن و استحکام کششی بالایی بوده و وقتی در لوله‌ای باریک، مثل عناصر آوند چوب، قرارمی‌گیرد می‌تواند تا کشش ۳ و حتی ۳۰ مگاپاسکال را قبل‌از پاره‌شدن ستون آب، تحمل کند.

(۲) آب در گیاه، یک سیستم پیوسته را تشکیل داده و از دیواره‌های سلولی اشباع از آب سلول‌های برگ تا آوند چوب و از آنجا تا سطوح جذب‌کننده آب در ریشه‌ها امتداد دارد. درواقع، یک طرف ستون آب در فضاهای بین‌سلولی دیواره سلول‌های تبخیرکننده و طرف دیگر آن در فضاهای بین‌سلولی دیواره سلول‌های جذب‌کننده آب می‌باشد.

(۳) تبخیر آب از سلول‌های برگ، پتانسیل آب دیواره‌های سلولی را کاهش داده و باعث می‌شود تا آب از آوند چوب به سطوح تبخیرکننده به‌حرکت درآید. این امر باعث کاهش فشار شیرهٔ آوند چوب شده و درنتیجه در سیستم هیدرولیک پیوسته گیاه، مکش ایجاد می‌شود.

(۴) کاهش پتانسیل آب در سطوح تبخیری به ریشه‌ها منتقل شده و در آنجا سبب ورود آب از خاک به ریشه می‌شود. بنابراین، در گیاهان درحال‌تعرق جذب آب توسط سرعت تعرق کنترل می‌شود. ایجاد مکش یا فشار منفی یا پتانسیل فشاری در سطوح تبخیر دیواره‌های سلولی از رابطه۲۲-۲ (فصل۲) تبعیت می‌کند که به آن کشش تعرقی[1] نیز می‌گویند.

پس زمانی‌که تعرق صورت می‌گیرد پتانسیل فشاری منفی یا مکش ایجادشده به‌وسیله تعرق، عامل انتقال و درموقع عدم‌تعرق و یا تعرق کند، پتانسیل فشاری مثبت عامل انتقال آب و نیروی محرکه مسیر است. در شرایطی‌که تعرق ناچیز باشد، چنان‌که در قسمت۲-۳-۷ (فصل۷) توضیح داده شد، پتانسیل فشاری مثبت در آوند چوبی ریشه ایجاد می‌گردد که خود این پتانسیل فشاری مثبت می‌تواند آب را در آوند چوب به‌سمت بالا پمپ کند.

بنابراین، به‌طورکلی نیروی محرک جریان در آوند چوب اساساً اختلاف فشار یا پتانسیل فشاری بوده و به‌وسیله رابطه۱-۸ قابل‌بیان است (نوبل، ۱۹۹۴):

$$Q = \frac{\Delta \Psi p}{R_{xylem}} = \frac{\Delta P}{R_{xylem}} \qquad (۸-۱)$$

که در آن، Q میزان یا سرعت جریان آب در آوندهای چوبی (برحسب مترمکعب بر مترمربع در ثانیه یا متربرثانیه)، Δp و $\Delta \psi_p$ به‌ترتیب اختلاف فشار و اختلاف پتانسیل فشاری (برحسب مگاپاسکال) و R مقاومت آوند چوب در مسیر جریان است. مجدداً خاطر نشان می‌شود در شرایطی‌که تعرق اندک بوده و شرایط جذب اسمزی آب برقرار باشد، پتانسیل فشاری ریشه مثبت‌تر شده و درنتیجه این مسئله سبب

1. Transpiration tension

انتقال آب به بالا می‌شود. اگر تعرق بالا بوده و شرایط جذب غیرفعال برقرار باشد، پتانسیل فشاری منفی‌تر ایجاد شده در آوندهای چوب برگ، عامل حرکت آب است.

بدیهی‌است که در عموم مواقع پتانسیل فشاری منفی یا کشش تعرقی عامل اصلی حرکت آب در آوند چوب است. درواقع، براساس نظریه کوهیژن عامل اصلی صعود آب در آوندهای چوبی، کشش تعرقی ایجادشده در اثر نیاز اتمسفر است که باتوجه به استقامت زیاد آب درمقابل پاره‌شدن، سبب انتقال آب به‌سمت برگ‌ها می‌شود.

۸-۳ سرعت جریان

سرعت جریان آب در آوندهای چوب گیاهان را می‌توان به‌وسیله رابطه هاگن-پوازیه (Hagen-Poiseuille) که جریان آب در لوله‌های باریک را توصیف می‌کند، بیان کرد (نوبل، ۱۹۹۴: رابطه۲-۸):

$$Q = -\frac{r^4}{8\eta L}\Delta P \qquad (۸-۲)$$

در این رابطه Q میزان یا سرعت جریان آب در آوندهای چوبی (برحسب مترمکعب بر مترمربع در ثانیه یا متربرثانیه)، ΔP اختلاف فشار (برحسب پاسکال)، L طول عنصر آوندی که عمل انتقال انجام می‌گیرد (برحسب متر) و η ثابت ویسکوزیته (برحسب پاسکال ثانیه) می‌باشد. چنانچه سرعت جریان در چند رشته آوند مدنظر باشد، تعداد رشته (n) نیز به رابطه۲-۸ اضافه می‌شود.

حجم آب انتقال یافته در آوندهای چوبی گیاهان باتوجه به رابطه۳-۸ بیان می‌شود (نوبل، ۱۹۹۴):

$$VFR = -\frac{\pi r^4}{8\eta L}\Delta P \qquad (۸-۳)$$

که در آن، VFR حجم آب انتقال‌یافته (برحسب مترمکعب بر ثانیه) است. مشاهده می‌شود که حجم آب انتقال‌یافته یا میزان هدایت هیدرولیکی با توان چهارم شعاع آوند متناسب بوده و با افزایش قطر آوند به‌مقدار قابل‌توجهی افزایش می‌یابد. لازم‌به‌ذکر است ازآنجایی‌که دما بر ویسکوزیته آب مؤثر است، افزایش دما با کاهش پیوندهای هیدروژنی و کاهش ویسکوزیته آب، سبب افزایش سرعت جریان آب در آوندهای چوبی می‌شود.

مثال (کرامر، ۱۹۹۵) فرض می‌کنیم یک گیاه ذرت ۲ مترمربع سطح برگ (هر دو طرف برگ)، ۲ مترمربع سطح جذب ریشه و ساقه‌ای به قطر ۲ سانتی‌متر داشته باشد و مقطع عرضی آوند چوب آن ۰٫۲ سانتی‌مترمربع است. این گیاه را درحالی‌که با سرعت ۲۰۰ گرم بر ساعت تعرق می‌کند درنظر می‌گیریم.

سرعت جریان آب در برگ و ریشه برابر است با:

$$۲۰۰\ cm^3.h^{-1} : (۲ \times ۱۰۰۰۰\ cm^2) = ۰٫۰۱\ cm^3.cm^{-2}.h^{-1} \quad \text{یا} \quad cm.h^{-1}$$

سرعت جریان آب در آوند چوب برابر است با:

$$۲۰۰\ cm^3.h^{-1} : ۰٫۲\ cm^2 = ۱۰۰۰\ cm^3.cm^{-2}.h^{-1} \quad \text{یا} \quad cm.h^{-1}$$

جدول۱-۸ مقادیر سرعت جریان آب در آوند چوبی چند گونه گیاهی.

گونه گیاهی	روش	سرعت جریان (متر بر ساعت)
پنبه	پالس حرارتی	۰٫۸-۱٫۱
کاجیان	پالس حرارتی	۰٫۵
Quercus pedunculata	پالس حرارتی	۴۳٫۶
Quercus macrocarpa	$Rb^{۸۶}$	۲۷٫۵-۶۰
Pinus tateda	$P^{۳۲}$	۱٫۲
Juniperus osteosperma	پالس حرارتی	۰٫۲۵

مشاهده می‌شود که سرعت جریان آب در ریشه و برگ اندک بوده و آب با همان سرعتی که از برگ تبخیر می‌شود وارد ریشه نیز می‌شود. اما برخلاف ریشه و برگ، سرعت جریان آب برای آوند چوب بسیار بالا و معادل ۱۰۰۰ سانتی‌متر بر ساعت است. به‌عبارت دیگر، میزان سرعت انتقال آب در ساقه حدود ۱۰۰۰۰۰ برابر ورود آب در ریشه و خروج آب از برگ‌ها می‌باشد. به‌طورکلی، سرعت انتقال آب در آوند چوب گیاهان چوبی[1] زیاد و اغلب بیشتر از ۲۵۰۰ سانتی‌متر بر ساعت می‌باشد.

مثال (سالیسبوری و راس، ۱۹۹۶) فرض کنید یک تراکئید با قطر ۲۰ میکرومتر و دو وسل با قطر ۴۰ و ۸۰ میکرومتر داشته باشیم. نسبت قطر آن‌ها به‌ترتیب ۲،۱ و ۴ می‌باشد. مطابق معادله۳-۸ حجم آب منتقل‌شده در هر رشته در واحد زمان دارای نسبت‌های ۱، ۱۶ و ۲۵۶ خواهد بود. یعنی با ثابت‌بودن کلیه شرایط VFR در وسل ۸۰ میکرومتری ۲۵۶ برابر VFR تراکئید ۲۰ میکرومتری خواهد بود. به‌همین‌ترتیب، بنابر معادله۲-۸ بین سرعت جریان در این سه تراکئید و وسل نسبت ۱، ۴ و ۱۶ برقرار می‌باشد.

برای درک بهتر موضوع، مقادیر سرعت جریان انتقال آب و املاح همراه آن در آوند چوبی چندگونه گیاهی که با روش‌های مختلفی اندازه‌گیری شده، در جدول۱-۸ آورده شده است. روش پالس گرمایی یا ترموالکتریک و تزریق مواد رنگی و رادیواکتیو از متداول‌ترین روش‌های اندازه‌گیری سرعت انتقال آب در آوندهای چوبی می‌باشند.

گیاهان ازنظر طول و قطر آوند چوبی و درنتیجه سرعت جریان آب و میزان هدایت هیدرولیکی به‌طور قابل‌توجهی بایکدیگر اختلاف دارند. به‌عنوان مثال، گرچه موها دارای ساقه‌های نسبتاً باریکی هستند، ولی درمقایسه‌با گونه‌های خویشاوند یا گونه‌هایی که از آن‌ها بالا می‌روند، دارای آوندهایی طویل و با قطر بزرگتری هستند. این مسئله سبب می‌شود که سرعت جریان آب در موها بسیار بیشتر از گیاهان دیگر باشد (کوچکی و همکاران، ۱۳۸۴) (جدول۲-۸).

1. Woody plant

جدول۲-۸ اختلاف بین گونه‌ها ازنظر قطر آوند چوبی، سرعت جریان و میزان هدایت هیدرولیکی.

گونه گیاهی	قطر آوند (میکرومتر)	هدایت هیدرولیکی (مترمربع بر ثانیه در مگاپاسکال)	حداکثر سرعت جریان (میلی‌متربرثانیه)
کاج‌های همیشه‌سبز	۳۰>	۵-۱۰	۰٫۳-۰٫۶
اسکلروفیل‌های نواحی مدیترانه‌ای	۵-۷۰	۲-۱۰	۰٫۱-۰٫۴
کاج‌های با منافذ پراکنده[1]	۵-۶۰	۵-۵۰	۰٫۲-۱٫۷
کاج‌های با منافذ حلقوی[2]	۵-۱۵۰	۵۰-۵۰۰	۱٫۱-۱۲٫۱
علف‌ها	-	۳۰-۶۰	۳-۱۷
موها	۲۰۰-۳۰۰	۳۰۰-۵۰۰	۴۲

لازم‌به‌ذکر است که آب می‌تواند درجهت معکوس نیز در آوندها جریان داشته باشد (کرامر، ۱۹۹۵). مشاهده شده است که گاهی در یک شاخه، جریان روبه‌پایین و در شاخه دیگری که تعرق سریع‌تری داشته است، جریان روبه‌بالا وجود دارد. در بعضی مواقع، پس‌از یک بعدازظهر بارانی و به‌دنبال یک دوره تعرق سریع، حرکت روبه‌پایین آب در تنه درختان مشاهده می‌شود. درواقع، تحت چنین شرایطی آب از برگ‌ها به ریشه و از ریشه به خاک خشک انتقال می‌یابد.

۸-۴ مقاومت دربرابر حرکت

حرکت آب درطی مسیر جریان رابطه معکوسی با میزان مقاومت موجود در مسیر دارد. این مقاومت می‌تواند در نقاط مختلف مسیر مانند ریشه، ساقه و برگ وجود داشته باشد، گرچه میزان آن در ریشه و برگ به‌مقدار قابل‌توجهی بیشتر از ساقه است. به‌طورکلی، مقاومت دربرابر جریان آب در آوند چوب را می‌توان بااستفاده‌از رابطه۴-۸ بیان نمود (نوبل، ۱۹۹۴):

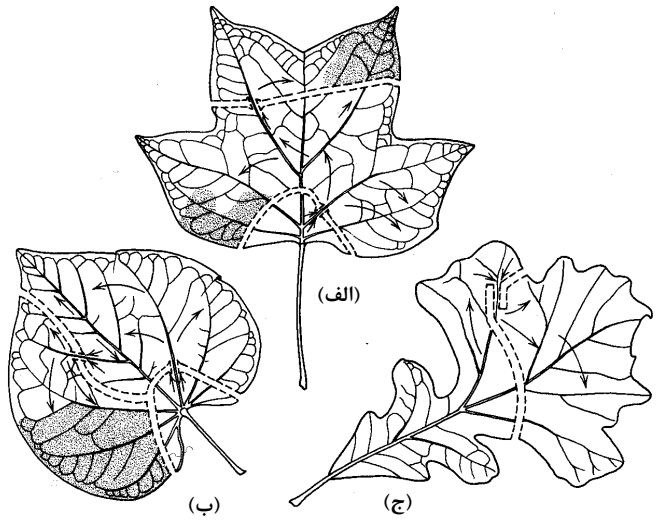
$$R_{xylen} = \frac{\Delta P}{Q} = \frac{8\eta L}{r^4} \qquad (۸-۴)$$

که در آن، R_{xylem} مقاومت آوند چوبی، ΔP اختلاف فشار، Q میزان یا سرعت جریان، L طول عنصر آوندی، r شعاع عنصر آوندی و η ثابت ویسکوزیته می‌باشند. این رابطه از رابطه۲-۸ به‌دست آمده است.

با افزایش ویسکوزیته (η) و همچنین افزایش طول مسیر جریان (L) میزان مقاومت آوند چوب افزایش می‌یابد، درحالی‌که افزایش شعاع عنصر آوندی (r) می‌تواند سبب کاهش قابل‌ملاحظه مقاومت شود. بدیهی‌است که با افزایش تعداد لوله‌های انتقالی، میزان مقاومت کاهش و درنتیجه سرعت انتقال آب افزایش می‌یابد (رابطه۵-۸):

$$R_{xylen} = \frac{8\eta L}{nr^4} \qquad (۸-۵)$$

1. Diffuse-porous
2. Ring-porous



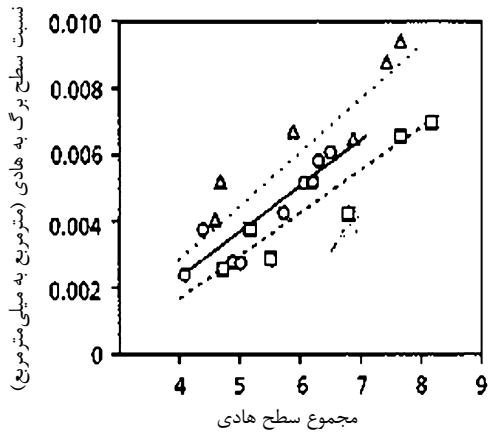
شکل۴-۸ کارایی شبکه رگبرگ‌ها در رساندن آب به بخش‌های مختلف برگ سه گونه گیاهی، در شرایطی‌که بخشی از آن‌ها قطع شده‌اند. مشاهده می‌شود که قطع تعدادی از رگبرگ‌ها و حتی رگبرگ اصلی سبب توقف انتقال آب به آن قسمت از برگ نشده و به‌دلیل وجود شبکه رگبرگ‌ها و درواقع کارایی بالای آن‌ها، رگبرگ‌های دیگر به انتقال آب به تمام قسمت‌های برگ کمک می‌کنند. خطوط نقطه‌چین، مکان برش رگبرگ‌ها و پیکان‌ها جهت کلی انتقال آب را نشان می‌دهند. مکان‌های سایه‌دار، نشان‌دهنده بافت‌هایی هستند که به‌دلیل آب‌کشیدگی ازبین رفته‌اند. آزمایش نشان‌دهنده ظرفیت بالای رگبرگ‌های کوچک در انتقال آب به نقاط مختلف برگ است. (الف) گونه *Liriodendron tuplipifera*، (ب) گونه *Cercis canadensis* ، و (ج) گونه *Quercus velutina*. (کرامر، ۱۹۹۵).

که در آن، n تعداد عناصر یا لوله‌های آوندی انتقال آب است. لازم‌به‌ذکر است که معمولاً مقاومت طولی در انتقال آب در آوند چوب ناچیز است و به‌ندرت برای عرضه آب به اندام‌های هوایی (برگ‌ها) محدودکننده می‌باشد.

۸-۵ کارایی سیستم هادی

کارایی سیستم هادی باتوجه به گونه گیاهی و شرایط رشد متغیر بوده و به‌طور معمول در موها بیشتر از گونه‌های گیاهی دیگر است. این مسئله به‌دلیل وجود آوندهایی با قطر بیشتر (باتوجه به رابطه۳-۸) در موها می‌باشد. شکل۴-۸ کارایی شبکه رگبرگ‌ها در رساندن آب به بخش‌های مختلف برگ را نشان می‌دهد. برای بررسی کارایی سیستم هادی انتقال آب، اغلب از دو معیار مهم هدایت ویژه[1] و سطح هادی نسبی[2] استفاده می‌شود (کرامر، ۱۹۹۵).

1. Specific conductivity
2. Relative conducting surface



شکل۵-۸ نسبت سطح برگ به سطح هادی به مجموع سطح هادی در یک گونه گیاهی (Pseudotsuga menziesii) که تحت سه شرایط رشدی ضعیف (مربع‌ها)، متوسط (دایره‌ها) و قوی (مثلث‌ها) رشد یافته بود. مشاهده می‌شود که با بهبود شرایط رشد و همچنین افزایش مجموع سطح هادی، نسبت سطح برگ به سطح هادی افزایش می‌یابد (کوچکی و همکاران، ۱۳۸۴).

۸-۵-۱ هدایت ویژه

هدایت ویژه حجم آب جریان‌یافته در واحد زمان و تحت‌فشار معین از یک قطعه ساقه با طول و مقطع معین است. باتوجه به رابطه۳-۸ با افزایش شعاع یا قطر آوند، هدایت ویژه افزایش می‌یابد. در درختان، مقادیر هدایت ویژه شاخه‌ها کمتر از تنه درخت و از قاعده به‌طرف رأس ممکن‌است افزایش یا کاهش یابد. مقادیر تیپیک هدایت ویژه در مخروطیان حدود ۲۰، درختان پهن‌برگ خزان‌کننده حدود ۱۲۸-۶۵ و موها که دارای آوندهایی با قطر زیاد هستند حدود ۱۲۷۳-۲۳۶ میلی‌لیتر بر ساعت در سانتی‌مترمربع در مگاپاسکال در متر می‌باشد.

۸-۵-۲ سطح هادی نسبی

سطح هادی نسبی، نسبت سطح هادی (A_{xylem}) به سطح برگ (Al) یا وزن تر برگ (FWl) بوده و عدد هابر[1] نیز نامیده می‌شود. مقدار سطح هادی نسبی باتوجه به شرایط رشد و گونه گیاهی متفاوت بوده (شکل۵-۸) و مقادیر تیپیک آن در درختان حدود ۰٫۵، گیاهان علفی واقع در سایه درختان ۰٫۲، گیاهان گوشتی بیابانی ۰٫۱ و برخی‌از گیاهان آبزی ۰٫۰۲ میلی‌مترمربع بر گرم وزن تر است (کرامر، ۱۹۹۵).

به‌طورکلی، گونه‌های مقاوم به آب‌کشیدگی یا گونه‌هایی که در مناطق خشک و تنش‌زا رشد می‌کنند، درمقایسه‌با گونه‌های حساس دارای سطح برگ کمتری در واحد مجموع قطر عناصر آوندی[2] هستند.

1. Huber value
2. Sapwood

ازآنجایی‌که گونه‌های مناطق خشک برای مواجه‌نشدن با حفره‌سانی دارای آوندهای باریک هستند، برای ظرفیت انتقال مشابه به تعداد آوند چوب بیشتر و درنتیجه مقدار مجموع قطر عناصر آوندی بیشتری نیاز دارند. بنابراین، عموماً سطح هادی نسبی گونه‌های مناطق بیابانی بیشتر از گونه‌های مناطق معتدل و مرطوب است.

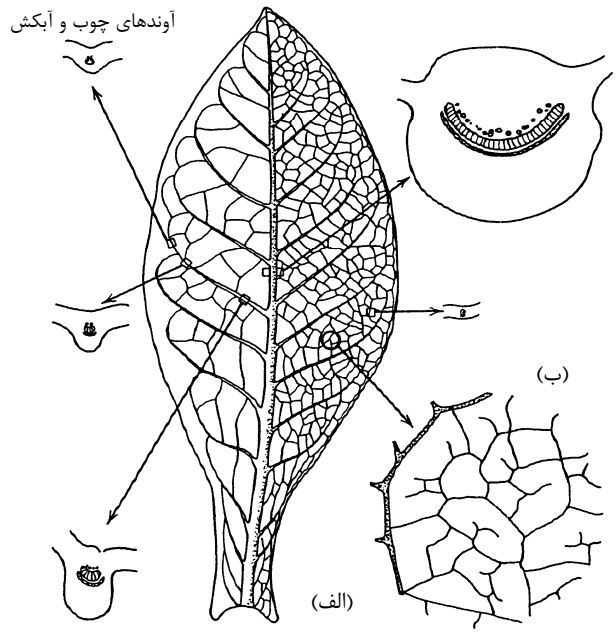
۸-۵-۳ حفره‌سانی یا رگ‌بستگی

در شرایطی‌که آب در سیستم هادی تحت‌فشار یا مکش زیاد قرار گیرد، پیوستگی بین مولکول‌های آب به‌طور ناگهانی قطع شده و در آوند چوب حباب یا حفره ایجاد می‌گردد. ایجاد حباب به‌وسیله ورود هوا ازطریق منافذ (پیت‌ها) بزرگ موجود در دیواره‌های عناصر آوند چوب شروع می‌گردد. سپس حباب‌ها توسعه پیدا کرده و ستون آب را قطع می‌کنند. حفره‌سانی و ایجاد حباب‌های هوا در مسیر انتقال آب در آوند چوب، سبب قطع انتقال آب در برخی نقاط مسیر شده، قابلیت انتقال آب را کاهش می‌دهد و اگر شدت آن کافی باشد، سبب محدودشدن رشد گیاه می‌گردد (کوچکی و همکاران، ۱۳۸۴).

حفره‌سانی می‌تواند در اثر اختلال در تأمین آب بر اثر خشکی یا یخ‌زدن زمین و درنتیجه آسیب مکانیکی به سیستم انتقال آب صورت گیرد. درواقع، یخ‌زدن زمین و عدم‌توانایی تأمین آب ازدست‌رفته به‌وسیله اندام‌های هوایی بعد از گرم‌شدن مجدد، می‌تواند ازطریق ایجاد حباب، سبب قطع ناگهانی پیوستگی بین مولکول‌های آب شود. در این شرایط کشش تعرقی بالا بوده، ولی به‌دلیل یخ‌زدگی زمین، جذب آب صورت نمی‌گیرد (سالیسبوری و راس، ۱۹۹۶).

البته در این خصوص یک مکانیسم امنیتی بسیار مهم وجود دارد و آن این‌است‌که اگر حباب در یک سلول ایجاد شود، به سایر سلول‌ها منتقل نخواهد شد و همان یک سلول از گردونه حذف می‌شود. درواقع این منافذ یا پیت‌ها، که عناصر آوندی را به‌هم مرتبط می‌کنند، اجازه عبور آب را می‌دهند ولی اجازه عبور حباب‌های هوا را نمی‌دهند. علت این مسئله این‌است‌که برای حباب‌گیری سلول مجاور، باید منفذ از آب خالی شود. باتوجه به اینکه قطر منافذ بین عناصر آوندی بسیار باریک بوده و برای تخلیه آن‌ها و سرایت حباب به سلول مجاور به مکش بسیار بالایی نیاز است، بنابراین، هیچ‌گاه این مکش ایجاد نشده و حباب‌ها در همان سلول اول محبوس می‌ماند (نوبل، ۱۹۹۴). ازآنجایی‌که قطر تیپیک این منافذ (پیت‌ها) بین ۰٫۴ تا ۰٫۰۵ و حتی در بعضی از گونه‌ها حدود ۰٫۰۱ میکرومتر است، بنابراین، باتوجه به رابطه۲۲-۲ (فصل۲، قسمت۲-۳-۲)، میزان مکش لازم برای خروج آب از آن‌ها به‌ترتیب حدود ۰٫۷۵، ۶ و ۳۰ مگاپاسکال است.

به‌طور معمول، گونه‌هایی که در مناطق بسیار خشک یا مناطقی که احتمال حفره‌سانی آوندها در آن زیاد است، زندگی می‌کنند دارای آوندهایی با قطر کمتر هستند. این امر سبب می‌شود که این گونه‌ها، گرچه دارای سرعت جریان انتقال آب و موادغذایی پایین‌تری در آوندهای چوب خود هستند، ولی به‌دلیل داشتن آوندهای باریک‌تر، احتمال وقوع حفره‌سانی و قطع ستون پیوسته آب در آوندهای آن‌ها کمتر باشد. گیاهان چوبی که هدایت ویژه بالایی دارند، به‌دلیل قطر بیشتر عناصر آوندی، درمقایسه‌با



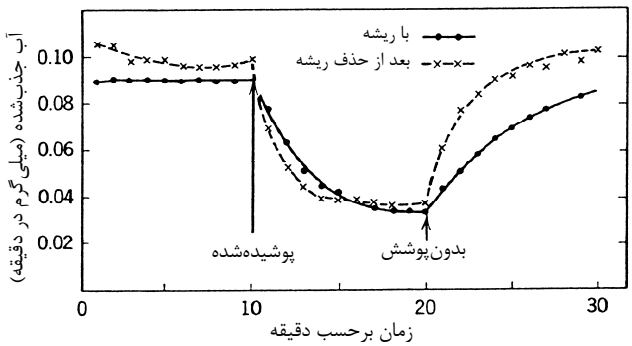
شکل۶-۸ (الف) شبکه رگبرگ‌ها در برگ بالغ تنباکو؛ در هر گره‌برگ، انشعابی از سیستم آوندی جدا و در برگ پراکنده می‌شود؛ (ب) نمای بزرگ‌شده یک بخش کوچک از پهنک‌برگ جهت نمایش رگبرگ‌ها (کرامر، ۱۹۹۵).

گیاهانی که عناصر هادی آن‌ها قطر کمی دارند، به تشکیل حباب حساس‌تر می‌باشند. حباب‌گیری در گیاهان علفی هم مشاهده شده است (کوچکی و همکاران، ۱۳۸۴).

در برخی موارد رفع حفره‌سانی و فعالیت آوندهای بسته شده می‌تواند پس‌از پرشدن دوباره آوند با آب انجام شود. این عمل می‌تواند تحت شرایط مرطوب شب، یعنی زمانی‌که افزایش فشار ریشه سبب افزایش فشار مثبت آوند چوبی می‌شود، انجام پذیرد. در موارد شدیدتر ممکن‌است پرشدن دوباره آوند چوب تا زمانی‌که باران نیاید، انجام نشود. همچنین، افزایش فشار ریشه‌ای سبب افزایش فشار مثبت در آوند چوبی و کوچک و حل‌شدن حباب‌های گاز می‌شود. لازم‌به‌ذکر است که آوندهای جدید تشکیل شده به‌وسیله رشد ثانویه گیاه می‌توانند جایگزین آوندهای غیرفعال قبلی شده و سبب انتقال آب و موادغذایی در گیاه شوند (سالیسبوری و راس، ۱۹۹۶).

۶-۸ حرکت آب در برگ‌ها

گام نهایی در انتقال آب در گیاه، جریان آن به برگ‌ها و توزیع آن در برگ می‌باشد. در هر گره‌برگ، انشعابی از سیستم آوندی از آوند چوب ساقه جدا و ازطریق دمبرگ وارد برگ شده و در آنجا پراکنده می‌شود (شکل۶-۸). در این ارتباط، در کاج‌ها یک رگبرگ از مرکز برگ عبور می‌کند، درحالی‌که در



شکل۷-۸ جذب آب توسط گیاه آفتابگردان درحالت وجود ریشه و حذف آن. مشاهده می‌شود که با حذف ریشه میزان مقاومت دربرابر جریان کاهش و درنتیجه جذب آب توسط گیاه افزایش می‌یابد (کرامر، ۱۹۹۵).

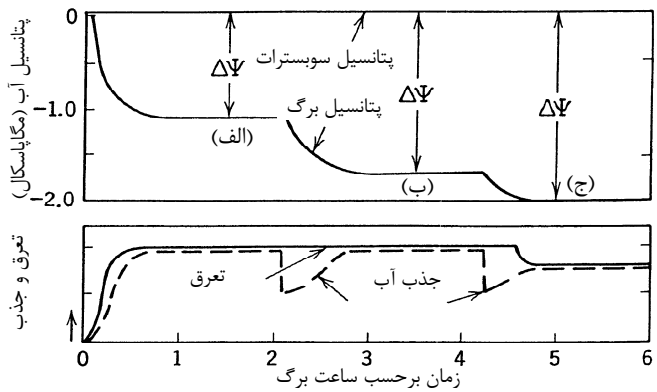
گراس‌ها و تک‌لپه‌ای‌ها رگبرگ‌های متعدد به‌موازات هم و در پهن‌برگ‌ها شبکه رگبرگ‌ها به‌وجود می‌آید. رگ‌های کوچکی که از داخل بافت‌های مزوفیل می‌گذرند، سبب ارتباط بین این رگبرگ‌های اولیه می‌شوند. توزیع آب در بین سلول‌های مزوفیل برگ عمدتاً به‌وسیله آوندهای کوچک، که انشعابات آوندهای اولیه و عمدتاً ثانویه می‌باشند، انجام می‌گیرد (کرامر، ۱۹۹۵).

تعداد این رگبرگ‌های کوچک زیاد بوده و این مسئله سبب می‌شود تا فاصله سلول‌های برگ از رگبرگ مجاور بسیار اندک باشد. فاصله بسیار اندک رگبرگ‌های کوچک از سلول‌های برگ، به انتشار آب از سلولی به سلول دیگر کمک می‌کند. درنهایت انتقال آب به‌صورت مایع ازطریق انتشار در سیم‌پلاست و آپوپلاست و به‌صورت بخار در فضاهای بین‌سلولی انجام می‌شود.

۸-۷ مقایسه مقاومت‌ها از خاک تا محل تبخیر

باتوجه به درجه خشکی هوا و پتانسیل آب بسیار منفی آن (به قسمت۳-۴، فصل۴ رجوع شود)، درصورت عدم‌وجود مقاومت در مسیر جریان آب، تمامی آب موجود در گیاه به‌سرعت تلف می‌شد. نکته قابل‌توجه این‌است‌که میزان مقاومت دربرابر جریان آب در نقاط مختلف مسیر یکسان نیست. به‌طورکلی، مقاومت ریشه‌ها دربرابر جریان آب زیاد می‌باشد. این مسئله را می‌توان با حذف ریشه‌ها، که درنتیجه آن افزایش جذب و کاهش تأخیر انتقال آب تعرق‌یافته توسط گیاه صورت می‌گیرد، نشان داد. این پدیده در گیاهان مختلف مانند آفتابگردان (شکل۷-۸) و درختان کاج صادق است. مشاهده شده است که در آفتابگردان، مقاومت ریشه دربرابر جریان آب ۱٫۶ برابر برگ‌ها و تقریباً چهاربرابر آوندهای چوب ساقه می‌باشد. در گوجه‌فرنگی نیز گرچه مقاومت کل به‌طور قابل‌ملاحظه‌ای کمتر از آفتابگردان بود، ولی دراین‌مورد نیز مقاومت ریشه ۱٫۴ برابر برگ‌ها و چهاربرابر ساقه بود (کرامر، ۱۹۹۵).

با اندازه‌گیری پتانسیل آب برگ‌های مختلف روی ساقه و در سرعت‌های مختلف تعرق مشخص شد که مقاومت ساقه در ذرت ۲۵-۱۵٪ و در آفتابگردان تنها ۸٪ کل مقاومت گیاه می‌باشد. همچنین، مقاومت



شکل۸-۸ تأثیر سردشدن سیستم ریشه در دو مرحله (ب) و (ج) بر میزان جذب و تعرق آب، پتانسیل آب برگ و اختلاف بین پتانسیل آب برگ و سوبسترات. $\Delta\psi$ نشان‌دهنده اختلاف پتانسیل آب برگ و سوبسترات است. در شکل پایین، فاصله بین تعرق و جذب آب، نشان‌دهنده مقاومت ریشه است (کرامر، ۱۹۹۵).

برگ در ذرت و آفتابگردان به‌ترتیب ۳۰-۱۵ و ۲۰٪ کل مقاومت گیاه است. در این مطالعه میزان مقاومت موجود در مسیر آب در ریشه‌ها به‌طور قابل‌توجهی بیشتر از سایر اندام‌های گیاهی بوده و در ذرت و آفتابگردان به‌ترتیب ۷۰-۵۰ و ۷۰٪ کل مقاومت موجود در مسیر جریان بود.

دررابطه‌با مقاومت خاک، اکثر آزمایشات نشان داده است تا زمانی‌که مقدار آب خاک تا نزدیکی نقطه پژمردگی دایم برسد، مقاومت خاک کمتر از مقاومت گیاه می‌باشد، که این مسئله ناشی‌از تراکم طول ریشه زیاد است. گاهی چروکیده‌شدن خاک و ریشه‌ها، باعث افزایش مقاومت در فصل‌مشترک ریشه-خاک می‌شود. به‌هرحال، میزان مقاومت خاک بستگی زیادی به‌میزان رطوبت خاک داشته و درصورت وجود رطوبت کافی می‌تواند خیلی کم و در شرایط رطوبت کم، خیلی زیاد باشد. به‌طورکلی، نقش نسبی مقاومت‌های موجود در مسیر جریان آب را می‌توان به‌صورت زیر نشان داد:

$$R_{root} > R_{leaf} > R_{xylem} \quad \longleftrightarrow \quad R_{soil} \qquad (۸-۱)$$

که در این رابطه، R_{root} مقاومت ریشه، R_{leaf} مقاومت برگ، R_{xylem} مقاومت آوندهای چوب ساقه و R_{soil} مقاومت خاک می‌باشد. یعنی مقاومت ریشه بیشتر از برگ و مقاومت برگ بیشتر از آوند چوب است. مقاومت خاک بسته به رطوبت می‌تواند از مقاومت ریشه بیشتر و یا از مقاومت آوند چوب کمتر باشد. در یک خاک مرطوب، مقاومت ریشه می‌تواند تاحدود ۱۰۰ برابر مقاومت خاک باشد.

با مثالی مکانیسم کنترل جریان آب در گیاه توضیح داده می‌شود (اسلاچر، ۱۹۷۷). در شکل۸-۸ در زمان صفر، گیاه در تاریکی بوده و پتانسیل ریشه و برگ، برابر و معادل صفر است. با ایجاد روشنایی، تعرق شروع و

روبه‌افزایش می‌گذارد و بعد از ۳۰ دقیقه به‌حالت پایدار[1] می‌رسد. بعد از گذشت یک ساعت، تعرق و جذب با سرعت برابر صورت گرفته و پتانسیل آب، بین برگ و محیط ریشه در مقدار (الف) تثبیت می‌شود. بعد از گذشت دو ساعت، دمای محیط ریشه کاهش داده می‌شود. کاهش دمای محیط ریشه، سبب می‌شود که مقاومت ریشه افزایش و درنتیجه جذب آب کاهش یابد. با به‌تأخیرافتادن جذب درمقایسه‌با تعرق، پتانسیل آب برگ به سطح (ب) تنزل می‌یابد و جذب آب درنتیجه افزایش نیروی محرکه به‌سرعت اولیه خود بازسازی می‌شود. بنابراین، در نقطه (ب) کاهش پتانسیل آب برای بستن روزنه‌ها، به‌قدر کافی پایین نبوده است. حال اگر محیط ریشه بیشتر سرد شود، جذب آب کاهش بیشتری می‌یابد. در این وضعیت، کاهش پتانسیل آب به‌اندازه‌ای است که روزنه‌ها تاحدودی بسته می‌شوند. بنابراین، گرچه پتانسیل آب جدید ایجادشده در نقطه (ج)، سرعت جذب را تاحدودی بازسازی کرده‌است، ولی به‌علت بسته‌شدن جزئی روزنه‌ها، تعرق نیز کاهش یافته و جذب و تعرق در وضعیت جدیدی به تعادل می‌رسند.

۸-۸ کنترل جریان

ازآنجایی‌که بیش‌از ۹۵٪ آب جذب‌شده در اکثر گیاهان به‌وسیله جریان تعرق تلف شده و تنها مقدار اندکی از آب جذب‌شده در گسترش سلول و فرایندهای بیوشیمیایی آن به‌مصرف می‌رسد، به‌لحاظ کمی، جریان آب در گیاه توسط تلفات آب در تعرق تنظیم می‌گردد. تبخیر آب از دیواره‌های سلولی باعث ایجاد نیروی ماتریک یا فشار منفی یا جذبی در آن‌ها شده و درنتیجه آب از آوند چوب به‌سوی دیواره‌های سلولی جاری می‌شود. این امر، باعث ایجاد کشش یا فشار منفی در شیره آوند چوب شده، که به ریشه منتقل و درنتیجه جریان آب به‌داخل ریشه را ایجاد می‌کند (کرامر، ۱۹۹۵).

بنابراین، افزایش تعرق، باعث افزایش جذب آب و کاهش تعرق، باعث کاهش جذب آب می‌شود. درمقابل، اگر جذب بر اثر عواملی مثل سرما، خشک‌شدن خاک و تهویهٔ ناکافی کاهش یابد، پتانسیل آب ریشه کاهش می‌یابد. کاهش پتانسیل آب ریشه، سبب افزایش مقاومت ریشه یا کاهش نیروی محرک شده و درنتیجه، تعرق کاهش می‌یابد. اگر گیاه بتواند پتانسیل فشاری منفی‌تری در برگ‌ها ایجاد کند، مجدداً تعرق به‌سرعت قبلی خود بازمی‌گردد. به‌هرحال، درصورتی‌که کاهش پتانسیل فشاری برگ به‌قدری باشد که روزنه‌ها بسته شوند، کاهش تعرق ایجادشده قابل‌بازسازی نمی‌باشد (کرامر، ۱۹۹۵).

به‌طورکلی، جریان آب در گیاه به‌وسیله تعرق کنترل‌شده و درواقع روزنه‌ها تنظیم‌کنندگان اصلی جریان آب در گیاه هستند. افزایش مقاومت دربرابر جریان آب، به‌ویژه در خاک و ریشه، تعرق را به‌طور غیرمستقیم و ازطریق کاهش آماس برگ و بسته‌شدن جزئی تا کامل روزنه‌ها کاهش می‌دهد. به‌عبارت دیگر، در شرایط مطلوب‌بودن رطوبت خاک، جذب تابع تعرق و در شرایط محدودیت رطوبت خاک، تعرق تابع جذب است.

1. Steady state

۹

تعرق

در این فصل می‌خوانیم:

۹-۱ سطوح تبخیرکننده در تعرق
۹-۲ مسیر حرکت بخار آب در تعرق
۹-۳ نیروی محرک در تعرق
۹-۴ مقاومت‌ها در تعرق
۹-۵ مکانیسم عمل روزنه
۹-۶ واکنش بازوبسته‌شدن روزنه‌ها به عوامل محیطی
۹-۷ عوامل مؤثر بر تعرق
۹-۸ روش‌های اندازه‌گیری تعرق
۹-۹ مواد ضدتعرق

مقدمه

تاکنون درمورد نقش و اهمیت تعرق در گیاه اظهارنظرهای ضدونقیضی صورت گرفته است. اظهار شده است که تعرق به‌دلیل نقش‌داشتن در خنک‌کردن برگ‌ها، مؤثربودن در صعود شیره خام و افزایش جذب عناصر معدنی مفید است. ازطرفی، گرچه تعرق به‌عنوان یک ابزار خنک‌کردن برگ‌ها نقش دارد، ولی حتی در شرایط آفتاب کامل و زمانی‌که تعرق بر اثر پژمردگی موقت و بسته‌شدن روزنه‌ها کاهش می‌یابد، برگ‌ها به‌ندرت از افزایش دما آسیب می‌بینند. درضمن، در شرایط عدم‌وجود تعرق، تابش موج بلند از برگ و انتقال گرمای محسوس نقش مهم‌تری در پراکندن گرما پیدا کرده و مانع افزایش خیلی زیاد دمای برگ می‌شوند (کرامر، ۱۹۹۵).

درباره صعود شیره خام و نقش تعرق بر آن، لازم‌به‌ذکر است که تعرق صرفاً سرعت و مقدار جریان آب را افزایش می‌دهد. همچنین، گرچه احتمالاً جذب و انتقال املاح بر اثر تعرق سریع، افزایش می‌یابد، ولی بسیاری‌از گیاهان حتی در شرایط زیستگاههای مرطوب و سایه‌دار، یعنی جایی‌که تعرق بسیار پایین است، به‌خوبی رشد می‌کنند. بنابراین، در بهترین حالت، می‌توان تعرق را به‌دلیل ایجاد شرایط کمبود آب و آسیب گیاه در اثر آب‌کشیدگی، یک پدیده مضر و به‌دلیل ساختار برگ‌ها و لزوم وجود روزنه‌ها جهت ورود دی‌اکسیدکربن، یک پدیده غیرقابل اجتناب درنظر گرفت.

۱-۹ سطوح تبخیرکننده در تعرق

اتلاف آب به‌صورت بخار از اندام‌های هوایی گیاه و به‌خصوص برگ‌ها تعرق نامیده می‌شود. تعرق ممکن‌است ازطریق کوتیکول، عدسک و روزنه انجام شود. کوتیکول یک لایه موم‌مانند است، که روی اپیدرم برگ‌ها و ساقه‌های علفی قرار گرفته است. به‌دلیل شکاف‌های موجود در کوتیکول، این لایه معمولاً نفوذپذیر بوده و سهم تعرق کوتیکولی از کل تعرق، ممکن‌است در بعضی از شرایط به ۲۰٪ نیز برسد. به‌هرحال، ضخامت این لایه تحت‌تأثیر عوامل محیطی قرار گرفته و از گیاهی به گیاه دیگر تغییر می‌کند (کرامر، ۱۹۹۵).

عدسک‌ها در پوست واقع شده و از سلول‌هایی که به سستی در کنار هم آرایش یافته‌اند، تشکیل شده‌اند. تعرق عدسک‌ها، به‌دلیل اینکه فقط حدود ۰/۱ درصد از کل تعرق گیاه را شامل می‌شود، کاملاً قابل‌چشم پوشی است.

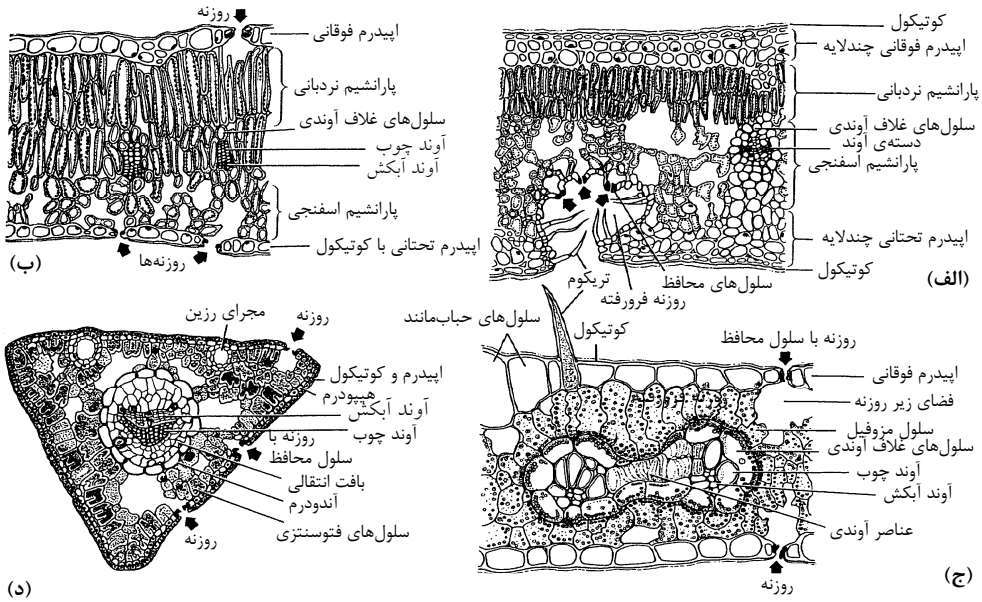
روزنه‌ها منافذ کوچکی در اپیدرم برگ هستند که بازوبسته‌شدن آن‌ها به‌وسیله سلول‌های محافظ کنترل می‌شود. روزنه‌ها به‌طور عمده در برگ‌ها قرار گرفته‌اند، اما در اپیدرم ساقه‌های علفی نیز ممکن‌است دیده شوند. به‌طور معمول حدود ۹۰-۸۰ درصد از کل تعرق انجام‌شده توسط گیاه ازطریق روزنه‌ها انجام می‌شود (سالیسبوری و راس، ۱۹۹۶).

۱-۱-۹ آناتومی روزنه‌ها

ازآن‌جایی‌که وجود کوتیکول مومی[1] در سطح برگ انتشار آب از آن‌را محدود می‌سازد، بخش اعظم ورودوخروج گازها به برگ، ازطریق سوراخ روزنه‌ها انجام می‌شود. هر روزنه به‌وسیله دو سلول اپیدرمی به‌نام سلول‌های محافظ احاطه شده است (شکل ۱-۹). معمولاً در مجاورت هر سلول محافظ روزنه یک تا چند سلول اپیدرمی تغییرشکل‌یافته به‌نام سلول‌های کمکی[2] وجود دارند، که تعداد و آرایش آن‌ها در گیاهان مختلف متفاوت است و در مکانیسم سلول‌های محافظ و درنتیجه بازوبسته‌شدن روزنه‌ها نقش دارند. هر سلول محافظ، دارای یک واکوئل مرکزی، سیتوپلاسم، هسته و تعدادی کلروپلاست است که اغلب این کلروپلاست‌ها به‌طور کامل توسعه نیافته و قادر به فتوسنتز نیستند (سالیسبوری و راس، ۱۹۹۶).

در گیاهان دولپه، روزنه‌ها از دو سلول محافظ لوبیایی شکل تشکیل شده است، درحالی‌که گراس‌ها دارای سلول‌های محافظ کشیده‌تر و دمبل‌مانند هستند (شکل ۲-۹). سلول‌های محافظ دارای کلروپلاست هستند، ولی سلول‌های اپیدرمی مجاور آن‌ها معمولاً فاقد کلروپلاست هستند. به‌طور معمول، سلول‌های محافظ و سلول‌های کمکی ازطریق پلاسمودسماتا به‌هم اتصال نداشته و یا این اتصال ناقص است، ولی ممکن‌است اتصال ازطریق پلاسمودسماتا بین سلول‌های محافظ و سلول‌های مزوفیل زیر آن‌ها برقرار باشد.

1. Waxy cuticle
2. Accessory cells



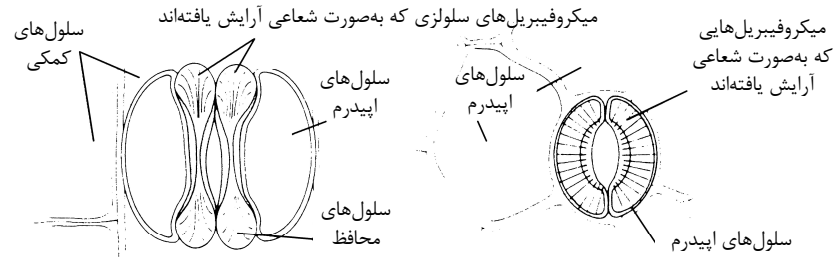
شکل۱-۹ برش عرضی چهار برگ با سلول‌های محافظ و روزنه‌های آن‌ها. (الف) یک برگ با روزنه کاملاً فرورفته؛ (ب) یک برگ با روزنه معمولی؛ (ج) یک برگ گرامینه با روزنه‌های تقریباً مساوی در دوطرف برگ؛ و (د) یک برگ کاج سوزنی با روزنه تا اندازه‌ای فرورفته (سالیسبوری و راس، ۱۹۹۶).

بازشدن روزنه‌ها به‌واسطه آرایش خاص میکروفیبریل‌های سلولزی[1] یا میسل‌ها در دیواره سلولی سلول‌های محافظ صورت می‌گیرد (شکل‌های ۲-۹، ۳-۹ و ۴-۹). درواقع، به‌دلیل وجود یک لایه سلولزی ثانویه در دیواره‌های داخلی سلول‌های محافظ، این دیواره‌ها ضخیم و غیرقابل ارتجاع هستند، اما دیواره سلولی در سایر قسمت‌ها نازک، قابل‌ارتجاع و نفوذپذیر است. این مسئله سبب می‌شود که درصورت جذب آب توسط سلول‌های محافظ، دیواره خارجی آن‌ها ارتجاع یافته و درنتیجه روزنه‌ها باز شوند (شکل۴-۹). لازم‌به‌ذکر است که ضخامت قسمت‌های درونی سلول‌های محافظ می‌تواند به ۵ میکرومتر برسد، درحالی‌که سلول‌های اپیدرمی معمولاً ۲-۱ میکرومتر ضخامت دارند.

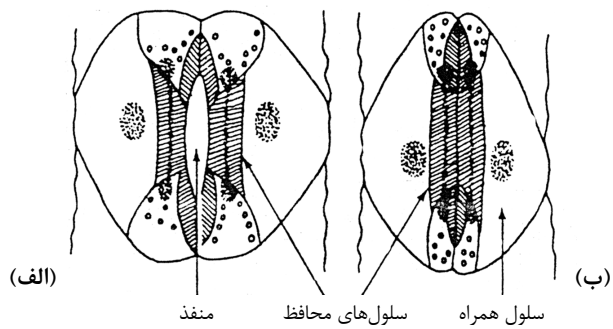
۹-۱-۲ تعداد و اندازه روزنه‌ها

در تعداد معدودی از گیاهان روزنه‌ها تنها در یک طرف برگ دیده می‌شوند. گراس‌ها یا گندمیان معمولاً دارای تعداد برابر روزنه در هر دو سطح برگ هستند. به‌طور معمول گرچه فراوانی روزنه‌ها در سطح زیرین برگ بیشتر است، ولی اغلب هر دو سطح برگ دارای روزنه می‌باشد. به‌طورکلی، هر میلی‌مترمربع سطح برگ حدود ۱۰۰ روزنه دارد، ولی تعداد روزنه‌ها می‌تواند تا ۱۰ برابر نیز افزایش یابد. بالاترین رقم گزارش شده درمورد تعداد روزنه در هر میلی‌مترمربع سطح برگ ۲۲۳۰ عدد است (سالیسبوری و راس، ۱۹۹۶).

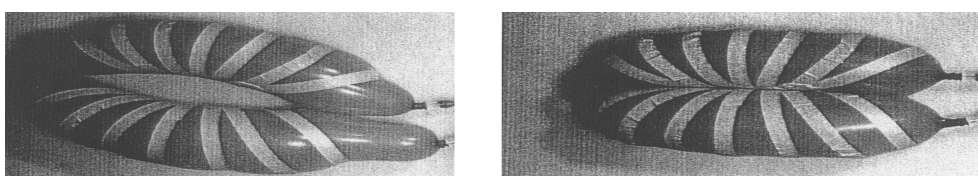
1. Cellulose microfibrils



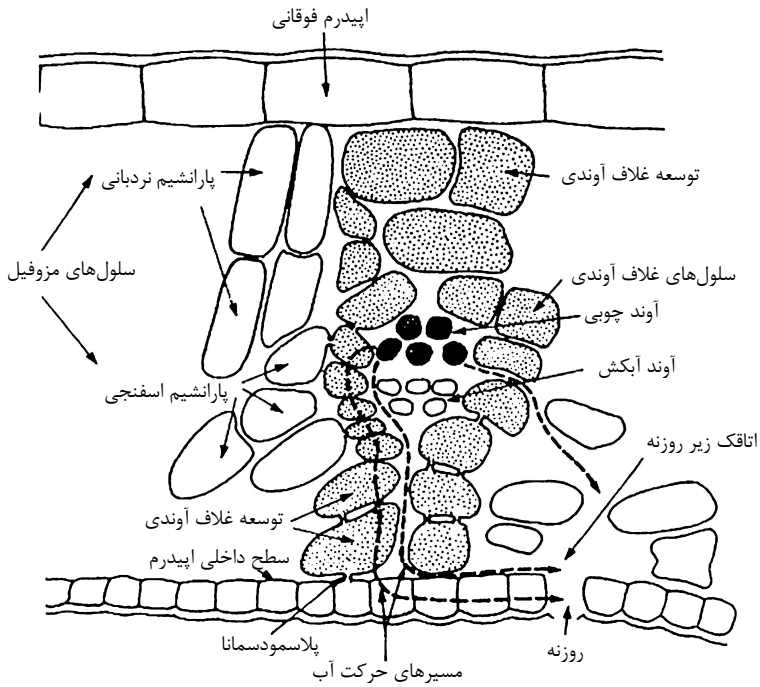
شکل۲-۹ آرایش میکروفیبریل‌های سلولزی در سلول‌های محافظ یک گیاه دولپه (الف) و تک‌لپه (ب). توجه شود که در گیاهان دولپه روزنه‌ها از دو سلول محافظ لوبیایی شکل تشکیل شده است، درحالی‌که گراس‌ها دارای سلول‌های محافظ کشیده‌تر و دمبل‌مانند هستند (کافی و همکاران، ۱۳۷۸).



شکل۳-۹ منظره سطحی روزنه هوایی نیشکر (یک گیاه تک‌لپه) از روبرو. (الف) روزنه باز؛ و (ب) روزنه بسته. دایره‌های کوچک قسمت انتهایی سلول‌های محافظ، کلروپلاست‌ها را نشان می‌دهد.



شکل۴-۹ سلول‌های محافظ روزنه. وجود یک لایه سلولزی ثانویه در دیواره‌های داخلی سلول‌های محافظ سبب می‌شود تا درصورت جذب آب، دیواره خارجی این سلول‌ها ارتجاع یافته و درنتیجه روزنه‌ها باز شوند (سالیسبوری و راس، ۱۹۹۶).



شکل۵-۹ برش عرضی یک برگ. آب قبل‌از رسیدن به روزنه‌ها و سلول‌های اپیدرمی باید از غلاف آوندی عبور کرده و سپس از سلول‌های پارانشیم اسفنجی یا نردبانی عبور کند (کافی و همکاران، ۱۳۷۸).

تراکم روزنه یا به‌عبارت دیگر تعداد روزنه در واحد سطح برگ، به غلظت دی‌اکسیدکربن وابسته بوده و با افزایش غلظت دی‌اکسیدکربن کاهش می‌یابد. به‌عنوان مثال، بررسی نمونه‌های برگ هرباریوم‌ها در موزه‌ها نشان داده است که طی دو قرن گذشته، با افزایش غلظت دی‌اکسیدکربن از ۲۸۰ به ۳۵۰ میکرومول بر مول، تعداد روزنه در برگ حدود ۴۰٪ کاهش یافته است (سالیسبوری و راس، ۱۹۹۶). لازم‌به‌ذکر است که ابعاد روزنه‌ها در گیاهان مختلف متفاوت است؛ و به‌عنوان مثال در ذرت ۴×۲۶ و در لوبیا ۳×۷ میکرون می‌باشد. به‌هرحال، تعداد روزنه‌ها در واحد سطح در گیاهان مختلف متفاوت بوده و معمولاً مساحت آن‌ها ۲-۱ درصد از کل سطح برگ را شامل می‌شود.

۹-۲ مسیر حرکت بخار آب در تعرق

شکل۵-۹ برش عرضی یک برگ را نشان می‌دهد. آب قبل‌از رسیدن به روزنه و سلول‌های اپیدرمی باید از غلاف آوندی عبور کرده و سپس از سلول‌های پارانشیم اسفنجی یا نردبانی عبور کند. در پدیده تعرق ابتدا آب از دیواره‌های سلولی به‌داخل فضاهای بین‌سلولی برگ تبخیر شده و سپس بخار آب راه‌یافته به فضاهای بین‌سلولی برگ به بیرون از گیاه و داخل اتمسفر منتشر می‌شود. درواقع، آب در داخل برگ از

دیواره‌های سلول‌های پارانشیم نردبانی[1] و اسفنجی[2] یا مزوفیل به‌داخل فضاهای بین‌سلولی که ازطریق روزنه‌ها با هوا ارتباط دارند، تبخیر می‌شود. پس‌از آنکه آب از سطح سلول به فضای بین‌سلولی تبخیر می‌شود، ازطریق انتشار از برگ خارج می‌گردد (نوبل، ۱۹۹۴).

حرکت آب در بافت‌های برگ، مشابه بافت ریشه بوده (اشتودل و پیترسون، ۱۹۹۸) و می‌تواند از سه مسیر صورت گیرد. در مسیر اول که مسیر درون‌غشایی یا واکوئلی نامیده می‌شود، آب وارد واکوئل سلول‌های غلاف آوندی شده و پس‌از عبور از غشای واکوئل و غشای پلاسمایی وارد سلول‌های دیگر می‌شود. در مسیر دوم آب ازطریق منافذ پلاسمودسماتا وارد پروتوپلاسم سلول‌های غلاف آوندی شده و از سلولی به سلول دیگر منتقل می‌شود. به این مسیر عبور آب، مسیر پلاسمودسماتا می‌گویند. در مسیر سوم که به آن مسیر آپوپلاستی می‌گویند، آب ازطریق فضای آزاد بین سلول‌ها و دیواره‌های آن‌ها و بدون واردشدن به درون سلول منتقل می‌شود. به مسیرهای درون‌غشایی و پلاسمودسماتا مسیر سیم‌پلاستی نیز گفته می‌شود.

لازم‌به‌ذکر است ازآن‌جایی‌که حرکت آب در مسیر آپوپلاستی تنها ازطریق فضاهای بین‌سلولی بوده و درواقع آب وارد غشای پلاسمایی و درون سلول نمی‌شود، بنابراین، حرکت آب در این مسیر تحت‌تأثیر وضعیت متابولیکی سلول‌های برگ قرار نمی‌گیرد. حرکت آب در دیواره سلول‌ها ۵۰ تا ۶۰ برابر سریع‌تر از جریان آب در داخل سلول‌های مزوفیل برگ است.

۹-۳ نیروی محرک در تعرق

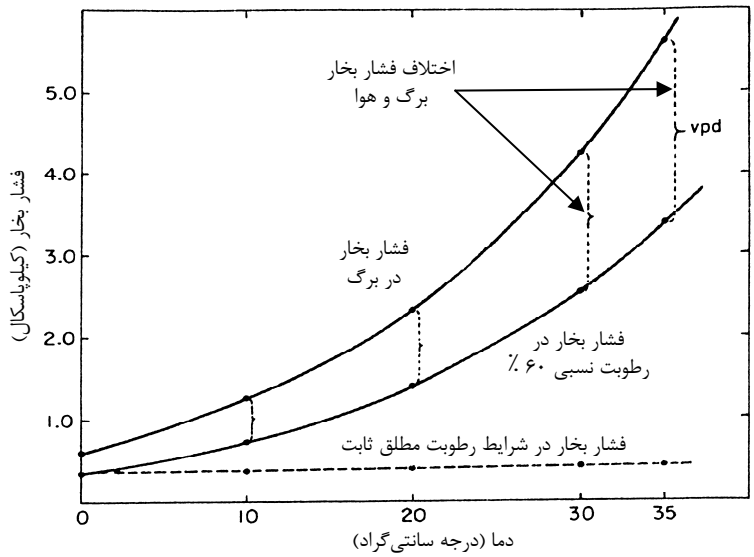
به‌طورکلی، جریان آب از برگ به هوا را می‌توان بااستفاده‌از رابطه۱-۹ توصیف کرد، که در آن، Ψ پتانسیل آب، R_{leaf} مقاومت برگ و Q سرعت جریان آب یا سرعت تعرق هستند. لازم‌به‌ذکر است که در این رابطه اختلاف پتانسیل آب برگ و هوا (صورت کسر) نیرومحرکه جریان آب می‌باشد (کرامر، ۱۹۹۵):

$$Q = \frac{\Psi_{leaf} - \Psi_{air}}{R_{leaf}} \qquad (۹-۱)$$

باتوجه به رابطه پتانسیل آب با فشار بخار آب و اینکه استفاده از غلظت یا فشار بخار سبب متعادل‌ترشدن اختلافات می‌شود، بهتراست که صورت کسر رابطه۱-۹، یعنی اختلاف پتانسیل آب با اختلاف غلظت آب یا اختلاف فشار بخار آب جایگزین شود (رابطه۱۱-۲). به‌عبارت دیگر، بهتراست در مطالعه حرکت آب در فاز بخار از غلظت بخار یا فشار بخار به‌جای پتانسیل آب استفاده شود.

استفاده از غلظت یا فشار بخار بدین علت‌است که در تبدیل شیب رطوبتی از فشار بخار یا غلظت بخار به معادل پتانسیل آب در فاز بخار، اختلافات بسیار اغراق‌آمیزی مشاهده می‌شود. برای مثال، پتانسیل آب برگ برابر ۳ MPa- معادل رطوبت نسبی ۹۸٪ و فشار بخار حدود ۴٫۱۵ kPa در دمای ۳۰°C می‌باشد. در چنین شرایطی، کاهش رطوبت نسبی از ۹۸ به ۵۰٪، سبب می‌شود تا فشار بخار آب تنها

1. Palisade parenchyma
2. Spongy parenchyma



شکل۶-۹ تأثیر افزایش دما بر فشار بخار هوا و برگ و اختلاف فشار بخار آن‌ها. با افزایش دما، فشار بخار برگ و اختلاف فشار بخار به‌سرعت افزایش می‌یابد (کرامر، ۱۹۹۵).

به نصف کاهش یابد، درصورتی‌که مقدار پتانسیل آب تقریباً ۲۵ برابر کاهش پیدا می‌کند. بدین دلیل، در مطالعه حرکت آب در فاز بخار، استفاده از غلظت بخار یا فشار بخار نسبت به پتانسیل آب مناسب‌تر بوده و ترجیح داده می‌شود. بنابراین، معادله جریان بخار آب در فاز گازی را می‌توان به‌صورت رابطه۲-۹ بیان کرد (کرامر، ۱۹۹۵):

$$Q = T_r = \frac{C^L_{wv} - C^a_{wv}}{R_{leaf}} = \frac{e^L_{wv} - e^a_{wv}}{R_{leaf}} \qquad (۹-۲)$$

که در آن، T_r یا Q سرعت تعرق در واحد سطح برگ، c^L_{wv} و c^a_{wv} به‌ترتیب غلظت یا چگالی بخار برگ و هوا برحسب گرم در مترمکعب، e^L_{wv} و e^a_{wv} به‌ترتیب فشار بخار برگ و هوا برحسب پاسکال و R_{leaf} مقاومت برگ هستند. لازم‌به‌ذکر است ازآن‌جایی‌که T_r سرعت تعرق در واحد سطح برگ (به‌عنوان مثال میلی‌مترمربع) می‌باشد، مقدار تعرق کل سطح برگ از حاصل‌ضرب T_r در مساحت برگ به‌دست خواهد آمد. فشار بخار آب و چگالی آن درحالت اشباع به دمای سیستم بستگی دارد (روابط ۷-۲ و ۱۱-۲) (شکل۶-۹).

همچنین چگالی بخار آب را می‌توان ازطریق رابطه۳-۹ به فشار بخار ارتباط داد (جونز، ۱۹۹۲):

$$c_{wv} = \left[(۲{,}۱۷)/T\right] e_{wv} \qquad (۹-۳)$$

در این رابطه، e_{wv} فشار بخار آب برحسب پاسکال، T دما برحسب درجه کلوین و c_{wv} چگالی یا غلظت بخار آب برحسب گرم‌برمترمکعب است. نیروی محرکه جریان را می‌توان در قالب Δe_{wv} بیان کرد،

که باتوجه به رابطه۳-۹ قابل‌تبدیل به Δc_{wv} می‌باشد. به‌عبارت دیگر، اختلاف چگالی یا فشار بخار دلیل اصلی و نیروی محرک انتقال آب در تعرق است. لازم‌به‌ذکر است که معمولاً پتانسیل آب سلول‌های درحال‌تعرق برگ حدود ۱- تا ۵- مگاپاسکال می‌باشد، که ازآن‌جایی‌که کاهش زیاد در پتانسیل آب، تنها منتهی به کاهش جزئی در فشار بخار آب می‌گردد، بنابراین، این مقادیر پتانسیل آب اهمیت ناچیزی دارند.

برای مثال، اگر پتانسیل آب سلول در دمای$30^{\circ}C$، ۱/۵-، ۳- و ۶- مگاپاسکال باشد، مقدار فشار بخار آب در سطوح سلولی به‌ترتیب ۹۹، ۹۸، ۹۶٪ مقدار فشار بخار اشباع در دمای $30^{\circ}C$ است. بنابراین، در چنین شرایطی می‌توان رطوبت نسبی فضاهای بین‌سلولی، یعنی جایی‌که تبخیر انجام می‌شود را نزدیک اشباع (RH=۱۰۰) فرض کرد. به‌عبارت دیگر، در مقادیر مختلف پتانسیل آب، معمولاً فضاهای بین‌سلولی برگ‌ها اشباع از بخار آب بوده و میزان رطوبت نسبی این فضاها حدود ۱۰۰٪ می‌باشد. باتوجه به این مسئله فشار بخار آب برگ را می‌توان به‌صورت رابطه۴-۹ بیان کرد:

$$e^{l}_{wv} = e_{swv}(T_l) \qquad (۹-۴)$$

که در آن، e^{l}_{wv} فشار بخار برگ و برابر با فشار بخار اشباع (e_{swv}) در دمای برگ است. به‌این‌ترتیب، عامل عمده کنترل‌کننده فشار بخار در برگ، دمای برگ است و با افزایش آن فشار بخار برگ و درنتیجه نیروی محرکه تعرق به‌سرعت افزایش می‌یابد. درمقابل، با فرض ثابت‌بودن فشار بخار برگ هر عاملی‌که دمای برگ را کاهش دهد، فشار بخار برگ و درنتیجه تعرق را کاهش خواهد داد (کرامر، ۱۹۹۵).

ازآن‌سو، فشار بخار هوا به دوعامل دما و رطوبت نسبی هوا بستگی دارد و با رابطه۵-۹ بیان می‌شود:

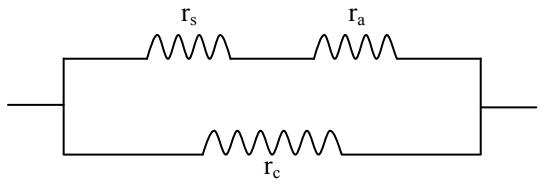
$$h = \frac{e^{a}_{wv}}{e_{swv}} \Rightarrow \quad e^{a}_{wv} = h \,.\, e_{swv}(T_a) \qquad (۹-۵)$$

که در آن، e^{a}_{wv} فشار بخار هوا، h رطوبت نسبی هوا، e_{swv} فشار بخار اشباع و T_a دمای هوا هستند. نیروی محرک تعرق اختلاف فشار بخار[1] بین برگ و هوا بوده و ازطریق رابطه۶-۹ محاسبه می‌شود:

$$\Delta e_{wv} = VPD = e^{l}_{wv} - e^{a}_{wv} \qquad (۹-۶)$$

تأثیر افزایش دما بر اختلاف فشار بخار در شکل۶-۹ نشان داده شده است. ملاحظه می‌شود که با افزایش دما، فشار بخار برگ و اختلاف فشار بخار به‌سرعت افزایش می‌یابد. ازطرفی، درصورتی‌که مقدار مطلق رطوبت با افزایش دما ثابت بماند، میزان رطوبت نسبی کاهش یافته و درنتیجه اختلاف فشار بخار با افزایش دما به‌مقدار زیادی افزایش پیدا می‌کند. درحالت دیگر، اگر مقدار مطلق رطوبت هوا با افزایش دما افزایش یابد و درواقع رطوبت نسبی در درصد مشخصی ثابت بماند، باز هم با افزایش دما، اختلاف فشار بخار افزایش می‌یابد، گرچه مقدار افزایش آن کمتر از حالت قبل است.

1. Vapor pressure dificit



شکل۷-۹ اجزای مقاومت برگ. توجه شود که مقاومت روزنه‌ای (r_s) و لایه مرزی (r_a) به‌صورت سری هستند، درحالی‌که مقاومت کوتیکولی (r_c) موازی آن‌ها می‌باشد (از مؤلف).

۹-۴ مقاومت‌ها در تعرق

به‌طورکلی، مقاومت برگ (R_{leaf}) از مقاومت کوتیکولی[1] (r_c)، مقاومت روزنه‌ای[2] (r_s) و مقاومت لایه مرزی[3] (r_a) تشکیل شده است (رابطه۷-۹) (کرامر، ۱۹۹۵):

$$\frac{1}{R_{leaf}} = \frac{1}{r_s + r_a} + \frac{1}{r_c} \qquad (۹-۷)$$

ازآن‌جایی‌که اغلب مقاومت کوتیکولی (r_c) درمقابل جریان تعرق خیلی بزرگ است، بنابراین، $\frac{1}{r_c}$ تقریباً برابر صفر بوده و بدین‌ترتیب، مقاومت برگ عمدتاً از دو جزء مقاومت روزنه‌ای و مقاومت لایه مرزی تشکیل شده است. بنابراین، سرعت تعرق را می‌توان به‌صورت رابطه۸-۹ بیان کرد (کرامر، ۱۹۹۵):

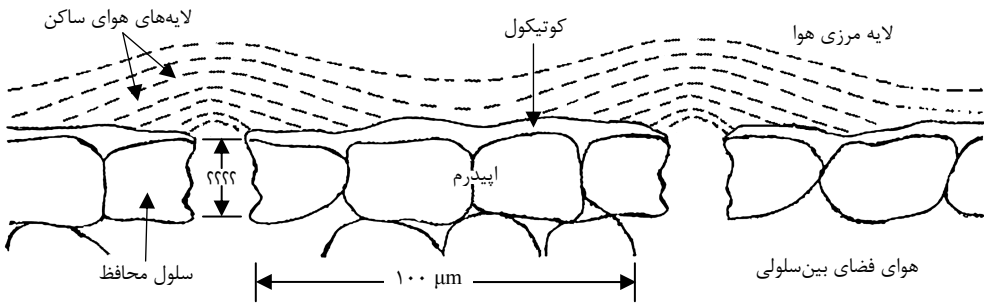
$$T_r = \frac{C^{l}_{wv} - C^{a}_{wv}}{r_s + r_a} = \frac{e^{l}_{wv} - e^{a}_{wv}}{r_s + r_a} \qquad (۹-۸)$$

مقاومت روزنه‌ای و لایه مرزی به‌صورت سری هستند، درصورتی‌که مقاومت کوتیکولی موازی آن‌ها می‌باشد (شکل۷-۹). مقاومت روزنه‌ای به طول مسیر روزنه و مساحت آن بستگی داشته و به‌وسیله رابطه۹-۹ قابل‌بیان است (جونز، ۱۹۹۲):

$$r_S = \frac{\delta^{st}}{D_{H_2O} n a^{st}} \qquad (۹-۹)$$

که در آن، δ^{st}، طول مسیر روزنه، D_{H_2O}، ضریب انتشار بخار آب در هوا، n، تعداد روزنه در واحد سطح برگ و a^{st}، مساحت هر روزنه هستند. با داشتن معادله فوق می‌توان عوامل مؤثر بر مقاومت روزنه‌ای را موردبررسی قرار داد. با افزایش طول مسیر روزنه و به‌عنوان مثال قرارگرفتن آن در درون یک حفره، میزان مقاومت روزنه‌ای بیشتر می‌شود. درمقابل، با افزایش تعداد روزنه در واحد سطح برگ و همچنین طول و یا قطر روزنه و درنتیجه مساحت آن، میزان مقاومت روزنه‌ای کاهش می‌یابد. لازم‌به‌ذکر است که ضریب انتشار بخار آب در هوا معادل ۲۴٫۲ میلی‌مترمربع بر ثانیه است و با افزایش دما و همچنین کاهش فشار درمقایسه‌با فشار هوا در سطح دریا، بر میزان آن افزوده می‌شود.

1. Cuticlar resistance
2. Stomatal resistance
3. Boundary layer resistance



شکل۸-۹ غلظت لایه بخار آب در بالای روزنه‌های باز. لایه مرزی، لایه‌ای از هوا است که بر اثر اصطکاک بین هوا و برگ ایجاد شده و در این لایه هوا به‌صورت ساکن و آرام وجود دارد (نوبل، ۱۹۹۴).

لایه مرزی، لایه‌ای از هوا است که بر اثر اصطکاک بین هوا و برگ در سطح برگ ایجاد می‌شود و در این لایه هوا به‌صورت ساکن و آرام وجود دارد (شکل۸-۹). مقاومت لایه مرزی و اجزای تشکیل‌دهنده آن ازطریق رابطه۱۰-۹ قابل‌محاسبه هستند (جونز، ۱۹۹۲):

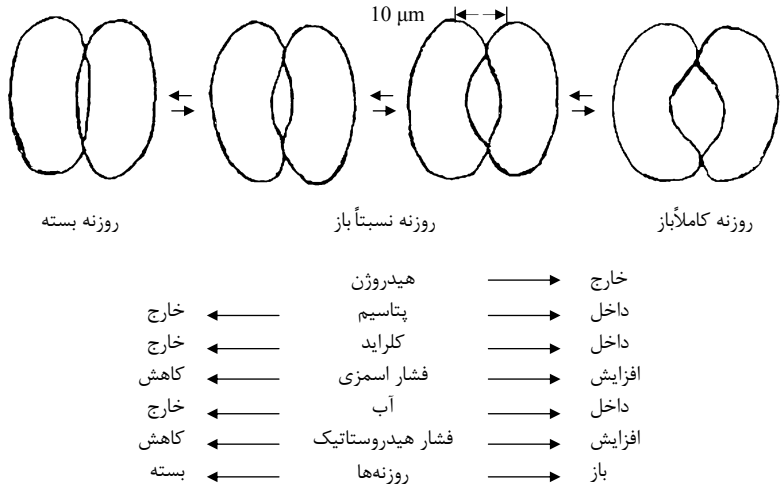
$$r_a = \frac{\delta^{bl}}{D_{H,O}} \quad , \quad \delta^{bl} = \sqrt[4]{\frac{l}{v}} \qquad (۹-۱۰)$$

که در آن، δ^{bl} ضخامت لایه مرزی تشکیل شده روی برگ، l بعد ویژه برگ یا طول برگ واقع درجهت وزش باد و V سرعت باد هستند. باتوجه به رابطه فوق مشاهده می‌شود که با افزایش ضخامت لایه مرزی، مقدار مقاومت آن دربرابر جریان تعرق افزایش می‌یابد. همچنین، ضخامت لایه مرزی با افزایش طول برگ واقع درجهت وزش باد افزایش و با افزایش سرعت باد کاهش پیدا می‌کند.

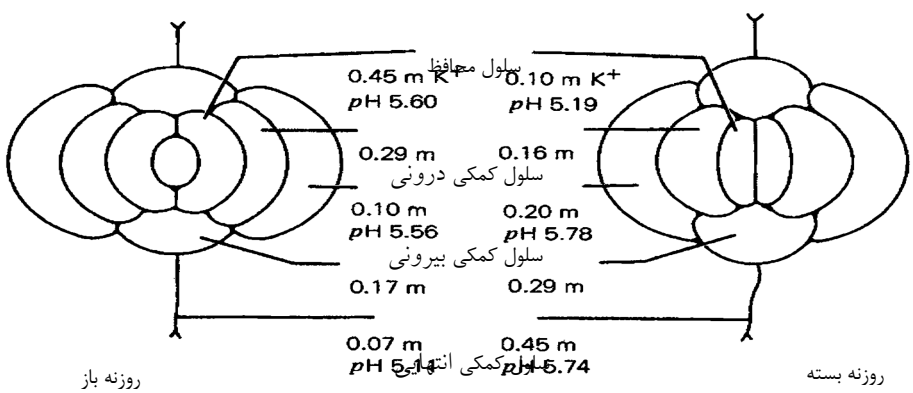
لازم‌به‌ذکر است که طول برگ واقع درجهت وزش باد (l) به ابعاد و شکل برگ‌بستگی دارد. با افزایش ابعاد برگ، این ویژگی افزایش می‌یابد. همچنین، مقدار l در برگ‌های کشیده و لوب‌دار کمتر از برگ‌های مربع‌مانند و بدون لوب است.

۹-۵ مکانیسم عمل روزنه‌ها

به‌طورکلی، جذب آب و متورم‌شدن سلول‌های محافظ سبب بازشدن روزنه‌ها می‌شود. مکانیسم اصلی جذب آب در بازشدن روزنه‌ها، اسمز می‌باشد (شکل۹-۹). مشاهده شده است که درهنگام بازبودن روزنه‌ها، پتانسیل اسمزی سلول‌های محافظ پایین است. به‌عبارت دیگر، به‌دلیل وجود پتانسیل اسمزی پایین در سلول‌های محافظ، آب وارد این سلول‌ها شده و سبب تورم آن‌ها می‌شود. عامل اصلی و اولیه ایجاد چنین پتانسیل اسمزی پایینی، ورود یون‌های پتاسیم (K^+) از سلول‌های کمکی اطراف سلول‌های محافظ به درون این سلول‌ها است (شکل۱۰-۹). ورود یون پتاسیم در تبادل با یون هیدروژن (H^+) صورت گرفته و درنتیجه هیدروژن وارد سلول‌های کمکی می‌شود. افزایش pH سلول‌های محافظ درموقع



شکل۹-۹ قسمت بالا، سلول‌های محافظ را نشان می‌دهد. به‌دلیل وجود پتانسیل‌های اسمزی پایین در سلول‌های محافظ، آب وارد این سلول‌ها شده و سبب تورم و بازشدن آن‌ها می‌شود. در قسمت پایین روند اتفاقات ایجادشده جهت بازوبسته‌شدن روزنه‌ها آورده شده است (نوبل، ۱۹۹۴).



شکل۱۰-۹ تغییر مقادیر غلظت‌های پتاسیم در سلول‌های محافظ و سلول‌های کمکی مجاور آن در دو حالت بازوبسته‌بودن روزنه‌ها (سالیسبوری و راس، ۱۹۹۶).

بازبودن روزنه‌ها، که به‌دلیل خروج هیدروژن صورت می‌گیرد، نیز مؤید این امر است. درواقع، خروج پروتون (یون هیدروژن) به‌دلیل حفظ تعادل الکتریکی در دو طرف غشا صورت می‌گیرد. البته در بعضی موارد، ورود یون پتاسیم با خروج یون کلر (Cl^-) و در بعضی مواقع با تجمع املاح آلی به‌ویژه مالات در سلول‌های محافظ همراه است (سالیسبوری و راس، ۱۹۹۶).

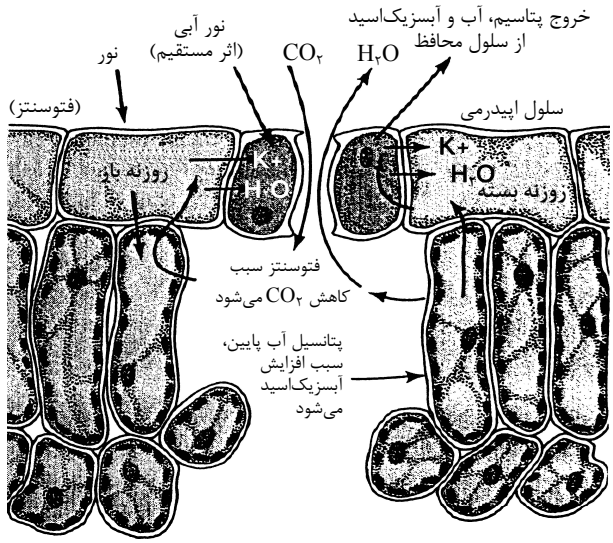
منبع تولیدکننده مالات و گاهی سیترات، نشاسته موجود در سلول‌های محافظ است. درواقع، نخست نشاسته به فسفوانول‌پیروات (PEP) تجزیه می‌شود. سپس فسفوانول‌پیروات با CO_2 ترکیب و تولید اسید اگزالواستیک می‌کند که در مرحله بعد تولید اسید مالیک می‌کند. اسید مالیک تجزیه شده و تولید پروتون و مالات می‌کند. درنهایت، خروج پروتون همراه با ورود پتاسیم صورت گرفته و سبب برقراری تعادل الکتریکی سلول‌های محافظ می‌شود (سالیسبوری و راس، ۱۹۹۶).

آبسزیک‌اسید (ABA) یک هورمون گیاهی است، که نقش آن در بازوبسته‌شدن روزنه‌ها به‌خوبی شناخته شده است. در شرایط تنش خشکی، آبسزیک‌اسید از سلول‌های مزوفیل آزاد شده و یا اینکه در آن‌ها تولید می‌شود و سپس به سلول‌های محافظ منتقل می‌شود. ورود آبسزیک‌اسید به سلول‌های محافظ سبب خروج پتاسیم، افزایش پتانسیل اسمزی، خروج آب و بسته‌شدن روزنه‌ها می‌شود. لازم‌به‌ذکر است که درصورت خشک‌شدن خاک، آبسزیک‌اسید تولیدشده در سلول‌های ریشه می‌تواند به برگ و سلول‌های محافظ انتقال یافته و سبب بسته‌شدن روزنه‌ها و درنتیجه کاهش تلفات آب ازطریق تعرق شود.

دو مکانیسم مهم پس‌خور[1] که کنترل‌کننده بازوبسته‌شدن روزنه‌ها است، در شکل ۱۱-۹ آورده شده است (سالیسبوری و راس، ۱۹۹۶). دی‌اکسیدکربن و آب اجزای اصلی تشکیل‌دهنده این دو مکانیسم هستند. در مکانیسم اول، که به‌وسیله کاهش دی‌اکسیدکربن فعال می‌شود، نور خورشید سبب تحریک فتوسنتز و درنتیجه مصرف دی‌اکسیدکربن توسط گیاه می‌شود. کاهش دی‌اکسیدکربن سبب می‌شود تا گیاه برای جبران کمبود و مصرف آن در فتوسنتز مکانیسم بازشدن روزنه‌ها را فعال کند. برای این منظور و با کاهش دی‌اکسیدکربن، پتاسیم وارد سلول‌های محافظ شده و درنتیجه جذب اسمزی آب و بازشدن روزنه‌ها صورت می‌گیرد.

مکانیسم دوم بازوبسته‌شدن روزنه‌ها به‌وسیله آب فعال شده و هورمون آبسزیک‌اسید در آن نقش دارد. زمانی‌که در اثر جریان تعرق، خروج آب از برگ بیشتر از مقدار جذب آن توسط ریشه باشد، هورمون آبسزیک‌اسید از سلول‌های مزوفیل رها می‌شود و یا اینکه در اثر خشکی از ریشه تولید و انتقال می‌یابد. خروج یون‌های پتاسیم به بیرون سلول‌های محافظ نتیجه‌ای از واکنش این سلول‌ها به این هورمون است. این مسئله سبب می‌شود که آب در اثر مکانیسم اسمزی از سلول‌های محافظ خارج شده و درنتیجه روزنه‌ها بسته شوند. لازم‌به‌ذکر است درصورتی‌که سرعت خشک‌شدن برگ‌ها فوق‌العاده سریع باشد، آب مستقیماً از سلول‌های محافظ ازدست رفته و روزنه‌ها بدون طی‌شدن چرخه آبسزیک‌اسید بسته می‌شوند. بنابراین، عوامل مؤثر بر بازوبسته‌شدن روزنه‌ها، با اثر بر فرایند تبادل پروتون و پتاسیم می‌توانند تأثیر خود را بروز دهند (شکل ۱۱-۹).

1. Feed back



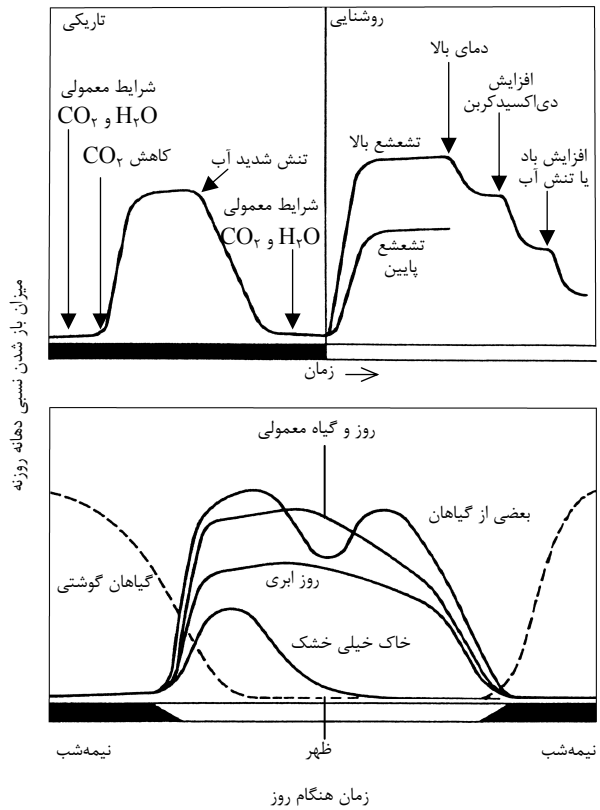
شکل ۹-۱۱ دو مکانیسم بازوبسته‌شدن روزنه برمبنای تغییرات آب و دی‌اکسیدکربن. در سمت چپ نور، فتوسنتز را تحریک کرده و درنتیجه غلظت دی‌اکسیدکربن پایین می‌آید. سپس پتاسیم به‌داخل سلول‌های محافظ جریان یافته و جذب اسمزی آب و بازشدن روزنه رخ می‌دهد. در سمت راست، وقتی آب بر اثر تعرق بیش‌از مقدار جذب شده از برگ خارج می‌شود، آبسزیک‌اسید از سلول‌های مزوفیل رها شده و یا از ریشه انتقال می‌یابد، که به‌حرکت پتاسیم به خارج سلول‌های محافظ منتهی می‌شود. درنتیجه آب در اثر مکانیسم اسمزی از سلول‌های محافظ خارج و روزنه‌ها بسته می‌شوند (سالیسبوری و راس، ۱۹۹۶).

۹-۶ واکنش بازوبسته‌شدن روزنه‌ها به عوامل محیطی

به‌طورکلی نور، دمای محیط، غلظت بخار آب اتمسفر، سرعت باد، غلظت دی‌اکسیدکربن، شدت تشعشع و رطوبت خاک مهم‌ترین عوامل مؤثر بر بازوبسته‌شدن روزنه‌ها هستند (سالیسبوری و راس، ۱۹۹۶؛ شکل ۹-۱۲).

۹-۶-۱ نور

در اکثر گیاهان، روزنه‌ها با طلوع آفتاب باز شده و بر اثر تاریکی بسته می‌شوند. معمولاً بازشدن روزنه‌ها حدود یک ساعت به‌طول می‌انجامد، درحالی‌که اغلب بسته‌شدن روزنه‌ها به‌تدریج و درطی بعدازظهر صورت می‌گیرد. تاریک‌شدن ناگهانی هوا سبب افزایش سرعت بسته‌شدن روزنه‌ها می‌شود. شکل ۹-۱۲ تأثیر عوامل محیطی بر کنترل روزنه‌ها را خلاصه کرده است. حداقل نور لازم برای بازشدن روزنه‌ها، $\frac{۱}{۱۰۰۰}$ تا $\frac{۱}{۳۰}$ آفتاب کامل و معادل ۸۰۰ تا ۱۰۰۰ وات بر مترمربع می‌باشد. افزایش تشعشع، سبب بازشدن بیشتر سوراخ روزنه می‌شود. کیفیت نور نیز بر بازوبسته‌شدن روزنه اثر دارد. نور آبی با طول موج حدود ۴۳۰ تا ۴۶۰ نانومتر بیشترین تأثیر را بر بازشدن روزنه‌ها دارد و حدوداً ۱۰برابر مؤثرتر از نور قرمز با طول موج ۶۳۰ تا ۶۸۰ نانومتر است. تأثیر نور سبز بر بازوبسته‌شدن روزنه اندک است.



شکل۱۲-۹ روند بازوبسته‌شدن روزنه‌ها در طول روز و شب و تأثیرعوامل مختلف محیطی بر آن. توجه شود که در گیاهان گوشتی روزنه‌ها در شب باز و در روز بسته می‌شوند (سالیسبوری و راس، ۱۹۹۶).

تأثیر نور بر باز و بسته‌شدن روزنه‌ها می‌تواند به‌صورت مستقیم یا غیرمستقیم و ازطریق فتوسنتز اعمال شود. در این ارتباط، نور آبی اثر مستقیم دارد درحالی‌که احتمالاً نور قرمز ازطریق فتوسنتز مؤثر است. لازم‌به‌ذکر است که فتوسنتز سلول‌های محافظ اندک بوده و نمی‌تواند نقش زیادی در بازوبسته‌شدن روزنه‌ها داشته باشد.

۲-۶-۹ رطوبت

رطوبت خاک و اتمسفر در بازوبسته‌شدن روزنه‌ها نقش دارد و اگر اختلاف رطوبت بین هوا و فضای بین‌سلولی زیر روزنه از حد مشخصی فراتر رود، روزنه‌ها بسته می‌شوند. کاهش پتانسیل آب برگ باعث بسته‌شدن روزنه‌ها می‌شود. نکته جالب‌توجه این‌است‌که معمولاً تأثیر کاهش پتانسیل آب برگ بر بسته‌شدن روزنه‌ها غالب بوده و حتی در شرایط غلظت دی‌اکسیدکربن پایین و شدت نور بالا، کاهش پتانسیل آب می‌تواند سبب بسته‌شدن روزنه‌ها شود.

۹-۶-۳ دما

معمولاً دماهای بالاتر از ۳۰ تا $35^{\circ}C$ باعث بسته‌شدن روزنه‌ها می‌شود. تأثیر دماهای زیاد بر بسته‌شدن روزنه‌ها می‌تواند به‌طور غیرمستقیم و ازطریق ایجاد تنش خشکی و یا به‌طور مستقیم و ازطریق تشدید تنفس برگ صورت گیرد. با افزایش تنفس برگ غلظت دی‌اکسیدکربن افزایش یافته و درنتیجه روزنه‌ها بسته می‌شوند.

۹-۶-۴ باد

باد با تأثیر بر دمای برگ، وضعیت دی‌اکسیدکربن قابل‌دسترس برگ و پوشش گیاهی و همچنین ضخامت لایه مرزی هوای روی سطح روزنه‌ها، می‌تواند بر بازوبسته‌شدن روزنه‌ها مؤثر باشد. گاهی وزش نسیم موجب کاهش شکاف روزنه‌ای می‌شود، که احتمالاً نتیجه افزایش غلظت دی‌اکسیدکربن در مجاورت برگ و افزایش انتشار آن به‌درون برگ می‌باشد. باد همچنین می‌تواند ازطریق افزایش تعرق و ایجاد تنش خشکی باعث بسته شدن روزنه‌ها شود. لازم‌به‌ذکراست که باد شدید می‌تواند با تأثیر مستقیم بر روزنه‌ها سبب بسته‌شدن آن‌ها شود.

۹-۶-۵ دی‌اکسیدکربن

گیاهان CAM در شب دی‌اکسیدکربن را به‌صورت اسیدهای آلی تثبیت می‌کنند که درنتیجه آن غلظت دی‌اکسیدکربن در داخل برگ کاهش یافته و روزنه‌ها باز می‌شوند. احتمالاً بازشدن روزنه‌ها با کاهش غلظت دی‌اکسیدکربن فضاهای بین‌سلولی برگ‌ها به‌دلیل نیاز فتوسنتزی دی‌اکسیدکربن و ورود آن به برگ می‌باشد. لازم‌به‌ذکر است که حتی هوای عاری از دی‌اکسیدکربن نیز می‌تواند سبب بازشدن روزنه‌های گیاهان CAM در شب شود. ازطرفی، افزایش غلظت دی‌اکسیدکربن باعث بسته‌شدن جزیی یا کامل روزنه‌ها می‌شود. تأثیر غلظت دی‌اکسیدکربن بر بازوبسته‌شدن روزنه‌ها، درحقیقت بدین علت است که گیاهان سعی می‌کنند نسبت ثابتی از غلظت دی‌اکسیدکربن بین‌سلولی به هوا را حفظ کنند. با مصرف دی‌اکسیدکربن در فتوسنتز، این نسبت کاهش یافته و روزنه‌ها باز می‌شوند. برعکس، با افزایش غلظت دی‌اکسیدکربن بین‌سلولی، نسبت غلظت دی‌اکسیدکربن بین‌سلولی به هوا افزایش یافته و درنتیجه روزنه‌ها بسته می‌شوند.

۹-۷ عوامل مؤثر بر تعرق

به‌طورکلی، علاوه بر عواملی که ازطریق تأثیر بر بازوبسته‌شدن روزنه‌ها می‌توانند بر تعرق مؤثر باشند، عوامل مؤثر بر تعرق را می‌توان به دو گروه عوامل گیاهی و عوامل محیطی طبقه‌بندی کرد (کرامر، ۱۹۹۵).

۹-۷-۱ عوامل گیاهی مؤثر بر تعرق

سطح برگ

ازآن‌جایی‌که تعرق از کل برگ به سرعت تعرق از واحد سطح برگ و مساحت برگ بستگی دارد، با افزایش سطح برگ میزان تعرق نیز بیشتر می‌شود. البته گاهی مشاهده می‌شود که با کاهش سطح برگ

تعرق کل کاهش نمی‌یابد، زیرا کاهش سطح برگ با افزایش سرعت تعرق از واحد سطح برگ جبران می‌شود. به‌طورکلی، سطح برگ گیاهان از چند سانتی‌مترمربع تا چند مترمربع در بوته متفاوت است. اغلب سطح برگ به‌صورت شاخص سطح برگ بیان می‌شود. شاخص سطح برگ[1] نسبت مساحت برگ (فقط مساحت یک طرف برگ) به مساحت زمین بوده و فاقد واحد می‌باشد.

شاخص سطح برگ بین گونه‌های گیاهی و حتی ارقام مختلف یک گونه و باتوجه به شرایط مختلف محیطی و مراحل مختلف رشد متفاوت است. به‌عنوان مثال، در چندساله‌های چوبی، شاخص سطح برگ از کمتر از ۲ در جنگل‌های اکالیپتوس تنک نواحی خشک جنوب شرقی استرالیا تا ۴۵–۱۶ در سپیدارهای هیبرید رشد یافته تحت شرایط رشدی مناسب متغیر است. در گیاهان زراعی، معمولا بیشترین میزان شاخص سطح برگ در اوایل تا اواسط گلدهی بوده و به‌طور معمول ۶–۴ می‌باشد. لازم‌به‌ذکر است که همیشه شاخص سطح برگ بالا به‌عنوان یک مزیت به‌حساب نمی‌آید؛ به‌عنوان مثال در موارد کمبود آب می‌تواند سبب تلفات زیاد آب شود. تعدادی از گیاهان مانند چندساله‌های چوبی درموقع تنش و کمبود آب تعدادی از برگ‌های خود را ازدست می‌دهند که این مسئله سبب کاهش سطح تعرق این گیاهان می‌شود. در شرایط تنش خشکی، جمع‌شدن و پیچ‌خوردن برگ‌ها در ذرت، سورگوم و گراس‌ها می‌تواند سبب کاهش ۷۵–۳۵ درصدی تلفات آب ازطریق تعرق شود.

زاویه برگ

باتوجه به اینکه زاویه برگ بر مقدار تشعشع رسیده به برگ اثر می‌گذارد، بنابراین، می‌تواند بر تعرق مؤثر باشد. برگ‌های عمودی‌تر تشعشع کمتری دریافت کرده و درنتیجه بار تشعشعی کمتر، دمای آن‌ها نیز کمتر خواهد بود. دمای کمتر برگ سبب کاهش فشار بخار برگ و کاهش سرعت تعرق می‌شود .

شکل برگ

شکل برگ‌ها نیز می‌تواند بر میزان تعرق صورت گرفته ازطریق آن مؤثر باشد. برگ‌های کشیده و کوچک یا برگ‌های لوب‌دار و بریده‌بریده درمقایسه‌با برگ‌های دایره‌ای یا مربع‌شکل، طول برگ واقع درجهت وزش باد کمتری دارند و درنتیجه مقاومت لایه مرزی هوای آن‌ها نیز کمتر خواهد بود. طبیعی‌است که کاهش مقاومت لایه مرزی می‌تواند سبب افزایش سرعت تعرق شود. با یک مساحت برگ ثابت، بیشترین میزان مقاومت لایه مرزی و درنتیجه کمترین میزان تعرق مربوط به برگ‌هایی است که طول و عرض آن‌ها مساوی باشد.

خصوصیات سطح برگ

خصوصیات ویژه برگ‌ها از مهمترین عوامل مؤثر بر شدت تعرق می‌باشد. معمولاً وجود کرک در سطح برگ باعث افزایش ضخامت لایه مرزی و کاهش دریافت تشعشع، کاهش دما و درنتیجه کاهش سرعت

1. Leaf area index (LAI)

تعرق می‌شود. رنگ برگ ازطریق کاهش یا افزایش تشعشع دریافتی بر دمای برگ مؤثر است. وجود رنگ سفید باعث افزایش انعکاس تشعشع دریافتی، کاهش دمای برگ و درنتیجه کاهش تعرق می‌گردد. گاهی روزنه‌ها در داخل حفره[1] واقع شده‌اند، که ظاهراً یک سازگاری درجهت کاهش تشعشع دریافتی، کاهش حرارت و درنتیجه کاهش تعرق می‌باشد.

۹-۷-۲ عوامل محیطی مؤثر بر تعرق

به‌طورکلی، دمای محیط، غلظت بخار آب اتمسفر، سرعت باد، غلظت دی‌اکسیدکربن، شدت تشعشع و رطوبت خاک از مهم‌ترین عوامل محیطی مؤثر بر تعرق هستند. معمولاً با افزایش دمای هوا، دمای برگ نیز افزایش می‌یابد. افزایش دمای برگ سبب می‌شود تا فشار بخار اشباع برگ به‌شدت بالا رود و در اثر افزایش اختلاف فشار بخار بین برگ و هوا، سرعت تعرق نیز افزایش یابد. درمقابل، افزایش غلظت بخار اتمسفر و رطوبت نسبی سبب کاهش اختلاف فشار بخار بین برگ و هوا و درنتیجه کاهش سرعت تعرق می‌شود.

تأثیر سرعت باد بر تعرق تاحدودی پیچیده و متغیر است. باد می‌تواند ازطریق کاهش ضخامت لایه مرزی تشکیل شده روی برگ، کاهش مقاومت لایه مرزی و همچنین حمل رطوبت از هوای مجاور برگ و درنتیجه کاهش غلظت بخار آب هوا، سبب افزایش تعرق شود. اما اگر باد باعث کاهش دمای برگ شود می‌تواند ازطریق کاهش غلظت بخار آب برگ باعث کاهش تعرق شود. به‌هرحال، تأثیر سرعت باد بر مقدار تعرق به‌میزان بار تشعشعی بستگی دارد. در بار تشعشعی کم با افزایش سرعت باد، سرعت تعرق نیز افزایش می‌یابد، درحالی‌که در بار تشعشعی زیاد عکس این حالت رخ می‌دهد. در بار تشعشعی متوسط معمولاً سرعت تعرق به سرعت باد بستگی ندارد.

افزایش غلظت دی‌اکسیدکربن ازطریق بستن جزئی روزنه‌ها باعث افزایش مقاومت روزنه‌ای و درنتیجه کاهش سرعت تعرق می‌شود. تشعشع ازطریق بازکردن روزنه‌ها و اثر بر دمای برگ به‌طور معمول سرعت تعرق را افزایش می‌دهد. همچنین، کاهش رطوبت خاک به کمتر از یک حد بحرانی می‌تواند ازطریق بستن جزئی یا کامل روزنه‌ها، تعرق را کاهش دهد.

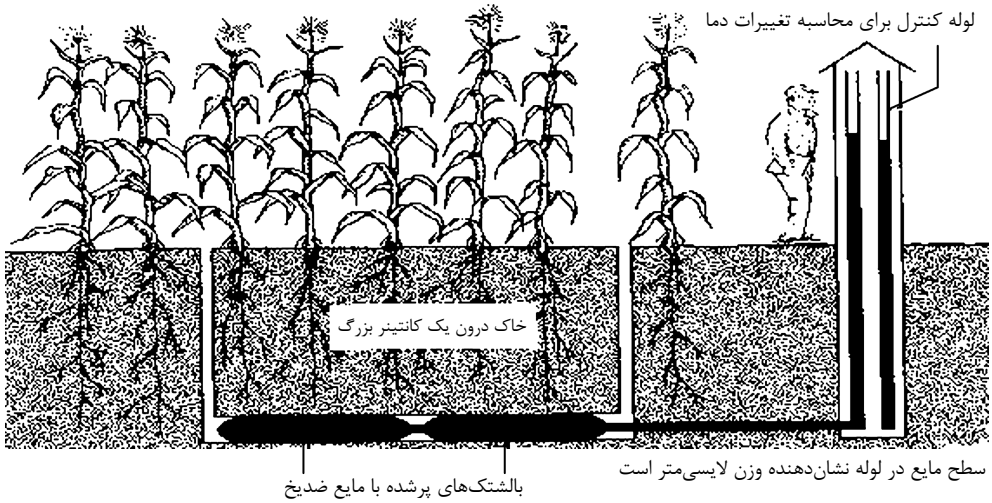
۹-۸ روش‌های اندازه‌گیری تعرق

در این قسمت، چهار روش مهم اندازه‌گیری تعرق: روش وزنی، روش لایسی‌متر، روش جریان در ساقه، و روش تبادل گازی موردبحث قرار می‌گیرند.

۹-۸-۱ روش وزنی

درصورتی‌که گیاه در گلـدان باشد، با اندازه‌گیری وزن آن در فواصل موردنظر می‌توان تعرق را تخمین زد. برای این‌کار لازم است زهکشی و تبخیر از سطح گلدان کنترل شوند. با پوشاندن سوراخ‌های ته

1. Stomatal crypt



شکل۱۳-۹ لایسی‌متر در یک مزرعه ذرت. لایسی‌متر بشکه بزرگی است که در خاک و در روی یک ترازو جاسازی شده و در درون و اطراف آن گیاه کشت می‌گردد (سالیسبوری و راس، ۱۹۹۶).

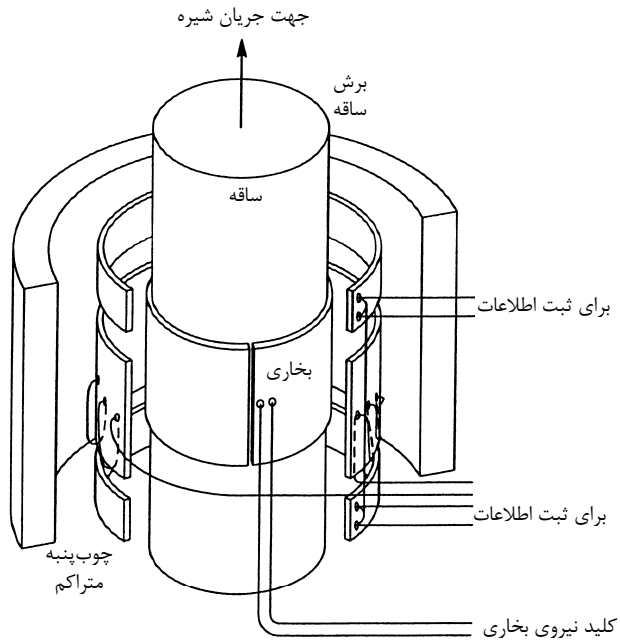
گلـدان می‌توان زهکـشی را کنترل کرد. البته ازآن‌جایی‌که این شرایط می‌تواند سبب شرایط تهویه نامناسب برای گیاه شود، میزان آب مورداستفاده برای هر نوبت آبیاری نباید به‌حدی باشد که رطوبت خاک از حد ظرفیت زراعی بیشتر شود. تبخیر از سطح گلدان را می‌توان با پوشاندن آن با پلاستیک یا پرلیت به حداقل ممکن تقلیل داد.

۹-۸-۲ روش لایسی‌متر

لایسی‌متر (Lysimeter) برای تعیین تعرق در شرایط مزرعه به‌کار رفته و دارای انواع مختلفی است. به‌طورکلی، لایسی‌متر بشکه بزرگی است که در خاک و در روی یک ترازو جاسازی شده و در درون و اطراف آن گیاه کشت می‌گردد (شکل۱۳-۹). مقدار زهکشی صورت‌گرفته از لایسی‌متر قابل‌سنجش بوده و میزان تبخیر را نیز می‌توان بااستفاده‌از ظروف کوچکی اندازه گرفت. بنابراین، با مشخص‌بودن مقدار آب مورداستفاده در آبیاری، مقدار تعرق قابل‌محاسبه خواهد بود (سالیسبوری و راس، ۱۹۹۶).

۹-۸-۳ روش جریان در ساقه

در این روش، در یک نقطه در ساقه یک پالس گرمایی ایجاد شده و سپس دما در نقطه‌ای معین و بالاتر روی ساقه اندازه‌گیری می‌شود. زمان لازم برای افزایش دما در این نقطه بالاتر، سرعت جریان شیره خام را نشان می‌دهد. با دانستن قطر ساقه و برخی ضرایب دیگر، می‌توان میزان و سرعت تعرق را تخمین زد (کوچکی و همکاران، ۱۳۸۴؛ شکل۱۴-۹).



شکل۱۴-۹ دستگاه مربوط به‌روش ایجاد پالس گرمایی و گرم‌کردن ساقه جهت اندازه‌گیری سرعت حرکت آب در ساقه گیاه (کافی و همکاران، ۱۳۷۸).

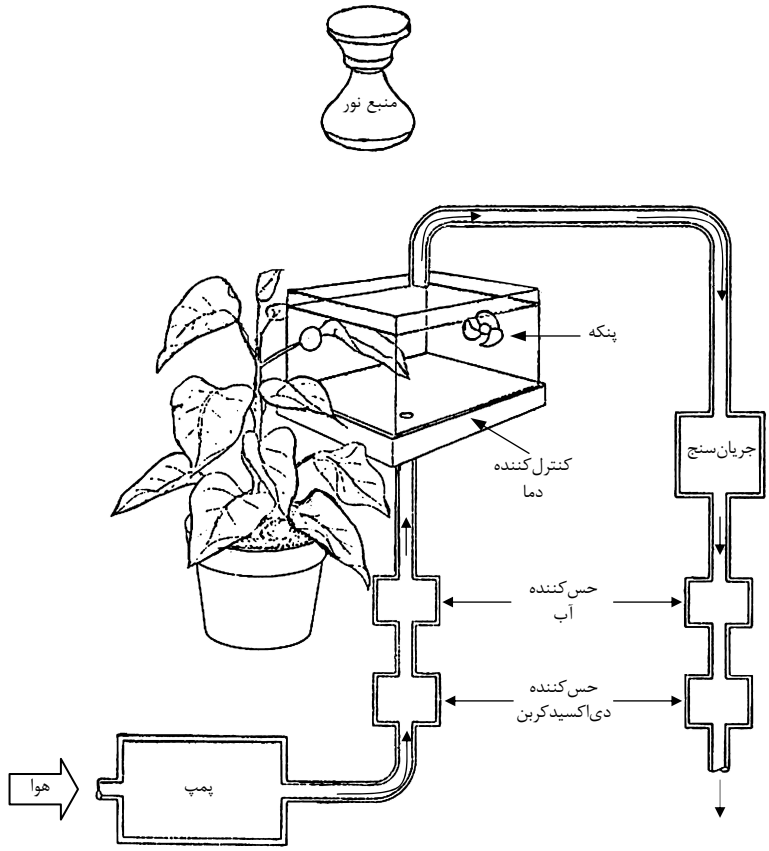
۹-۸-۴ روش تبادل گازی

در این روش برگ داخل محفظه‌ای قرار داده می‌شود که به یک بادبزن[1] مجهز است. وجود بادبزن سبب می‌شود تا میزان مقاومت لایه مرزی هوای روی برگ داخل محفظه تاحد صفر تنزل یابد. هوا باکمک پمپ از روی برگ داخل محفظه عبور داده شده و غلظت آب و دی‌اکسیدکربن آن در قبل و بعد از عبور از روی برگ اندازه‌گیری می‌شود. با دانستن این اختلاف غلظت و معلوم‌بودن حجم هوای عبورکرده و سطح برگ داخل محفظه، مقدار تعرق برگ و همچنین میزان فتوسنتز قابل‌محاسبه خواهد بود (شکل۱۵-۹). درواقع، افزایش غلظت آب و همچنین کاهش غلظت دی‌اکسیدکربن هوای خروجی نسبت به آب و دی‌اکسیدکربن هوای ورودی، نشان‌دهنده میزان تعرق و فتوسنتز برگ است (نوبل، ۱۹۹۴).

۹-۹ مواد ضدتعرق

در سالیان اخیر، استفاده‌از مواد ضدتعرق به‌عنوان راهکاری جهت کاهش تلفات آب موردتوجه قرار گرفته است. باتوجه به اینکه شیب اختلاف پتانسیل آب بین برگ و هوا بیشتر از شیب اختلاف غلظت

1. Fan



شکل۱۵-۹ روش تبادل گازی. هوا باکمک پمپ از روی برگ داخل محفظه عبور داده شده و غلظت آب و دی‌اکسیدکربن آن، در قبل و بعد از عبور از روی برگ و درنتیجه مقدار تعرق و فتوسنتز، محاسبه می‌شود (نوبل، ۱۹۹۴).

دی‌اکسیدکربن بین برگ و هوا می‌باشد، بسته‌شدن جزئی روزنه‌ها می‌تواند تأثیر کاهشی بیشتری روی ازدست‌رفتن آب ازطریق روزنه‌ها نسبت به ورود دی‌اکسیدکربن توسط آن‌ها داشته باشد. این مسئله سبب می‌شود که استفاده از مواد ضدتعرق، گرچه باعث کاهش جزئی ورود و تثبیت دی‌اکسیدکربن توسط برگ‌ها می‌شود، ولی به‌دلیل کاهش زیاد تعرق، کارایی مصرف آب را افزایش دهد. در این ارتباط ترکیبات مختلفی مورداستفاده قرار گرفته‌اند که می‌توانند از طرق مختلف بر روزنه‌ها تأثیر گذاشته و سبب کاهش تعرق شوند.

ایجاد یک لایه نازک برروی روزنه‌ها که اثر ممانعت‌کننده بیشتری روی آب درمقایسه‌با دی‌اکسیدکربن و اکسیژن دارد، می‌تواند در کاهش تعرق و افزایش کارایی مصرف آب مؤثر باشد. نفوذپذیری انتخابی نسبت به گازها و ارزانی و غیرسمی‌بودن این مواد جهت کاربرد آن‌ها در ابعاد وسیع

لازم است. نکته قابل‌توجه این‌است‌که حفظ این لایه نازک ایجادشده برروی برگ‌ها، به‌خصوص در شرایط شبنم و بارندگی، بسیار مشکل است و استفاده از آن‌ها را غیرعملی و در بیشتر موارد غیراقتصادی می‌کند.

بعضی از بازدارنده‌های متابولیکی و هورمون‌های رشد، علف‌کش‌ها و قارچ‌کش‌ها ازطریق بستن نسبی روزنه‌ها می‌توانند سبب کاهش تعرق شوند. فنیل مرکوریک‌استات[1] که یک قارچ‌کش است می‌تواند سبب کاهش تعرق در تعدادی از گیاهان شود (کوچکی و سلطانی، ۱۳۷۷). البته اثر این قارچ‌کش طولانی‌مدت نبوده و روزنه‌های بسته‌شده در اثر کاربرد فنیل‌مرکوریک‌استات پس‌از مدت کوتاهی باز می‌شوند. بعضی از ترکیباتی که می‌توانند مقدار تشعشع خورشیدی جذب‌شده توسط برگ‌ها را کاهش دهند نیز می‌توانند به‌منظور کاهش تعرق در تعدادی از گیاهان مورداستفاده قرار گیرند. این مواد باید دارای این خصوصیت باشند که عمدتاً نور مورداستفاده در فتوسنتز را عبور داده و سایر طول‌موج‌ها را منعکس کنند. به‌هرحال، این روش نیز می‌تواند مشکلاتی نظیر روش‌های ذکرشده در بالا داشته باشد.

1. Phenylmercuric acetate

۱۰

موازنه آب خاک

در این فصل می‌خوانیم:

۱-۱۰ موازنه (بیلان) آب خاک
۲-۱۰ رواناب
۳-۱۰ تبخیر از سطح خاک
۴-۱۰ تعرق از گیاه
۵-۱۰ زهکشی عمقی

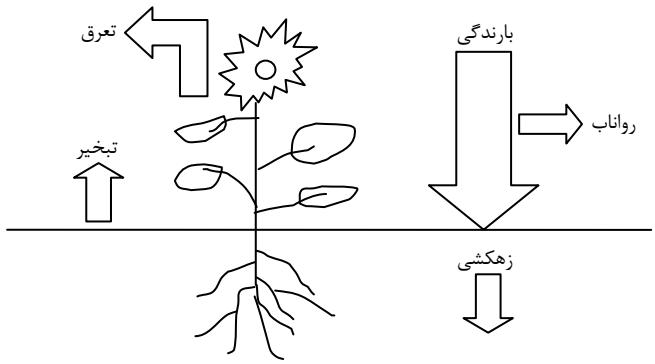
مقدمه

در این فصل به‌اختصار درباره موازنه (بیلان) آب خاک[1] توضیح داده می‌شود. شناخت موازنه آب خاک به‌ما کمک می‌کند تا راههای ورودوخروج آب در خاک را بشناسیم؛ آنچه پس‌از ورودوخروج در خاک می‌ماند، آب موجود در خاک خواهد بود. در این رابطه، خاک در محدوده رشد ریشه گیاه را می‌توان به یک حساب بانکی تشبیه کرد که مداوماً پول به آن ریخته و از آن خارج می‌شود و آنچه می‌ماند موجودی حساب نام دارد. همچنین، شناخت موازنه آب خاک در مدیریت زراعت دیم، مدیریت آبیاری و زهکشی اهمیت زیادی دارد.

۱-۱۰ موازنه آب خاک

شکل۱-۱۰ راههای ورودوخروج آب در خاک را نشان می‌دهد. آب ازطریق بارندگی[2] و آبیاری[3] وارد خاک شده و ازطریق رواناب[4]، زهکشی عمقی[5]، تبخیر از سطح خاک[6] و تعرق از گیاه[7] از خاک خارج می‌گردد. میزان آب موجود در خاک را، که برآیند این ورودوخروج است، در هر دوره زمانی موردنظر مثل روز، هفته، ماه یا سال می‌توان از رابطه۱-۱۰ به‌دست آورد (سلطانی و همکاران، ۱۹۹۹؛ ۲۰۰۱):

1. Soil water balance
2. Precipitation
3. Irrigation
4. Run off
5. Deep drainage
6. Soil evaporation
7. Plant transpiration



شکل۱-۱۰ موازنه آب در خاک. مدیریت زراعی باید به‌گونه‌ای صورت گیرد که میزان تعرق بیشترین نقش را بین اجزای موازنه آب خاک داشته باشد.

$$SW_i = SW_{i-1} + P + I - R - D - E - T \qquad (۱۰-۱)$$

که در آن، SW_i میزان آب موجود در خاک در روز i، SW_{i-1} میزان آب موجود در خاک در روز قبل، P بارندگی، I آبیاری، R رواناب، D زهکشی عمقی، E تبخیر از سطح خاک و T تعرق از گیاه هستند و همگی برحسب میلی‌متر یا سانتی‌متر می‌باشند.

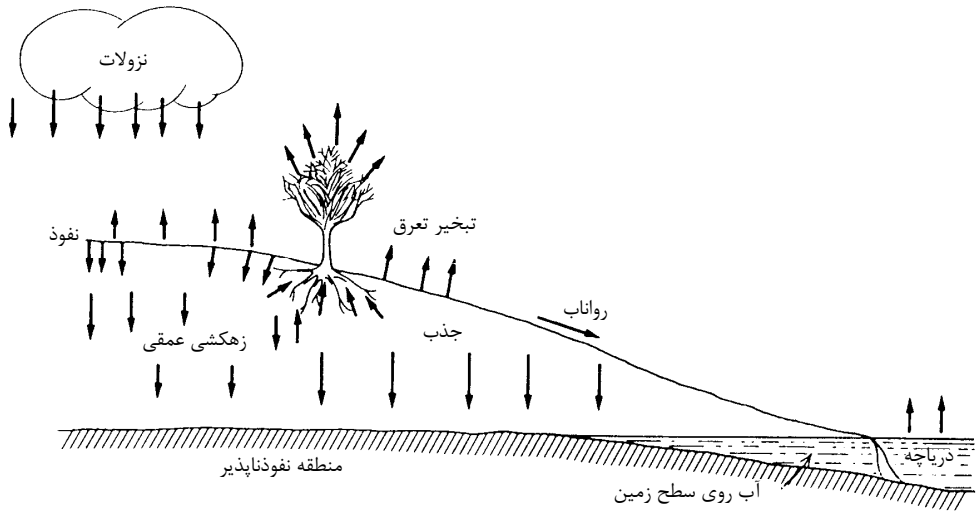
رابطه۱-۱۰ را همچنین می‌توان در هر مقیاسی به‌کار برد: در سطح قاره‌ها و خشکی‌های بزرگ، در سطح آبخیز، در سطح مزرعه و یا برای یک تک‌بوته در مزرعه یا گلدان. در قسمت‌های زیر درباره هر یک از اجزای موازنه آب خاک توضیحاتی ارائه خواهد شد.

۱۰-۲ رواناب

رواناب به آبی گفته می‌شود که بعد از بارندگی یا آبیاری در خاک نفوذ نمی‌کند. این آب در سطح خاک جاری شده و از مزرعه یا سطح موردنظر خارج می‌گردد. بدیهی‌است که رواناب، دیگر در مزرعه موردنظر قابل‌استفاده نخواهد بود و بنابراین، رواناب، هدرروی آب می‌باشد. رواناب را باید دررابطه‌با نفوذ[1] آب در خاک موردبررسی قرار داد. در زمین‌های شیب‌دار، نقش رواناب در بین اجزای موازنه آب خاک افزایش یافته و این مسئله سبب کاهش ورود و نگهداری آب در خاک می‌شود (شکل۲-۱۰).

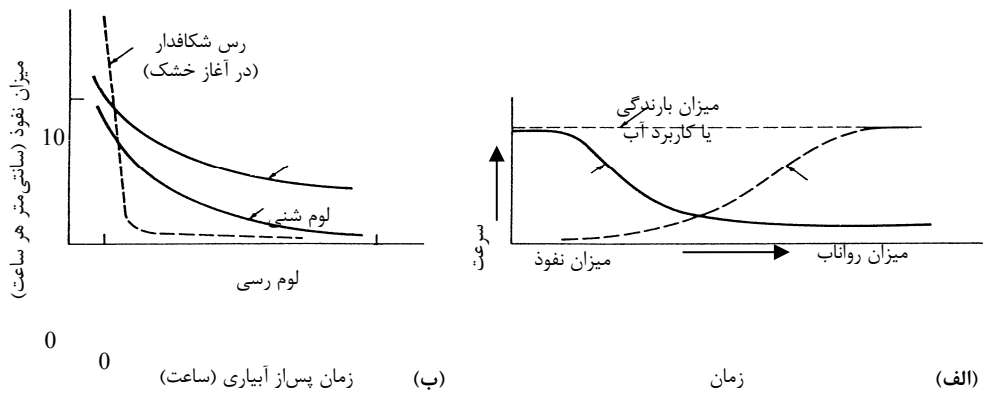
در شکل۳-۱۰ سرعت نفوذ آب در سه نوع خاک که درابتدا خشک بوده‌اند و همچنین رابطه نفوذ و رواناب به‌تصویر کشیده شده است. درابتدا که خاک خشک می‌باشد، سرعت نفوذ آب زیاد است، ولی با گذشت زمان، روبه‌کاهش می‌گذارد. کاهش سرعت نفوذ آب با گذشت زمان به سه دلیل است (میلر و داناهو، ۱۹۹۰): (۱) رس‌های خاک با جذب آب متورم شده که درنتیجه آن منافذ خاک کوچکتر می‌شوند و سرعت حرکت آب در خاک کاهش می‌یابد، (۲) ذرات ریز خاک با جریان آب به‌حرکت درآمده و منافذ زیرین خاک را مسدود می‌نمایند و (۳) با جریان‌یافتن آب در عمق بیشتر و ازطریق منافذ

1. Infiltration



شکل۲-۱۰ موازنه آب خاک در یک زمین شیب‌دار. در زمین‌های شیب‌دار نقش رواناب دربین اجزای موازنه آب خاک افزایش یافته و این مسئله سبب کاهش ورود و نگهداری آب در خاک می‌شود (کرامر، ۱۹۹۵).

طولانی‌تر، مقاومت دربرابر جریان آب افزایش پیدا می‌کند. به‌عنوان مثال، در خاک‌های رسی ترک‌دار، به‌واسطه وجود شکاف‌های بزرگ و عمیق، سرعت نفوذ آب در خاک درابتدا بسیار زیاد است، ولی با جذب آب توسط رس‌ها، سرعت نفوذ آب در خاک به‌سرعت کاهش پیدا می‌کند.



شکل۳-۱۰ (الف) رابطه منفی بین میزان نفوذ آب در خاک با رواناب با گذشت زمان؛ (ب) رابطه سرعت نفوذ آب در خاک با گذشت زمان در سه نوع بافت خاک. توجه شود که با سنگین‌ترشدن بافت خاک، میزان نفوذ آب در خاک کاهش می‌یابد. در خاک رسی خشک و شکاف‌دار، سرعت نفوذ آب به‌واسطه وجود شکاف‌های بزرگ و عمیق درابتدا بسیار زیاد است، ولی با جذب آب توسط رس‌ها، سرعت نفوذ آب در خاک به‌سرعت کاهش پیدا می‌کند (حق نیا، ۱۳۷۴).

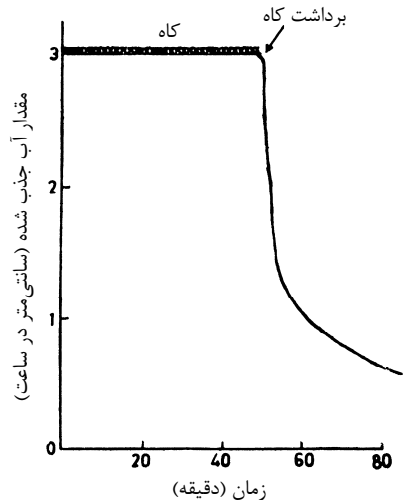
به‌لحاظ سرعت نفوذ آب، خاک‌ها را به چهار دسته طبقه‌بندی می‌کنند که عبارت‌اند از (میلر و داناهو، ۱۹۹۰): (۱) سرعت نفوذ آب در خاک بسیار کم (۰٫۲۵ سانتی‌متر در ساعت)، (۲) سرعت نفوذ آب در خاک کم (۱٫۲۵–۰٫۲۵ سانتی‌متر در ساعت)، (۳) سرعت نفوذ آب در خاک متوسط (۲٫۵–۱٫۲۵ سانتی‌متر در ساعت) و (۴) سرعت نفوذ آب در خاک زیاد (بیشتر از ۲٫۵ سانتی‌متر در ساعت).

در کشاورزی نفوذ سریع آب در خاک و درنتیجه کاهش رواناب دارای اهمیت است. این مسئله بدین علت‌است که ایجاد رواناب و درواقع هدر رفت آب سبب می‌شود تا رطوبت خاک تأمین نگردیده و تجدید نشود. رواناب می‌تواند سبب فرسایش خاک شده و همچنین در اراضی پایین‌دست موجب ایستابی (غرقابی)شدن خاک شود. ویژگی‌های خاک، پوشش زمین، شدت و دوام بارندگی، مقدار آب خاک، شیب زمین و دمای آب و خاک عوامل عمده مؤثر بر نفوذ آب در خاک و رواناب هستند. هر عاملی‌که سبب کاهش نفوذ آب به‌داخل خاک می‌شود می‌تواند سبب افزایش رواناب گردد.

ویژگی‌های خاک در ایجاد رواناب نقش مهمی دارند. در خاک‌های دارای درصد شن بیشتر، منافذ بزرگتر بوده و نفوذ آب در خاک را تسریع می‌کنند. عکس این حالت در خاک‌های دارای درصد رس بالاتر رخ می‌دهد. خاک‌های دارای ساختمان و خاک‌دانه‌های مناسب نیز سرعت نفوذ بالاتری را ایجاد می‌کنند. وجود مقادیر بیشتری از ماده آلی در خاک، بافت خاک را درشت‌تر کرده و اجازه ورود آب بیشتری را به خاک می‌دهد. فشردگی خاک، تخلخل خاک را کاهش داده و نفوذ آب را کند می‌کند. وجود لایه‌های سخت در خاک باعث می‌شود که آب به‌عمق بیشتر نفوذ نکرده و درنتیجه رواناب تولید گردد. زبری سطح خاک نیز حرکت آب در سطح خاک را کند کرده و فرصت بیشتری برای نفوذ آب در خاک به‌وجود می‌آورد. وجود کلوخه و شخم‌خوردن خاک، درجه زبری آن‌را افزایش می‌دهد.

وجود پوشش گیاهی و مالچ نیز موجب کاهش رواناب می‌گردد. در اثر برخورد قطرات باران با خاک، خاک‌دانه‌های سطح خاک متلاشی شده و ذرات حاصله می‌توانند منافذ سطحی خاک را مسدود کنند. این امر نفوذ آب در خاک را به‌سرعت کاهش می‌دهد. سطح بسیاری‌از خاک‌های رسی از این طریق به‌آسانی مسدود شده و قدرت نفوذپذیری آن‌ها در عرض چند دقیقه بعد از بارندگی سنگین به‌شدت کاهش می‌یابد. وجود گیاه، مالچ‌های کلشی و بقایای گیاهی به‌علت ازبین‌بردن اثر برخورد قطرات باران با خاک، رواناب را به‌طور قابل‌توجهی کاهش می‌دهد (شکل۴–۱۰). مشاهده شده است که وجود مالچ، رواناب را به نصف کاهش می‌دهد. همچنین، وجود پوشش گیاهی فعال و درحال‌رشد، به‌دلیل مصرف آب خاک، به‌طور غیرمستقیم رواناب را کاهش می‌دهد. گیاهان علوفه‌ای و گیاهانی که به‌طور متراکم کشت می‌شوند (مثل گندم)، مؤثرتر از گیاهان ردیفی یا وجینی (مثل پنبه و ذرت) در کاهش رواناب هستند.

شدت و دوام بارندگی نیز در حجم رواناب ایجادشده مؤثر هستند. در شرایطی‌که بارندگی شدید و یا طول‌مدت بارش زیاد باشد، فرصت کمتری برای نفوذ آب در خاک وجود خواهد داشت و درنتیجه رواناب بیشتری ایجاد می‌گردد. رطوبت موجود در خاک نیز اهمیت زیادی دارد. ازآن‌جایی‌که در



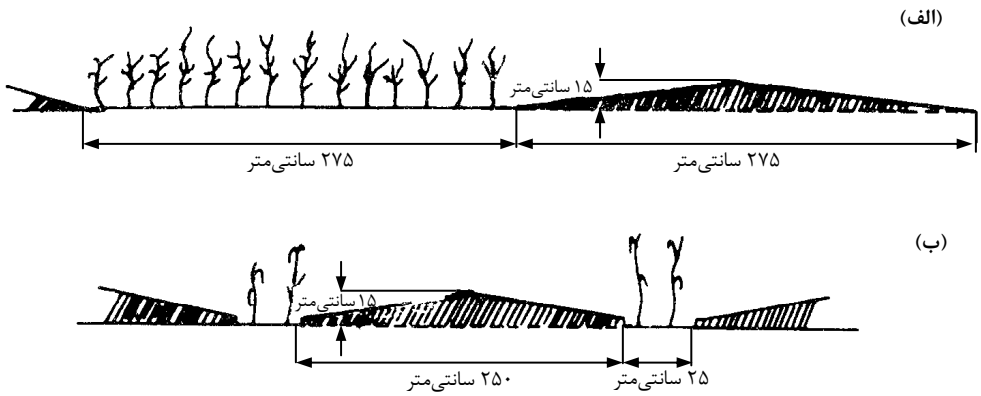
شکل۴-۱۰ تأثیر باقی‌ماندن کاه بر جذب آب توسط خاک و درنتیجه کاهش رواناب. وجود گیاه، مالچ‌های کلشی و بقایای گیاهی به‌علت ازبین‌بردن اثر برخورد قطرات باران با خاک، جذب آب را به‌طور قابل‌توجهی افزایش می‌دهند (سرمدنیا و کوچکی، ۱۳۷۱).

خاک‌های مرطوب درمقایسه‌با خاک‌های خشک، ترک‌ها و منافذ کمتر و کوچکتری برای حرکت آب باقی‌مانده وجود دارد و معمولاً رس‌ها نیز از قبل متورم شده‌اند، بنابراین، خاک‌های مرطوب درمقایسه‌با خاک‌های خشک سرعت نفوذ آب کمتر و درنتیجه رواناب بیشتری دارند.

دمای خاک و آب در نفوذ آب در خاک و ایجاد رواناب مؤثراست. در خاک‌های گرم درمقایسه‌با خاک‌های سرد، سرعت نفوذ آب بیشتر است. این مسئله بدین علت‌است که گرم‌شدن خاک و آب می‌تواند سبب شکسته‌شدن پیوندهای هیدروژنی، کاهش ویسکوزیته و درنتیجه افزایش هدایت هیدرولیکی خاک شود. بدیهی‌است که یخ‌زدن خاک سبب کاهش شدید نفوذ آب به‌داخل خاک و درنتیجه افزایش رواناب می‌شود.

در شرایط خاصی، رواناب به‌طور مصنوعی ایجاد می‌شود، تا آب حاصله در نقطه دیگری از زمین برای رشد گیاه مورداستفاده قرار گیرد (شکل۵-۱۰). این روش در کشاورزی مناطق خشک کاربرد دارد. در این روش نوارهای تأمین‌کننده و همچنین دریافت‌کننده آب وجود دارند. ممکن‌است برای ایجاد رواناب بیشتر در نوار تأمین‌کننده آب، سطح آن توسط ورقه‌های نازک پلاستیکی یا فلزی پوشانده شود و یا از موادی مثل قیر و کربنات سدیم استفاده شود. کربنات سدیم کلوئیدهای خاک را متلاشی کرده و موجب مسدودشدن منافذ سطح خاک می‌گردد.

در محیط‌های طبیعی، رواناب ایجادشده منبعی برای تغذیه رودخانه‌های فصلی و دایمی بوده و از این لحاظ، تنها جنبه منفی ندارند.



شکل۵-۱۰ ایجاد رواناب مصنوعی جهت استفاده از آب حاصل از آن در نقطه‌ای دیگر از مزرعه، (الف) غلات دانه‌ریز؛ (ب) محصولات وجینی. بزرگی نوارهای تأمین‌کننده و همچنین دریافت‌کننده آب باتوجه به‌میزان رطوبت موجود، نوع گیاه و بافت خاک تعیین می‌شود (سرمدنیا و کوچکی، ۱۳۷۱).

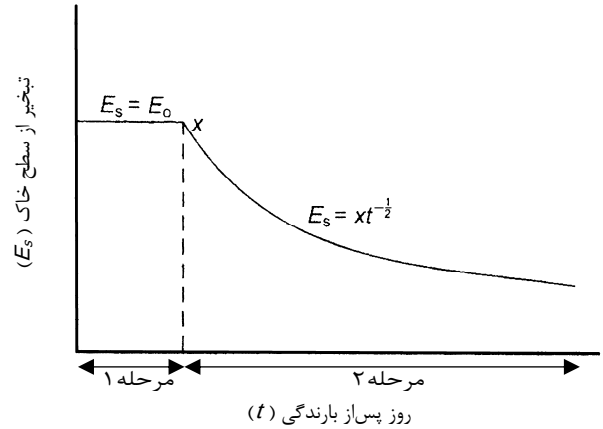
۱۰-۳ تبخیر از سطح خاک

بعد از مرطوب‌شدن خاک پس‌از بارندگی یا آبیاری، تبخیر از خاک در دو مرحله رخ می‌دهد (لومیس و کانر، ۱۹۹۲؛ شکل۶-۱۰). در مرحله اول، سرعت تبخیر از سطح خاک مشابه تبخیرتعرق بالقوه بوده و میزان آن به‌وسیله انرژی موجود برای تبخیر تعیین می‌گردد. درواقع، در این مرحله، آب به‌اندازه کافی در خاک وجود دارد میزان تبخیر از سطح خاک به‌وسیله مقدار و شدت تشعشع و حرارت تعیین می‌شود. در مرحله دوم، تبخیر به عرضه رطوبت به سطح تبخیرکننده (خاک) وابسته است مچنان‌که خاک خشک می‌شود، سرعت تبخیر نیز به‌سرعت کاهش پیدا می‌کند. در مرحله اول تبخیر، تا زمانی‌که تبخیر تجمعی به‌حد معینی برسد، ادامه می‌یابد. این حد معین تبخیر از مشخصات خاک بوده و برای خاک‌های شنی ۶ میلی‌متر و برای خاک‌های لومی و رسی ۱۰ میلی‌متر می‌باشد. بنابراین، مرحله اول تبخیر از سطح خاک کوتاه خواهد بود و به‌طور تیپیک ۲۴ تا ۳۶ ساعت به‌طول می‌انجامد. انتقال به مرحله دوم ناگهانی رخ می‌دهد و چنانچه اندازه‌گیری صورت گیرد، به‌خوبی مشخص بوده و زمان آن قابل‌محاسبه است. با خشک‌شدن خاک در مرحله دوم، انرژی موجود بیشتر صرف گرم‌کردن خاک خواهد شد.

کاهش تبخیر در مرحله دوم با ریشه دوم زمان از شروع مرحله دوم رابطه عکس داشته و توسط رابطه۲-۱۰ قابل‌توصیف است:

$$E_s = ct^{-\frac{1}{2}} \qquad (۱۰-۲)$$

که در آن، E_s میزان تبخیر (میلی‌متر در روز)، c یک ضریب ثابت و t زمان بعد از شروع مرحله دوم هستند. ضریب c به ویژگی‌های هیدرولیک خاک بستگی دارد و می‌توان آن‌را با اندازه‌گیری تبخیر تجمعی درطی یک چرخه خشک‌شدن خاک، محاسبه کرد. مقدار تیپیک این ضریب ۳ تا ۴ میلی‌متر بر



شکل۶-۱۰ مراحل تبخیر از سطح خاک بعد از مرطوب‌شدن خاک پس‌از بارندگی یا آبیاری. در مرحله اول خشک‌شدن، تبخیر از سطح خاک (E_s) با تبخیرتعرق پتانسیل (E_o) برابر است، درحالی‌که در مرحله دوم خشک‌شدن، تبخیر از سطح خاک (E_s) به نسبت معکوس ریشه دوم زمان (t) کاهش می‌یابد (لومیس و کانر، ۱۹۹۲).

ریشه دوم روز ($mm\ d^{-\frac{1}{2}}$) می‌باشد. علت کاهش سرعت تبخیر درطی مرحله دوم، آن‌است‌که با گذشت زمان عمق خاکی که باید رطوبت از آن بیرون کشیده شود، افزایش می‌یابد. این افزایش فاصله و پایین‌بودن هدایت هیدرولیکی خاک، که غیراشباع نیز هست، سرعت تبخیر را محدود می‌سازد.

ازآن‌جایی‌که تبخیر از سطح خاک می‌تواند تا ۶۰٪ آب مصرفی (تبخیرتعرق) را تشکیل دهد و با کاهش آن آب بیشتری برای استفاده در تعـرق و رشد گیاه باقی خواهد ماند، بنابراین، کاهش تلفات تبخیر از سطح خاک در کشاورزی اهمیت زیادی دارد. این امر به‌ویژه در مناطق خشک و نیمه‌خشک اهمیت بیشتری دارد.

تلفات تبخیر را می‌توان ازطریق روش‌های زیر کاهش داد (کوچکی و سلطانی، ۱۳۷۷): (۱) کاهش انتقال تلاطمی بخار آب به هوا ازطریق به‌کارگیری بادشکن و مالچ‌ها، (۲) کاهش تداوم موییننگی ازطریق خشک‌شدن سریع لایه سطحی خاک و (۳) کاهش جریان موییننگی آب و ظرفیت نگهداری آب در لایه‌های سطحی خاک.

چنانچه خاک لایه سطحی دارای ساختمان مناسب نبوده و یا فاقد ساختمان باشد (در اثر شخم‌زدن و خاک‌ورزی مکرر)، لوله‌های موییننگی انسداد پیدا کرده و از صعود آب به سطح خاک جلوگیری می‌شود. این مسئله سبب می‌شود که درمقایسه‌با خاک دست‌نخورده، تلفات تبخیر در خاک با ساختمان نامناسب به‌طور مؤثری کاهش یابد. در دهه ۱۹۲۰ و ۱۹۳۰ میلادی در منطقه دشت‌های بزرگ آمریکا سعی شد ازاین‌روش استفاده گردد. نکته قابل‌توجه این‌است‌که گرچه این روش در کاهش تبخیر مؤثر بود، ولی خاک بدون‌ساختمان حاصله بسیار مستعد فرسایش شده و مشکلات زیادی را ایجاد کرد. برای

رفع این مشکل، که منطقه مذکور را به "کاسه گردوغبار" تبدیل کرده بود، سالیان زیادی وقت صرف شد. اکنون استفاده از روش خراب‌کردن ساختمان سطحی خاک جهت کاهش تبخیر مردود شناخته شده است (کوچکی و سلطانی، ۱۳۷۷).

مالچ کلش نیز ازطریق کاهش مقدار انرژی جذب‌شده توسط خاک و نیز کاهش جریان هوا در بالای سطح زمین موجب کاهش تبخیر می‌شود. باوجود آنکه مالچ‌های پلاستیکی تیره و آسفالت از این نظر مؤثرتر هستند، کاربرد آن‌ها در سطح وسیع اقتصادی و کاربردی نیست. در سطوح محدود، استفاده از مالچ‌ها معمولاً چندمنظوره است و برای کنترل علف‌های هرز، کاهش فرسایش خاک، کمک به نفوذ آب در خاک و جلوگیری از پوسیدگی میوه‌ها، ازطریق ممانعت از تماس آن‌ها با خاک، مورداستفاده قرار می‌گیرند (سرمدنیا و کوچکی، ۱۳۷۱).

یک برداشت و تصور نادرست دررابطه‌با مالچ‌ها آن‌است‌که مالچ‌ها به افزایش ذخیره رطوبت نهایی خاک کمک می‌کنند. مالچ تلفات تبخیر در روزها یا هفته‌های اول بعد از مرطوب‌شدن خاک را کاهش می‌دهد، اما در طول یک مدت زمان طولانی، تلفات تبخیر از یک خاک پوشیده با مالچ به‌میزان تلفات تبخیر از یک خاک لخت نزدیک می‌گردد. از این لحاظ مالچ‌هایی که مانع فیزیکی ایجاد می‌کنند، یعنی ورقه‌های پلاستیکی و آسفالت، بسیار مؤثرتر از مالچ‌های طبیعی، مثل بقایای گیاهی، پوسته بذرها و میوه‌ها، سنگ‌ریزه‌ها و سنگ‌ها و خرده‌های چوب، هستند. سایه‌اندازی ناشی‌از مالچ‌های طبیعی، تلفات تبخیری را درطی چندین روز کاهش می‌دهد و درصورتی‌که درطی همین روزها گیاه نیز درحال‌رشد باشد، این کاهش تلفات تبخیر می‌تواند برای گیاه اهمیت حیاتی پیدا کند (میلر و داناهو، ۱۹۹۰).

از مواد شیمیایی نیز برای کاهش تلفات تبخیر استفاده شده است. تحقیقات نشان داده است که اختلاط هگزادکانول (الکلی با زنجیره طولانی) با ۳٫۵ سانتی‌متر لایه سطحی خاک، تلفات تبخیر را تا ۴۳٪ کاهش می‌دهد. این ماده نسبت به تجزیه میکروبی مقاوم بوده و به‌همین دلیل دوره تأثیر آن در کاهش تبخیر، بیشتر از یک سال است. مشاهده شده است که لایه سطحی خاک آغشته به این ماده سریع‌تر خشک شده و درنتیجه به‌صورت مانعی دربرابر انتشار بخار آب عمل می‌کند. همچنین، تیمار خاک با هگزادکانول باعث می‌شود تا شکاف‌های کمتری در خاک ایجاد شده و ثبات خاک‌دانه‌ها افزایش یابد.

۱۰-۴ تعرق از گیاه

باتوجه به اینکه درباره تعرق و عوامل مؤثر بر آن توضیحات کاملی در فصل۹ ارایه شده است، بنابراین، از تکرار مطلب در این قسمت خودداری می‌گردد و فقط به ذکر نکات خاصی اکتفا خواهد شد.

تا آن‌جایی‌که به تولید گیاهی و کشاورزی مربوط می‌شود، باید سعی شود که بخش اعظم آب واردشده به خاک، ازطریق تعرق به‌مصرف برسد. تثبیت دی‌اکسیدکربن و تولید ماده خشک توسط گیاه تا زمانی ادامه دارد که روزنه‌ها باز باشند و روزنه‌ها تا زمانی باز هستند که تعرق از گیاه انجام می‌شود.

بنابراین، کاهش راههای هدررفت آب از مخزن خاک و هدایت آب مصرفی به مسیر تعرق باعث تداوم تثبیت کربن و افزایش تولید خواهد شد.

نکته قابل‌ملاحظه در این رابطه آن‌است‌که در دو حالت تعرق مفید نیست و باید در کشاورزی این دو شکل غیرمفید تعرق را تاحد امکان محدود ساخت. تلفات مفرط و غیرضروری آب در تعرق توسط گیاه و تعرق غیرضروری و مضر توسط علف‌های هرز و گیاهان ناخواسته، این دو شکل غیرمفید تعرق می‌باشند. تعرق مفرط را می‌توان از راههای زیر کاهش داد: (۱) افزایش مقاومت برگ نسبت به تعرق با به‌کارگیری مواد ضدتعرق که روزنه‌ها را به‌حالت نیمه‌مسدود یا مسدود درمی‌آورند (به فصل۹، مواد ضدتعرق مراجعه شود)، (۲) کاهش مقدار انرژی خالص جذب‌شده توسط برگ‌ها ازطریق افزایش انعکاس از سطح برگ، به‌ویژه انعکاس طول‌موج‌های قرمز دور و مادون قرمز (۰٫۷ تا ۱۰ میکرومتر) که فقط اثرات حرارتی دارند، (۳) کاهش رشد غیرضروری و مفرط قسمت‌های هوایی گیاه بااستفاده‌از مواد کندکننده رشد گیاه و (۴) افزایش مقاومت هوا دربرابر انتقال بخار آب بااستفاده‌از بادشکن.

لازم‌به‌ذکر است ازآن‌جایی‌که وجود باد سبب کاهش مقاومت لایه مرزی هوا دربرابر جریان بخار آب و ازاین‌رو افزایش تعرق می‌شود، بنابراین، استفاده از بادشکن می‌تواند با کاهش نفوذ باد به مزرعه، کانوپی و سطح برگ، سبب حفظ لایه مرزی هوا برروی برگ، افزایش مقاومت دربرابر خروج بخار آب از روزنه‌ها و درنتیجه کاهش تلفات تعرقی گیاه شود. در شرایط دیم، جلوگیری از رشد رویشی و تعرق زیاد در مراحل رویشی گیاه، موجب می‌شود آب بیشتری در خاک باقی بماند و درنتیجه گیاه بتواند از این آب ذخیره‌شده در مرحله رشد زایشی استفاده کرده و دانه‌هایش را پر کند (کوچکی و سلطانی، ۱۳۷۷).

گیاهان هرز نیز بااستفاده‌از رطوبت خاک و مصرف آن در تعرق، سبب تلفات زیاد آب خاک می‌شوند. کنترل گیاهان هرز یکی‌از مؤثرترین روش‌های افزایش مقدار آب قابل‌دسترس برای گیاه مفید است. در یک تحقیق، مشاهده گردید که مقدار آب صرفه‌جویی‌شده در اثر حذف علف‌های هرز از یک مزرعه ذرت، معادل یک آبیاری کامل ذرت در زمان حداکثر نیاز آن بود (کوپر و همکاران، ۱۹۸۸).

۱۰-۵ زهکشی عمقی

یکی دیگر از اجزای موازنه آب خاک، زهکشی عمقی است. زهکشی عمقی در شرایطی رخ می‌دهد که رطوبت خاک بیشتر از ظرفیت زراعی شود. در این شرایط آب مازاد بر ظرفیت نگهداری خاک از منطقه ریشه گیاه خارج می‌شود. بنابراین، میزان زهکشی عمقی از خاک‌هایی که ظرفیت نگهداری آب کمتری دارند، بیشتر از خاک‌هایی با ظرفیت نگهداری آب بیشتر خواهد بود. خاک‌های شنی بسیار مستعد زهکشی عمقی هستند، درحالی‌که مقدار زهکشی عمقی در خاک‌های رسی کمتر است. به‌هرحال، معمولاً پس‌از بارندگی یا آبیاری، زهکشی عمقی صورت گرفته و آب مازاد بر ظرفیت زراعی به‌تدریج و با سرعتی که روبه‌کاهش است، زهکش می‌شود (میلر و داناهو، ۱۹۹۰).

باتوجه به اینکه آب ازدست‌رفته در زهکشی عمقی، دیگر برای گیاه قابل‌استفاده نخواهد بود و همچنین برخی‌از عناصر ضروری برای گیاه همراه با آب زهکشی از منطقه ریشه خارج می‌شوند، بنابراین، در کشاورزی و در شرایط متعارف، زهکشی عمقی مضر تلقی می‌شود. کلسیم، منیزیم، گوگرد، پتاسیم، نیتروژن و تاحدود کمتری فسفر، عناصر پرمصرفی هستند که معمولاً ازطریق زهکشی عمقی از خاک خارج می‌شوند. آبشویی نیترات که ناشی‌از خروج یون نیترات از منطقه ریشه گیاه توسط آب زهکشی و واردشدن آن به آب‌های زیرزمینی است، امروزه یکی‌از مشکلات مهم زیست‌محیطی در سطح دنیا به‌شمار می‌آید.

ازطرفی، اغلب میزان زهکشی عمقی در مناطق خشک قابل‌ملاحظه نیست، ولی در مناطق نیمه‌خشک، که بخش عمده بارندگی در ماههای معدودی از سال نازل می‌شود، و همچنین در مناطق مرطوب و نیمه‌مرطوب حایز اهمیت است. همچنین، در محیط‌های طبیعی زهکشی عمقی همواره نامطلوب نبوده و می‌تواند نقش عمده‌ای در تغذیه منابع آب زیرزمینی داشته باشد. در کشاورزی و تحت شرایط خاصی که خاک شور است، زهکشی مصنوعی ایجاد می‌شود، تا املاح خاک همراه با آب زهکشی عمقی از منطقه ریشه گیاه خارج شوند.

۱۱

کارایی مصرف آب

در این فصل می‌خوانیم:

۱-۱۱ انواع کارایی مصرف آب

۲-۱۱ عوامل مؤثر بر کارایی مصرف آب

۳-۱۱ افزایش کارایی مصرف آب در شرایط دیم

۴-۱۱ تبعیض علیه ایزوتوپ ^{13}C

مقدمه

مقدار آب مصرفی به‌ازای هر گرم ماده خشک تولیدشده توسط گیاه، نیاز آبی یا آب موردنیاز گیاه نامیده می‌شود، که درابتدا به‌وسیله محققان مورداستفاده قرار می‌گرفت. میزان نیاز آبی گونه‌های مختلف گیاهی و حتی ارقام مختلف یک گونه به‌طور قابل‌توجهی متفاوت است. به‌عنوان مثال، بریگز و شانتز (۱۹۱۴) با مطالعه ۱۵۰ گونه گیاهی مشاهده کردند که میزان نیاز آبی از ۲۱۶ گرم آب بر گرم ماده خشک در ارزن تا ۱۱۳۱ گرم آب بر گرم ماده خشک برای یک گونه علفی محلی متغیر است. در مطالعه آن‌ها، نکته قابل‌توجه این بود که بین نیاز آبی برای تولید هر گرم ماده خشک با تحمل به خشکی گونه‌های گیاهی موردمطالعه، هیچ‌گونه رابطه‌ای مشاهده نشد. به‌عنوان مثال، گرچه تحمل به خشکی یونجه بیشتر از ذرت بود، ولی میزان نیاز آبی در شرایط مختلف در یونجه و ذرت به‌ترتیب ۱۱۰۰-۶۶۰ و ۴۰۰-۲۵۰ گرم آب بر گرم ماده خشک بود. نکته مهم دیگری که آزمایش نامبردگان نشان داد این بود که برای تولید هر واحد معین از ماده خشک گیاهی نمی‌توان مقدار مشخصی آب مصرفی درنظر گرفت، یعنی نیاز آبی متغیر است. بنابراین، اصطلاح نیاز آبی گیاه، فاقد معنی صحیح و روشنی بوده و بعدها واژه کارایی مصرف آب[1] جایگزین آن گردید.

کارایی مصرف آب، عبارت از مقدار ماده خشک تولیدشده توسط گیاه به‌ازای هر واحد آب مصرف‌شده می‌باشد. باتوجه به اینکه محققان مختلف، بسته به هدف و تخصص خود تعریف‌های متفاوتی برای "مقدار ماده خشک تولیدشده" (y) و "واحد آب مصرف‌شده" (x) درنظر گرفته‌اند، بنابراین، تعاریف مختلفی نیز برای کارایی مصرف آب وجود دارد (کرامر، ۱۹۹۵).

1. Water use efficiency (WUE)

۱-۱۱ انواع کارایی مصرف آب

تعاریف مختلف و متعددی برای کارایی مصرف آب وجود دارد. در این بخش به سه مورد متداول پرداخته می‌شود.

۱-۱-۱۱ کارایی مصرف آب فیزیولوژیکی[1] یا کارایی تعرق[2]

دراین‌حالت، y عبارت از مقدار ماده خشک تولیدشده توسط گیاه و x عبارت از مقدار آب مصرف‌شده در تعرق گیاه می‌باشد و به‌کارایی تعرق شهرت دارد. کارایی تعرق نشان می‌دهد که گیاه به‌ازای هر واحد آب مصرف‌کرده در تعرق، چه‌مقدار ماده خشک تولید کرده است (رابطه۱-۱۱):

$$WUE_p = TE = \frac{A}{T} = \frac{K}{VPD} \qquad (۱-۱۱)$$

که در آن، A مقدار ماده خشک تولیدشده یا عملکرد بیولوژیک[3] (BY)، T تعرق گیاه، K یک ضریب گیاهی وابسته به گیاه، VPD کمبود فشار بخار اتمسفر، TE کارایی تعرق و WUE_p کارایی مصرف آب فیزیولوژیکی هستند. مطابق رابطه۱-۱۱، کارایی تعرق به دو عامل ضریب گیاهی و اختلاف فشار بخار آب بستگی دارد. ضریب گیاهی به نوع و گونه گیاهی وابسته بوده و به‌طورکلی در گیاهان تیپ $C_۴$ به‌دلیل توان فتوسنتزی بالاتر، بیشتر از گیاهان تیپ $C_۳$ است. همچنین، در گیاهانی که درصد کربوهیدرات آن‌ها درمقایسه‌با درصد پروتئین و چربی بیشتر است، مقدار ضریب گیاهی بالاتر می‌باشد (تنز و سینکلر، ۱۹۸۳).

کمبود فشار بخار آب اتمسفر، شاخص خشکی هوا بوده و با افزایش خشکی محیط بیشتر می‌شود. با افزایش خشکی هوا و درنتیجه افزایش اختلاف فشار بخار آب هوا در آن شرایط با فشار بخار آب هوا در شرایط اشباع، میزان آب تعرق‌یافته به‌ازای تولید هر واحد ماده خشک افزایش یافته و درنتیجه کارایی تعرق مطابق رابطه۱-۱۱ کاهش می‌یابد. لازم‌به‌ذکر است که رابطه۱-۱۱ برای دوره‌های زمانی مختلف (از ساعت تا فصل رشد) قابل‌استفاده است.

۲-۱-۱۱ کارایی مصرف آب پایه[4]

دراین‌حالت، y عبارت از عملکرد بیولوژیک یا کل ماده خشک تولیدشده توسط گیاه در طول دوره رشد و x عبارت از کل آب مصرف‌شده توسط گیاه درطی دوره کاشت تا برداشت است (رابطه۲-۱۱):

$$WUE_b = \frac{BY}{WU} \qquad (۲-۱۱)$$

1. Physiological water use efficiency (WUE_p)
2. Transpiration efficiency (TE)
3. Biological yield (BY)
4. Basic water use efficiency (WUE_b)

که در آن، WUE_b کارایی مصرف آب پایه، BY عملکرد بیولوژیک و WU آب مصرفی درطی فصل رشد است. آب مصرف‌شده شامل مجموع تعرق (T)، تبخیر (E)، رواناب (R)، برگاب (I)، زهکشی عمقی (D) و آب مصرف‌شده توسط گیاهان هرز (M) از زمان کاشت تا برداشت گیاه می‌باشد (رابطه۳-۱۱):

$$WU = T + E + R + I + D + M \qquad (۱۱-۳)$$

برگاب شامل آبی است که روی شاخ و برگ گیاه قرار گرفته باشد و مستقیماً از همان‌جا به اتمسفر تبخیر می‌شود. لازم‌به‌ذکر است که سهم عمده مصرف آب در دو جزء تعرق و تبخیر واقع شده است، بنابراین، می‌توان در محاسبه کارایی مصرف آب پایه، از اجزای دیگر آب مصرفی صرف‌نظر کرد و آب مصرفی درطی فصل رشد را ازطریق رابطه۴-۱۱ بیان نمود:

$$WU \approx T+ E \qquad (۱۱-۴)$$

ازآن‌جایی‌که عملکرد بیولوژیک از حاصل‌ضرب تعرق (T) در کارایی تعرق (TE) به‌دست می‌آید، می‌توان با قراردادن اجزای تشکیل‌دهنده صورت و مخرج کسر در رابطه۲-۱۱ به رابطه۵-۱۱ دست یافت (کوپر و همکاران، ۱۹۸۸؛ ریچاردز و همکاران، ۲۰۰۲):

$$WUE_b = \frac{T.TE}{T + E + R + I + D + M} = \frac{TE}{۱+(\frac{E + R + I + D + M}{T})} \qquad (۱۱-۵)$$

در مناطق خشک و نیمه‌خشک رواناب، زهکشی عمقی و برگاب اجزای مهمی در موازنه آب نیستند و می‌توان از آن‌ها صرف‌نظر کرد. باتوجه به رابطه۵-۱۱ مشاهده می‌شود که کارایی مصرف آب پایه به دو عامل کارایی تعرق و نسبت میزان آب مصرف‌شده ازطریق تبخیر، رواناب، برگاب، زهکشی عمقی و گیاهان هرز به آب مصرف‌شده ازطریق تعرق بستگی دارد. کارایی تعرق به شرایط رشد، گونه گیاهی و حتی ارقام یک گونه بستگی دارد و با افزایش آن، کارایی مصرف آب پایه افزایش می‌یابد. همچنین، با افزایش نسبت آب مصرف‌شده در تعرق نسبت به اجزای دیگر آب مصرفی و درواقع کوچک‌ترشدن نسبت $\frac{E + R + I + D + M}{T}$ ، کارایی مصرف آب پایه افزایش می‌یابد.

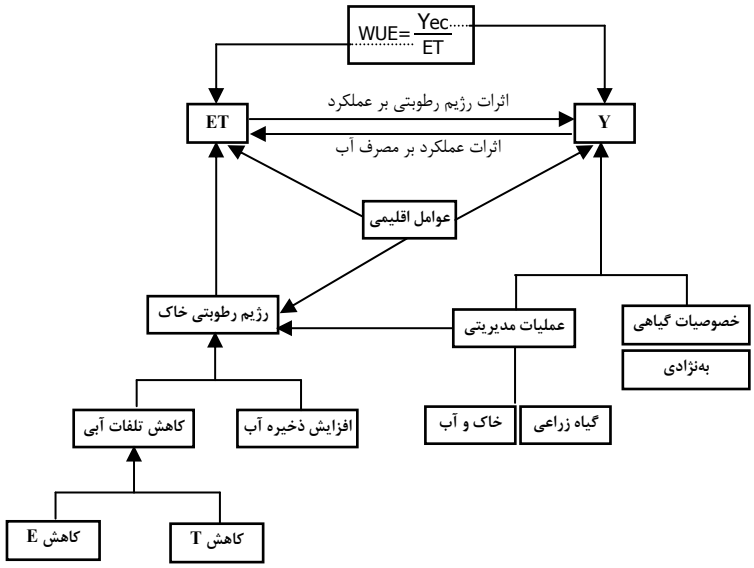
۳-۱-۱۱ کارایی مصرف آب اقتصادی[1]

میزان عملکرد اقتصادی تولیدشده توسط گیاه به‌ازای هر واحد آب مصرف‌شده، کارایی مصرف آب اقتصادی نامیده می‌شود (رابطه۶-۱۱):

$$WUE_g = \frac{GY}{WU} = \frac{Y_{ec}}{WU} \qquad (۱۱-۶)$$

که در آن، GY یا Y_{ec} عملکرد اقتصادی یا عملکرد دانه[2] و WUE_g کارایی مصرف آب اقتصادی هستند. درواقع، دراین‌حالت کارایی مصرف آب، میزان آب مصرف‌شده شامل کل آب مصرف‌شده در گیاه و

1. Economic water use efficiency (WUEg)
2. Grain yield



شکل۱-۱۱ عوامل مؤثر بر کارایی مصرف آب و روابط بین آن‌ها. Y عملکرد اقتصادی و E و T به‌ترتیب تبخیر و تعرق هستند (کوچکی و سلطانی، ۱۳۷۷).

صورت کسر یا عملکرد شامل تنها قسمتی از عملکرد بیولوژیک است که ازنظر اقتصادی حائزاهمیت می‌باشد. عملکرد اقتصادی می‌تواند به‌عنوان مثال عملکرد دانه در گیاهان دانه‌ای و یا عملکرد قند در چغندرقند و نیشکر باشد.

۱۱-۲ عوامل مؤثر بر کارایی مصرف آب

عوامل مؤثر در کارایی مصرف آب و روابط بین آن‌ها در شکل۱-۱۱ نشان داده شده است (کوچکی و سلطانی، ۱۳۷۷). ازآن‌جایی‌که خصوصیات گیاهی، عوامل محیطی و عملیات مدیریتی ازطریق تأثیر برروی عملکرد یا تبخیرتعرق و یا هر دو بر کارایی مصرف آب اثر می‌گذارند، عملاً کلیه فعالیت‌های محققان و کشاورزان پیشرو در مناطق خشک و نیمه‌خشک به افزایش کارایی مصرف آب معطوف شده است. به‌طورکلی، خصوصیات گیاهی، شرایط اقلیمی، شرایط خاک و عوامل مدیریتی مهم‌ترین عوامل مؤثر بر کارایی مصرف آب هستند، که در این قسمت به‌طور خلاصه مرور می‌شوند.

۱۱-۲-۱ خصوصیات گیاهی

به‌طورکلی، ازنظر مقدار آب لازم برای تولید یک واحد ماده خشک بین گونه‌های گیاهی، اختلاف قابل‌توجهی وجود دارد. گیاهان دارای فرایندهای متفاوتی جهت افزایش کارایی مصرف آب هستند. مسیرهای متفاوت تثبیت کربن در گونه‌های C_3، C_4 و CAM از مهم‌ترین این فرایندها و خصوصیات

گیاهی است. به‌عنوان مثال، برخی‌از گیاهان زراعی گرمسیری دارای مسیر فتوسنتزی C_4 هستند که در شرایط تابش خورشیدی زیاد و دمای بالا، کارآمدتر از مسیر فتوسنتزی C_3 می‌باشد.

لازم‌به‌ذکر است که گونه‌های C_4 گیاهانی هستند که اولین محصول فتوسنتزی آن‌ها یک اسید چهارکربنه است، درحالی‌که اولین محصول فتوسنتزی گونه‌های C_3 یک اسید سه‌کربنه می‌باشد. به‌طور معمول کارایی تعرق گونه‌های C_4 به‌مقدار قابل‌توجهی بیشتر از گونه‌های C_3 است. به‌عبارت دیگر، میزان ماده خشک تولیدشده به‌ازای واحد آب مصرف‌شده در تعرق، در گونه‌های C_4 به‌طور قابل‌توجهی بیشتر از گونه‌های C_3 است. ذرت، نیشکر، سورگوم نمونه‌هایی از گونه‌های C_4 و برنج، گندم و جو نمونه‌هایی از گونه‌های C_3 هستند. گزارش شده است که در شرایط دیم مناطق گرمسیری و نیمه‌گرمسیری، مقادیر فصلی کارایی مصرف آب گیاهان زراعی C_3 و C_4 به‌ترتیب ۳٫۳–۱٫۲ و ۶٫۷–۳٫۳ گرم ماده خشک بر کیلوگرم آب مصرفی می‌باشد.

در این ارتباط، تیپ دیگری از گونه‌های گیاهی وجود دارند که به گونه‌های CAM (گیاهان دارای متابولیسم اسید کراسولاسه) معروف هستند. این گونه‌های گیاهی برعکس گیاهان C_3 و C_4 روزنه‌های خود را در شب باز کرده و عمل تثبیت دی‌اکسیدکربن به‌صورت اسید مالیک را در شب انجام می‌دهند. با طلوع آفتاب روزنه‌های گیاهان CAM بسته شده و در طول روز و در شرایطی‌که هیچ‌گونه تعرقی صورت نمی‌گیرد، دی‌اکسیدکربن جذب شده در شب، ازطریق مسیر C_3 تثبیت می‌شود.

میزان تثبیت کربن گیاهان CAM به‌اندازه واکوئل‌های آن‌ها برای ذخیره مالات بستگی دارد. حجم محدود واکوئل‌ها برای ذخیره مالات سبب می‌شود که گرچه در بین گونه‌های گیاهی، گیاهان CAM دارای بالاترین کارایی مصرف آب هستند، ولی سرعت و میزان رشد آن‌ها کمتر از گونه‌های گیاهی دیگر باشد. مقادیر تیپیک کارایی مصرف آب در گیاهان C_3، C_4 و CAM به‌ترتیب ۳–۱، ۵–۲ و ۴۰–۱۰ گرم دی‌اکسیدکربن بر کیلوگرم آب مصرفی است (کاندون و همکاران، ۲۰۰۴).

ازآن‌جایی‌که در گیاهان CAM عمل بازشدن روزنه‌ها در شب صورت می‌گیرد، میزان کل تعرق آن‌ها نسبتاً پایین بوده و این مسئله برای شرایط خشک و با بارندگی بسیار کم حائزاهمیت می‌باشد. لازم‌به‌ذکر است که به‌دلیل اهمیت کم گونه‌های CAM در اکوسیستم‌های زراعی و همچنین میزان عملکرد پایین آن‌ها، این گونه‌های گیاهی کمتر موردتوجه قرار گرفته‌اند.

نوع مواد تجمع‌یافته در اندام‌های گیاه و میزان و درصد آن‌ها و درواقع ترکیب بیوشیمیایی سلول‌های تشکیل‌دهنده بافت‌های گیاه بر ضریب تعرق مؤثر است. به‌عبارت دیگر، ضریب تعرق در گیاهانی که درصد کربوهیدرات بیشتری درمقایسه‌با درصد پروتئین و چربی دارند، بیشتر است. این مسئله بدین علت‌است که میزان آب و مواد فتوسنتزی موردنیاز برای ساخت هر گرم چربی و پروتئین به‌طور قابل‌توجهی بیشتر از هر گرم کربوهیدرات است. بنابراین، گیاهانی که کربوهیدرات بیشتری در اندام‌های ذخیره‌ای خود جمع می‌کنند قادرند به‌ازای هر واحد آب مصرفی در تعرق میزان ماده خشک بیشتری نسبت به گیاهانی تولید کنند که میزان پروتئین و به‌خصوص چربی بیشتری در اندام‌های خود دارند. البته

جدول۱-۱۱ مقادیر آب مصرفی، ماده خشک و کارایی مصرف آب سه گونه گیاهی در نیجریه (کوچکی و سلطانی، ۱۳۷۷).

	بادام زمینی (C_3)	ذرت (C_4)	ارزان مروارید (C_4)
دوره رشد (روز)	۱۲۵	۱۱۷	۸۵
کل آب مصرفی (میلی‌متر)	۴۳۸	۴۸۶	۳۳۰
متوسط مصرف آب روزانه (میلی‌متر)	۳/۵	۴/۲	۳/۹
ماده خشک تولیدشده (تن در هکتار)	۸/۴	۱۹/۱	۲۲/۵
متوسط تولید ماده خشک روزانه (کیلوگرم در هکتار)	۶۷	۱۶۳	۲۶۴
کارایی مصرف آب (گرم ماده خشک بر کیلوگرم آب)	۱/۷	۳/۹	۶/۶

لازم‌به‌ذکر است که میزان انرژی موجود به‌ازای واحد وزن این ترکیبات متفاوت بوده و در چربی بیشتر از پروتئین و در پروتئین بیشتر از کربوهیدرات است.

ازآن‌جایی‌که گونه‌های زراعی و حتی ارقام مختلف یک گونه با سرعت‌های متفاوتی کانوپی (Canopy) خود را توسعه می‌دهند، مقادیر کارایی مصرف آب در بین آن‌ها و باتوجه به شرایط و زمان‌های مختلف، متفاوت است. به‌عنوان مثال، زمانی‌که دو گیاه زراعی یونجه و ذرت تحت شرایط یکسان برای تولید علوفه کشت شدند، یونجه به چهار تا شش‌برابر آب بیشتر برای تولید یک کیلوگرم ماده خشک نیازمند بود. در میان گیاهان زراعی ذرت، سورگوم و چغندر علوفه‌ای دارای بالاترین کارایی مصرف آب هستند. مقادیر کارایی مصرف آب در گیاهان زراعی مانند جو، یولاف، گندم و ماش در حد متوسط و برای گیاهان زراعی مانند یونجه بسیار کم می‌باشد. برای درک بهتر موضوع نمونه‌هایی از روابط بین آب مصرفی، میزان تولید ماده خشک و کارایی مصرف آب سه گونه گیاهی بادام زمینی، ذرت و ارزن مروارید در جدول۱-۱۱ آورده شده است.

بالابودن کارایی مصرف آب نشان‌دهنده تحمل به خشکی نیست. برای مثال، گرچه کارایی مصرف آب ذرت بیشتر از یونجه می‌باشد، ولی تحمل به خشکی یونجه به مراتب بیشتر از ذرت است. حتی گیاهانی مثل ذرت و سورگوم که دارای کارایی مصرف آب بالایی هستند، به‌لحاظ تحمل به خشکی دارای تفاوت قابل‌توجهی هستند. ازطرفی، احتمالاً در کلیه گونه‌های گیاهی، تنوع ژنتیکی درون‌گونه‌ای کافی برای صفات دخیل در استفاده مؤثر از آب وجود دارد. انجام کارهای اصلاحی و انتقال ژن‌ها و صفات مؤثر بر افزایش کارایی مصرف آب به ارقام با پتانسیل عملکرد بالا می‌تواند در افزایش کارایی مصرف آب ارقام موردنظر بسیار مؤثر باشد.

جدول۲-۱۱ اختلاف کارایی مصرف آب دو رقم سنتی و اصلاح‌شده در سه شرایط متفاوت رطوبتی در آمریکا را نشان می‌دهد. مشاهده می‌شود که در هر سه مکان موردبررسی، رقم اصلاح‌شده درمقایسه‌با رقم سنتی از آب به‌طور کارآمدتری استفاده کرده است. حتی در لیند، که در خشک‌ترین منطقه آمریکا

جدول۲-۱۱ اثر رقم بر کارایی مصرف آب در سه محل در منطقه شمال‌غربی آمریکا (کوچکی و سلطانی، ۱۳۷۷).

مکان	تعداد سال	میانگین بارندگی (میلی‌متر)	میانگین کارایی مصرف آب (گرم ماده خشک بر کیلوگرم آب)		
			رقم سنتی	رقم اصلاح‌شده	نسبت عملکرد رقم اصلاح‌شده به سنتی
پندلتون	۴۶	۴۰۵	۷٫۰۴	۸٫۸۷	۱٫۲۶
مورو	۶۵	۲۹۰	۶٫۲۰	۷٫۱۰	۱٫۱۵
لیند	۵۵	۲۴۱	۶٫۶۰	۷٫۳۰	۱۱٫۱

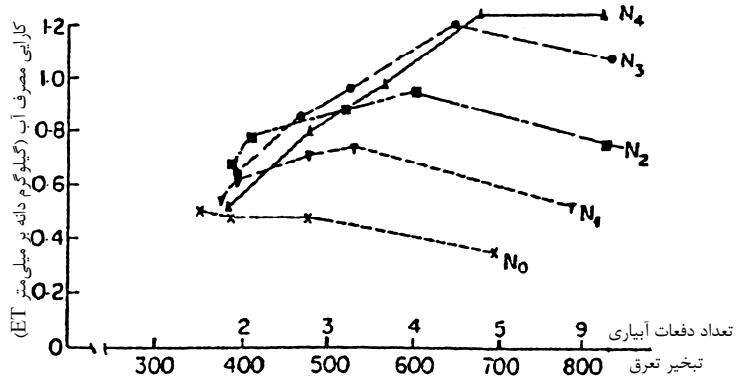
واقع است و در آن گندم به‌صورت دیم کشت می‌شود، رقم اصلاح‌شده دارای کارایی مصرف آب بالاتری می‌باشد. میانگین کارایی مصرف آب در ناحیه پندلتون با بالاترین مقدار بارندگی، بیشتر از دو ناحیه دیگر است. این موضوع نشان می‌دهد که دست‌یابی به پتانسیل کامل کارایی مصرف آب در ارقام اصلاح‌شده، به رژیم رطوبتی مناسب خاک بستگی دارد.

۱۱-۲-۲ شرایط اقلیمی

به‌طورکلی، شرایط آب‌وهوایی بر کارایی مصرف آب مؤثر است. مقدار تشعشع، دما، طول روز و بارندگی بر فتوسنتز و سایر فرایندهای فیزیولوژیکی گیاه و درنتیجه عملکرد دانه اثر دارند. ازطرفی، تبخیرتعرق نیز به‌طور مستقیم تحت‌تأثیر عوامل اقلیمی قرار می‌گیرد. سرعت تعرق تقریباً متناسب با شدت تشعشع خورشیدی افزایش پیدا می‌کند، درحالی‌که معمولاً در برخی‌از گیاهان زراعی مانند چغندرقند، سرعت افزایش فتوسنتز کمتر است. برخی‌از گونه‌های گیاهی در شرایط ابری و مرطوب، درمقایسه‌با شرایط آفتابی و خشک، ماده خشک بیشتری به‌ازای هر واحد آب تعرق‌یافته تولید می‌کنند (کوچکی و سلطانی، ۱۳۷۷؛ آنگوس و وان هروردن، ۲۰۰۱).

در مناطق گرمسیری و نیمه‌گرمسیری که دارای فصل خنک هستند، درمقایسه‌با مناطق گرمسیری گرم، حتی در شرایطی‌که رژیم بارندگی یکسان است، کارایی مصرف آب ۶۰-۳۰ درصد بیشتر می‌باشد. این مسئله بدین علت‌است که در مناطق گرمسیری دارای فصل خنک، میزان تبخیرتعرق کمتر است و درنتیجه سرعت فتوسنتز خالص بالاتر می‌باشد. در گیاهان سردسیری مثل گندم و یولاف، افزایش دما می‌تواند سبب کاهش کارایی مصرف آب شود، درحالی‌که در یک محدوده دمایی معین، افزایش دما می‌تواند سبب افزایش کارایی مصرف آب گیاهان زراعی گرمسیری مثل ذرت و سورگوم شود.

ازطرفی، با افزایش رطوبت نسبی هوا، میزان تبخیرتعرق کاهش می‌یابد. مشاهده شده است که رابطه معکوسی بین کارایی مصرف آب و سرعت تبخیر وجود دارد. به‌عنوان مثال، کارایی مصرف آب یونجه در داکوتای شمالی با سرعت تبخیر متوسط روزانه ۳٫۹۸ میلی‌متر حدود دوبرابر تگزاس با سرعت تبخیر متوسط روزانه ۷٫۶۵ میلی‌متر بود.



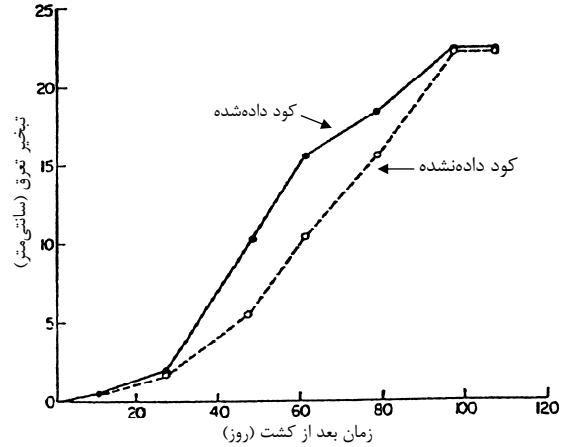
شکل۲-۱۱ رابطه بین رژیم رطوبتی خاک و کارایی مصرف آب در پنج سطح مصرف کود. N_0 شاهد؛ N_1 ۵۲/۵ کیلوگرم نیتروژن در هکتار؛ N_2 ۱۰۵ کیلوگرم نیتروژن در هکتار؛ N_3 ۲۱۰ کیلوگرم نیتروژن در هکتار؛ N_4 ۴۲۰ کیلوگرم نیتروژن در هکتار (کوچکی و سلطانی، ۱۳۷۷).

۳-۲-۱۱ شرایط خاک

خصوصیات فیزیکی و شیمیایی خاک تأثیر قابل‌ملاحظه‌ای بر کارایی مصرف آب دارد. مقدار آب ذخیره‌شده خاک ازطریق تأثیر بر سرعت نفوذ آب، میزان رواناب، زهکشی عمقی و صعود کاپیلاری و قابلیت دسترسی به آب ذخیره‌شده در خاک جهت استفاده در تعرق، می‌توانند بر کارایی مصرف آب مؤثر باشند. دمای کم خاک می‌تواند جذب آب را محدود کرده و بنابراین تعرق را کاهش دهد. عدم‌کفایت و همچنین افزایش زیاد رطوبت خاک تأثیر سویی بر رشد و عملکرد گیاه و درنتیجه کارایی مصرف آب دارد. بنابراین، شرایط دیم و تنش خشکی نمی‌تواند سبب افزایش کارایی مصرف آب گیاهان زراعی شود (کوچکی و سلطانی، ۱۳۷۷).

به‌طورکلی، عملکرد اکثر گیاهان زراعی در شرایط رطوبتی نزدیک به ظرفیت زراعی خاک بیشترین میزان است، اما معمولاً کارایی مصرف آب در سطوح کمتر رطوبت خاک، بالاتر است. مشاهده شده است زمانی‌که حاصلخیزی خاک محدودکننده نیست، با افزایش تأمین آب، کارایی مصرف آب افزایش می‌یابد. درمقابل، در شرایطی‌که مصرف کود کم است، با افزایش تأمین آب، کارایی مصرف آب کاهش پیدا می‌کند (شکل۲-۱۱). زمانی‌که آب به‌وسیله آبیاری تأمین می‌شود، کارایی مصرف آب می‌تواند تحت‌تأثیر روش، زمان، مقدار و حتی نحوه کاربرد آب قرار گیرد. برای مثال، آبیاری قطره‌ای می‌تواند مقدار تبخیر را بیشتر از آبیاری بارانی یا سطحی کاهش دهد، اما این روش می‌تواند باعث تجمع املاح شود.

ازطرفی، در نواحی که مقدار تبخیرتعرق بیشتر از مقدار بارندگی باشد، مشکل شوری خاک می‌تواند بروز کند. شورشدن خاک موجب کاهش فراهمی رطوبت، افزایش تنش آب در گیاه، بسته‌شدن روزنه‌ها و درنتیجه کاهش کارایی مصرف آب می‌شود (قلی‌پور و همکاران، ۲۰۰۲). در کشاورزی فاریاب، ممکن‌است برای خارج کردن نمک‌ها از منطقه ریشه به آبشویی نیاز باشد، که این مسئله نیز سبب کاهش کارایی مصرف آب می‌گردد.



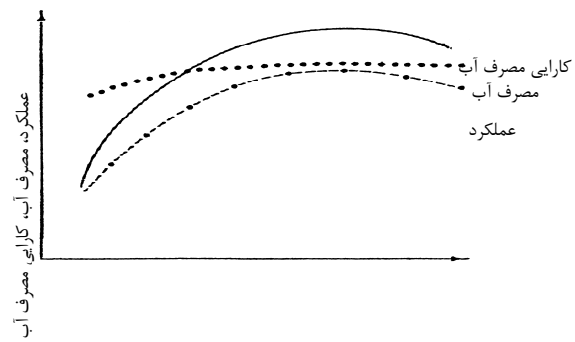
شکل۳-۱۱ تبخیرتعرق از یک مزرعه با مصرف کود و بدون آن در سراسر فصل رشد. درحالت مصرف کود، ۱۵۷ کیلوگرم نیتروژن در هکتار مصرف‌شده است (کوچکی و سلطانی، ۱۳۷۷).

۱۱-۲-۴ عملیات مدیریتی

به‌طورکلی، هر گونه عملیات مدیریتی که سبب افزایش عملکرد گیاه گردد، می‌تواند سبب افزایش کارایی مصرف آب شود (کوچکی و سلطانی، ۱۳۷۷؛ شکل‌های ۳-۱۱ و ۴-۱۱).

افزایش تعرق

حتی اگر کارایی تعرق تغییر قابل‌ملاحظه‌ای نکند، افزایش کارایی مصرف آب درنتیجه بهبود مدیریت زراعی، می‌تواند درنتیجه کاهش تبخیر و افزایش تعرق صورت پذیرد. در زراعت دیم، افزایش جزء تعرق



شکل۴-۱۱ رابطه عمومی بین حاصلخیزی خاک و عملکرد دانه، مقدار مصرف آب و کارایی (راندمان) مصرف آب (کوچکی و سلطانی، ۱۳۷۷).

جدول۳-۱۱ عملکرد و کارایی مصرف آب گندم تحت‌شرایط آبیش و کشت ممتد در دشت‌های شمالی آمریکا.

مکان	تعداد سال موردمطالعه	متوسط بارندگی (میلی‌متر)	میانگین عملکرد (کیلوگرم در هکتار)		کارایی مصرف آب (کیلوگرم در هکتار در میلی‌متر آب)	
			کشت ممتد	آبیش	کشت ممتد	آبیش
اکرون، کلمبیا	۶۰	۴۱۹	۴۹۸	۱۴۲۶	۱٫۲۰	۱٫۷۲
کلبی، کانزاس	۴۹	۴۷۰	۶۲۶	۱۳۱۷	۱٫۳۰	۱٫۴۰
نورث‌پلیت، نبراسکا	۵۶	۴۹۵	۸۳۴	۲۱۴۶	۱٫۷۰	۲٫۲۰

گیاه زراعی را می‌توان به‌وسیله روش‌های حفاظت آب، کاهش رواناب سطحی، افزایش ظرفیت ذخیره‌سازی آب خاک و عملیات خاک ورزی که موجب کاهش تبخیر از سطح خاک و همچنین کاهش تعرق علف‌های هرز می‌شوند، محقق ساخت. درواقع، مدیریت‌های زراعی باید به‌طریقی صورت گیرد تا ازطریق افزایش آب مصرفی در تعرق و کاهش اجزای دیگر آب مصرفی، کارایی مصرف آب افزایش پیدا کند. به‌عنوان مثال، کشت زودهنگام و با تراکم مناسب بوته که سبب بسته‌شدن سریع کانوپی و پوشش سریع و کامل زمین توسط گیاه می‌شود، می‌تواند در کاهش تبخیر از سطح خاک و درنتیجه افزایش سهم تعرق گیاه مؤثر باشد (سلطانی و گالشی، ۲۰۰۲).

نکته قابل‌توجه این‌است‌که معمولاً اثر افزایش آب مصرفی بر افزایش تعرق به تناسب بیشتر از افزایش آن بر تبخیر، رواناب و زهکشی عمقی می‌باشد. بنابراین، این مسئله سبب می‌شود که گرچه افزایش تأمین آب سبب افزایش تبخیر، رواناب، زهکشی عمقی و اجزای دیگر تلف‌کننده آب می‌شود، ولی عموماً کارایی مصرف آب بر اثر افزایش تأمین آب، بهبود پیدا می‌کند.

آبیش

در شرایط محدودیت بارندگی در تعدادی از شرایط، اختصاص دادن یک فصل به ذخیره آب باران در خاک، تنها راه اطمینان از تولید مناسب محصول می‌باشد. در جدول۳-۱۱ نتایج اثر آبیش و کشت متوالی بر عملکرد و کارایی مصرف آب گندم زمستانه مقایسه شده است (کوچکی و سلطانی، ۱۳۷۷). مشاهده می‌شود که آبیش سبب افزایش عملکرد دانه و کارایی مصرف آب گندم در هر سه ناحیه موردمطالعه شده است. افزایش عملکرد دانه در اثر آبیش ناشی‌از این حقیقت است که تولید محصول در تناوب آبیش-گندم، به رطوبت تأمین شده درطی دو فصل نیازمند است.

به‌هرحال، ممکن‌است تنها۱۰ تا ۲۰٪ از بارندگی نازل‌شده درطی دوره آبیش برای گیاه زراعی بعد از آن قابل‌دسترس باقی بماند. در شرایطی‌که بخش اعظم آب باران بر اثر تبخیر ازدست رفته و همچنین علف‌های هرز کنترل نشوند، آبیش نمی‌تواند به‌عنوان یک راه مؤثر برای ذخیره رطوبت خاک مدنظر قرار گیرد.

تاریخ کاشت

ازآن‌جایی‌که منطبق‌شدن الگوی رشد گیاه با الگوی تأمین رطوبت و عدم‌برخورد مراحل حساس رشدی گیاه با تنش کمبود آب بسیار مهم است، بنابراین، زمان مطلوب استقرار گیاه ممکن‌است اثر قابل‌توجهی بـر کارایی مصرف آب داشته باشد. اگر تا زمان مطلوب کاشت، بارندگی کافی رخ ندهد، ممکن‌است عملکرد گیـاه زراعی به‌دلیل تأخیر در کاشت یا تأخیر در سبزشدن و استقرار بوته‌ها به‌طور قابل‌ملاحظه‌ای کاهش یابد.

در مناطق سردتر، تأخیر در سبزشدن بوته‌ها ممکن‌است سبب شود که گیاه نتواند رشد رویشی کافی جهت تحمل سرمای احتمالی در اواسط دوره داشته باشد. ازطـرفی، معمولاً تأخیر در کاشت سبب می‌شود که عملکرد دانه به‌دلیل کاهش رشد رویشی و کاهش طول دوره رشد کاهش یابد. ابداع خطی کارهای عمیق[1] امکان کاشت مستقیم بذر در عمق دارای رطوبت مناسب را فراهم کرده و درنتیجه کنترل بیشتری بر زمان کاشت و استقرار محصول وجود دارد.

پوشش گیاهی

وجود یک مقدار حداقل شـاخص سـطح بـرگ، بـرای دریافـت کـل تشعشـع خورشـیدی توسـط گیـاه لازم است. عـدم‌دریافـت کـل تشعشـع خورشـیدی توسـط گیـاه، سـبب برخـورد تشعشـع بـا زمـین و افزایش تبخیر می‌شود. آسـتانه شـاخص سـطح بـرگ بـرای دریافـت کـل یـا ۹۵٪ تشعشـع خورشـیدی در اکثر گیاهان زراعی حـدود ۲ الـی ۵ مـی‌باشـد. در چنـین شـاخص سـطح برگـی، تعـرق بـه‌حـداکثر رسیده و تبخیـر از سـطح خـاک بـه‌حـدود صـفر مـی‌رسـد. بـدیهی‌اسـت کـه گیاهـان باریـک بـرگ و گیاهانی که برگ‌های عمـودی‌تـری نسـبت بـه سـطح زمـین دارنـد، درمقایسـه‌بـا گیاهـان پهـن‌بـرگ و دارای بـرگ‌هـای افقـی‌تـر، بـرای دریافـت کـل و یـا قسـمت اعظـم تشعشـع خورشـیدی، نیـاز بـه شاخص سطح برگ بیشتری دارند (کوچکی و سلطانی، ۱۳۷۷).

کنترل آفات، بیماری‌ها و علف‌های هرز

گیـاهان سالم درمقایسه‌با گیاهان آلوده به بیماری‌ها، آفات و علف‌های هرز دارای قابلیت بهتری در استفاده از آب قابل‌دسترس هستند. وجود بیماری‌ها، آفات و علف‌های هرز علاوه بر تأثیر مستقیم بر کاهش عملکرد دانه گیاه، می‌توانند از طرق غیرمستقیم بر کارایی مصرف آب تأثیر گذاشته و سبب کاهش آن شوند. به‌عنوان مثال، میسلیوم بیرونی عامل بیمـاری‌زا ممکن‌است سبب افزایش تلفات آب شود. عرضه آب به گیاه می‌تواند بر اثر صدمه دیدگی شاخ و برگ و یا سیستم ریشه کاهش پیدا کند. حشرات و نماتدهایی که به سیستم ریشه حمله می‌کنند نیز ممکن‌است اثر مشابهی داشته و سبب کاهش جذب و انتقال آب به گیاه، کاهش عملکرد و کارایی مصرف آب شوند (کوچکی و سلطانی، ۱۳۷۷).

1. Deep furrow drill

۱۱-۳ افزایش کارایی مصرف آب در شرایط دیم

ازآن‌جایی‌که مدیریت زراعی بر سرعت تلفات آب ازطریق تبخیر از خاک، که خود تحت‌تأثیر مقدار تابش رسیده به سطح خاک است، مؤثر می‌باشد، بنابراین، مدیریت زراعی به‌خصوص در سال‌های خشک تأثیر زیادی بر کارایی مصرف آب دارد. سرعت و مقدار توسعه کانوپی، نقش اصلی را در تعیین سرعت تلفات تبخیر از سطح خاک دارد. مشاهده شده است که در شرایط مدیریت زراعی ضعیف و درنتیجه پوشش ناقص سطح زمین به‌وسیله کانوپی غلات، سهم تلفات آب ازطریق تبخیر و تعرق به‌ترتیب ۸۰ و ۲۰٪ بود. بنابراین، در سال‌ها یا مکان‌های خشک، کارایی مصرف آب را می‌توان بدون‌افزایش مصرف آب، بهبود بخشید. ازطرفی، در سال‌هایی که تأمین رطوبت بیشتر است، افزایش رشد گیاه موجب افزایش توانایی گیاه در استخراج رطوبت خاک می‌شود.

از مشخصات مناطق دیم‌کاری آن‌است‌که عملیات زراعی درطی سال‌ها طوری توسعه یافته‌اند که تحت شرایط محدودیت رطوبت و بارندگی متغیر، راندمان تولید محصول افزایش یابد. آمار جدول۴-۱۱ نمونه‌ای از موفقیت حاصله در شمال غربی آمریکا را نشان می‌دهد. در هر سه محل موردمطالعه، درطی دوره ۱۹۷۴-۱۹۵۳ درمقایسه‌با ۲۲ سال قبل، گرچه مقدار بارندگی قدری کاهش یافته است، ولی افزایش عملکرد ملاحظه می‌شود. لازم‌به‌ذکر است ازآن‌جایی‌که در هر دو رقم اصلاح‌شده و سنتی، افزایش عملکرد وجود دارد، می‌توان گفت که عملیات مدیریتی سهم زیادی در افزایش عملکرد داشته است.

در کشورهای درحال‌توسعه، معمولاً کاهش عملکرد در شرایط دیم به بارندگی ناکافی نسبت داده می‌شود که خارج از کنترل کشاورز است. ازطرفی، آمار جدول۴-۱۱ نشان می‌دهد که صرفاً استناد عملکرد کم به کمبود بارندگی صحیح نیست و می‌توان در شرایط دیم با ترکیب مدیریت خوب خاک، استفاده از ارقام اصلاح‌شده و کودها، کنترل علف‌های هرز و به‌کارگیری سایر عملیات زراعی مناسب، به عملکرد قابل‌قبول و کارایی مصرف آب نسبتاً بالا دست یافت.

۱۱-۴ تبعیض علیه ایزوتوپ ^{13}C

کربن هوا از ایزوتوپ‌های مختلفی تشکیل شده است. قسمت عمده آن گاز $^{12}CO_2$ و حدود یک درصد از کل CO_2 جوی $^{13}CO_2$ می‌باشد. در مسیر فضای بین‌سلولی تا روبیسکو (Rubisco) (آنزیم مسئول تثبیت دی‌اکسیدکربن در کلروپلاست سلول‌های مزوفیل گیاهان C_3 و کلروپلاست سلول‌های غلاف آوندی گیاهان C_4) مکان‌ها و واکنش‌هایی وجود دارند که طی آن ممکن‌است مقداری تبعیض ایزوتوپی کربن علیه ^{13}C صورت گیرد. درواقع، به‌دلیل خصوصیات فیزیکی-شیمیایی و تغییر متابولیکی ایزوتوپ سنگین ^{13}C، جزء ناچیزی از آن درمقایسه‌با کربن معمولی (^{12}C) در ترکیب مواد آلی حاصل از فتوسنتز وارد می‌شود. انتشار، عمل روبیسکو و تراوش CO_2 به بیرون از مکان کربوکسیلاسیون مهم‌ترین عوامل تبعیض ایزوتوپی کربن می‌باشند (آراز و همکاران، ۲۰۰۳).

جدول۴-۱۱ عملکرد دانه، بارندگی و کارایی مصرف آب سه ناحیه در شمال غربی آمریکا.

	عملکرد (تن در هکتار)		کل رطوبت[1] (میلی‌متر)	کارایی مصرف آب (کیلوگرم در هکتار بر میلی‌متر آب)	
	رقم سنتی	رقم اصلاح‌شده		رقم سنتی	رقم اصلاح‌شده
پندلتون					
۱۹۳۱-۱۹۵۲	۲٫۵۳	۲٫۸۴	۸۲۰	۳٫۰۸	۳٫۴۶
۱۹۵۳-۱۹۷۴	۳٫۱۵	۴٫۱۶	۸۰۰	۳٫۹۳	۵٫۲۰
درصد افزایش	۲۴٫۵	۴۶٫۵	-۲٫۵	۲۷٫۶	۵۰٫۳
مورو					
۱۹۳۱-۱۹۵۲	۱٫۶۸	۱٫۸۲	۵۸۱	۲٫۸۹	۳٫۱۳
۱۹۵۳-۱۹۷۴	۱٫۸۱	۲٫۳۱	۵۶۹	۳٫۱۸	۴٫۰۵
درصد افزایش	۷٫۷	۲۶٫۹	-۲٫۱	۱۰٫۰	۲۹٫۴
لیند					
۱۹۳۱-۱۹۵۲	۱٫۳۵	۱٫۳۵	۵۱۸	۲٫۶۰	۲٫۶۰
۱۹۵۳-۱۹۷۴	۲٫۰۲	۲٫۳۶	۴۵۷	۴٫۳۹	۵٫۱۶
درصد افزایش	۴۸٫۹	۷۴٫۸	-۱۱٫۸	۶۸٫۸	۹۸٫۴

۱. شامل بارندگی طی دوره آیش.

۱-۴-۱۱ برآورد میزان تبعیض

تبعیض و تخلیه علیه ایزوتوپ ^{13}C ازطریق تهیه و خالص‌سازی CO_2 مواد آلی گیاهی اندازه‌گیری شده و به‌وسیله یک اسپکترومتر جرمی نسبت ایزوتوپی[1] تجزیه و تحلیل می‌گردد و نتایج به‌صورت ایزوتوپ کربن ($\delta^{13}C$) برحسب قسمت در هزار (۰٫۰۰) δ به‌وسیله رابطه۷-۱۱ بیان می‌شود:

$$\delta\ (۰٫۰۰) = \left[\left(R_{\text{نمونه}} - R_{\text{استاندارد}}\right) / R_{\text{استاندارد}}\right] \times ۱۰۰۰ \qquad (۱۱-۷)$$

در این رابطه، R نسبت فراوانی مولکولی نمونه بوده و به‌صورت در هزار بیان می‌شود. R استاندارد عدد ثابتی بوده و معادل ۱٫۱۲۴ در هزار درنظر گرفته می‌شود. ازطرفی، به‌منظور تسهیل در تفسیر اثرات ایزوتوپی، برخی‌از محققین از ترکیب نمونه و منبع و درواقع میزان تبعیض ایزوتوپی کربن استفاده می‌کنند (کاندون و همکاران، ۲۰۰۲؛ رابطه۸-۱۱):

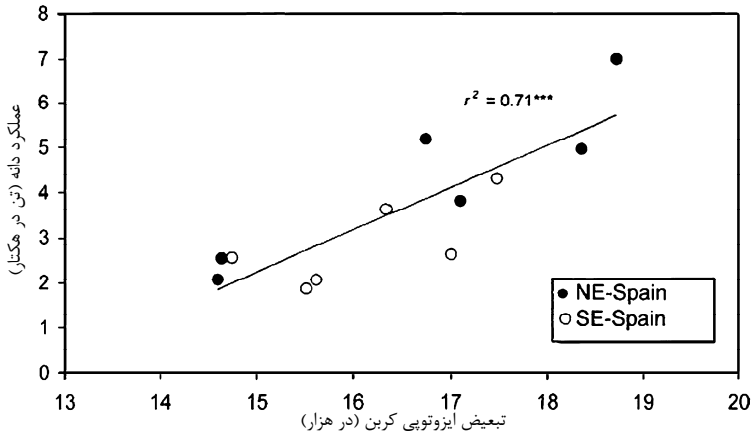
$$\Delta = (\delta_a - \delta_p) / (۱ + \delta_p) \qquad (۱۱-۸)$$

که در آن، δ_a نسبت فراوانی $^{13}C/^{12}C$ هوا، δ_p نسبت فراوانی $^{13}C/^{12}C$ مواد گیاهی و Δ میزان تبعیض علیه ایزوتوپ ^{13}C هستند. مجموعه اثرات ایزوتوپی در گیاهان را می‌توان با معادله تجربی۹-۱۱ برآورد کرد:

$$R_a/R_p = ۱٫۰۰۴۴\left[\left(P_a - P_i\right)/ P_a\right] + ۱٫۰۲۷\ P_i/P_a \qquad (۱۱-۹)$$

که در این معادله R_a و R_p به‌ترتیب نسبت‌های فراوانی مولی CO_2 جوی و تثبیت‌شده در گیاه و P_a و P_i به‌ترتیب فشار نسبی CO_2 جوی و بین‌سلولی هستند. مقدار ۱٫۰۲۷ یک مقدار تجربی

1. Isotop Ratio Mass Spectrometer



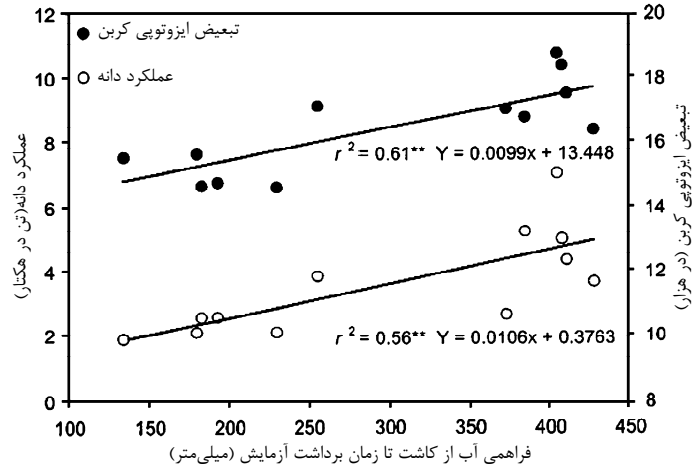
شکل۵-۱۱ رابطه بین تبعیض ایزوتوپی کربن دانه‌های رسیده و عملکرد دانه ۲۵ ژنوتیپ گندم در شمال شرقی (NE) و جنوب شرقی (SE) اسپانیا در چند مکان و درطی سه سال. جنوب شرقی اسپانیا دارای میانگین بارندگی سالیانه کمتر، درجه‌حرارت بیشتر، تبخیرتعرق بالاتر و میانگین وزن هزار دانه و عملکرد دانه پایین‌تری نسبت به منطقه شمال اسپانیا درطی سال‌های انجام آزمایش بود (آراز و همکاران، ۲۰۰۳).

است که به‌طور عمده برای تبعیض ایزوتوپی روبیسکو، تبعیض ایزوتوپی PEP کربوکسیلاز و کاهش فشار نسبی CO_2 بین فضای سلولی و کلروپلاست‌ها به‌کار می‌رود.

اگر نسبت Pi/P_a بالا باشد، بخش عمده‌ای از $^{13}CO_2$ توسط روبیسکو تبعیض شده و به جو برمی‌گردد و درنتیجه میزان تبعیض ایزوتوپی کربن بزرگ می‌شود. درواقع، بازبودن روزنه‌ها که با نسبت بالای Pi/P_a همراه است، سبب افزایش تبعیض ایزوتوپی کربن می‌گردد. هنگامی‌که نسبت Pi/P_a کوچک است تبعیض کمتری توسط روبیسکو صورت می‌گیرد، زیرا روزنه‌ها حرکت انتشاری روبه‌خارج $^{13}CO_2$ را محدود کرده و درنتیجه میزان تبعیض ایزوتوپی کربن کوچک می‌شود.

۱۱-۴-۲ میزان تبعیض در گونه‌های مختلف گیاهی

مقادیر تبعیض ایزوتوپی کربن در بین گونه‌های گیاهی با مسیر فتوسنتزی متفاوت، متغیر است. در گیاهان C_4 بخش عمده $^{13}CO_2$ که توسط روبیسکو تبعیض می‌شود، به هوا بازگردانده نمی‌شود. درواقع، موانع انتشاری موجود بین غلاف آوندی و سلول‌های مزوفیل و همچنین وجود کربنیک آنهیدراز (یک آنزیم مهم جهت تثبیت CO_2 در گیاهان C_4) و فسفوانول پیروات (PEP) کربوکسیلاز (که تبعیض کمتری را دربرابر $^{13}CO_2$ اعمال می‌کنند) سبب جلوگیری از بازگردانده‌شدن $^{13}CO_2$ تبعیض شده به‌وسیله روبیسکو به جو می‌شوند. لازم‌به‌ذکر است که فسفوانول‌پیروات‌کربوکسیلاز آنزیم مسئول تثبیت یا جذب دی‌اکسیدکربن در کلروپلاست سلول‌های مزوفیل گیاهان C_4 است (باومن و همکاران، ۱۹۸۹).



شکل۶-۱۱ رابطه بین فراهمی آب از کاشت تا زمان برداشت با عملکرد دانه و تبعیض ایزوتوپی کربن در ۲۵ ژنوتیپ گندم در چند ناحیه از اسپانیا و درطی سه سال. مشاهده می‌شود که عملکرد دانه و تبعیض علیه ایزوتوپ ^{13}C وابستگی زیادی با فراهمی آب درطی فصل رشد دارد (آراز و همکاران، ۲۰۰۳).

درواقع در گیاهان، C_4، کربن معدنی که به سلول‌های مزوفیل برگشت می‌نماید، مجدداً توسط PEP کربوکسیلاز، که دارای تمایل ترکیبی بسیار بالایی برای ترکیب با کربنات بوده و تبعیض بسیار کمی بین ایزوتوپ‌های کربن قائل می‌شود، تثبیت خواهد شد. بنابراین، تبعیض دربرابر $^{13}CO_2$ در گونه‌های C_4 بسیار اندک است. این مسئله درمورد گیاهان CAM نیز صادق است و ازآن‌جایی‌که روزنه‌ها دراغلب اوقات بسته هستند، ایزوتوپ‌های سنگینی که دربرابر آن‌ها تبعیض اعمال شده است نمی‌توانند به‌سادگی از برگ به خارج منتشر شوند. در گیاهان CAM نیز تبعیض ایزوتوپی کربن به‌مقدار قابل‌توجهی کمتر از گونه‌های C_3 بوده و تقریباً با گونه‌های C_4 یکسان است. به‌عبارت دیگر، در گیاهان CAM، ازآن‌جایی‌که روزنه‌ها درطی تثبیت CO_2 توسط روبیسکو بسته هستند، تنها مقدار بسیار اندکی از کربن معدنی از برگ‌ها به اتمسفر برگشت می‌گردد.

۱۱-۴-۳ تبعیض ایزوتوپی کربن و کارایی مصرف آب

به‌طورکلی، مدارک زیادی وجود دارد که بروز صفات ویژه گیاهی در برنامه‌های اصلاحی، می‌تواند سبب افزایش کارایی مصرف آب گردد. مشخص شده است که تأثیر هر یک از این صفات را باید درارتباط با محیطی که گیاه در آن رشد می‌کند، درنظر گرفت. تحت شرایط رشدی مناسب، همبستگی خوبی بین کارایی مصرف آب و تبعیض ایزوتوپی کربن وجود دارد (شکل۵-۱۱) و ترکیب ایزوتوپی را می‌توان برای گزینش ژنوتیپ‌هایی با کارایی مصرف آب و عملکرد دانه بالاتر مورداستفاده قرار داد. برای غلات رشدیافته در نواحی دارای آب‌وهوای مدیترانه‌ای و محیط‌های آبیاری‌شده به‌نظر می‌رسد که عملکردهای بالاتر با مقادیر $\Delta^{13}C$ (تبعیض علیه ایزوتوپ کربن۱۳) بالای دانه همبستگی داشته باشد (شکل۵-۱۱ و ۶-۱۱). برای نواحی مدیترانه‌ای ممکن‌است این ارتباط نتیجه رابطه بین $\Delta^{13}C$ بالا و رشد گیاهی سریع باشد.

از رابطه نزدیک بین کارایی مصرف آب و $\Delta^{13}C$، می‌توان برای اطلاع‌یافتن از متوسط کارایی مصرف آب درطی دوره رشد گیاه استفاده کرد. برای مثال، $\Delta^{13}C$ در گیاهان بیابانی کمتر از گیاهان مناطق نیمه‌مرطوب است و همچنین در اندام‌های گیاهی تولیدشده درطی فصول خشک و یا در سال‌های خشک‌تر کمتر از اندام‌های تولیدشده درطی فصول مرطوب و یا سال‌های مرطوب‌تر می‌باشد. این مسئله نشان می‌دهد که گیاهان روئیده‌شده در شرایط خشک، معمولاً دارای P_i کوچکتری نسبت به گیاهان روئیده‌شده در شرایط مرطوب هستند. به‌عبارت دیگر، کمتربودن غلظت CO_2 درون سلول نسبت به غلظت CO_2 هوا (کمتربودن P_i نسبت به P_a)، سبب کاهش حرکت انتشاری روبه‌خارج $^{13}CO_2$ درون‌سلولی شده و درنتیجه میزان تبعیض علیه ایزوتوپ ^{13}C کاهش باشد.

درواقع به‌دلیل وجود شرایط تقریباً مناسب در مناطق مدیترانه‌ای، نیمه‌مرطوب و مرطوب، معمولاً گیاه با تنش رطوبتی کمتری مواجه شده و درنتیجه میزان و طول دوره بازبودن روزنه‌ها بیشتر است. بنابراین، تحت شرایط مناسب، این مسئله سبب افزایش تبعیض ایزوتوپی کربن، افزایش کارایی مصرف آب و درنتیجه وجود رابطه مثبت بین دو صفت فوق می‌گردد. مقادیر $\Delta^{13}C$ بالاتر دانه می‌تواند نشان‌دهنده دست‌یابی بیشتر به رطوبت خاک درطی پرشدن دانه (به‌دلیل ریشه‌دهی بیشتر، گلدهی زودتر و یا توانایی حفظ روزنه‌های باز به‌میزان بیشتری بعد از گرده‌افشانی)، به‌رغم وجود تنش آب اتمسفری و خشکی خاک باشد. لازم‌به‌ذکر است که تمامی این خصوصیات (سرعت بالای رشد گیاه، توانایی انتقال مجدد مواد ذخیره‌شده، گلدهی زودتر، استخراج بهتر آب و عدم یا کاهش حساسیت روزنه‌ای به کمبود آب) می‌تواند برای گیاهان محیط‌های مدیترانه‌ای مفید باشد.

میزان $\Delta^{13}C$ در نقاط مختلف کانوپی متفاوت بوده و میزان آن در پایین کانوپی کمتر از بالای کانوپی است. این امر به‌دلیل سهم CO_2 فاقد ^{13}C از تنفس خاک می‌باشد. همچنین، ممکن‌است برگ‌های ضخیم ازنظر ^{13}C غنی شده باشند که می‌تواند نشان‌دهنده یک مقاومت درونی بالاتر درمقابل انتشار، در برگ‌های ضخیم‌تر باشد.

۱۲

نیاز آبی گیاه و بهینه‌سازی مصرف آب

در این فصل می‌خوانیم:

۱-۱۲ تعیین تبخیرتعرق یا و نیاز آبی
۲-۱۲ تعیین تبخیرتعرق مرجع
۳-۱۲ تعیین ضریب گیاهی
۴-۱۲ مقدار و زمان آبیاری
۵-۱۲ کم‌آبیاری و بهینه‌سازی مصرف آب

مقدمه

باتوجه به اینکه از خاک و جامعه گیاهی به‌طور مداوم تبخیر و تعرق انجام می‌گیرد، بنابراین، برای جبران آب ازدست‌رفته به‌وسیله تبخیرتعرق و درحقیقت عدم‌مواجه‌شدن گیاه با تنش خشکی، وجود بارندگی و یا انجام آبیاری ضروری است. مقدار آب موردنیاز برای جبران تبخیرتعرق گیاه[1] در شرایط مطلوب، نیاز آبی گیاه[2] نامیده می‌شود. لازم‌به‌ذکر است که شرایط مطلوب رشد به شرایطی گفته می‌شود که گیاه دچار بیماری، کمبود موادغذایی و حتی کمبود آب خاک نبوده و درواقع شرایط برای رشدونمو آن ایده‌آل باشد.

۱-۱۲ تعیین تبخیرتعرق یا نیاز آبی

به‌طورکلی، نیاز آبی یا تبخیرتعرق را می‌توان برای دوره‌های مختلف زمانی مانند میلی‌متر در هفته، میلی‌متر در ماه و میلی‌متر در سال محاسبه کرد. برای هر دوره زمانی موردنظر، نیاز آبی گیاه ازطریق رابطه ۱-۱۲ بیان می‌شود (لومیس و کانر، ۱۹۹۲):

$$CWR = ET_c = ET_o K_c \qquad (۱۲-۱)$$

که در آن، ET_c تبخیرتعرق گیاه، ET_o تبخیرتعرق مرجع و K_c ضریب گیاهی هستند. تبخیرتعرق مرجع عبارت از تبخیرتعرق از یک پوشش چمنی یکنواخت به ارتفاع ۵ تا ۱۵ سانتی‌متر است. این پوشش چمنی باید دارای رشد فعال بوده، زمین را کاملاً پوشانده باشد و با کمبود آب نیز مواجه نباشد. K_c ضریبی است که به نوع و گونه گیاهی و مرحله رشد بستگی داشته و درحقیقت نسبت تبخیرتعرق گیاه زراعی به تبخیرتعرق مرجع می‌باشد.

1. Crop Evapotranspiration (ETC)
2. Crop water requirement (CWR)

به‌عبارت دیگر، تبخیرتعرق گیاه یا نیاز آبی معادل مقدار آبی است که باید درطی هر ماه دراختیار گیاه قرار گیرد. لازم‌به‌ذکر است که قسمتی از این آب توسط بارندگی و قسمتی دیگر توسط ذخیره خاک در اول فصل تأمین می‌شود و مابقی آن باید به‌صورت آبیاری به خاک اضافه شود.

۱۲-۲ تعیین تبخیرتعرق مرجع

روش‌های مختلفی برای تعیین تبخیرتعرق مرجع وجود دارند. چهارروش بلانی-کریدل (Blaney-Criddle)، تشعشع[1]، پنمن (Penman) و تشت تبخیر[2] اغلب موردتوجه قرار گرفته و همراه‌با روش پریستلی-تیلور (Priestly & Taylor) مهم‌ترین روش‌های اندازه‌گیری و برآورد تبخیرتعرق مرجع هستند (دورنبوس و پرویت، ۱۹۷۷). از این میان، روش پنمن و به‌خصوص روش پنمن-مونتیث بهترین نتایج را به‌دست داده و به‌صورت‌های مختلف مورداستفاده قرار گرفته است. در این بخش برای اندازه‌گیری تبخیرتعرق مرجع از روش پریستلی-تیلور استفاده شده و دوره محاسبه آن‌را ماه درنظر می‌گیریم. علت استفاده از این روش آن‌است‌که به داده‌های محدودی نیاز دارد و کاربرد آن آسان است.

به‌هرحال، هدف اصلی تعیین تبخیرتعرق مرجع، محاسبه تبخیرتعرق گیاه می‌باشد. تبخیرتعرق مرجع را می‌توان با هر روشی، بسته به دقت موردنیاز و داده‌های در دسترس، حساب کرد. به‌طورکلی، دمای حداکثر، دمای حداقل، تشعشع خورشیدی، سرعت باد، رطوبت نسبی و بارندگی داده‌های معمول و موردنیاز برای محاسبه تبخیرتعرق مرجع هستند و باتوجه به‌روش به‌کاررفته، می‌توان از همه یا تعدادی از این متغیرها استفاده کرد. در روش پریستلی-تیلور، تبخیرتعرق مرجع ازطریق رابطه۲-۱۲ محاسبه می‌شود (سلطانی و همکاران، ۱۳۸۴):

$$ET_o = EEQ \times ۰/۰۱ \times e^{[۰/۱۸ \times (T_{max} + ۲۰)]} \quad \text{اگر } T_{max} < ۵ \qquad (۱۲-۲)$$

$$ET_o = EEQ \times ۱/۱ \quad \text{اگر } ۵ \le T_{max} \le ۳۴$$

$$ET_o = EEQ \times [(T_{max} - ۳۴) \times ۰/۰۵ + ۱/۱] \quad \text{اگر } T_{max} > ۳۴$$

که در آن، T_{max} دمای حداکثر و EEQ تبخیرتعرق معادل[3] است و ازطریق رابطه۳-۱۲ بیان می‌شود:

$$EEQ = (SRAD \times ۰/۰۰۳۸۷) \times (TD + ۲۹) \qquad (۱۲-۳)$$

$$TD = ۰/۶ \times T_{max} + ۰/۴ \times T_{min}$$

که در آن، T_{min} دمای حداقل، SRAD تشعشع خورشیدی رسیده به سطح زمین برحسب مگاژول بر مترمربع در روز و TD میانگین دمای روزانه هستند. بنابراین، در این روش فقط به سه داده دمای حداکثر، دمای حداقل و تشعشع خورشیدی نیاز است.

1. Radiation
2. Pan evaporaion
3. Evapotranspiration equilibrium

جدول۱-۱۲ مقادیر طول روز (N) و تشعشع خورشیدی (DSO) در بالای اتمسفر برای عرض‌های مختلف جغرافیایی و ماههای مختلف.

عرض جغرافیایی		ماه											
		۱	۲	۳	۴	۵	۶	۷	۸	۹	۱۰	۱۱	۱۲
۳۰	N	۱۰٫۲۷	۱۰٫۹۷	۱۱٫۷۸	۱۲٫۷۱	۱۳٫۴۹	۱۳٫۹۲	۱۳٫۷۵	۱۳٫۰۷	۱۲٫۱۷	۱۱٫۲۸	۱۰٫۴۸	۱۰٫۰۸
	DSO	۲۱٫۱۴	۲۵٫۹۴	۳۱٫۴۴	۳۶٫۷۵	۴۰٫۰	۴۱٫۲۵	۴۰٫۶۳	۳۸٫۰۶	۳۳٫۴۸	۲۷٫۷۹	۲۲٫۴	۱۹٫۷۹
۳۲	N	۱۰٫۱۳	۱۰٫۸۸	۱۱٫۷۶	۱۲٫۷۷	۱۳٫۶۱	۱۴٫۰۸	۱۳٫۹	۱۳٫۱۶	۱۲٫۱۹	۱۱٫۲۲	۱۰٫۳۵	۹٫۹۲
	DSO	۱۹٫۹۴	۲۴٫۹	۳۰٫۶۷	۳۶٫۳۹	۴۰٫۰۱	۴۱٫۴۶	۴۰٫۷۶	۳۷٫۸۷	۳۲٫۸۸	۲۶٫۸۵	۲۱٫۲۵	۱۸٫۵۷
۳۴	N	۹٫۹۸	۱۰٫۷۹	۱۱٫۷۴	۱۲٫۸۳	۱۳٫۷۴	۱۴٫۲۵	۱۴٫۰۵	۱۳٫۲۵	۱۲٫۲	۱۱٫۱۶	۱۰٫۲۲	۹٫۷۵
	DSO	۱۸٫۷۳	۲۳٫۸۳	۲۹٫۸۶	۳۵٫۹۸	۳۹٫۹۷	۴۱٫۶۳	۴۰٫۸۵	۳۷٫۶۴	۳۲٫۲۴	۲۵٫۸۸	۲۰٫۰۸	۱۷٫۳۴
۳۶	N	۹٫۸۲	۱۰٫۷	۱۱٫۷۲	۱۲٫۸۹	۱۳٫۸۸	۱۴٫۴۳	۱۴٫۲۱	۱۳٫۳۵	۱۲٫۲۲	۱۱٫۰۹	۱۰٫۰۸	۹٫۵۷
	DSO	۱۷٫۵۲	۲۲٫۷۳	۲۹٫۰۲	۳۵٫۵۳	۳۹٫۹	۴۱٫۷۷	۴۰٫۹	۳۷٫۳۶	۳۱٫۵۶	۲۴٫۸۸	۱۸٫۸۹	۱۶٫۱
۳۸	N	۹٫۶۵	۱۰٫۶	۱۱٫۷	۱۲٫۹۶	۱۴٫۰۲	۱۴٫۶۲	۱۴٫۳۸	۱۳٫۴۵	۱۲٫۲۳	۱۱٫۰۲	۹٫۹۳	۹٫۳۸
	DSO	۱۶٫۲۹	۲۱٫۶۲	۲۸٫۱۴	۳۵٫۰۴	۳۹٫۷۹	۴۱٫۸۷	۴۰٫۹۲	۳۷٫۰۵	۳۰٫۸۴	۲۳٫۸۵	۱۷٫۷	۱۴٫۸۶
۴۰	N	۹٫۴۷	۱۰٫۵	۱۱٫۶۸	۱۳٫۰۳	۱۴٫۱۸	۱۴٫۸۲	۱۴٫۵۷	۱۳٫۵۶	۱۲٫۲۵	۱۰٫۹۵	۹٫۷۷	۹٫۱۷
	DSO	۱۵٫۰۵	۲۰٫۴۸	۲۷٫۲۳	۳۴٫۵۱	۳۹٫۶۳	۴۱٫۹۳	۴۰٫۹	۳۶٫۶۹	۳۰٫۰۸	۲۲٫۸	۱۶٫۴۹	۱۳٫۶۲
۴۲	N	۹٫۲۷	۱۰٫۳۹	۱۱٫۶۶	۱۳٫۱۱	۱۴٫۳۴	۱۵٫۰۴	۱۴٫۷۶	۱۳٫۶۸	۱۲٫۲۷	۱۰٫۸۷	۹٫۶۱	۸٫۹۶
	DSO	۱۳٫۸۲	۱۹٫۳۲	۲۶٫۲۸	۳۳٫۹۴	۳۹٫۴۴	۴۱٫۹۶	۴۰٫۸۴	۳۶٫۳	۲۹٫۲۹	۲۱٫۷۲	۱۵٫۲۸	۱۲٫۳۸

* تشعشع خورشیدی در بالای اتمسفر، برحسب مگاژول بر مترمربع در روز می‌باشد.

در بسیاری‌از موارد تشعشع خورشیدی دردست نبوده و لازم‌است مقدار آن تخمین زده شود. تشعشع خورشیدی را می‌توان بااستفاده‌از تشعشع خورشیدی رسیده به بالای اتمسفر و تعداد ساعات آفتابی برآورد کرد (دورنبوس و پرویت، ۱۹۷۷؛ رابطه۴-۱۲):

$$SRAD = ۰٫۲۵ + \left(۰٫۵ \times \frac{n}{N}\right) DSO \qquad (۱۲-۴)$$

در این رابطه، DSO تشعشع خورشیدی رسیده به بالای اتمسفر برحسب مگاژول بر مترمربع در روز، n تعداد ساعات آفتابی و N تعداد ساعات روز یا طول روز هستند. تشعشع خورشیدی رسیده به بالای اتمسفر و طول روز بااستفاده‌از معادلات استاندارد اقلیم‌شناسی قابل‌محاسبه‌اند. در جدول۱-۱۲، مقادیر این دو متغیر برای ماههای مختلف میلادی سال در عرض‌های جغرافیایی مختلف آورده شده است. بااستفاده‌از جدول۱-۱۲ و داشتن ماه موردنظر و عرض جغرافیایی، می‌توان مقدار تشعشع خورشیدی رسیده به بالای اتمسفر و طول روز را به‌دست آورد و با قراردادن آن‌ها در معادله۴-۱۲ تشعشع خورشیدی رسیده به سطح زمین را محاسبه کرد.

مثال درصورتی‌که میانگین دمای حداکثر، میانگین دمای حداقل و میانگین تعداد ساعات آفتابی ماه پنجم سال در گرگان به‌ترتیب ۲۷٫۴، ۱۶٫۲ و ۶٫۳ باشند، مقدار تبخیرتعرق مرجع این ماه را محاسبه کنید.

T_{max}=۲۷٫۴°C , T_{min}=۱۶/۲°C , n= ۶٫۳ h. $d^{-۱}$

باتوجه به اینکه عرض جغرافیایی گرگان حدود ۳۶ درجه شمالی است، بنابراین، بااستفاده‌از جدول۱-۱۲ مقادیر DSO و N قابل‌تعیین هستند. مقادیر تشعشع خورشیدی رسیده به سطح زمین (SRAD)، میانگین دمای روزانه (TD) و تبخیرتعرق معادل (EEQ) به‌صورت زیر حساب می‌شوند:

$N= ۱۳٫۸۸\ h\ d^{-۱}$, $DSO= ۳۹٫۹\ MJ\ m^{-۲}\ d^{-۱}$

$SRAD= (۰٫۲۵ + ۰٫۵ \times ۰٫۴۵) \times ۳۹٫۹= ۱۸٫۹۵\ MJ\ m^{-۲}\ d^{-۱}$

$TD= (۰٫۶ \times ۲۷٫۴) + (۰٫۴ \times ۱۶٫۲)= ۱۶٫۴۴ + ۶٫۴۸= ۲۲٫۹۲۱$

$EEQ= (۱۸٫۹۵ \times ۰٫۰۰۳۸۷) \times (۲۲٫۹۲ + ۲۹)= (۰٫۰۷) \times (۵۱٫۹۲)= ۳٫۸۱$

چون در این ماه Tmax بین۵°C و۳۴°C است پس:

$ET_o= ۳٫۸۱ \times ۱٫۱= ۴٫۱۹\ mm\ d^{-۱}$

این مقدار تبخیرتعرق مرجع، میانگین روزانه برای ماه پنجم سال است. یعنی در ماه پنجم سال به‌طور متوسط در هر روز ۴/۱۹ میلی‌متر تبخیرتعرق بالقوه وجود دارد. اگر برای کل ماه تبخیرتعرق مرجع موردنظر باشد، باید این رقم در تعداد روزهای ماه ضرب شود که حدود ۱۳۰ میلی‌متر خواهد بود.

۳-۱۲ تعیین ضریب گیاهی

به‌طورکلی، ضریب گیاهی (K_c) به درصد پوشش زمین توسط گیاه بستگی دارد. معمولاً مقادیر ضریب گیاهی در هر مرحله از رشد گیاهان مختلف مشخص بوده و قبلاً توسط آزمایش‌های مختلف تعیین شده است، ولی درصورت مشخص‌نبودن ضریب گیاهی می‌توان ضریب گیاهی را مستقیماً اندازه‌گیری کرد. برای تعیین ضریب گیاهی در گیاهان زراعی دانه‌ای، فصل رشد گیاه به چهار دوره تقسیم می‌شود (دورنبوس و پرویت، ۱۹۷۷):

(۱) مرحله اول. سبزشدن و رشد اولیه در این مرحله رخ می‌دهد و سطح زمین دارای پوشش گیاهی کمتر از ۱۰٪ می‌باشد.

(۲) مرحله دوم یا مرحله رشد خطی. از خاتمه مرحله اول تا زمانی‌است که گیاه زمین را تقریباً به‌طور کامل بپوشاند. درواقع، پوشش زمین در انتهای مرحله دوم حدود ۸۰-۷۰٪ است.

(۳) مرحله سوم یا مرحله میانی. از زمان حصول پوشش کامل زمین توسط کانوپی تا زمانی‌که بر اثر ریزش و پیرشدن برگ‌ها، پوشش زمین روبه‌نزول و کاهش بگذارد. معمولاً در گیاهان زراعی، انتهای مرحله سوم بعد از گلدهی و زمان دانه بستن حادث می‌شود.

(۴) مرحله چهارم یا مرحله آخر. از پایان مرحله سوم تا زمان رسیدگی کامل گیاه طول می‌کشد.

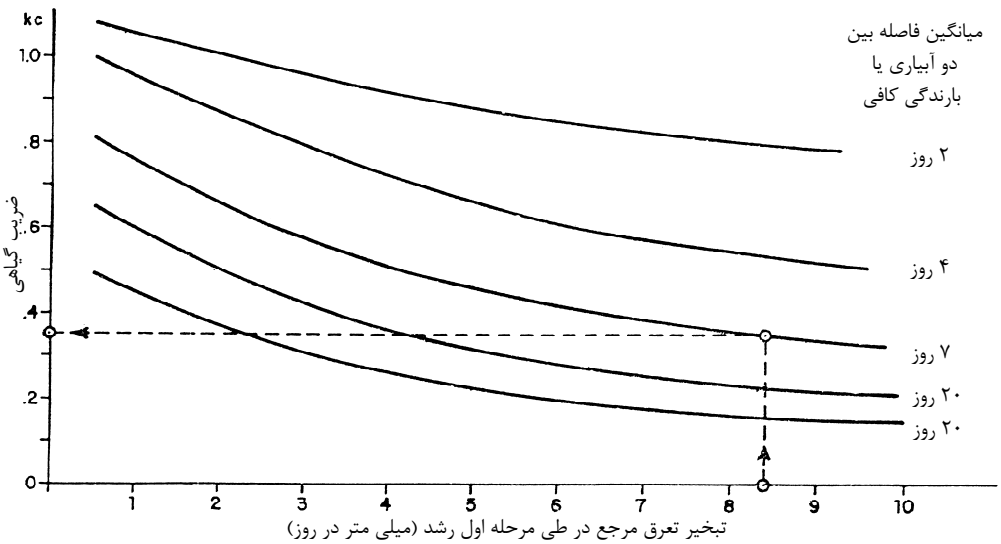
برای تعیین ضریب گیاهی، ابتدا باید طول هر یک از مراحل رشدی فوق برای گیاه موردنظر و باتوجه به تاریخ کاشت و شرایط محیطی تعیین شود. درصورتی‌که چنین اطلاعاتی دردسترس نباشد، برای این منظور می‌توان از جدول‌هایی مانند جـدول۲-۱۲ استفاده کرد. مثلاً طول دوره‌های رشدی اول، دوم، سوم

جدول۲-۱۲ طول مراحل نمو و مجموع دوره رشد چند گیاه زراعی در نواحی و تاریخ‌های کاشت مختلف[۱] (دورنبوس و پرویت، ۱۹۷۷).

گیاه	مکان	تاریخ کاشت	مرحله				دوره رشد
			اول	دوم	سوم	چهارم	
جو، گندم و یولاف	هند	نوامبر	۱۵	۲۵	۵۰	۳۰	۱۲۰
	شرق آفریقا	جولای	۱۵	۳۰	۶۵	۴۰	۱۵۰
لوبیا سبز	کالیفرنیا	فوریه و مارس	۲۰	۳۰	۳۰	۱۰	۹۰
	کالیفرنیا و مصر	آگوست و سپتامبر	۱۵	۲۵	۲۵	۱۰	۷۵
چغندرقند	نواحی مدیترانه‌ای	بهار	۱۵	۲۵	۲۰	۱۰	۷۰
	نواحی مدیترانه‌ای	اوایل بهار	۲۵	۳۰	۲۵	۱۰	۹۰
ذرت شیرین	فیلیپین	اوایل مارس	۲۰	۲۰	۳۰	۱۰	۸۰
	نواحی خشک	اوایل فصل خنک	۲۰	۳۰	۵۰	۱۰	۱۱۰
ذرت دانه‌ای	شرق آفریقا	بهار	۳۰	۵۰	۶۰	۴۰	۱۸۰
	جنوب اسپانیا	اوایل بهار	۳۰	۴۰	۵۰	۳۰	۱۵۰
پنبه	مصر	مارس	۳۰	۵۰	۶۰	۵۵	۱۹۵
	تگزاس	بهار	۳۰	۵۰	۵۵	۴۵	۱۸۰
کاهو	نواحی مدیترانه‌ای	بهار	۲۰	۳۰	۱۵	۱۰	۷۵
	نواحی مدیترانه‌ای	اواخر زمستان	۳۰	۴۰	۲۵	۱۰	۱۰۵
نخود	نواحی سرد	اوایل تابستان	۱۵	۲۵	۳۵	۱۵	۹۰
	نواحی مدیترانه‌ای	اواخر زمستان	۲۵	۳۰	۳۰	۱۵	۱۰۰
سورگوم	نواحی خشک	تابستان	۲۰	۳۰	۴۰	۳۰	۱۲۰
	نواحی گرم و خشک	اوایل بهار	۲۰	۳۵	۴۵	۳۰	۱۳۰
لوبیا روغنی	ایالات متحده آمریکا	مه	۲۰	۳۵	۶۰	۲۵	۱۴۰
	ژاپن	اوایل تا اواسط ژوئن	۲۰	۲۵	۷۵	۳۰	۱۵۰
آفتابگردان	نواحی مدیترانه‌ای	بهار	۲۵	۳۵	۴۵	۲۵	۱۳۰
	کالیفرنیا	اوایل تابستان	۲۰	۳۵	۴۵	۲۵	۱۲۵
گوجه‌فرنگی	نواحی خشک	اواخر پاییز	۳۵	۴۵	۷۰	۳۰	۱۸۰
	نواحی مدیترانه‌ای	بهار	۳۰	۴۰	۴۵	۳۰	۱۴۵
خانواده کراسیفر	نواحی مدیترانه‌ای	کشت بهاره	۲۰	۳۰	۲۰	۱۰	۸۰
	نواحی مدیترانه‌ای	کشت پاییزه	۳۰	۳۵	۹۰	۴۰	۱۹۵

۱. مرحله اول شامل سبزشدن و رشد اولیه، مرحله دوم شامل رشد خطی، مرحله سوم از پوشش کامل زمین تا شروع پیرشدن برگ‌ها و مرحله چهارم از شروع پیرشدن تا رسیدگی کامل گیاه است.

و چهارم در گیاه پنبه برای گرگان، بااستفاده‌از مقادیر ارائه‌شده در جدول۲-۱۲ برای شرایط تگزاس، که از لحاظ تاریخ کاشت و طول دوره رشد تقریباً مشابه گرگان است، به‌ترتیب ۳۰، ۵۰، ۵۵ و ۴۵ روز می‌باشد که مجموعاً ۱۸۰ روز است.



شکل۱-۱۲ تعیین مقدار میانگین ضریب گیاهی (k_c) برای مراحل ابتدایی رشد گیاه بااستفاده‌از تبخیرتعرق مرجع و مقدار بارندگی و آبیاری. به‌عنوان مثال، خطوط نقطه‌چین نشان می‌دهد، درصورتی‌که تبخیرتعرق مرجع حدود ۸٫۵ میلی‌متر در روز و میانگین فاصله بین دو آبیاری ۷ روز باشد، ضریب گیاهی مرحله اول رشد حدود ۰٫۳۵ خواهد بود (دورنبوس و پرویت، ۱۹۷۷).

در مرحله اول رشد گیاه، ضریب گیاهی بااستفاده‌از شکل۱-۱۲ و بااستفاده‌از تبخیرتعرق مرجعی که در این مرحله حادث می‌شود و باتوجه به فواصل زمانی مرطوب‌شدن خاک توسط آبیاری یا بارندگی به‌دست می‌آید. برای مثال، اگر پنبه در گرگان در اول ماه مه (۱۱ اردیبهشت) کشت شود، دوره ۳۰ روزه مرحله اول آن در ماه پنجم میلادی رخ می‌دهد، که میانگین تبخیرتعرق مرجع درطی این دوره حدود ۴٫۱۹ میلی‌متر در روز می‌باشد. اگر فرض شود که در ماه مه، هر ۱۰ روز یک‌بار آبیاری یا بارندگی قابل‌ملاحظه صورت می‌گیرد، مقدار ضریب گیاهی برای مرحله اول، حدود ۰٫۳۵ خواهد بود.

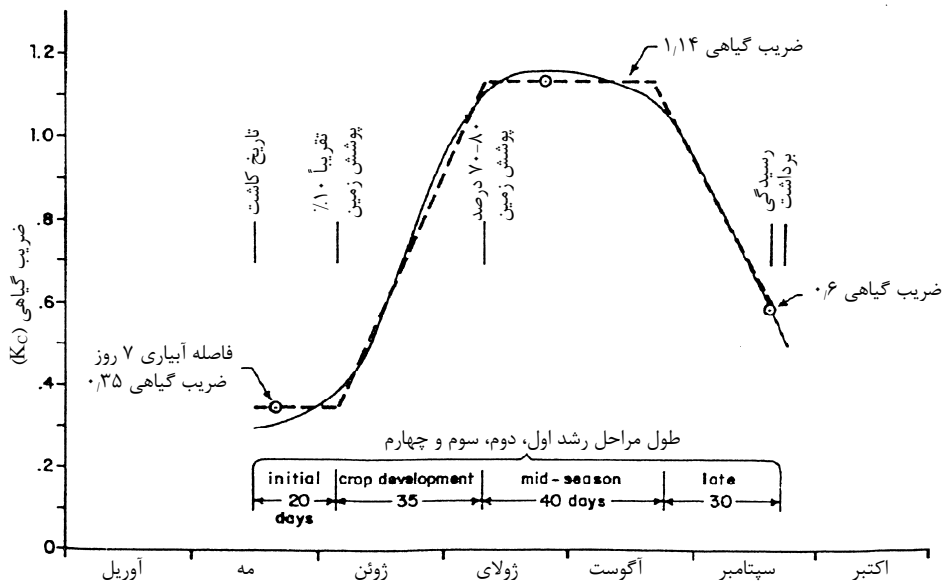
برای مراحل سوم و چهارم رشد گیاه، ضریب گیاهی را می‌توان از جدول‌هایی مانند جدول۳-۱۲ به‌دست آورد. برای مثال، در گرگان، مراحل سوم و چهارم رشد پنبه درطی ماههای هفتم تا دهم سال رخ می‌دهد که معمولاً درطی این دوره رطوبت نسبی (RH) بیشتر از ۵۰٪ و سرعت باد بین ۰ تا ۵ متربرثانیه می‌باشد. بنابراین، ضریب گیاهی پنبه در مرحله سوم و چهارم رشد، به‌ترتیب معادل ۱٫۰۵ و ۰٫۶۵ خواهد بود. لازم‌به‌ذکر است که برای مرحله دوم رشد گیاه، ضریب گیاهی ازطریق درون‌یابی خطی به‌دست می‌آید. شکل۲-۱۲ مقادیر ضریب گیاهی برای ذرت را به‌عنوان نمونه نشان می‌دهد.

جدول۳-۱۲ ضرایب گیاهی مراحل نمو چند گیاه زراعی تحت رطوبت نسبی و سرعت‌های باد متفاوت[۱] (دورنبوس و پرویت، ۱۹۷۷).

نام گیاه	مرحله نمو	رطوبت نسبی (بیشتر از ۵۰٪)		رطوبت نسبی (کمتر از ۵۰٪)	
		سرعت باد ۰-۵	سرعت باد ۵-۸	سرعت باد ۰-۵	سرعت باد ۵-۸
جو، گندم و یولاف	۳	۱٫۰۵	۱٫۱	۱٫۱۵	۱٫۲
	۴	۰٫۲۵	۰٫۲۵	۰٫۲	۰٫۲
لوبیا سبز	۳	۰٫۹۵	۰٫۹۵	۱٫۰	۱٫۰۵
	۴	۰٫۸۵	۰٫۸۵	۰٫۹	۰٫۹
چغندرقند	۳	۱٫۰	۱٫۰	۱٫۰۵	۱٫۱
	۴	۰٫۹	۰٫۹	۰٫۹۵	۱٫۰
ذرت شیرین	۳	۱٫۰۵	۱٫۱	۱٫۱۵	۱٫۲
	۴	۰٫۹۵	۱٫۰	۱٫۰۵	۱٫۱
ذرت دانه‌ای	۳	۱٫۰۵	۱٫۱	۱٫۱۵	۱٫۲
	۴	۰٫۵۵	۰٫۵۵	۰٫۶	۰٫۶
پنبه	۳	۱٫۰۵	۱٫۱۵	۱٫۲	۱٫۲۵
	۴	۰٫۶۵	۰٫۶۵	۰٫۶۵	۰٫۷
کاهو	۳	۰٫۹۵	۰٫۹۵	۱٫۰	۱٫۰۵
	۴	۰٫۹	۰٫۹	۰٫۹	۱٫۰
نخود	۳	۱٫۰۵	۱٫۱	۱٫۱۵	۱٫۲
	۴	۰٫۹۵	۱٫۰	۱٫۰۵	۱٫۱
سورگوم	۳	۱٫۰	۱٫۰۵	۱٫۱	۱٫۱۵
	۴	۰٫۵	۰٫۵	۰٫۵۵	۰٫۵۵
لوبیا روغنی	۳	۱٫۰	۱٫۰۵	۱٫۱	۱٫۱۵
	۴	۰٫۴۵	۰٫۴۵	۰٫۴۵	۰٫۴۵
آفتابگردان	۳	۱٫۰۵	۱٫۱	۱٫۱۵	۱٫۲
	۴	۰٫۴	۰٫۴	۰٫۳۵	۰٫۳۵
گوجه‌فرنگی	۳	۱٫۰۵	۱٫۱	۱٫۲	۱٫۲۵
	۴	۰٫۶	۰٫۶	۰٫۶۵	۰٫۶۵
خانواده کراسیفر	۳	۰٫۹۵	۱٫۰	۱٫۰۵	۱٫۱
	۴	۰٫۸	۰٫۸۵	۰٫۹	۰٫۹۵

۱. ضریب گیاهی مرحله اول بااستفاده‌از شکل ۱-۱۲ و مرحله دوم بااستفاده‌از درون‌یابی تعیین می‌شود. سرعت باد برحسب متربرثانیه است.

حال اگر ضریب گیاهی برای یک ماه معین موردنظر باشد، می‌توان برای وسط آن ماه ضریب گیاهی را پیدا کرده و مورداستفاده قرار داد. برای مثال، در جدول۴-۱۲ آمار هواشناسی، تبخیرتعرق مرجع، تبخیرتعرق گیاه و مقادیر تقریبی ضریب گیاهی پنبه در گرگان در ماههای مختلف سال آورده شده است. در شکل۳-۱۲ نیز مقادیر ضریب گیاهی پنبه به تصویر کشیده شده است.



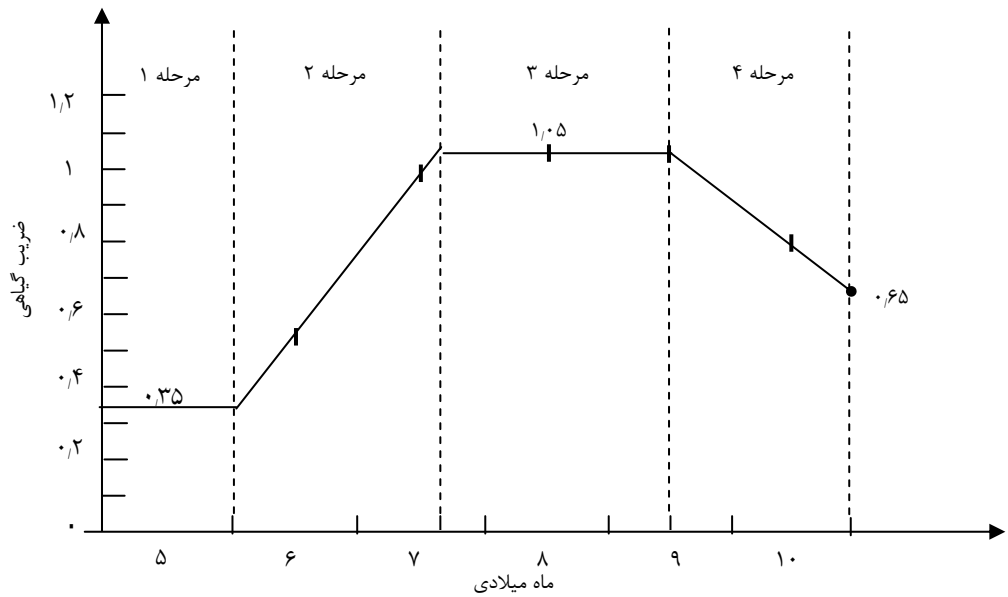
شکل۲-۱۲ نمونه‌ای از ضریب گیاهی (k_c) برای ذرت در مراحل مختلف رشد. مشاهده می‌شود که طول مراحل اول، دوم، سوم و چهارم به‌ترتیب ۲۰، ۳۵، ۴۰ و ۳۰ روز است.

باتوجه به جدول۴-۱۲ مشاهده می‌شود که گرچه بسته به مرحله رشد و درنتیجه ضریب گیاهی، تبخیرتعرق گیاه می‌تواند بیشتر، مساوی و کمتر از تبخیرتعرق مرجع باشد، ولی ازآن‌جایی‌که در قسمت عمده فصل رشد، پوشش کانوپی به‌دلیل کوچک‌بودن بوته‌ها و یا ریزش و پیرشدن برگ‌ها، کامل نبوده و درنتیجه ضریب گیاهی کمتر از یک است، بنابراین، مقدار تبخیرتعرق گیاه عموماً کمتر از تبخیرتعرق مرجع می‌باشد.

طبقه‌بندی کلی وضعیت متغیرهای آب و هوا در جدول۵-۱۲ آورده شده است.

جدول۴-۱۲ آمار هواشناسی، تبخیرتعرق مرجع، تبخیرتعرق گیاه و مقادیر تقریبی ضریب گیاهی پنبه در گرگان.

ماه میلادی	دمای حداکثر (°C)	طول روز (ساعت)	تشعشع رسیده (مگاژول بر مترمربع در روز)		تبخیرتعرق مرجع (میلی‌متر در ماه)	ضریب گیاهی	تبخیرتعرق گیاه (میلی‌متر در ماه)
			بالای اتمسفر	سطح زمین			
۵	۲۷٫۴	۱۳٫۸۸	۳۹٫۹	۱۸٫۹۵	۱۳۰٫۰	۰٫۳۵	۴۵٫۵
۶	۳۱٫۰	۱۴٫۴۳	۴۱٫۷۷	۲۱٫۰۱	۱۴۸٫۵	۰٫۵۵	۸۱٫۷
۷	۳۲٫۶	۱۴٫۲۱	۴۰٫۹۰	۲۱٫۵۹	۱۶۴٫۰	۰٫۹۵	۱۵۵٫۸
۸	۳۳٫۲	۱۳٫۳۵	۳۷٫۳۶	۲۰٫۵۳	۱۵۶٫۹	۱٫۰۵	۱۶۴٫۷
۹	۲۹٫۸	۱۲٫۱۲	۳۱٫۵۶	۱۸٫۰۹	۱۲۶٫۱	۱٫۰۵	۱۳۲٫۴
۱۰	۲۴٫۳	۱۱٫۰۹	۲۴٫۸۸	۱۲٫۳۹	۸۰٫۵	۰٫۷۵	۳۰٫۴



شکل۳-۱۲ ضریب گیاهی (k_c) در مراحل مختلف رشد پنبه در گرگان. توجه شود که در مرحله دوم رشد گیاه، ضریب گیاهی به‌صورت درون‌یابی خطی تعیین می‌شود (از مؤلف).

جدول۵-۱۲ طبقه‌بندی عمومی متغیرهای اقلیمی و آب‌وهوایی دما، رطوبت، باد و تشعشع (دورنبوس و پرویت، ۱۹۷۷).

دما	
گرم	میانگین دما بیشتر از ۳۰°C است
خنک	میانگین دما کمتر از ۱۵°C است
رطوبت	
پایین	میانگین رطوبت نسبی کمتر از ۴۰ درصد
متوسط-پایین	میانگین رطوبت نسبی بین ۵۵-۴۰ درصد
متوسط	میانگین رطوبت نسبی حدود ۵۵ درصد
متوسط-بالا	میانگین رطوبت نسبی بین ۷۰-۵۵ درصد
بالا	میانگین رطوبت نسبی بیشتر از ۷۰ درصد
باد	
آرام	سرعت باد کمتر از ۲ متر در ثانیه
متوسط	سرعت باد بین ۵-۲ متر در ثانیه
شدید	سرعت باد بین ۸-۵ متر در ثانیه
خیلی شدید	سرعت باد بیشتر از ۸ متر در ثانیه
تشعشع	
پایین	نسبت ساعات آفتابی کمتر از ۰٫۶
متوسط	نسبت ساعات آفتابی بین ۰٫۸-۰٫۶
بالا	نسبت ساعات آفتابی بیشتر از ۰٫۸

۱۲-۴ مقدار و زمان آبیاری

به‌طورکلی، میزان آب مورداستفاده در آبیاری را می‌توان براساس مترمکعب در دقیقه یا لیتر بر ثانیه محاسبه کرد. حجم آب مورداستفاده براساس مترمکعب در هکتار یا ارتفاع آب روی خاک و براساس میلی‌متر یا سانتی‌متر بیان می‌شود. هر ۱۰ مترمکعب آب در هکتار معادل ۱ میلی‌متر آب است. بنابراین، برای یک گیاه که میزان نیاز آبی آن حدود ۷۰۰۰ مترمکعب (۷۰۰ میلی‌متر) است و مجموع میزان آب ذخیره‌شده در خاک و بارندگی درطی فصل رشد حدود ۵۰۰۰ مترمکعب (۵۰۰ میلی‌متر) باشد، میزان آب آبیاری موردنیاز حدود ۲۰۰۰ مترمکعب (۲۰۰ میلی‌متر) است (میلر و داناهو، ۱۹۹۰).

در بخش‌های قبلی ذکر گردید که به‌میزان آب خاک بین ظرفیت زراعی و نقطه پژمردگی دائم، آب قابل‌استفاده گفته می‌شود که تنها قسمتی از این آب، که آب سهل‌الوصول نامیده می‌شود، به‌آسانی دراختیار گیاه قرار می‌گیرد. جهت دست‌یابی به‌حداکثر عملکرد، انجام آبیاری گیاه، پس‌از خروج آب سهل‌الوصول ضروری است، که در اکثر گیاهان زراعی پس‌از خروج حدود ۷۵-۵۰٪ از کل آب قابل‌استفاده باید صورت گیرد.

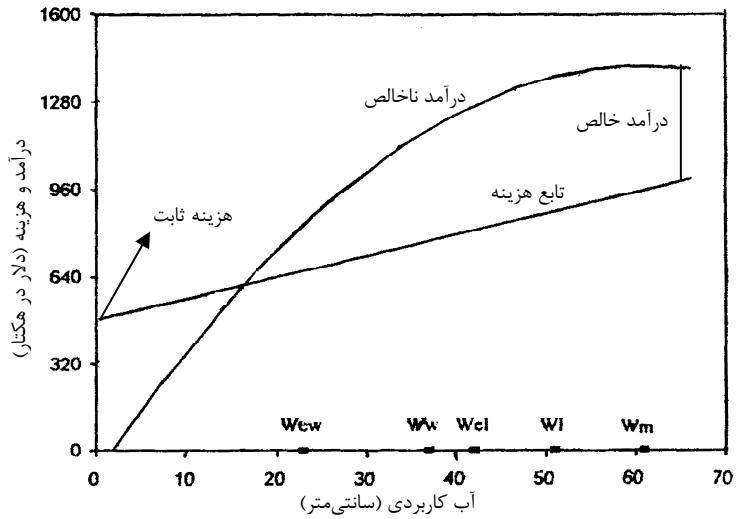
ازآن‌جایی‌که میزان نیاز آبی گیاهان مختلف و میزان تحمل آن‌ها نسبت به خشکی متفاوت است، بنابراین، زمان انجام آبیاری باتوجه به خروج رطوبت از خاک نیز در گونه‌های مختلف گیاهی، ارقام مختلف یک گونه و خاک‌های مختلف، متفاوت است. ذکر این نکته ضروری است که حساسیت گیاهان به کمبود رطوبت و درنتیجه آبیاری درطی مراحل مختلف رشد متفاوت است. باتوجه به اینکه مراحل گلدهی، گرده‌افشانی و تشکیل دانه نسبت به کمبود آب حساسیت بیشتری داشته و کاهش رطوبت درطی این مراحل یا مراحل حساس دیگر سبب کاهش شدید عملکرد می‌شود، بنابراین، آبیاری گیاه درطی این مراحل، عمدتاً باید با خروج مقادیر کمتری از رطوبت قابل‌استفاده خاک صورت گیرد.

نوع بافت خاک، سن گیاه و عمق و توسعه ریشه در تعیین تعداد دفعات انجام آبیاری بسیار مهم است. خاک‌های ریزبافت درمقایسه‌با خاک‌های درشت‌بافت دارای قابلیت نگهداری آب بیشتری بوده و بنابراین انجام آبیاری در خاک‌های ریزبافت را می‌توان با فواصل بیشتر و میزان آب بیشتر در هر نوبت آبیاری انجام داد. این مسئله درمورد سن گیاه و عمق و توسعه ریشه نیز صادق است و با افزایش سن گیاه و عمق ریشه‌ها، بهتراست میزان آب در هر نوبت آبیاری افزایش و تعداد دفعات آبیاری کاهش یابد.

۱۲-۵ کم‌آبیاری[1] و بهینه‌سازی مصرف آب

در کم‌آبیاری، به گیاه موردنظر، کمتر از میزان آبی که جهت دست‌یابی به‌حداکثر عملکرد لازم است، آب داده می‌شود. این‌کار به‌صورت سیستماتیک و عمداً صورت گرفته و هدف از آن، استفاده بهینه و

1. Deficit irrigation



شکل۴-۱۲ تابع درآمد ناخالص و هزینه انجام‌شده درمقابل آب کاربردی در گندم زمستانه. اختلاف بین دو منحنی نشان‌دهنده درآمد خالص می‌باشد. Wm مقدار آب آبیاری موردنیاز جهت به‌حداکثررساندن عملکرد، Wl مقدار آب لازم جهت به‌حداکثررساندن درآمد خالص تحت شرایط محدودیت زمین، Ww مقدار آب لازم جهت به‌حداکثررساندن درآمد خالص در شرایط محدودیت آب و Wew مقدار آب لازم برای کم‌آبیاری است که درآمد خالص برابر شرایط آبیاری کامل تحت شرایط محدودیت آب می‌باشد (انگلیش و راجا، ۱۹۹۶).

اقتصادی از آب موجود است. درواقع، (الف) افزایش راندمان آبیاری، (ب) کاهش هزینه آبیاری و (ج) صرفه‌جویی در مصرف آب جهت استفاده در مکان یا زمانی دیگر از اهداف اصلی کم‌آبیاری می‌باشند. برای درک بهتر مبحث کم‌آبیاری، اشکال و اهداف عمده کم‌آبیاری و استفاده بهینه از آب در قالب شکل۴-۱۲ توضیح داده می‌شود (انگلیش و راجا، ۱۹۹۶).

شکل۴-۱۲ نشان‌دهنده وضعیت تیپیک عملکرد و هزینه در مبحث کم‌آبیاری است و درآمد کل را به‌صورت تابع درجه دوم و آب کاربردی یا هزینه را به‌صورت تابع درجه اول نشان می‌دهد. توجه شود که فاصله بین نقطه شروع خط هزینه برروی محور عمودی از نقطه صفر یا مبدأ مختصات، نشان‌دهنده هزینه‌های ثابت موردنیاز برای انجام آبیاری است. اختلاف بین دو منحنی نشان‌دهنده درآمد خالص می‌باشد. مقدار آب آبیاری موردنیاز جهت به‌حداکثررساندن عملکرد به‌وسیله نقطه w_m مشخص شده است. افزایش آب بیشتر از نقطه w_m سبب افزایش عملکرد نمی‌شود.

با کاهش میزان آب کاربردی نسبت به نقطه w_m، راندمان آب مصرفی افزایش یافته (هدف اول کم‌آبیاری) و افزایش عملکرد به‌ازای واحد آب مصرفی بیشتر خواهد شد. زمانی‌که میزان آب کاربردی به نقطه w_l رسید، درآمد خالص به‌ازای واحد سطح زمین به‌حداکثر می‌رسد. درحقیقت در نقطه w_l شیب

خط هزینه با شیب خط درآمد خالص برابر است و میزان درآمد خالص از هر واحد سطح زمین به‌حداکثر می‌رسد. با افزایش میزان آب به بیشتر از نقطه w_I، افزایش شیب خط هزینه یا آبیاری بیشتر از افزایش شیب خط درآمد ناخالص یا عملکرد می‌باشد و درنتیجه گرچه میزان درآمد ناخالص افزایش می‌یابد، ولی هزینه باشدت بیشتری افزایش یافته و درنتیجه درآمد خالص کاهش می‌یابد. توجه شود که در دامنه بین دو نقطه w_m و w_I کشاورز می‌تواند ازطریق کاهش هزینه (هدف دوم کم‌آبیاری)، از کم‌آبیاری سود ببرد. تعیین دو نقطه w_m و w_I برای گونه‌های مختلف گیاهی و شرایط مختلف مهم بوده و تولیدکننده می‌تواند باتوجه به‌میزان آب و زمین موجود حداکثر بهره را از آب ببرد.

یک نقطه مهم دیگر در شکل مشخص است. اگر آب کاربردی بیشتر کاهش یابد، به نقطه‌ای می‌رسیم که در آن نقطه، درآمد خالص برابر نقطه w_m می‌شود. این نقطه به‌وسیله w_{el} برای موارد با محدودیت زمین نشان داده شده است.

در شرایط عدم‌محدودیت زمین جهت کشت، اگر بتوان آب ذخیره‌شده را جهت کشت قطعه زمین دیگری مورداستفاده قرار داد (باوجود درآمد خالص مشابه به‌ازای واحد سطح زمین)، درآمد خالص کل افزایش بیشتری می‌یابد. در شرایط محدودیت آب و عدم‌محدودیت زمین جهت کشت، این وضعیت برای نقطه w_{ew} صادق است و گرچه در این نقطه میزان درآمد خالص از آن قطعه از زمین کاهش یافته است، ولی با مصرف آب جهت اراضی دیگر، میزان درآمد خالص کل افزایش می‌یابد. درواقع، در شرایطی‌که محدودیت زمین وجود ندارد و تنها محدودیت آب وجود داشته باشد، می‌توان از آب صرفه‌جویی‌شده جهت به‌زیرکشت‌بردن یا مصرف در بخش دیگری از زمین استفاده کرد و درنتیجه درآمد خالص را به‌حداکثر رساند. دراین‌حالت، درآمد خالص کل، که به‌وسیله نقطه w_w نشان داده شده است، برابر نقطه w_m است. درحقیقت با این روش می‌توان در میزان آبی معادل نقطه w_w درآمد خالصی معادل نقطه w_m به‌دست آورد.

واکنش عملکرد دانه به بارندگی و آب آبیاری را می‌توان به‌وسیله رابطه۵-۱۲ بیان کرد:

$$Y(w)= b_0 + b_1 (p+w) + b_2 (p+w)^2 \qquad (۱۲-۵)$$

که در آن، Y عملکرد دانه برحسب تن در هکتار، w آب آبیاری (میلی‌متر)، p نزولات درطی فصل رشد برحسب میلی‌متر و b_0، b_1 و b_2 ضرایب رگرسیون هستند. به‌منظور تعیین مقدار آب موردنیاز تحت شرایط بارندگی متفاوت، می‌توان میزان نزولات در رابطه۶-۱۲ را ثابت درنظر گرفت و واکنش عملکرد به آب آبیاری را تعیین کرد (رابطه۶-۱۲):

$$Y(w)= c_0 + c_1 w + c_2 w^2 \qquad (۱۲-۶)$$

که در آن: $c_0 = b_0 + b_1 p + b_1 p^2$ ،$c_1 = b_1 + 2b_1 p$ و $c_2 = b_2$ هستند.

جهت بهینه‌کردن مدیریت آبیاری، درک صحیح تابع هزینه علاوه بر تابع تولید، ضروری است. تابع هزینه ازطریق رابطه خطی۷-۱۲ بیان می‌شود:

$$c(w)= a_1+ a_2w \qquad (۱۲-۷)$$

که در آن، $c(w)$ هزینه، w آب آبیاری برحسب میلی‌متر و a_1 و a_2 به‌ترتیب هزینه‌های ثابت و متغیر تولید هستند.

در مبحث کم‌آبیاری، با داشتن توابع فوق، میزان آب آبیاری برای موارد مختلف ذکرشده قابل‌تعیین می‌باشد:

(الف) مقدار آب آبیاری برای حصول حداکثر عملکرد از هر واحد سطح زمین (w_m):

$$w_m= c_1 / (-2\ c_2) \qquad (۱۲-۸)$$

(ب) مقدار آب آبیاری برای حصول حداکثر درآمد خالص در شرایط محدودیت زمین (w_1):

$$w_1= (c_1- a_1/p_y)/(-2c_2) \qquad (۱۲-۹)$$

(ج) مقدار آب آبیاری برای حصول حداکثر درآمد خالص در شرایط محدودیت آب (w_w):

$$w_w= [(p_y b_0 - a_1)\ (p_y\ b_2)] - p \qquad (۱۲-۱۰)$$

(د) مقدار آب آبیاری که در آن، درآمد خالص برابر است با درآمد خالص در شرایط آبیاری کامل در شرایط محدودیت آب (w_{ew}):

$$w_{ew}= (-z_2 + [(z_2^2 - 4\ p_y b_2\ (p_y b_0 - a_1)]^{1/2}\ 2p_y b_2 - p \qquad (۱۲-۱۱)$$

که در آن، مقدار z_1 از طریق رابطه۱۲-۱۲ به‌دست می‌آید:

$$Z_2= (p_y\ b_1^2 - 4\ a_1\ b_2 + 4\ p_y\ b_0\ b_2) / 2b_2 \qquad (۱۲-۱۲)$$

مقدار آب آبیاری (W_t) برای رسیدن به عملکرد هدف یا عملکرد مورد انتظار (Y_t) ازطریق رابطه ۱۲-۱۳ بیان می‌شود:

$$W_t = [-(c_1 + (c_1^2 - 4c_y\ (c_0 - Y_t))^{1/2}]/(-2c_2) \qquad (۱۲-۱۳)$$

لازم‌به‌ذکر است که کم‌آبیاری همیشه مؤثر و مفید نبوده و ممکن‌است در بعضی از مواقع تأثیر منفی برروی کیفیت یا کمیت محصول داشته باشد. به‌عنوان مثال، کم‌آبیاری سیب‌زمینی می‌تواند سبب تغییر اندازه و شکل غده شده و درنتیجه روی کیفیت، بازارپسندی و قیمت سیب‌زمینی اثر منفی ایجاد کند. تحت شرایط گرم و خشک در کلزا، کم‌آبیاری ممکن‌است سبب افزایش اسید اروسیک روغن و گلوکوزینولیت کنجاله شده و درنتیجه سبب کاهش کیفیت روغن و کنجاله گردد. درمقابل، تحت تعدادی از شرایط، کم‌آبیاری می‌تواند سبب افزایش کیفیت و کمیت اقتصادی محصول موردنظر شود. به‌عنوان مثال، کم‌آبیاری ممکن‌است سبب افزایش درصد پروتئین گندم و جو، افزایش طول الیاف پنبه و افزایش درصد قند چغندرقند گردد.

برای درک بهتر کم‌آبیاری و بهینه‌سازی مصرف آب و نقش آن در افزایش درآمد خالص، به‌خصوص تحت شرایط محدودیت آب، مقادیر برآورد شده و زمان آبیاری تکمیلی جهت به‌حداکثررساندن عملکرد، درآمد خالص و عملکرد موردانتظار یا هدف تحت شرایط بارندگی مختلف در جدول۶-۱۲ نشان داده شده است (زانگ و اویس، ۱۹۹۹).

جدول۶-۱۲ مقدار و زمان آبیاری تکمیلی جهت به‌حداکثررساندن عملکرد و درآمد خالص تحت شرایط بارندگی مختلف*.

مقدار بارندگی	W_m	W_I	W_w	W_{ew}	W_t	زمان آبیاری
گندم نان						
۲۵۰	۴۳۰	۳۳۶	۲۶۰	۱۶۱	۱۸۰-۲۵۴	طویل‌شدن ساقه، خروج خوشه از برگ پرچم، گلدهی و پرشدن دانه
۳۰۰	۳۸۰	۲۸۶	۲۱۰	۱۱۱	۱۰۸-۲۰۴	طویل‌شدن ساقه، گلدهی یا پرشدن دانه
۳۵۰	۳۳۰	۲۳۶	۱۶۰	۶۱	۵۸-۱۵۵	گلدهی یا پرشدن دانه
۴۰۰	۲۸۰	۱۸۶	۱۱۰	۱۱	۰-۱۴۴	پرشدن دانه
۴۵۰	۲۳۰	۱۳۶	۶۰	۰	۰-۵۵	پرشدن دانه
گندم دوروم						
۲۵۰	۵۱۰	۴۵۴	۳۱۴	۱۸۰	۱۴۴-۲۰۷	طویل‌شدن ساقه، خروج خوشه از برگ پرچم، گلدهی و پرشدن دانه
۳۰۰	۴۶۰	۴۰۴	۲۹۴	۱۳۰	۹۴-۱۵۷	طویل‌شدن ساقه، گلدهی یا پرشدن دانه
۳۵۰	۴۱۰	۳۵۴	۲۴۴	۸۰	۴۴-۱۰۷	گلدهی یا پرشدن دانه
۴۰۰	۳۶۰	۳۰۴	۱۹۴	۳۰	۰-۵۷	پرشدن دانه
۴۵۰	۳۱۰	۲۵۴	۱۴۴	۰	۰	–

*. بارندگی برحسب میلی‌متر، W_m مقدار آب لازم جهت به‌حداکثررساندن عملکرد، W_I مقدار آب لازم جهت به‌حداکثررساندن درآمد خالص تحت شرایط محدودیت زمین، W_w مقدار آب لازم جهت به‌حداکثررساندن درآمد خالص در شرایط محدودیت آب، W_{ew} مقدار آب لازم برای کم‌آبیاری که درآمد خالص برابر شرایط آبیاری کامل تحت شرایط محدودیت آب است و W_t مقدار آب لازم جهت دست‌یابی به عملکرد موردانتظار یا هدف می‌باشند.

۱۳

تنش کمبود آب: توسعه، اثرات، سازگاری

در این فصل می‌خوانیم:

۱-۱۳ انواع خشکی و نحوه توسعه آن‌ها
۲-۱۳ اثرات تنش کمبود آب
۳-۱۳ اثرات تأمین مجدد آب بعد از یک دوره تنش
۴-۱۳ سازگاری و تحمل خشکی

مقدمه

زمانی‌که تلفات آب از گیاه بر اثر تعرق، بیشتر از جذب آب شود، در گیاه کمبود آب حادث شده و گیاه دچار تنش خشکی می‌گردد. تنش آب می‌تواند آناتومی، مورفولوژی، فیزیولوژی و بیوشیمی گیاهان را تحت‌تأثیر قرار دهد و تقریباً بر کلیه جنبه‌های رشدونمو آن‌ها اثر بگذارد. یک گیاه ممکن‌است در سراسر دوره رشد و یا در مراحل خاصی از نمو خود مثل سبزشدن، رشد رویشی، گلدهی، پرشدن دانه و رسیدگی درمعرض تنش کمبود آب باشد، ولی به‌طورکلی در اکثر گیاهان، به‌ویژه گیاهان زراعی، زمان گرده‌افشانی، تلقیح و تشکیل اندام‌های زایشی حساس‌ترین مراحل نسبت به کمبود آب هستند (کوچکی و سلطانی، ۱۳۷۷).

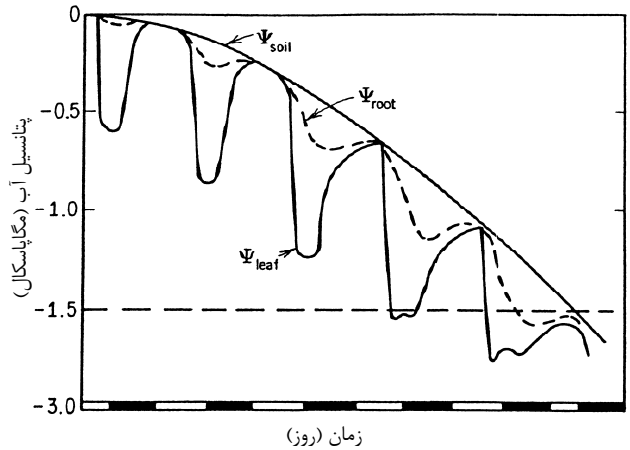
۱-۱۳ انواع خشکی و نحوه توسعه آن‌ها

در بحث خشکی و سازگاری به آن، باید به این نکته توجه شود که منظور از خشکی چه چیزی بوده و الگوی وقوع خشکی چیست؟ به‌طورکلی دو نوع تنش کمبود آب در گیاه و سه نوع اصلی الگوی خشکی در مزرعه و شرایط طبیعی ایجاد می‌شود (لومیس و کانر، ۱۹۹۲).

۱-۱-۱۳ تنش کمبود آب در گیاه

معمولاً دو نوع مهم تنش کمبود آب در گیاه وجود دارد. نوع اول که تنش کمبود آب وسط روز[1] نامیده می‌شود، به‌دلیل تأخیر جذب آب درمقابل تعرق صورت می‌گیرد و اغلب در روزهای آفتابی و گرم حادث می‌شود. این نوع تنش خشکی موقتی بوده و اغلب بیش‌از چند ساعت دوام ندارد و گیاه در غروب و شب بعد، مجدداً آماس خود را باز می‌یابد.

1. Midday deficit



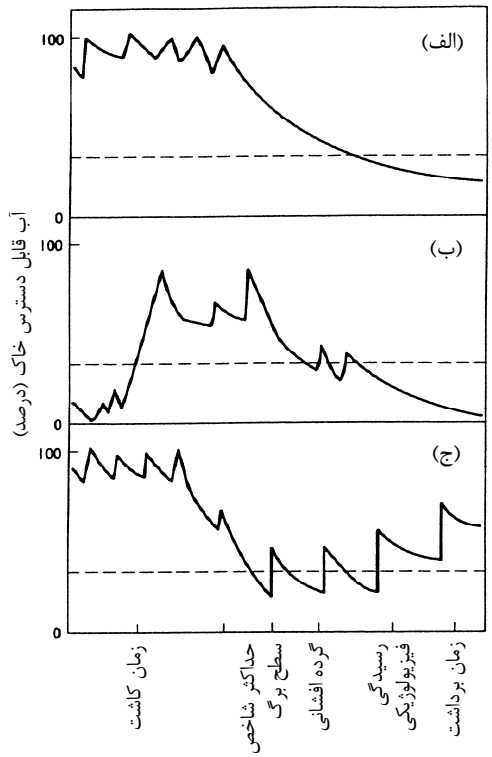
شکل۱-۱۳ تغییرات پتانسیل آب برگ (ψ_{leaf})، ریشه (ψ_{root}) و خاک (ψ_{soil})، در یک خاک درحال خشک‌شدن درطی ۶ روز متوالی (اسلاچر، ۱۹۷۷).

نوع اصلی خشکی، کمبود آب طویل‌المدت[1] است و وقتی به‌وجود می‌آید که دسترسی گیاه به آب به‌تدریج کاهش می‌یابد. در شکل۱-۱۳ توسعه این نوع خشکی در گیاه به‌خوبی نشان داده شده است. درابتدا پتانسیل آب (Ψ_W) برگ در شب بازیابی شده و مساوی پتانسیل آب خاک می‌شود، ولی با خشک‌ترشدن خاک، بازیابی رطوبت ازدست‌رفته کمتر و کمتر می‌گردد. توجه شود که منحنی پتانسیل آب برگ و خاک، در شب‌های اول و دوم کاملاً به‌هم چسبیده بوده، ولی در شب‌های سوم و چهارم از هم جدا می‌شوند. در روزهای سوم و چهارم که خاک خشک‌تر شده و حرکت آب به‌طرف ریشه‌ها خیلی کند است، جذب آب کمتر از تعرق انجام شده است و درنتیجه گیاه پژمرده می‌شود. در این شرایط، پتانسیل آب برگ به زیر ۱٫۵ MPa- می‌رسد، که یک پژمردگی موقتی[2] بوده و با فرارسیدن شب و افزایش پتانسیل آب برگ برطرف می‌شود. در روز پنجم و زمانی‌که پتانسیل آب خاک نیز به کمتر از ۱٫۵- مگاپاسکال می‌رسد، برگ قادر به آماس مجدد در شب نبوده و ممکن‌است با تأمین مجدد آب، گیاه بهبود نیابد و درنتیجه پژمردگی دایم[3] حادث شود (اسلاچر، ۱۹۷۷).

۱۳-۱-۲ الگوهای وقوع خشکی

به‌طورکلی، سه الگوی وقوع خشکی وجود دارد (لومیس و کانر، ۱۹۹۲؛ شکل۲-۱۳). در الگوی اول، در اوایل و اواسط فصل رشد شرایط رطوبتی مناسبی وجود دارد، ولی معمولاً خشکی در انتهای فصل[4]

1. Long.term deficit
2. Transient Wilting
3. Permanent Wilting
4. Terminal drought



شکل۲-۱۳ الگوهای قابلیت دسترسی آب خاک، که نشان‌دهنده سه نوع خشکی است. (الف) خشکی انتهای فصل رشد؛ (ب) خشکی درابتدا و انتهای فصل رشد؛ و (ج) خشکی نامنظم و با تغییرات زیاد بارندگی درطی فصل رشد (لومیس و کانر، ۱۹۹۲).

ایجاد می‌شود. درواقع، با پیشرفت فصل رشد، محیط و خاک خشک‌تر شده و قابلیت دسترسی به آب توسط گیاه کاهش می‌یابد. به‌عنوان مثال، در ایران، در بسیاری‌از نقاط دیم‌کاری کشور چنین الگویی فراهم بوده و در زمستان و اوایل بهار مشکل کمبود آب وجود ندارد، ولی با حرکت به‌سمت اواسط و اواخر بهار و تابستان، خشکی فزاینده‌ای حادث می‌شود.

در الگوی دوم، یک مرحله اولیه و یک مرحله انتهایی خشکی وجود دارد. این الگو در مناطق گرمسیری که دارای بارندگی موسمی هستند، دیده می‌شود. در این مناطق، کاشت گیاه در قبل‌از فصل بارندگی صورت گرفته و معمولاً گیاه در اوائل فصل رشد با تنش کمبود آب مواجه است. مرحله دوم خشکی با نزدیک‌شدن به پایان فصل بارندگی و انتهای فصل رشد، بروز می‌کند.

الگوی سوم وقوع خشکی، حالتی‌است که تغییرات بارندگی در داخل فصل بارندگی زیاد بوده و در هر زمانی درطی فصل رشد، ممکن‌است کمبود آب رخ دهد. معمولاً در بسیاری‌از مناطق نیمه‌مرطوب و نیمه‌خشک می‌توان الگوی سوم وقوع خشکی را مشاهده کرد.

۱۳-۲ اثرات تنش کمبود آب

باتوجه به درجه کمبود آب و طول مدت آن، می‌توان سه نوع پژمردگی آنی[1]، موقتی و دائمی را در گیاهان دید. یک کاهش مختصر در آماس برگ باعث پژمردگی آنی می‌شود، که معمولاً در بسیاری‌از روزهای گرم و خشک، حتی اگر خاک مرطوب باشد، رخ می‌دهد. در این پژمردگی علایم قابل‌رؤیت وجود ندارد. کاهش بیشتر آماس برگ، باعث آویزان‌شدن بیشتر برگ شده و رشد را کاهش خواهد داد. دراین‌حالت، اگر با تأمین مجدد آب، گیاه آماس خود را بازیابد، به آن پژمردگی موقت گویند. اگر کاهش زیاد آماس برگ به‌مدت طولانی ادامه داشته باشد، بعد از تأمین مجدد آب و حتی در اتمسفر اشباع از رطوبت، گیاه آماس خود را باز نیافته، که به آن پژمردگی دائمی می‌گویند (کوچکی و سلطانی، ۱۳۷۷).

۱۳-۲-۱ اثرات آناتومیکی و فیزیولوژیکی

تنش آب تغییرات آناتومیکی و فیزیولوژیکی زیادی در گیاه ایجاد می‌کند و می‌تواند باعث کاهش اندازه سلول‌ها و فضاهای بین‌سلولی، ضخیم‌ترشدن دیواره‌های سلولی و توسعه بیشتر بافت‌های مکانیکی شود. با افزایش تنش آب، فتوسنتز به‌طور قابل‌ملاحظه‌ای کاهش یافته و حتی در سطوح بالاتر تنش می‌تواند به صفر برسد. تنش آب می‌تواند به‌طور مستقیم، ازطریق اثر بر فرایندهای مختلف بیوشیمیایی فتوسنتز و به‌طور غیرمستقیم، ازطریق کاهش جذب دی‌اکسیدکربن، که درنتیجه بسته‌شدن روزنه‌ها حادث می‌شود، بر فتوسنتز اثر بگذارد. درمقابل، عموماً تنفس به کاهش پتانسیل آب سریعاً واکنش نشان می‌دهد، درابتدا سرعت آن افزایش و سپس با تشدید کمبود آب، سرعت آن کاهش می‌یابد.

یک اثر دیگر کمبود آب، کاهش سطح برگ و تشدید پیری برگ است، که درنتیجه آن قابلیت تولید گیاه زراعی کاهش می‌یابد. تأثیر تنش کمبود آب بر کاهش سطح برگ درمقایسه‌با اثر آن بر کاهش فتوسنتز، بیشتر است. برای مثال، مشاهده شده است که تنش آبی که سبب توقف کامل رشد برگ‌ها گردید، سرعت آسیمیلاسیون خالص را تنها ۵۰٪ کاهش داد. این امر نشان می‌دهد که گسترش سطح برگ درمقایسه‌با سرعت آسیمیلاسیون خالص، به تنش آب حساس‌تر است (کوچکی و سلطانی، ۱۳۷۷).

۱۳-۲-۲ واکنش‌های متابولیکی و هورمونی

تقریباً کلیه واکنش‌های متابولیکی سلول تحت‌تأثیر کمبود آب قرار گرفته و حتی نوسانات بسیار کوچک در میزان آب می‌تواند در متابولیسم گیاه اختلال ایجاد کند. تنش آب سبب افزایش واکنش‌های هیدرولیتیک، هیدرولیز نشاسته به قندها و همچنین پروتئین‌ها به اسیدهای آمینه می‌شود. مشاهده شده است که درنتیجه تنش آب، مقدار قند برگ‌های پنبه افزایش و مقدار نشاسته آن‌ها کاهش می‌یابد. تبدیل نشاسته به قندها و تجمع آن‌ها پتانسیل اسمزی سلول را کاهش داده و سبب افزایش قدرت جذب آب

1. Incipient

توسط سلول می‌شود. کمبود آب با افزایش تجزیه ریبونوکلئیک‌اسید (RNA)، سیستم نوکلئیک‌اسید را دچار اختلال می‌کند. این مسئله سبب می‌شود که تولید و فعالیت آنزیم‌ها و درنتیجه پروتئین‌ها کاهش یافته و حتی در تنش‌های شدید ازبین برود.

ازطرفی، مشاهده شده است که وقتی گیاه تحت تنش آب قرار می‌گیرد، تعدادی از هورمون‌ها دچار تغییر می‌شوند. مقدار اسید آبسزیک تا زمانی‌که پتانسیل آب برگ به‌مقدار آستانه‌ای برسد، تغییر نمی‌کند، ولی پس‌از آن با تغییر بیشتر در پتانسیل آب، مقدار اسید آبسزیک به‌طور چشمگیر افزایش پیدا می‌کند. افزایش اسید آبسزیک می‌تواند سبب ریزش برگ‌ها و اندام‌های زایشی گیاه، مانند گل‌ها و میوه‌ها، شود. لازم‌به‌ذکر است که افزایش مقدار اسید آبسزیک بر اثر تنش آب، صرف‌نظر از اینکه تغییرات پتانسیل آب ناشی‌از خشکی خاک، نیاز تبخیری بالا یا شوری باشد، حادث می‌شود.

۱۳-۲-۳ رشد و عملکرد

تنش آب بر کلیه اندام‌های گیاهی به‌طور یکسان اثر نمی‌گذارد. معمولاً بر اثر تنش آب، نسبت برگ به ساقه کاهش یافته و برگ‌های مسن‌تر و برگ‌هایی که در سایه قرار دارند، زودتر از برگ‌های دیگر ازبین می‌روند. کمبود آب باعث آب‌کشیدگی پروتوپلاسم و افت آماس، کاهش تقسیم و گسترش سلول‌ها و درنتیجه کاهش رشد ساقه، برگ و میوه می‌شود. این امکان وجود دارد که کاهش رطوبت خاک تاحد معینی، تنها سبب کاهش رشد اندام‌های رویشی یا ذخیره‌ای گیاه شود، ولی بر عملکرد دانه مؤثر واقع نشود. ازطرفی، تنش رطوبت درطی مرحله رویشی، ممکن‌است سبب تحریک و سرعت‌بخشیدن رشد زایشی در تعدادی از گیاهان شود (کوچکی و سلطانی، ۱۳۷۷).

در اکثر گیاهان زراعی، تنش رطوبت در دوره گلدهی دارای بیشترین اثرات سوء می‌باشد. حتی یک دوره کوتاه تنش آب در زمان گرده‌افشانی، می‌تواند به‌طور چشمگیری تعداد گل‌هایی را که به دانه تبدیل می‌شوند، کاهش دهد. این امر به‌ویژه در گیاهان زراعی که گلدهی محدود دارند و در آن‌ها دوره گرده‌افشانی تا تشکیل بذر نسبتاً کوتاه است، مهم می‌باشد. در چنین گیاهانی، یک تنش کوتاه‌مدت درطی این دوره، می‌تواند سبب کاهش شدید عملکرد دانه شود. در غلات، دوره بحرانی تنش کمبود آب با ظهور سلول‌های مادر گرده شروع شده و بعد از گرده‌افشانی به پایان می‌رسد. در زمان کاکل‌دهی ذرت، مشاهده شده است که وقتی رطوبت خاک تنها به‌مدت دو روز به نقطه پژمردگی دائم می‌رسد، عملکرد دانه ۲۵٪ کاهش می‌یابد. تنش کمبود آب درطی دوره رسیدگی دانه‌ها، معمولاً سبب کاهش تولید و انتقال مواد فتوسنتزی شده و درنتیجه دانه‌ها کوچک و چروکیده می‌شوند.

به‌هرحال، اثر تنش کمبود آب بر عملکرد دانه تاحدود زیادی به بخشی از گیاه که عملکرد قابل‌برداشت را تشکیل می‌دهد، بستگی دارد. در گیاهان علوفه‌ای و گیاهان ذخیره‌ای مانند سیب‌زمینی، اثر تنش آب بر عملکرد، مشابه اثر آن بر رشد گیاه است. زمانی‌که عملکرد از بذور یا میوه‌ها تشکیل می‌شود،

وضعیت بسیار متفاوت است. در تعدادی از گیاهان زراعی نشان داده شده است که ماده خشک ذخیره‌شده در بذرها عمدتاً حاصل فتوسنتز بعد از گلدهی است. بنابراین، اثر تنش آب به مرحله وقوع تنش بستگی دارد و وقوع تنش در مراحل اولیه رشد، ممکن‌است تعداد آغازی‌های تشکیل شده را کاهش دهد.

به‌طورکلی، به‌استثنای زمانی‌که تنش در مراحل بحرانی رخ می‌دهد، اثر تنش بر عملکرد دانه معمولاً کمتر از اثر آن بر رشد گیاه است. ازطرفی، در بعضی از گیاهان زراعی مثل یونجه، وقوع تنش ملایم در طول دوره گلدهی ممکن‌است به‌بذرنشستن و عملکرد دانه را افزایش دهد. این مسئله به افزایش شیرینی شهد گل‌ها بر اثر تنش ملایم آب و درنتیجه افزایش جذب حشرات گرده‌افشان نسبت داده شده است.

زمانی‌که عملکرد یک ترکیب شیمیایی مانند قند، مواد دارویی و الیاف می‌باشد، بخش باارزش گیاه فقط شامل قسمت کوچکی از کل ماده خشک تولیدشده است و تنش ملایم که معمولاً بر رشد اثر می‌گذارد، ممکن‌است هیچ تأثیری بر عملکرد نداشته و حتی آن‌را بهبود بخشد. به‌عنوان مثال، مقدار روغن‌های ضروری نعنا بلافاصله بعد از تنش ملایم آب افزایش می‌یابد، که احتمالاً به‌دلیل افزایش تجزیه نشاسته و پروتئین‌ها و تحریک تشکیل روغن‌های ضروری است. بنابراین، لازم‌است که برای هر گیاه زراعی مراحل تحمل به کمبود آب خاک مشخص شود، به‌طوری‌که در شرایط محدودیت آب، بتوان برنامه‌ریزی آبیاری را طوری انجام داد که حداکثر عملکرد اقتصادی به‌ازای هر واحد آب یا واحد سطح زمین حاصل شود (کوچکی و سلطانی، ۱۳۷۷).

تنش خشکی بسته به گیاه و شدت و زمان وقوع خشکی می‌تواند باعث کاهش قدرت جوانه‌زنی بذر برداشت‌شده گردد (قاسمی-گلعذانی و همکاران، ۱۹۹۷).

۳-۱۳ اثرات تأمین مجدد آب بعد از یک دوره تنش

گرچه در مناطق خشک و حتی نیمه‌خشک، مواردی وجود دارد که گیاهان دچار آب‌کشیدگی کامل شده و ازبین می‌روند، اما عموماً گیاهان با دوره‌های تنش کمبود آب، که طول و شدت آن‌ها متغیر است، برخورد می‌کنند. به‌هرحال، ازآن‌جایی‌که معمولاً کشاورزان قادر به کنترل کامل زمان انجام آبیاری نیستند و یا نمی‌توانند آب کافی دراختیار زراعت خود قرار دهند، دوره‌های تنش کمبود آب حتی در زراعت‌های فاریاب نیز رخ می‌دهد.

نیاز به آب برای آبیاری گیاهان دیگر در همان زمان، نیاز به صرفه‌جویی در مصرف آب، شرایط استثنایی اتمسفر و نیاز زیاد آن برای تبخیر آب، ازجمله مشکلاتی است که ممکن‌است در تأمین آب برای گیاه به‌وجود آید. بنابراین، آگاهی از واکنش‌های گیاه به تأمین مجدد آب، بعد از دوره‌های تنش با شدت و زمان متفاوت و در مراحل مختلف رشد، حائزاهمیت است.

به‌طورکلی، واکنش گیاهان به تأمین مجدد آب، به شدت و طول دوره تنش بستگی دارد و باتوجه به گونه‌های مختلف گیاهی، ارقام مختلف یک گونه، مراحل مختلف رشد و شرایط مختلف محیطی متغیر

است. معمولاً با کاهش مقدار رطوبت به کمتر از یک سطح معین، سرعت فتوسنتز به‌تدریج کاهش می‌یابد، که ناشی‌از آب‌کشیدگی پروتوپلاسم، کاهش پتانسیل فشاری، بسته‌شدن روزنه‌ها و کاهش تأمین دی‌اکسیدکربن است. وقوع سریع شرایط کمبود آب بیشتر از وقوع آرام آن بر سرعت فتوسنتز اثر منفی دارد.

در تعدادی از تنش‌های شدید یا طولانی‌مدت، ممکن‌است توانایی روزنه‌ها ازنظر بهبودیافتن بعد از وقوع شرایط تنش رطوبتی دچار اختلال شده و گیاه نتواند حتی بعد از تأمین مجدد آب و آماس کامل فعالیت‌های طبیعی خود را باز یابد. به‌نظر می‌رسد که بین گیاهان مختلف ازنظر توانایی بهبود روزنه‌ها بعد از تنش آب، تنوع قابل‌ملاحظه‌ای وجود داشته و این امر ممکن‌است در تحمل آن‌ها به خشکی مؤثر باشد. به‌عنوان مثال، توانایی بهبود بهتر و سریع‌تر روزنه‌ها بعد از تنش آب، یکی‌از دلایل اصلی تحمل بیشتر سورگوم به تنش خشکی نسبت به ذرت، ذکر شده است.

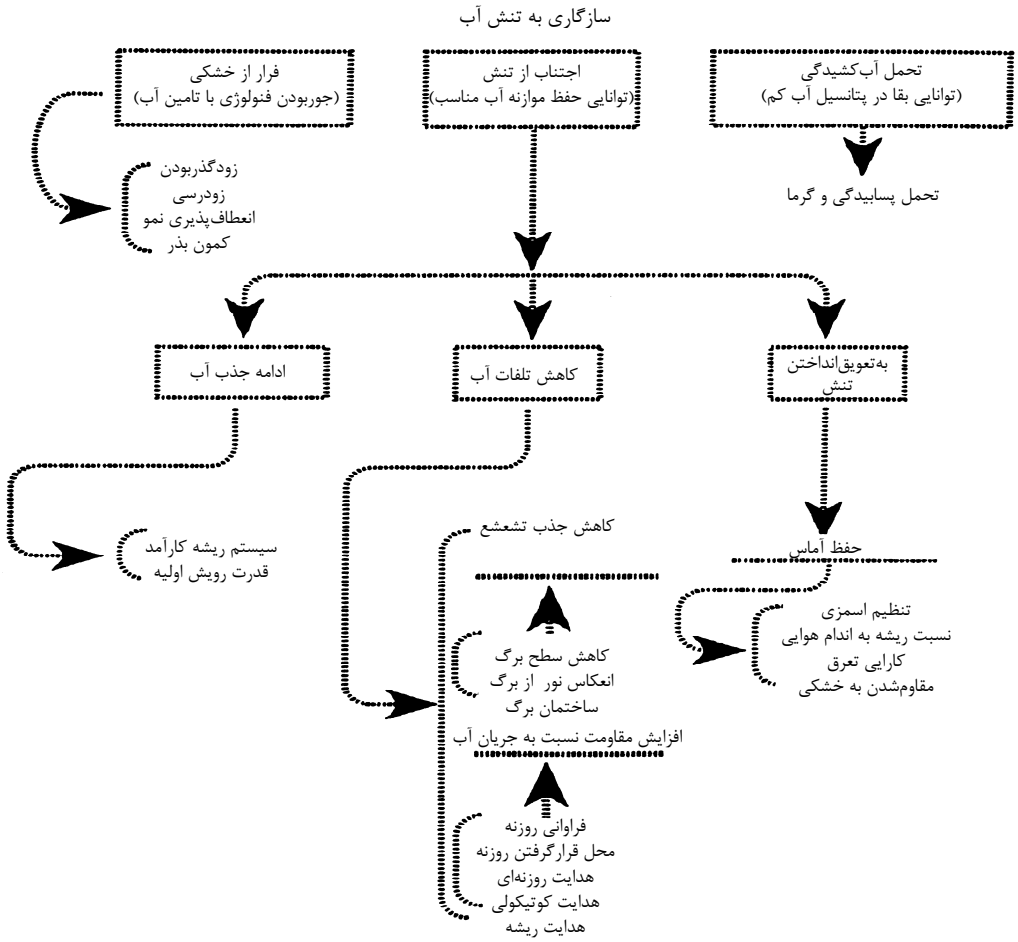
نکته قابل‌توجه این‌است‌که اگر تأمین مجدد رطوبت به فاصله کوتاهی قبل‌از وقوع مرگ گیاه صورت گیرد، فعالیت‌های متابولیکی بلافاصله به‌حالت طبیعی بر نمی‌گردند. ازبین‌رفتن ریشه‌های مویی و چوب‌پنبه‌ای‌شدن ریشه‌ها ازطریق کاهش ظرفیت جذب آب در گیاه، می‌تواند سبب تأخیر بهبود گیاه بعد از تنش آب شود. به‌هرحال، بهبود گیاه بعد از تنش شدید آب به مرحله رشدی که در آن، تنش رخ داده است، بستگی دارد.

کربوهیدرات‌ها شامل قندها، نشاسته و تاحدودی سلولز بوده و ارزان‌ترین و فراوان‌ترین منبع کالری در تغذیه بشر هستند. این امکان وجود دارد که در طول دوره‌های خشکی، کربوهیدرات‌ها به‌دلیل افزایش تنفس تلف شوند. بنابراین، کاهش فتوسنتز و افزایش تنفس می‌توانند باعث کاهش ذخایر کربوهیدرات گیاه شوند. کاهش رشد رویشی و کاهش استفاده از کربوهیدرات‌ها در رشد، ممکن‌است تاحدودی به‌دلیل کاهش ذخایر کربوهیدرات گیاه باشد. با کاهش موادغذایی قابل‌دسترس برای فرایندهای مختلف بیوشیمیایی، ممکن‌است تغییرات مهمی در ترکیب شیمیایی گیاه رخ دهد.

در شرایط تنش آب، هیدرولیز نشاسته به‌علت افزایش فعالیت آنزیم آمیلاز که نشاسته را تجزیه می‌کند، تسریع شده و غلظت قند افزایش می‌یابد. در گیاهان واقع درمعرض کمبود آب، این مسئله سبب کاهش نسبت نشاسته به قند می‌شود. این اثرات ممکن‌است حتی در مواردی که تنش رطوبت موجب پژمردگی گیاه نمی‌شود، مشاهده شود (کوچکی و سلطانی، ۱۳۷۷).

۱۳-۴ سازگاری و تحمل خشکی

در مناطق خشک و نیمه‌خشک، گیاهان در مراحل مختلف نمو خود، به‌طور مکرر درمعرض کمبود آب قرار دارند و در طول تکامل مکانیسم‌هایی را برای سازگاری و تحمل آن کسب کرده‌اند، گرچه عموماً به‌رغم این سازگاری‌ها، کمبود آب اثرات سوئی بر گیاهان داشته و ممکن‌است برخی‌از این اثرات برگشت‌ناپذیر باشند.



شکل۳-۱۳ مکانیسم‌های سازگاری به خشکی در گیاهان. گریز یا فرار از دوره خشکی، اجتناب از خشکی و بقا در خشکی سه مکانیسم عمده سازگاری و تحمل گیاهان به خشکی هستند (کوچکی و سلطانی، ۱۳۷۷).

به‌طورکلی، توانایی یک گیاه برای رشد رضایت‌بخش در نواحی با کمبود آب را تحمل به خشکی می‌گویند. تغییرات ساختمانی و فیزیولوژیکی را که احتمال بقا و تولید گیاه در یک محیط خاص را افزایش می‌دهند، سازگاری می‌گویند. سازگاری می‌تواند وراثت‌پذیر یا غیرقابل‌توارث باشد. تطابق[1] عبارت از توانایی سازگارشدن تدریجی به شرایط محیطی جدید است.

تحمل به خشکی ناشی‌از تعدادی از مکانیسم‌های سازگاری بوده (کوچکی و سلطانی، ۱۳۷۷؛ شکل۳-۱۳) و عموماً گریز یا فرار از دوره خشکی، اجتناب از خشکی و بقا در خشکی سه مکانیسم عمده سازگاری و تحمل گیاهان به خشکی هستند. در شرایط اجتناب از خشکی، حفظ یک موازنه

1. Acclimation

آب مناسب در داخل گیاه که درنتیجه آن اثرات منفی خشکی به تعویق می‌افتد، لازم است. به‌هرحال، بیشتر مکانیسم‌های تحمل به خشکی بدون‌هزینه نبوده و می‌توانند فتوسنتز، رشد محصول و عملکرد را کاهش دهند.

۱-۴-۱۳ فرار از خشکی

گیاهان زودگذر

گریز از خشکی ساده‌ترین راه سازگاری گیاهان به شرایط بیابانی است. بسیاری‌از گیاهان بیابانی در شروع فصل بارندگی جوانه زده و دارای یک دوره رشد فوق‌العاده کوتاه هستند، به‌طوری‌که دوره حیات آن‌ها فقط به دوره بارندگی منحصر می‌شود. دوره بین جوانه‌زدن تا رسیدگی در این گیاهان پنج تا شش هفته است. در سال‌هایی با بارندگی بیشتر، این گیاهان ممکن‌است به‌وفور رشد کنند، درصورتی‌که در سال‌هایی که بارندگی خیلی کم است، معمولاً به‌شکل بذر یا میوه به خواب می‌روند (کوچکی و سلطانی، ۱۳۷۷).

به‌هرحال، تنها گونه‌های معدودی از گیاهان زراعی دارای چنان فصل رشد کوتاهی هستند که بتوان آن‌ها را مثل گیاهان زودگذر دانست. بعضی از ارقام ارزن، که می‌توانند طی ۶۰ روز به مرحله رسیدگی برسند، از این قاعده مستثنی بوده و حتی زودرس‌ترین ارقام اکثر گیاهان زراعی از دوره رشد طولانی‌تری برخوردار هستند و معمولاً در طول حیات خود یک یا چند دوره تنش رطوبتی را تجربه می‌کنند.

زودرسی

ازآن‌جایی‌که زودرسی گیاه می‌تواند تعداد دوره‌های تنش خشکی را کاهش دهد و معمولاً ارقام زودرس از تنش خشکی انتهایی اجتناب می‌کنند، بنابراین، زودرسی به‌خصوص در مناطق خشک و نیمه‌خشک و مناطق دارای تنش خشکی انتهای فصل رشد، صفت مهم و غالباً مطلوبی است (سلطانی و همکاران، ۱۳۷۸). مشاهده شده است که در شرایط تنش رطوبتی انتهای فصل رشد، هر روز زودرسی می‌تواند عملکرد دانه گندم، جو و تریتیکاله را به‌میزان ۳۰ کیلوگرم در هکتار افزایش دهد.

ازطرفی، باید توجه داشت که معمولاً زودرسی پتانسیل عملکرد گیاه را به‌وسیله کاهش مقدار ماده خشک موجود در مرحله گرده‌افشانی و کاهش تعداد مقصدهای موجود برای پرشدن در بعد از گرده‌افشانی، کاهش می‌دهد. بنابراین، کاهش دوره رشد برای مقابله با خشکی، باتوجه به شرایط مختلف می‌تواند تأثیر دوگانه مثبت و منفی بر عملکرد دانه داشته باشد. لازم‌به‌ذکر است که هر مکانیسمی که بتواند طول دوره پرشدن دانه را بدون‌تغییر در طول دوره رشد افزایش دهد، غالباً می‌تواند در مناطق با رطوبت کم و تنش خشکی انتهای فصل رشد، سبب افزایش عملکرد دانه شود. کاهش طول دوره و میزان رشد رویشی گیاه تا یک حد معین و حفظ رطوبت جهت مرحله زایشی و پرشدن دانه‌ها، در بهبود عملکرد دانه گیاهان زراعی، در محیط‌هایی با رطوبت محدود و تنش خشکی انتهای فصل رشد، بسیار مؤثر است (کوچکی و سلطانی، ۱۳۷۷).

انعطاف‌پذیری نمو

انعطاف‌پذیری نمو، مکانیسمی است که درنتیجه آن طول دوره رشد گیاه بسته به شدت و زمان وقوع کمبود آب، تغییر می‌یابد. درواقع، انعطاف‌پذیری نمو موجب تطبیق رشد با فراهمی رطوبت می‌شود، که عمدتاً در ارقام رشد نامحدود یا ارقامی که رشد رویشی پس‌از شروع رشد زایشی متوقف نشده و همزمان با آن ادامه دارد، مشاهده شده و تحت تعدادی از شرایط می‌تواند به‌عنوان یک مزیت محسوب شود. به‌عنوان مثال، این امکان وجود دارد که تنش آب سبب القای زودرسی در گیاه شود، که این امر در سال‌های خشک یک مزیت محسوب می‌شود. ازطرفی، در سال‌های مرطوب‌تر انعطاف‌پذیری نمو سبب تأخیر در رسیدگی شده و گیاه می‌تواند از دوره رشد طولانی‌تر، بهره برده و درنتیجه عملکرد بیشتری تولید کند.

بنابراین، درحالی‌که ایجاد ارقام زودرس برای مناطقی که بارندگی فصلی یا سطوح رطوبت خاک آن‌ها قابل‌پیش‌بینی است، مفید می‌باشد؛ در سایر موارد که تأمین رطوبت گیاه قابل‌پیش‌بینی نیست، انعطاف‌پذیری فنولوژی بهتر از زودرسی است. بسیاری‌از گیاهان زراعی دارای درجه‌ای از انعطاف‌پذیری نمو هستند که آن‌ها را قادر می‌سازد از شرایط مساعدتر استفاده ببرند. حتی در یک گیاه زراعی رشدمحدود مثل گندم، اگر خشکی رخ ندهد و زمان وقوع رسیدگی فیزیولوژیکی طولانی‌تر شود، تعداد پنجه حامل خوشه، تعداد سنبلچه و گل و اندازه دانه‌ها می‌تواند افزایش یابد. مشاهده شده است که برخی‌از ارقام ارزن مروارید با به‌تأخیرانداختن گلدهی و تحریک رشد پنجه‌های ثانویه، به خشکی واکنش نشان می‌دهند. در شرایط تنش رطوبتی، به‌نظر می‌رسد برتری ماش نسبت به بقولات دیگر، به‌واسطه توانایی ماش در به‌تأخیرانداختن نمو تحت این شرایط باشد، به‌طوری‌که گلدهی و تشکیل غلاف بعد از تأمین مجدد رطوبت، از سر گرفته می‌شود (کوچکی و سلطانی، ۱۳۷۷).

مشاهده شده است که در شرایط تنش آب، ارقام رشد نامحدود پنبه درمقایسه‌با انواع رشدمحدود عملکرد بیشتری تولید کردند، ولی این برتری با افزایش تأمین آب کاهش پیدا کرد. به‌هرحال، نکته قابل‌توجه این‌است‌که نامحدودبودن رشد معایبی نیز دارد. در گیاهان زراعی رشد نامحدود ممکن‌است در پایان فصل و در زمان برداشت، بخش مهمی از گیاه به‌دلیل آسیب زیاد تأخیر در برداشت، که به‌سبب منتظرماندن جهت رسیدگی قسمت‌های جوان‌تر صورت می‌گیرد و همچنین عدم‌رسیدگی بخش‌هایی از بوته ازدست برود. به‌طورکلی، در کشاورزی مدرن و معیشتی که امکان وقوع کمبودهای موقتی و آنی آب وجود دارد، انعطاف‌پذیری نمو می‌تواند یک مزیت باشد، اما لزوم برداشت مکانیکی معمولاً به تولید ارقام رشدمحدود نیازمند است.

خواب بذر

بذر بسیاری‌از گونه‌های گیاهی که در مناطق دارای فصول گرم و خشک می‌رویند، در دماهای بالا قادر به جوانه‌زنی نبوده و درنتیجه بر اثر دمای بالا ازبین نمی‌روند. در بسیاری‌از گیاهان بیابانی، فرایند جوانه‌زدن

می‌تواند در مراحل مختلفی، بین مرحله جذب آب توسط بذر و ظهور ریشه‌چه و ساقه‌چه در گیاهچه، متوقف شده و مجدداً از سر گرفته شود. بذور تاحدی مرطوب شده، ممکن‌است بدون ازدست‌دادن قابلیت حیات خود تا مدتی باقی مانده و سپس جوانه بزنند. همچنین، این امکان وجود دارد که بذور آب جذب کرده و سپس بدون ازدست‌دادن قابلیت حیات خود مجدداً به خواب ثانویه[1] فرو روند و یا اینکه بعد از مرطوب‌شدن، بدون ازدست‌دادن قابلیت جوانه‌زنی خود، به‌طور کامل خشک شوند (کوچکی و سلطانی، ۱۳۷۷).

به‌نظر می‌رسد که وجود مواد بازدارنده جوانه‌زنی در چنین بذرهایی یک سیستم باران‌سنج داخلی را برای آن‌ها ایجاد کرده باشد و عمدتاً این بذور تنها در شرایطی جوانه می‌زنند که بارندگی کافی نازل شده و مواد بازدارنده جوانه‌زنی شسته شده باشند. همچنان‌که بذر جوانه می‌زند، واکوئل‌ها در داخل سلول‌ها تشکیل شده و درنتیجه تحمل به خشکی با جوانه‌زنی بذر و قبل‌از سبزشدن، به‌مقدار زیادی کاهش می‌یابد.

۱۳-۴-۲ اجتناب از تنش

در شرایط محدودیت آب، گیاه می‌تواند به‌وسیله افزایش متناسب جذب آب و محدود ساختن تعرق قبل یا بلافاصله بعد از تنش، از اثرات تنش اجتناب کرده و در داخل خود یک موازنه آبی مناسب را حفظ کند (کوچکی و سلطانی، ۱۳۷۷).

تداوم جذب آب

به‌طورکلی در گیاهان، سیستم ریشه‌ای توسعه‌یافته با تحمل به خشکی ارتباط دارد. در گیاهان یک‌ساله مناطق گرمسیری خشک، ریشه ممکن‌است ۴۰-۳۰٪ کل ماده خشک گیاه را شامل شود، درصورتی‌که این نسبت در گونه‌های چندساله بیابانی ممکن‌است به ۹۰٪ برسد. در نقطه مقابل، گونه‌های زودگذر یک‌ساله که درطی دوره‌های مرطوب کوتاه مدت یا در گودال‌هایی که در آن‌ها آب جمع می‌شود، رشد می‌کنند، از سیستم ریشه‌ای ضعیف برخوردار هستند. نکته جالب‌توجه این‌است‌که در گیاهان خشکی‌پسند، هرچه محیط خشک‌تر باشد، تمایل به افزایش توسعه ریشه و کاهش توسعه اندام‌های هوایی بیشتر است.

وضعیت ریشه‌دهی بستگی به‌میزان آب موجود در خاک دارد. در شرایط وجود رطوبت کافی در خاک، افزایش عمق ریشه‌دهی می‌تواند سبب افزایش عملکرد شود، درصورتی‌که درصورت عدم‌وجود رطوبت کافی، معمولاً افزایش ریشه‌دهی بدون‌مزیت بوده یا مزیت ناچیزی دارد. به‌عنوان مثال، بااستفاده‌از یک مدل شبیه‌سازی گیاهان زراعی، مشاهده شده است که در یک‌سوم سال‌های یک مطالعه ۳۰ ساله، سیستم ریشه عمیق‌تر سبب افزایش ۲۰درصدی عملکرد سورگوم گردید، درحالی‌که در سال‌های مرطوب‌تر و سال‌های خیلی خشک، که به‌ترتیب محدودیت آب وجود نداشته یا هیچ آبی در پروفیل خاک موجود نبود، افزایش عمق ریشه‌دهی بر عملکرد بی‌تأثیر بود.

1. Secondary dormancy

به‌هرحال، رشد بیشتر ریشه و نگهداری آن، به‌مقدار بیشتری مواد پرورده نیاز دارد که ممکن‌است در غیراین صورت برای رشد اندام‌های هوایی و عملکرد مورداستفاده قرار گیرد. احتمالاً در شرایطی‌که هرساله ریشه‌ها بتوانند کل آب قابل‌دسترس خاک را خارج کنند، گزینش درجهت یک سیستم ریشه کوچکتر می‌تواند ازطریق کاهش هزینه مواد فتوسنتزی سبب افزایش عملکرد شود. ازطرفی، ازآن‌جایی‌که وزن خشک ریشه کم بوده و بخش بسیار کوچکی از کل وزن خشک گیاه را تشکیل می‌دهد، بنابراین، به‌نظر می‌رسد که مزیت ناشی‌از صرفه‌جویی مواد پرورده به‌وسیله کاهش عمق ریشه‌دهی، ناچیز بوده و اهمیت چندانی نداشته باشد.

در شرایطی‌که خشکی از نوع انتهایی باشد، به‌دلیل افزایش تخلیه رطوبت قابل‌دسترس خاک در اوایل فصل رشد و درنتیجه افزایش احتمال وقوع تنش‌های بعدی، افزایش عمق و تراکم ریشه می‌تواند نامطلوب باشد. در غلات معتدله، زمانی‌که لایهٔ فوقانی خاک مرطوب است، ریشه‌های طوقه‌ای به‌سرعت توسعه یافته و سبب افزایش عرضه آب به اندام‌های هوایی و درنتیجه افزایش رشد می‌شوند. با خشک‌شدن لایه فوقانی خاک، ریشه‌های جانبی که به‌عمق خاک نفوذ می‌کنند، آب را از لایه‌های تحتانی خاک جذب کرده و دراختیار گیاه قرار می‌دهند.

کاهش تلفات آب

متداول‌ترین راه تنظیم موازنه آب و حفظ آماس در گیاهان، کاهش تلفات آب است. کاهش جذب تشعشع و افزایش مقاومت روزنه‌ای، کوتیکولی و ریشه از مهم‌ترین مکانیسم‌های کاهش تلفات آب در گیاه هستند.

کاهش جذب تشعشع

کاهش سطح برگ، کوچک نگاه‌داشتن اندام‌های هوایی، حرکت فعال برگ، انعکاس نور از برگ، ریشک و ریزش برگ از مهم‌ترین روش‌های کاهش تلفات آب در گیاهان خشکی پسند هستند. بسیاری‌از گونه‌های گیاهی بیابانی مانند آرتمیزیا[1] دارای دو نوع برگ هستند. برگ‌های بزرگ و زمستانه در پایان فصل بارندگی ریزش یافته و برگ‌های کوچک و تابستانی جایگزین آن‌ها می‌شوند. ازطرفی، درحالی‌که مکانیسم‌های کاهش سطح برگ ازطریق حفاظت آب، باعث افزایش بقای گیاه می‌شوند، در شرایط وقوع تنش‌های موقتی و بعد از تأمین مجدد آب می‌توانند برای دست‌یابی به‌حداکثر تولید مضر باشند.

به‌طورکلی، برای اکثر گیاهان، کاهش جذب تشعشع و کاهش سرعت تعرق که بر اثر مکانیسم‌های کاهش سطح برگ ایجاد می‌شود، می‌تواند اثر منفی بر عملکرد داشته باشد و معمولاً به‌حداکثر رسیدن سطح برگ تا یک مقدار شاخص سطح برگ حدود ۳، می‌تواند به‌عنوان یک صفت خوب مدنظر قرار گیرد. بنابراین، نقش کاهش سطح برگ یا ریزش آن در افزایش یا کاهش عملکرد به نوع و میزان تنش خشکی و گونه گیاهی بستگی دارد. در شرایط وقوع خشکی انتهای فصل رشد، کاهش سطح برگ، احتمال ازبین‌رفتن

1. *Artemisia herba-alba*

گیاه در قبل‌از رسیدگی را کاهش داده و درنتیجه یک صفت مفید است، درصورتی‌که در شرایط خشکی موقتی کاهش سطح برگ یا ریزش آن یک صفت نامناسب به‌شمار می‌آید (سلطانی و گالشی، ۲۰۰۲).

ساده‌ترین شکل کاهش سطح برگ، لوله‌ای‌شدن، تاخوردن و پژمردگی برگ‌ها در زمان وقوع تنش کمبود آب است. این حرکات برگ‌ها به کاهش بار حرارتی گیاه و تلفات آب کمک می‌کند. مشاهده شده است که لوله‌ای‌شدن برگ‌ها در شرایط نیمه‌خشک و بیابانی، تعرق گیاه را به‌ترتیب ۵۵ و ۷۵٪ کاهش می‌دهد. بعضی از ژنوتیپ‌های سورگوم و ذرت، وقتی درمعرض تنش شدید قرار می‌گیرند، برگ‌های خود را لوله‌ای کرده و سپس دو یا سه روز بعد از تأمین مجدد رطوبت، رشد خود را ازسرمی‌گیرند. این صفت برای گیاهانی که در شرایط وقوع خشکی موقت رشد می‌کنند، یک صفت مفید به‌شمار می‌آید. به‌هرحال، این حرکات برگ فقط در شرایط وقوع تنش انجام شده، برای گیاه هزینه‌بر نبوده و برگشت‌پذیر است.

خصوصیات مختلف مورفولوژیکی برگ به کاهش سرعت تعرق کمک کرده و ممکن‌است بر رشد، عملکرد و بقای گیاه در شرایط خشکی تأثیر بگذارد. در این ارتباط، وجود برگ‌های دارای کوتیکول ضخیم، سطوح موم‌دار، روزنه‌های فرورفته در حفره‌های سطح برگ و وجود کرک می‌تواند مؤثر باشد. برگ‌های کوچک، ضخیم و همیشه‌سبز یکی‌از خصوصیات مهم سازگاری به اقلیم‌های مدیترانه‌ای خشک می‌باشد. در بعضی از گونه‌های گیاهی، خشکی می‌تواند تولید کرک‌های اپیدرمی را تحریک کند، که این کرک‌ها ازطریق افزایش آلبیدوی سطح برگ (افزایش انعکاس نور از سطح برگ) سبب کاهش تعرق می‌شوند.

در مناطق گرم و خشک معمولاً عملکرد ارقام ریشک‌دار گندم درمقایسه‌با ارقام فاقد ریشک بیشتر است. ریشک‌ها دارای کلروپلاست و روزنه بوده و بنابراین می‌توانند فتوسنتز نمایند. سهم ریشک‌ها از کل وزن خشک دانه می‌تواند به ۱۲٪ برسد. معمولاً سرعت تعرق در ریشک‌ها چندبرابر کمتر از برگ پرچم و پوشش‌های دانه است. مشاهده شده است که ریشک‌ها، گرچه می‌توانند حدود ۸۰–۴۰٪ کل فتوسنتز خوشه را شامل شوند، ولی فقط ۲۰–۱۰٪ تعرق خوشه را تشکیل می‌دهند. بنابراین، وجود تعداد زیاد ریشک در خوشه غلات می‌تواند به‌عنوان یک صفت مقاوم به خشکی درنظر گرفته شده و از این نظر گندم تتراپلویید بر هگزاپلویید و جو شش‌ردیفه بر دوردیفه برتری دارد.

افزایش مقاومت نسبت به جریان آب در گیاه. واکنش سریع روزنه‌ها نسبت به تغییر رطوبت هوا و بسته‌شدن آن‌ها در واکنش به کاهش پتانسیل آب خاک، به‌ترتیب اولین و دومین مکانیسم دفاعی گیاه درمقابل تنش رطوبت می‌باشند. هر دو مکانیسم ذکرشده ممکن‌است بر فتوسنتز تأثیر منفی داشته و درنتیجه صرفه‌جویی در آب به‌وسیله بسته‌شدن روزنه‌ها برای گیاه هزینه داشته و حتی ممکن‌است باعث گرسنگی گیاه تحت شرایط تنش خشکی شود.

نکته قابل‌توجه این‌است‌که درمقایسه‌با اثرات برگشت‌ناپذیر کاهش سطح برگ، که در قسمت قبلی شرح داده شد، کاهش هدایت روزنه‌ای ازطریق کاهش تلفات آب و کاهش خطر تخلیه رطوبت خاک در قبل‌از رسیدگی، باعث پایداری عملکرد می‌شود. به‌عنوان مثال، تحمل به خشکی در سورگوم و بعضی از واریته‌های ذرت و بادام زمینی تاحدودی به توانایی روزنه‌های آن‌ها برای از سرگیری فعالیت طبیعی خود بعد از اتمام تنش خشکی، نسبت داده شده است.

وجود روزنه‌های کمتر می‌تواند سبب کاهش ازدست‌رفتن آب ازطریق آن‌ها شود. برخی گیاهان بیابانی در هر سانتی‌مترمربع سطح برگ کمتر از ۱۰۰ روزنه دارند، درحالی‌که در گیاهان مزوفیت این رقم به ۱۰۰۰۰ روزنه در هر سانتی‌مترمربع بالغ می‌شود. در بسیاری‌از گونه‌های مقاوم به خشکی روزنه‌ها در حفره‌های موجود در سطح برگ قرار دارند، که این خصوصیت ازطریق اختلال در جریان هوا، تعرق را کاهش می‌دهد.

در شرایط کمبود رطوبت، کاهش هدایت هیدرولیکی ریشه به‌خصوص در اوایل دوره رشد می‌تواند به کاهش تلفات آب کمک کند. تحت چنین شرایطی، مقاومت بالاتر ریشه نسبت به انتقال آب، به‌طور مؤثری پتانسیل آب برگ را کاهش داده و درنتیجه علاوه بر رشد گیاه، کل آب مصرفی در طول دوره رشد رویشی نیز کاهش می‌یابد. محدودشدن رشد گیاه درطی دوره قبل‌از گرده‌افشانی، خطر ازبین‌رفتن گیاه زراعی بر اثر تخلیه زودهنگام رطوبت قابل‌دسترس خاک را کاهش می‌دهد. درواقع، درنتیجه محدودشدن استخراج آب به‌وسیله ریشه‌های جوان درطی رشد رویشی، آب بیشتری برای مراحل بعدی رشد، یعنی زمانی‌که گیاهان حساسیت زیادی به تنش آب دارند، باقی می‌ماند.

به‌طورکلی، کاهش هدایت هیدرولیکی ریشه‌های جنینی و درحقیقت افزایش مقاومت نسبت به جریان آب در آن‌ها می‌تواند ازطریق کاهش تعداد ریشه‌های جنینی، کاهش قطر آوند چوب اصلی و جایگزینی آوند چوب اصلی با آوندهای کوچکتر صورت گیرد. مشاهده شده است که در فصول خشک، میزان عملکرد دانه لاین‌های گندم دارای آوند چوب ریشه کوچک‌تر، بیشتر از عملکرد دانه لاین‌های گندم با آوند چوب ریشه بزرگتر است، درصورتی‌که در فصول مرطوب اختلافی بین آن‌ها وجود ندارد. قطر آوند چوب به‌وسیله چند ژن کنترل‌شده، دارای تنوع ژنتیکی بالایی بوده و صفتی توارث‌پذیر می‌باشد. بنابراین، این صفت می‌تواند باعث افزایش پایداری عملکرد شود.

به‌تعویق‌انداختن تنش

تعدادی از سازگاری‌ها به خشکی سبب می‌شود تا گیاه پتانسیل آب بالایی را در شرایط تنش داشته باشد. درواقع، این مکانیسم‌ها باعث می‌شوند که آماس و رشد سلول حفظ شده و صدمات مستقیم و غیرمستقیم آب‌کشیدگی کاهش یابد. بسیاری‌از فرایندهای بیوشیمیایی، فیزیولوژیکی و مورفولوژیکی به آماس برگ حساس هستند، بنابراین، حفظ آماس برگ به‌رغم وجود کمبود آب، یک عامل اصلی در به‌تعویق‌انداختن تنش می‌باشد. تنظیم اسمزی که به‌وسیله افزایش سنتز و تجمع مواد فعال ازنظر اسمزی مثل ساکارز حاصل می‌شود، یک فرایند سازگاری بوده و گیاه را قادر می‌سازد آماس خود را حفظ کند.

بهبود آماس باعث می‌شود روزنه‌ها در پتانسیل آب پایین‌تری باز شده و درنتیجه رشد ادامه پیدا کند (کوچکی و همکاران، ۱۳۷۶).

بنابراین، گرچه تنظیم اسمزی در گیاهان زراعی مانند سویا و ماش وجود ندارد، ولی می‌توان آن‌را به‌عنوان یک مکانیسم تحمل درنظر گرفت. ژنوتیپ‌های گندم و سورگوم دارای تنظیم اسمزی بالا، حجم ریشه بیشتر و با تراکم بالاتری تولید می‌کنند. به‌هرحال، در شرایط تنش خشکی تنظیم اسمزی می‌تواند ازطریق بهبود بقای پنجه و گل و افزایش دانه‌بستن، بهبود ظهور خوشه و کاهش سقط سنبلچه، افزایش تولید مواد پرورده در طول دوره پرشدن دانه ازطریق کاهش پیری برگ و حفظ فعالیت فتوسنتزی در برگ‌های باقی‌مانده و تداوم رشد ریشه و استخراج رطوبت خاک در افزایش پایداری عملکرد مؤثر باشد. ازسوی دیگر، سراج و سینکلر (۲۰۰۲) اظهار کرده‌اند که تنظیم اسمزی نمی تواند در افزایش عملکرد در شرایط خشکی مؤثر باشد.

ازطرف دیگر، نسبت بالای ریشه به اندام‌های هوایی یک روش بسیار مؤثر سازگاری گیاه به تنش آب است. در شرایط تنش آب کوتاه‌مدت، بسته‌شدن روزنه‌ها می‌تواند بین جذب و تلفات آب تعادل برقرار سازد، اما تعادل اساسی به‌خصوص در شرایط خشکی درازمدت، به‌وسیله نسبت ریشه به سطح برگ برقرار می‌شود. ثابت شده است که گیاهانی که در شرایط تنش قرار دارند، دارای نسبت بالاتر ریشه به اندام‌های هوایی هستند. به‌عبارت دیگر، تأمین آب به‌وسیله سیستم ریشه، برای یک سطح برگ کمتر ساده‌تر است.

تغییرات نسبت ریشه به اندام‌های هوایی موازنه کارکردی[1] نامیده می‌شود. زمانی‌که میزان آب قابل‌دسترس زیاد است، مواد پرورده عمدتاً به اندام‌های هوایی اختصاص پیدا می‌کنند. با تشدید تنش آب، ابتدا رشد اندام‌های هوایی تحت‌تأثیر واقع می‌شود، درحالی‌که فتوسنتز و رشد ریشه همچنان ادامه داشته و بدین‌ترتیب یک موازنه برقرار می‌شود. این موازنه باعث تغییرات زیاد در نسبت ریشه به اندام‌های هوایی می‌شود. به‌عنوان مثال، ممکن‌است در گندم وقتی رطوبت محدودکننده نیست، وزن خشک ریشه تنها ۱۰٪ کل ماده خشک را شامل شود، درصورتی‌که تحت تنش خشکی، این رقم می‌تواند به ۳۰٪ بالغ می‌شود.

۱۳-۴-۳ تحمل نسبت به آب‌کشیدگی

توانایی تحمل پسابیدگی[2]

تحمل بخش‌های مختلف گیاه نسبت به پسابیدگی به‌صورت مقدار آب نسبی یا پتانسیل آبی که در آن، اندام‌ها ازبین می‌روند، بیان شده و میزان آن می‌تواند باتوجه به شرایط مختلف، متفاوت باشد. به این مقادیر آب نسبی یا پتانسیل آب که در آن، پسابیدگی صورت می‌گیرد، حد بحرانی یا کشنده گیاه می‌گویند. بین گونه‌های مختلف گیاهی، ارقام مختلف یک گونه و حتی اندام‌های مختلف یک گیاه تنوع

1. Functional balance
2. Dessication

زیادی ازنظر تحمل پسابیدگی وجود دارد. در بسیاری‌از گونه‌های گیاهی چندساله، با شروع فصل خشک و بسیار گرم، اندام‌های هوایی ازبین می‌روند، اما اندام‌های زیرزمینی مثل ریزوم‌ها، پیازها و غده‌ها به‌خواب رفته و زنده باقی می‌مانند.

بذور با ذخایر غذایی کامل و سلول‌های فاقد واکوئل می‌توانند دوره‌های بسیار طولانی و خشک را حتی به‌مدت چند سال پشت سر بگذارند. معمولاً جوانه گیاهان که فاقد واکوئل است، نسبت به پسابیدگی بسیار مقاوم می‌باشد. بعضی‌از گیاهان بیابانی می‌توانند شرایط پسابیدگی را که باعث ازبین‌رفتن برگ آن‌ها می‌شود، تحمل کنند. البته جوانه‌های روی ساقه این گیاهان زنده مانده و پس‌از پایان خشکی، رشد خود را ازسرمی‌گیرند. برگ بعضی از علف‌های هرز چمنی C_4 بومی مناطق خشک بیابانی آفریقا، ممکن‌است به‌مدت چند ماه درحالت کاملاً خشک باقی مانده و سپس با فراهم‌شدن مجدد آب، بهبود پیدا کنند.

توانایی ذخیره آب در بافت‌ها

بعضی‌از گیاهان خشکی‌پسند دارای اندام‌های زیرزمینی بزرگ و عمدتاً بسیار متورم برای ذخیره آب می‌باشند، که این مسئله سبب می‌شود تا گیاه بتواند آب موردنیاز خود را به‌طور موقت فراهم کند. تحت تعدادی از شرایط، ذخیره آب ساقه مهم می‌باشد. برای مثال، در جنگل‌های خشک گرمسیری، ذخیره آب ساقه نقش مهمی را در تأمین آب موردنیاز برای گلدهی و گسترش برگ درطی فصل خشک ایفا می‌کند. ذخیره آب در ساقه‌های آکاردیون شکل نوعی کاکتوس[1] که می‌تواند حدود ۵۰۰۰ کیلوگرم آب در ساقه خود نگه دارد، قابل‌توجه می‌باشد.

گیاهان گوشتی یا آبدار[2]، که اغلب در بیابان‌های خشک و با یک فصل کوتاه بارندگی سالیانه آمریکا و آفریقای‌جنوبی مشاهده می‌شوند، قادرند دوره‌های خشکی مطلق را سپری کنند. درواقع، این گیاهان درطی دوره‌های خشک تحت‌تأثیر محیط هوا و خاک اطراف خود واقع نشده و حتی می‌توانند تا حدودی از آب ذخیره‌شده اندام‌های خود استفاده کنند. به‌هرحال، آب ذخیره‌شده در گیاهان گوشتی ممکن‌است اجازه دهد تا تعرق برای چندهفته بعد از توقف جذب آب از خاک ادامه یابد (کوچکی و سلطانی، ۱۳۷۷).

آب‌کشیدگی پروتوپلاسمی

به‌طورکلی، با افزایش آب‌کشیدگی بافت‌ها، پروتوپلاسم متراکم‌تر شده و لزوجت آن به‌تدریج افزایش پیدا می‌کند. زمانی‌که آب‌کشیدگی شدید است، پروتوپلاسم کاملاً ژله‌ای شده و سرانجام ممکن‌است سخت و شکننده شود. این مسئله می‌تواند سبب مرگ سلول و بافت‌های گیاهان حساس به آب‌کشیدگی پروتوپلاسمی شود. نکته قابل‌توجه این‌است‌که عوامل مؤثر بر تحمل بافت‌های گیاهی نسبت به آب‌کشیدگی، عمدتاً در سطح پروتوپلاسمی عمل می‌کنند.

1. *Carnegia gigantea*
2. Succulents

ساختمان سلول، ترکیب پروتوپلاسم و لزوجت آن، فعالیت‌های آنزیمی و ویژگی‌های حفظ آب دیواره‌های سلولی در بقا، تحت شرایط تنش آب تأثیر دارند. بین گونه‌های گیاهی ازنظر توانایی تحمل پسابیدگی بسته به دوام و شدت آن، اختلافات زیادی وجود دارد. تحت شرایط تنش، معمولاً با افزایش توانایی حفظ آب بافت توسط گیاه، توانایی پروتوپلاسم برای تحمل صدمات، بیشتر خواهد شد (کوچکی و سلطانی، ۱۳۷۷).

۱۳-۵ مسیرهای فتوسنتزی و تحمل به خشکی

به‌طورکلی، مسیرهای فتوسنتزی C_4 و CAM مکانیسم‌های سازگاری اکولوژیکی بعضی‌از گونه‌های گیاهی به‌شرایط مختلف محیطی می‌باشند. مسیر فتوسنتزی CAM سبب می‌شود تا گیاهان دارای این مکانیسم حتی تحت شرایط اقلیمی سخت زنده بمانند. مزیت مسیر C_4 به‌لحاظ سازگاری به شرایط نیمه‌خشک و بسیار گرم که دارای دوره‌های بارندگی کوتاه و نامنظم، وقوع مکرر تنش آب در طول روز و فصل رشد، شدت نور زیاد، دمای روزانه زیاد و نیاز تبخیری بالا هستند، می‌باشد. درواقع، به‌نظر می‌رسد که گیاهان C_4 برای سازگاری به‌شرایط بسیار گرم و خشک تکامل یافته‌اند. به‌عنوان مثال، در شرایط گرم و خشک، برگ‌های جوان بسیاری‌از گونه‌های C_4 می‌توانند پتانسیل‌های آب حدود ۱۰ MPa- را بدون‌آسیب‌دیدگی، تحمل کنند.

وقتی فتوسنتز توسط عوامل محیطی و فیزیولوژیکی محدود نمی‌شود، علف‌های چمنی C_4 حتی در تابستان و شدت‌های بسیار بالای نور وسط روز به اشباع نوری نمی‌رسند، درحالی‌که برگ‌های گیاهان C_3 در یک‌سوم تا نصف این مقدار نور، اشباع می‌شوند. لازم‌به‌ذکر است که نقطه اشباع نوری، شدت نوری است که در بالاتر از آن فتوسنتز افزایش نمی‌یابد. دامنه دمای مطلوب برای گیاهان C_4 بین ۴۵-۳۰ درجه سانتی‌گراد و برای گیاهان C_3 بین ۲۵-۱۰ درجه سانتی‌گراد است. تحت شرایط دمای بالا و شدت نور زیاد، سرعت فتوسنتز گیاهان C_4 به‌میزان قابل‌توجهی بیشتر از گیاهان C_3 است. سرعت رشد و کارایی مصرف آب بالاتر گیاهان C_4 به بقای آن‌ها تحت شرایط نیمه‌خشک و بارندگی متغیر و ناگهانی کمک می‌کند (کوچکی و سلطانی، ۱۳۷۷).

۱۴

آزمایش‌هایی برای رابطه آبِ خاک و گیاه

در این فصل می‌خوانیم:

۱۴-۱ تعیین مقدار آب نسبی و پتانسیل آب بافت گیاهی
۱۴-۲ ایجاد محلول‌های اسمزی و اثر آن‌ها بر جوانه‌زنی
۱۴-۳ تعیین ظرفیت گلدانی، ظرفیت مزرعه و نقطه پژمردگی دایم
۱۴-۴ تعیین دمای برگ، مشاهده روزنه‌ها و حرکت آب در گیاه
۱۴-۵ کار با دستگاههای اندازه‌گیری آب خاک
۱۴-۶ نمونه‌برداری، شستشو و اندازه‌گیری معیارهای رشد ریشه
۱۴-۷ تعیین نیاز آبی گیاه

مقدمه

در مقطع کارشناسی رشته‌های کشاورزی و منابع طبیعی، درس رابطه آب خاک و گیاه دارای یک واحد عملی می‌باشد که در آن، دانشجویان باید به‌طور عملی با برخی (حداقل) از جنبه‌های توضیح‌داده‌شده در فصل‌های قبلی این کتاب آشنا شوند. در این فصل تعدادی از آزمایش‌های ساده که برای انجام آن‌ها نیاز به امکانات خاصی نیست، توضیح داده می‌شوند. البته این توضیح به‌اختصار صورت گرفته و شامل جزئیات نخواهد بود، که در غیراین‌صورت، خود این جزئیات نیازمند کتابی جداگانه می‌بود.

۱۴-۱ تعیین مقدار آب نسبی، پتانسیل آب بافت گیاهی

محققان از دیرباز به‌دنبال یافتن معیار مناسبی درباره وضعیت آبی گیاه بودند. یکی‌از شاخص‌های نشان‌دهنده وضعیت آبی گیاه، مقدار آب نسبی[1] است. تفاوت وزن تر و خشک بافت گیاهی مقدار آب موجود در بافت را نشان می‌دهد، ولی به‌تنهایی قابل‌استفاده نبوده و باید نسبت به چیزی سنجیده شود. مقدار آب نسبی یک برگ یا نمونه بافت به‌صورت زیر محاسبه می‌شود (کرامر، ۱۹۹۵):

1. Relative water content

$$RWC = \frac{FW - DW}{TW - DW} \times ۱۰۰ \qquad (۱۴-۱)$$

که در آن، RWC مقدار آب نسبی، FW وزن تر بافت[1]، DW وزن خشک بافت[2] و TW[3] وزن بافت در شرایطی‌که به‌طور کامل آب جذب کرده باشد، هستند. صورت کسر مقدار آب حقیقی موجود در بافت را نشان می‌دهد و مخرج کسر بیان‌کننده مقدار آبی است که می‌توانست در مرطوب‌ترین شرایط در بافت وجود داشته باشد. درواقع، مقدار آب نسبی به نوعی مشابه کسر آب قابل‌دسترس در خاک است.

برای تعیین مقدار آب نسبی، دانشجویان باید برگ کامل یا قطعه‌ای از برگ را از گیاهی جدا کرده و به آزمایشگاه انتقال دهند. این انتقال باید سریع بوده و در داخل یک ظرف خنک و در تاریکی انجام شود. برای مثال، انتقال برگ به صورتی که داخل پلاستیک بوده و روی یخ قرار داده شده باشد، می‌تواند روشی مناسب برای این‌منظور باشد. پس‌از آوردن نمونه به آزمایشگاه، وزن تر بافت بلافاصله اندازه‌گیری می‌شود. سپس نمونه در داخل یک بشر یا ظرف مشابه دیگری در داخل آب مقطر قرار داده می‌شود تا آب جذب نموده و به آماس کامل برسد. لازم‌است جهت جلوگیری از خروج احتمالی بخار آب از ظرف، درب این ظرف با کاغذ آلومینیومی یا پلاستیک پوشانده شود. ظرف حاوی نمونه به‌مدت ۴ تا ۶ ساعت در تاریکی (جهت جلوگیری از فتوسنتز) و در دمای پایین (حدود $۴^{\circ}C$، جهت جلوگیری از تنفس) نگهداری می‌شود.

پس از این مدت، برگ از داخل ظرف خارج شده، آب سطحی آن، باکمک دستمال کاغذی، خشک می‌شود (بدون فشاردادن) و سپس توزین می‌گردد. وزن حاصله، وزن بافت کاملاً آب‌جذب‌کرده (آماس‌کرده) خواهد بود. در مرحله بعد، این نمونه برگ در داخل پاکت قرار داده شده و در آون در دمای $۷۰^{\circ}C$ به‌مدت ۲۴ تا ۷۲ ساعت (بسته به درجه نرمی و خشبی‌بودن برگ) خشک می‌شود. البته بهتراست تا زمانی‌که وزن نمونه ثابت شده و پس‌از آن کاهش وزنی وجود نداشته باشد، نمونه برگ در داخل آون باقی بماند. پس‌از طی‌شدن این مدت، با وزن‌کردن نمونه برگ، وزن خشک برگ به‌دست می‌آید. با دردست‌داشتن وزن‌تر، وزن آماس‌کرده و وزن خشک، میزان آب نسبی برگ باتوجه به رابطه۱-۱۴ قابل‌محاسبه خواهد بود.

درموقع نمونه‌برداری، لازم‌است دانشجویان به‌موارد زیر توجه داده شوند: زمان نمونه‌برداری در طول سال، طی روز و دررابطه‌با مرحله رشدی گیاه موردنظر، محل برداشتن نمونه در گیاه یعنی از میان برگ‌های جوان یا مسن‌تر، از بخش‌های درونی (قرارگرفته در سایه) یا بیرونی (قرارگرفته در آفتاب) بوته و درصورتی‌که بخشی از برگ نمونه را تشکیل می‌دهد، اینکه نمونه از قسمت انتهایی، میانی یا نوک برگ برداشته می‌شود، باید موردتوجه قرار گرفته و دقیقاً مشخص شوند.

1. Fresh weight
2. Dry weight
3. Turgid weight

۱۴-۲ ایجاد محلول‌های اسمزی

با کمک‌گرفتن از رابطه وانت‌هوف (به فصل۲، رابطه۲۰-۲ مراجعه شود)، می‌توان باکمک موادی مثل ساکارز و نمک‌هایی مثل کلریدسدیم نسبت به تهیه محلول‌هایی با پتانسیل‌های اسمزی متفاوت اقدام نمود (سلطانی و همکاران، ۲۰۰۲). توضیح بیشتر دررابطه‌با معادله وانت‌هوف در فصل۲، قسمت۲-۲-۲ ارائه شده است. دراینجا، با ذکر یک مثال، نحوه تهیه محلول‌ها توضیح داده می‌شود.

فرض شود تهیه محلول‌هایی با پتانسیل اسمزی ۰، ۰٫۵، ۱-، ۱٫۵- و ۲- مگاپاسکال در دمای ۴°C با حجم نهایی ۲۰۰ میلی‌لیتر موردنظر باشد. در چند مرحله نسبت به انجام این‌کار اقدام می‌شود. در مرحله اول، پتانسیل اسمزی محلول مولال ساکارز در دمای ۴°C محاسبه می‌شود:

$$\Psi_S = -CiRT$$

$$\Psi_S = -(۱)\ (۱)\ (۰٫۰۰۸۳۱۴)\ (۲۷۷) = -۲٫۳\ MPa$$

بنابراین، می‌توان با تهیه یک محلول مولال و رقیق‌کردن بعدی آن به محلول‌های موردنظر دست یافت. چون ماده موردنظر ساکارز است که دارای وزن مولکولی ۳۴۲٫۳ گرم می‌باشد، با حل‌کردن این مقدار ساکارز در ۱۰۰۰ میلی‌لیتر آب مقطر، محلول یک مولال ساکارز به‌دست خواهد آمد.

در مرحله دوم، لازم‌است با رقیق‌کردن محلول مولال، محلول‌های موردنظر تهیه شوند. برای این منظور از رابطه۳-۴ (فصل۴) استفاده می‌شود. برای مثال، اگر تهیه محلول ۰٫۵ MPa- مدنظر باشد، محاسبات به‌صورت زیر خواهد بود:

$$\Psi_{S۱}\ V_۱ = \Psi_{S۲}\ V_۲$$

$$(۲٫۳)\ (V_۱) = (۰٫۵)\ (۲۰۰)$$

$$V_۱ = ۴۳\ ml$$

یعنی، اگر بخواهیم ۲۰۰ میلی‌لیتر محلول ساکارز با پتانسیل اسمزی ۰٫۵ MPa- داشته باشیم، باید ۴۳ میلی‌لیتر ازمحلول مولال برداریم و به آن آب مقطر اضافه کنیم تا حجم نهایی به ۲۰۰ میلی‌لیتر برسد. محاسبات برای تعیین پتانسیل‌های اسمزی ذکرشده در جدول۱-۱۴ خلاصه شده‌اند.

جدول۱-۱۴ حجم موردنیاز از محلول مولال و حجم آب مقطر برای تهیه محلول‌هایی با پتانسیل‌های اسمزی مختلف[۱].

پتانسیل اسمزی موردنظر (Ψ_S)	حجم موردنیاز از محلول مولال ($V_۱$)	حجم آب مقطر (V_w)	حجم نهایی محلول ($V_۲$)
۰	۰	۲۰۰	۲۰۰
-۰٫۵	۴۳	۱۵۷	۲۰۰
-۱٫۰	۸۷	۱۱۳	۲۰۰
-۱٫۵	۱۳۰	۷۰	۲۰۰
-۲٫۰	۱۷۴	۲۶	۲۰۰

۱. تمامی مقادیر حجم برحسب میلی‌لیتر می‌باشد.

جدول۲-۱۴ غلظت‌های موردنیاز پلی‌اتیلن گلایکول (گرم بر گرم آب مقطر) برای ایجاد پتانسیل‌های اسمزی (مگاپاسکال) در دماهای مختلف. معادلات مورداستفاده برای تهیه جدول، در زیر جدول آورده شده است (میشل، ۱۹۸۳).

پتانسیل اسمزی	دما (°C)								
(Ψ_S)	۰	۵	۱۰	۱۵	۲۰	۲۵	۳۰	۳۵	۴۰
-۱	۰٫۰۰۷۱	۰٫۰۰۷۳	۰٫۰۰۷۴	۰٫۰۰۷۶	۰٫۰۰۷۸	۰٫۰۰۸۰	۰٫۰۰۸۲	۰٫۰۸۴۰	۰٫۰۸۶۰
-۲	۰٫۰۱۰۶	۰٫۰۱۰۸	۰٫۰۱۱۱	۰٫۰۱۱۳	۰٫۰۱۱۶	۰٫۰۱۱۹	۰٫۰۱۲۲	۰٫۰۱۲۶	۰٫۰۱۲۹
-۳	۰٫۰۱۳۳	۰٫۰۱۳۶	۰٫۰۱۳۹	۰٫۰۱۴۲	۰٫۰۱۴۶	۰٫۰۱۴۹	۰٫۰۱۵۳	۰٫۰۱۵۸	۰٫۰۱۶۳
-۴	۰٫۰۱۵۵	۰٫۰۱۵۹	۰٫۰۱۶۲	۰٫۰۱۶۶	۰٫۰۱۷۰	۰٫۰۱۷۵	۰٫۰۱۸۰	۰٫۰۱۸۵	۰٫۰۱۹۱
-۵	۰٫۰۱۷۵	۰٫۰۱۷۹	۰٫۰۱۸۳	۰٫۰۱۸۸	۰٫۰۱۹۲	۰٫۰۱۹۸	۰٫۰۲۰۳	۰٫۰۲۰۹	۰٫۰۲۱۹
-۶	۰٫۰۱۹۳	۰٫۰۱۹۸	۰٫۰۲۰۲	۰٫۰۲۰۷	۰٫۰۲۱۲	۰٫۰۲۱۸	۰٫۰۲۲۴	۰٫۰۲۳۱	۰٫۰۲۳۹
-۷	۰٫۰۲۱۰	۰٫۰۲۱۴	۰٫۰۲۱۹	۰٫۰۲۲۵	۰٫۰۲۳۱	۰٫۰۲۳۷	۰٫۰۲۴۴	۰٫۰۲۵۱	۰٫۰۲۶۰
-۸	۰٫۰۲۲۵	۰٫۰۲۳	۰٫۰۲۳۶	۰٫۰۲۴۱	۰٫۰۲۴۸	۰٫۰۲۵۵	۰٫۰۲۶۲	۰٫۰۲۷۰	۰٫۰۲۷۹
-۹	۰٫۰۲۴	۰٫۰۲۴۵	۰٫۰۲۵۱	۰٫۰۲۵۷	۰٫۰۲۶۴	۰٫۰۲۷۱	۰٫۰۲۷۹	۰٫۰۲۸۸	۰٫۰۲۹۷
-۱۰	۰٫۰۲۵۳	۰٫۰۲۵۹	۰٫۰۲۶۵	۰٫۰۲۷۲	۰٫۰۲۷۹	۰٫۰۲۸۷	۰٫۰۲۹۵	۰٫۰۳۰۴	۰٫۰۳۱۴
-۱۱	۰٫۰۲۶۶	۰٫۰۲۷۲	۰٫۰۲۷۹	۰٫۰۲۸۶	۰٫۰۲۹۳	۰٫۰۳۰۱	۰٫۰۳۱۰	۰٫۰۳۲۰	۰٫۰۳۳۱
-۱۲	۰٫۰۲۷۹	۰٫۰۲۸۵	۰٫۰۲۹۲	۰٫۰۲۹۹	۰٫۰۳۰۷	۰٫۰۳۱۶	۰٫۰۳۲۵	۰٫۰۳۳۵	۰٫۰۳۴۷
-۱۳	۰٫۰۲۹۱	۰٫۰۲۹۷	۰٫۰۳۰۴	۰٫۰۳۱۲	۰٫۰۳۲۰	۰٫۰۳۲۹	۰٫۰۳۳۹	۰٫۰۳۵۰	۰٫۰۳۶۲
-۱۴	۰٫۰۳۰۲	۰٫۰۳۰۹	۰٫۰۳۱۷	۰٫۰۳۲۴	۰٫۰۳۳۳	۰٫۰۳۴۲	۰٫۰۳۵۳	۰٫۰۳۶۴	۰٫۰۳۷۶
-۱۵	۰٫۰۳۱۳	۰٫۰۳۲۰	۰٫۰۳۲۸	۰٫۰۳۳۶	۰٫۰۳۴۵	۰٫۰۳۵۵	۰٫۰۳۶۶	۰٫۰۳۷۷	۰٫۰۳۹۰
-۱۶	۰٫۰۳۲۴	۰٫۰۳۳۱	۰٫۰۳۳۹	۰٫۰۳۴۸	۰٫۰۳۵۷	۰٫۰۳۶۷	۰٫۰۳۷۸	۰٫۰۳۹۰	۰٫۰۴۰۳
۱۷	۰٫۰۳۳۴	۰٫۰۳۴۲	۰٫۰۳۵۰	۰٫۰۳۵۹	۰٫۰۳۶۹	۰٫۰۳۷۹	۰٫۰۳۹۰	۰٫۰۴۰۳	۰٫۰۴۱۶
-۱۸	۰٫۰۳۴۵	۰٫۰۳۵۲	۰٫۰۳۶۱	٫۰۳۷۰	۰٫۰۳۸۰	۰٫۰۳۹۱	۰٫۰۴۰۲	۰٫۰۴۱۵	۰٫۰۴۲۹
-۱۹	۰٫۰۳۵۴	۰٫۰۳۶۳	۰٫۰۳۷۱	۰٫۰۳۸۱	۰٫۰۳۹۱	۰٫۰۴۰۲	۰٫۰۴۱۴	۰٫۰۴۲۷	۰٫۰۴۴۲
-۲۰	۰٫۰۳۶۴	۰٫۰۳۷۲	۰٫۰۳۸۱	۰٫۰۳۹۱	۰٫۰۴۰۱	۰٫۰۴۱۳	۰٫۰۴۲۵	۰٫۰۴۳۹	۰٫۰۴۵۴

$\Psi_S = ۱٫۲۹ (PEG)^۲ T - ۱۴۰ (PEG)^۲ - ۴ (PEG)$

$(PEG) = (۴ - (۵٫۱۶ \Psi_S T - ۵۶۰ \Psi_S + ۱۶)^{۰٫۵}) / (۲٫۵۸ T - ۲۸۰)$

با جمع‌زدن حجم‌های موردنیاز از محلول مولال، مشخص می‌شود که به ۴۳۴ میلی‌لیتر محلول مولال نیاز خواهد بود. بنابراین، برای تهیه محلول مولال می‌توان به‌جای حل‌کردن ۳۴۲٫۳ گرم ساکارز در ۱۰۰۰ میلی‌لیتر آب، ۱۷۱٫۲ گرم ساکارز را در ۵۰۰ میلی‌لیتر آب حل نمود.

برای تهیه محلول بااستفاده‌از پلی‌اتیلن‌گلایکول (polyethyleneglycol)، رابطه وانت‌هوف قابل استفاده نیست. بدین‌منظور می‌توان از داده‌های جدول۲-۱۴ یا رابطه درج‌شده در زیر آن استفاده کرد.

۱۴-۳ تأثیر پتانسیل آب بر جوانه‌زنی بذر

یکی از راههای نسبتاً آسان برای مشاهده تأثیر پتانسیل آب بر جذب آب به‌وسیله بذر و اختلاف بین پتانسیل‌های مختلف، بررسی تأثیر پتانسیل‌های مختلف آب بر جوانه‌زنی بذر می‌باشد (سلطانی و همکاران، ۲۰۰۶). برای این منظور می‌توان از بذر گندم استفاده نمود. برای ایجاد پتانسیل‌های آب نیز می‌توان محلول‌های اسمزی تهیه نمود. جهت مشاهده تفاوت بین نمک‌ها و مولکول‌های درشت، می‌توان از نمک کلریدسدیم، ساکارز و پلی‌اتیلن گلایکول (PEG) استفاده کرد.

ساده‌ترین حالت، بررسی تأثیر پتانسیل‌های اسمزی ۰٫۹- و ۱٫۸- مگاپاسکال است که باکمک کلریدسدیم، ساکارز و پلی‌اتیلن گلایکول تهیه شده باشند. بدیهی‌است که یک تیمار آب مقطر ($\Psi_S = \Psi_w = 0$) نیز در آزمایش گنجانده می‌شود. حجم نهایی محلول موردنیاز برای هر یک از پتانسیل‌ها حدود ۵۰ میلی‌لیتر (حداکثر) می‌باشد. آزمایش موردنظر در چند مرحله انجام می‌شود:

در مرحله اول، محلول‌های موردنظر تهیه می‌شوند. درمورد کلریدسدیم می‌توان ابتدا یک محلول نیم مولال تهیه کرد که پتانسیل اسمزی آن در دمای ۲۵°C، ۲٫۲ MPa- می‌باشد. سپس می‌توان با رقیق‌کردن محلول فوق، به محلول‌های ۰٫۹- و ۱٫۸- مگاپاسکال دست یافت. چنانچه تهیه ۱۰۰ میلی‌لیتر محلول نیم‌مولال کلریدسدیم مدنظر باشد (هر مول کلریدسدیم ۵۸٫۴ گرم وزن دارد)، با حل‌کردن ۲٫۹۲ گرم کلریدسدیم در ۱۰۰ میلی‌لیتر آب، محلول موردنظر به‌دست خواهد آمد (توجه شود که برای تهیه ۱۰۰ میلی‌لیتر محلول یک‌مولال کلریدسدیم نیاز به ۵٫۸۴ گرم کلریدسدیم است، که معادل ۰٫۱ مول از ماده فوق می‌باشد). برای تهیه ۱۰۰ میلی‌لیتر محلول مولال ساکارز با پتانسیل اسمزی ۲٫۵ MPa- در دمای ۲۵°C، می‌توان ۳۴٫۲ گرم ساکارز را در ۱۰۰ میلی‌لیتر آب مقطر حل کرد. برای تهیه محلولی با پتانسیل اسمزی ۲٫۰ MPa- از پلی‌اتیلن‌گلایکول مطابق جدول۲-۱۴ می‌توان ۰٫۴۱۳ گرم از آن‌را در ۱۰۰ میلی‌لیتر آب حل نمود. با رقیق‌کردن محلول‌های فوق، محلول‌های موردنظر حاصل خواهند شد.

در مرحله دوم، نسبت به کاشت بذور گندم در کاغذ صافی مرطوب‌شده با محلول‌های موردنظر، اقدام می‌شود. برای هر محلول حداقل سه پتری‌دیش موردنیاز است که درحقیقت سه تکرار را تشکیل می‌دهند. در هر پتری‌دیش باید حداقل ۵۰ عدد بذر گندم روی کاغذ صافی قرار داده شده و سپس با محلول‌های موردنظر آبیاری شوند. پتری‌دیش‌ها در دمای ۲۵°C نگهداری خواهند شد.

پس‌از کاشت بذور، هرروز نسبت به‌شمارش بذور جوانه‌زده اقدام می‌شود. بذر جوانه‌زده به بذری گفته می‌شود که ریشه‌چه آن، به طول بزرگتر یا مساوی ۲ میلی‌متر، از بذر خارج شده باشد. پس‌از هربار شمارش می‌توان بذور جوانه‌زده را از پتری‌دیش‌ها حذف کرد. جمع تعداد بذور جوانه‌زده درطی روزهای مختلف، جوانه‌زنی نهایی را به‌دست می‌دهد که به درصد نیز قابل‌بیان است. بهتراست که برای هر پتری‌دیش که تحت محلول معینی می‌باشد، سرعت جوانه‌زنی[1] (در روز) به‌صورت زیر محاسبه شود (سلطانی و همکاران، ۲۰۰۲):

1. Germination rate

$$GR = \frac{\sum G_i}{\sum n_i G_i} \qquad (۱۴-۲)$$

که در آن، GR سرعت جوانه‌زنی، G_i تعداد بذر جوانه‌زده در هر روز و n_i شماره روز (۱، ۲، ۳ و...) هستند. برای مثال، فرض شود که درطی سه روز اول، تعداد بذور جوانه‌زده در محلول شاهد، به‌ترتیب ۸۰ ، ۱۵ و ۰ عدد هستند (تعداد کل بذور ۱۰۰ عدد است). دراین‌صورت، سرعت جوانه‌زنی برابر ۰٫۷۳ در روز است:

$$GR = (۸۰+۱۵+۰)/[(۸۰\times۱)\ (۱۵\times۲)\ (۰\times۳)] = ۰٫۷۳$$

می‌توان هر پتری‌دیش را یک واحد آزمایشی و هر محلول را یک تیمار درنظر گرفت و سپس نسبت به تجزیه آماری نتایج و بررسی اختلافات موجود بین پتانسیل‌های مختلف، اقدام نمود. نتایج آزمایش به‌روشنی نشان خواهد داد که چگونه در پتانسیل‌های اسمزی منفی‌تر، جذب آب و درنتیجه آن سرعت و درصد جوانه‌زنی کاهش یافته است. همچنین، باید توجه داشت که کلریدسدیم می‌تواند جذب بذر شود، ولی برای ساکارز و پلی‌اتیلن‌گلایکول مقدار جذب نزدیک به صفر است.

۱۴-۴ تعیین پتانسیل آب بافت گیاهی

ساده‌ترین روش تعیین پتانسیل آب بافت گیاه، که به‌دستگاه خاصی نیز نیاز ندارد، روش تعادل مایع است که در قسمت۱-۵-۴ (به فصل۴ رجوع شود) توضیح داده شده است (کرامر، ۱۹۹۵؛ سالیسبوری و راس، ۱۹۹۶). در ساده‌ترین آزمایش، می‌توان با این روش پتانسیل آب در بافت غده سیب‌زمینی را اندازه‌گیری نمود. برای این منظور، ابتدا محلول‌های اسمزی مختلف (برای دمای $۴^{\circ}C$) تهیه می‌شوند که نحوه درست‌کردن آن‌ها در قسمت۲-۱۴ توضیح داده شد. از طرف دیگر، قطعاتی از غده سیب‌زمینی باید آماده شوند. غده باید شسته شده و سپس پوست کنده شود. قطعات سیب‌زمینی، بلافاصله پس‌از آماده‌شدن، وزن شده و در داخل محلول‌های مختلف قرار داده می‌شوند. توجه شود که اندازه قطعات غده نباید بزرگ باشد، چون بزرگ‌بودن اندازه غده، سبب کاهش نسبت سطح به حجم شده و درنتیجه جذب مناسب محلول توسط غده و برقراری تعادل پتانسیل آب بین محلول و غده، طولانی‌تر و سخت‌تر می‌شود. هر محلول باید در داخل بشری که حداقل گنجایش ۳۰۰ میلی‌لیتر محلول را دارد، ریخته شود. سپس درپوش بشرها با کاغذ آلومینیومی یا پلاستیک پوشیده شده و به‌مدت ۲۴ ساعت در دمای $۴^{\circ}C$ قرار داده می‌شوند تا بین بافت غده و محلول ازنظر پتانسیل آب تعادل برقرار شود.

پس از طی‌شدن زمان ۲۴ ساعت، غده‌ها از محلول‌ها خارج شده و وزن آن‌ها مجدداً اندازه‌گیری می‌شود. چنانچه غده در محلولی قرار گرفته باشد که پتانسیل آن کمتر از پتانسیل آب غده است، آب از غده به‌درون محلول خارج شده و درنتیجه وزن دوم غده از وزن اول آن کمتر خواهد بود و برعکس. باید توجه داشت که لازم‌است قبل‌از توزین دوم، آب سطحی غده‌ها با دستمال کاغذی گرفته شود (خشک شود). از تفاضل وزن اول و دوم و تقسیم آن بر وزن اول نسبت تغییر وزن غده به‌دست می‌آید. لازم‌است این نسبت برای هر یک از محلول‌ها محاسبه شود.

با ترسیم یک نمودار که محور عمودی آن نسبت تغییروزن غده و محور افقی آن پتانسیل اسمزی محلول است و یافتن نقطه‌ای که در آن، تغییر وزن صفر می‌باشد، پتانسیل آب غده به‌دست خواهد آمد. درواقع، پتانسیل آب غده یا هر بافت موردنظر برابر پتانسیل آب محلولی است، که پس‌از قرارگرفتن غده یا بافت در آن محلول، آب نه از غده یا بافت خارج شده و نه از محلول به درون غده یا بافت برود.

۱۴-۵ کار با دستگاههای سنجش رطوبت خاک

اندازه‌گیری رطوبت خاک و یا پتانسیل آب یا ماتریک خاک نیز می‌تواند در واحد عملی درس رابطه آب خاک و گیاه لحاظ شود. از دستگاههای تانسیومتر، بلوک‌های گچی و نوترون‌متر می‌توان برای این منظور استفاده کرد. به‌نظر می‌رسد حتی کم‌امکانات‌ترین دانشکده‌های کشاورزی نیز یکی‌از این سه دستگاه را داشته باشند، به‌ویژه تانسیومتر که دستگاه ارزان‌قیمتی نیز می‌باشد.

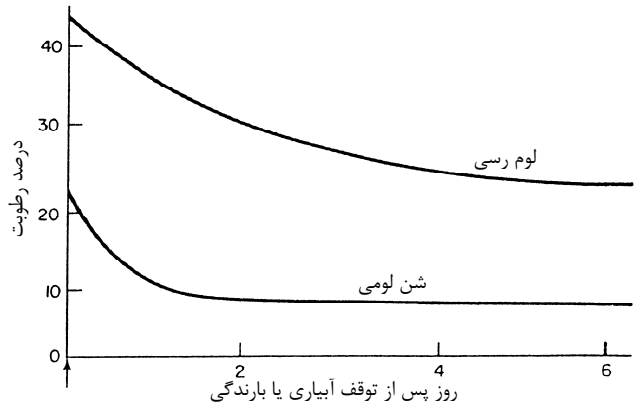
در این آزمایش، ابتدا دانشجویان با ظاهر و ابعاد دستگاه(های) موردنظر آشنا شده و سپس قطعات دستگاه و نحوه کار با آن توضیح داده می‌شود. ازآن‌جایی‌که جزئیات در این رابطه بسته به‌دستگاه و شرکت سازنده آن متغیر بوده و به‌طور معمول در راهنمای کار با دستگاه آمده است، بنابراین، از ذکر جزئیات خودداری می‌شود. برای مثال، چنانچه کار با دستگاه تانسیومتر مدنظر باشد، می‌توان درباره ساختمان آن، مکانیسم کار دستگاه، پرکردن دستگاه با آب، هواگیری و نحوه نصب آن در خاک توضیح داد. سپس بایستی این مراحل را به‌طور عملی انجام داده و تانسیومتر را در یک گلدان تازه‌آبیاری‌شده در آزمایشگاه نصب کرد. در مرحله بعد، از دانشجویان خواسته شود که در طول ۳-۱ هفته (بسته به شرایط محیطی) به‌طور روزانه مقدار پتانسیل ماتریک را از دستگاه قرائت نمایند و در نموداری رسم کنند.

۱۴-۶ تعیین ظرفیت گلدانی و ظرفیت زراعی

یکی‌از ویژگی‌های مهم رطوبتی خاک، ظرفیت آن در نگهداری رطوبت است، که به ظرفیت زراعی[1] مشهور بوده و در قسمت۶-۱-۶ (فصل۶) درباره آن صحبت شد. ظرفیت خاک در نگهداری رطوبت در شرایط گلدان، ظرفیت گلدانی[2] نامیده می‌شود. باتوجه به اینکه ظرفیت زراعی و ظرفیت گلدانی حد فوقانی رطوبت خاک پس‌از زهکشی را نشان می‌دهند، بنابراین، تعیین این دو حد رطوبتی در مدیریت آب خاک و در آزمایش‌های تحقیقاتی اهمیت زیادی دارد.

برای تعیین ظرفیت گلدانی، خاک موردنظر در داخل گلدان سفالی یا پلاستیکی زهکش‌دار (سوراخ‌دار) ریخته می‌شود و پس‌از اشباع خاک با انجام آبیاری فراوان، سطح گلدان پوشیده شده و در شرایط سایه، طوری که درمعرض آفتاب نباشد، قرار داده می‌شود. برای پوشاندن گلدان می‌توان از پلاستیک یا کاغذ آلومینیومی استفاده کرد. میزان رطوبت خاک پس‌از گذشت ۲ تا ۶ روز (بسته به نوع

1. Field capacity
2. Pot capacity



شکل۱-۱۴ تعیین ظرفیت زراعی (گلدانی) دو نوع خاک با بافت مختلف. ظرفیت زراعی (گلدانی) زمانی است که منحنی درصد رطوبت خاک به‌شکل یک خط راست تمایل پیدا می‌کند. توجه شود که در خاک با بافت درشت‌تر (خاک شن لومی) زهکشی سریع‌تر صورت می‌گیرد (میلر و داناهو، ۱۹۹۰).

خاک)، تقریباً ظرفیت گلدانی را نشان می‌دهد. بدیهی‌است که برای خاک‌های سبک‌تر زمان موردانتظار کوتاه‌تر خواهد بود. در تعیین ظرفیت گلدانی باید مراقب بود که آب از سطح خاک تبخیر نشده و درواقع تنها راه خروج آب از خاک زهکشی باشد. چنان‌که تعیین ظرفیت گلدانی به‌طور دقیق مدنظر باشد، باید نمونه‌برداری و تعیین رطوبت خاک به‌طور روزانه تا ۷ روز انجام شود. رطوبت خاک، در زمانی‌که ثابت می‌شود، نشان‌دهنده ظرفیت گلدانی است (شکل۱-۱۴).

برای تعیین ظرفیت زراعی به‌طریق مشابهی عمل می‌شود، با این تفاوت که نقطه‌ای از مزرعه برای انجام کار انتخاب شده و اندازه‌گیری در شرایط مزرعه صورت می‌گیرد. بدین‌منظور، مراحل زیر باید انجام گردد: ابتدا در محل موردنظر کرت کوچکی (مثلاً به ابعاد ۱×۱ متر) ایجاد شده و سپس رطوبت خاک این کرت با آبیاری فراوان، به‌حد اشباع رسانده می‌شود. پس‌از اشباع خاک باید سطح خاک در محل کرت و حتی در مساحت بزرگتری با پلاستیک پوشانده شود. سپس روی پلاستیک خاک ریخته و یا حالت برجستگی یا کپه در محل کرت ایجاد گردیده و سرانجام بااستفاده‌از یک پلاستیک دیگر روی خاک کپه نیز پوشانده می‌شود. این عمل به‌منظور جلوگیری از نفوذ باران احتمالی به کرت موردنظر اهمیت دارد. پوشاندن خاک نیز برای جلوگیری از تبخیر از سطح کرت اهمیت زیادی دارد (میلر و داناهو، ۱۹۹۰).

مراحل بعدی انجام کار مشابه تعیین ظرفیت گلدانی است: چنانچه یک اندازه‌گیری مدنظر باشد، بعد از ۲ تا ۶ روز انجام می‌گیرد و چنانچه حصول منحنی تغییرات رطوبت خاک و تعیین دقیق‌تر ظرفیت زراعی مدنظر باشد، اندازه‌گیری به‌طور روزانه درطی یک هفته انجام می‌گیرد (شکل۱-۱۴). پس‌از هربار اندازه‌گیری لازم‌است پوشاندن سطح خاک با پلاستیک و کپه‌کردن خاک روی آن مجدداً با دقت انجام شود. رطوبت خاک در زمانی‌که ثابت می‌شود، ظرفیت زراعی را نشان می‌دهد.

تعیین ظرفیت گلدانی و زراعی را می‌توان برای یک خاک معین انجام داد. دراین‌صورت مقایسه این دو نیز میسر خواهد شد. به‌طور معمول ظرفیت گلدانی بیشتر از ظرفیت زراعی خواهد بود. این مسئله بدین علت‌است که معمولاً در داخل گلدان و در قسمت ته آن، جایی‌که خاک با سوراخ‌های گلدانی در تماس قرار می‌گیرد، پیوستگی لوله‌های مویین قطع می‌شود، که درنتیجه آن زهکشی کندتر و کمتر شده و آب بیشتری در خاک باقی می‌ماند.

در انجام این آزمایش، اگر هدف تعیین منحنی تغییرات رطوبت خاک و سپس تعیین ظرفیت گلدانی و زراعی خاک باشد، ممکن‌است به دو جلسه آزمایشگاه نیاز داشته باشد.

۱۴-۷ تعیین حد تحتانی رطوبت خاک

حد تحتانی رطوبت خاک، عبارت از مقدار رطوبتی است که در کمتر از آن، گیاه قادر به جذب آب بیشتر نیست. توجه شود که حد تحتانی رطوبت خاک دقیقاً برابر با نقطه پژمردگی دایم قراردادی، که برابر مقدار رطوبت خاک در پتانسیل MPa ۱٫۵- می‌باشد، نیست. برای تعیین حد تحتانی رطوبت خاک می‌بایستی از قبل نسبت به کاشت یک گیاه، مثل آفتابگردان، در داخل گلدان‌های حاوی خاک موردنظر اقدام کرد. وقتی بوته‌ها به مرحله ۵-۴ برگی رسیدند، سطح خاک گلدان(ها) بااستفاده‌از پلاستیک یا کاغذ آلومینیومی پوشانده می‌شود تا تلفات تبخیر از خاک گلدان(ها) به صفر رسیده و تنها راه خروج آب از آن‌ها ازطریق گیاه باشد. همچنین، گلدان(ها) باید در شرایط تبخیری نسبتاً پایین، یعنی شرایطی‌که تبخیرتعرق شدید ایجاد نمی‌کند، قرار داده شود. برای مثال، نباید گلدان(ها) را درمعرض آفتاب مستقیم قرار داد.

پس‌از پوشاندن سطح گلدان(ها) و عدم‌آبیاری آن، به‌تدریج رطوبت خاک کاهش یافته و سرانجام به نقطه‌ای می‌رسد که گیاه قادر به جذب آب بیشتر نبوده و درنتیجه پژمرده می‌شود. وقتی برگ‌ها علایم پژمردگی را نشان دادند، باید گلدان(ها) به محیطی بارطوبت نسبی بالا، مثل گلخانه‌ای مرطوب، منتقل شود. اگر در این شرایط، برگ‌ها همچنان پژمرده باقی بمانند و بهبود پیدا نکنند، می‌توان گفت که رطوبت خاک به‌حد تحتانی خود، یعنی نقطه پژمردگی دایم، رسیده است. چنانچه برگ‌ها در شرایط مرطوب بهبود یابند، رطوبت خاک به نقطه پژمردگی دایم نرسیده و باید مدت بیشتری به انتظار ماند.

حد تحتانی رطوبت خاک را می‌توان در شرایط مزرعه نیز اندازه‌گیری کرد، اما این امر به زمان و کار بیشتری نیاز خواهد داشت. برای مثال، فرض کنید حد تحتانی رطوبت خاک برای گندم در یک خاک معین موردنظر باشد. برای تعیین حد تحتانی رطوبت خاک، در زمان گلدهی بخشی از مزرعه بااستفاده‌از یک چادر و یا یک پوشش پلاستیکی دیگر پوشانده می‌شود، تا آب باران وارد خاک نشود. پوشش پلاستیکی نباید در تهویه مزرعه اختلال ایجاد کند. آبیاری نیز انجام نمی‌گیرد. پس‌از رسیدگی گیاه، می‌توان رطوبت خاک را در لایه‌های مختلف خاک اندازه‌گیری کرد، که نشان‌دهنده حد تحتانی رطوبت خاک برای آن لایه خواهد بود.

۱۴-۸ مشاهده و اندازه‌گیری حرکت آب در گیاه

برای انجام این آزمایش، باید گیاه از قبل کشت شده باشد. به‌عنوان مثال، می‌توان از گیاه آفتابگردان که ارتفاع بوته آن حداقل ۵۰ سانتی‌متر باشد، استفاده کرد. ابتدا به‌اندازه ۵۰۰-۱۰۰ میلی‌لیتر محلول فوشین اسیدی (۰٫۲۵ درصد حجمی) تهیه می‌شود. بوته آفتابگردان موردنظر همراه با ریشه‌هایش از خاک خارج می‌شود. ریشه‌ها در داخل یک لگن پُرازآب تمیز شده و سپس از بوته قطع می‌شوند، طوری که فقط ۵ سانتی‌متر ریشه در قاعده بوته باقی بماند. پس‌از چند دقیقه، گیاه به‌داخل محلول فوشین اسیدی انتقال داده شده و بلافاصله تمامی ریشه، به‌استثنای ۲ سانتی‌متر بالای آن، بریده می‌شود. قطع ریشه‌ها به‌دلیل کاهش مقاومت ریشه دربرابر جریان محلول و درنتیجه افزایش میزان و سرعت جذب محلول توسط بوته صورت می‌گیرد. توجه شود که بوته همچنان در محلول نگهداری می‌شود. لازم‌به‌ذکر است که برای جذب محلول توسط گیاه، شرایط اطراف بوته باید به‌گونه‌ای باشد تا گیاه تعرق کند. به‌عبارت دیگر، نگهداری بوته در داخل محلول باید تحت شرایط آفتابی صورت گیرد.

با نگهداری بوته آفتابگردان درداخل محلول، می‌توان مشاهده کرد که تعرق صورت گرفته و درنتیجه، رنگ از ساقه بوته به‌آرامی بالا می‌رود و سپس در سراسر برگ‌ها نیز پخش می‌گردد. این حرکت رنگ در بوته، مسیر انتقال آب در گیاه را نشان می‌دهد. درصورت تمایل می‌توان سرعت انتقال آب را نیز اندازه‌گیری کرد. مثلاً مدت‌زمانی که طول می‌کشد تا رنگ از ارتفاع ۵ سانتی‌متری ساقه به ارتفاع ۴۵ سانتی‌متری آن برسد، نشان‌دهنده سرعت انتقال آب در بوته است.

۱۴-۹ مشاهده روزنه‌ها

مشاهده روزنه‌ها به‌سادگی و بدون‌نیاز به امکانات خاص قابل‌اجرا است. بدین‌منظور لازم‌است ابتدا لاک ناخن بی‌رنگ تهیه شود. تجربه نگارنده نشان می‌دهد که برای این منظور لاک‌های ارزان‌تر بهتر هستند. برای مشاهده روزنه‌ها در سطوح زیرین و بالایی برگ گیاه موردنظر، روی این سطوح لاک زده می‌شود. سپس باید منتظر ماند تا لاک خشک گردد. لاک خشک‌شده را باید بااحتیاط از برگ جدا کرد و زیر میکروسکوپ بررسی نمود. با تنظیم میکروسکوپ، روزنه‌ها ظاهر خواهند شد. باید توجه داشت که برخی گیاهان فقط در یک طرف سطح برگ خود دارای روزنه هستند. چنانچه میکروسکوپ دارای بزرگ‌نمایی کافی و امکانات مناسب باشد، می‌توان نسبت به‌شمارش روزنه‌ها در واحد معین سطح برگ و اندازه‌گیری طول و عرض آن‌ها اقدام کرد.

۱۴-۱۰ سنجش ویژگی‌های ریشه

ازآن‌جایی‌که در فصل۵ درباره استخراج، شستشو و سنجش ویژگی‌های رشد ریشه توضیحات کاملی ارائه شده است، بنابراین، از تکرار مطالب فوق در این قسمت خودداری می‌شود. طی دو یا سه جلسه آزمایش

می‌توان این عملیات را به‌طور کامل اجرا کرد. بدیهی‌است چنانچه قبلاً نسبت به کاشت گیاه در گلدان اقدام شده باشد، کار استخراج و شستشوی ریشه‌ها آسان‌تر خواهد بود. از دانشجویان خواسته می‌شود مراحل مختلف سنجش ویژگی‌های ریشه را انجام دهند.

۱۴-۱۱ تعیین نیاز آبی

تعیین نیاز آبی بخش مهمی از سرفصل واحد عملی درس رابطه آب خاک و گیاه را تشکیل می‌دهد. درطی دو تا سه جلسه آزمایشگاه می‌توان از دانشجویان خواست تا نیاز آبی یک گیاه معین را در شرایط محیطی یک شهر معین محاسبه نمایند. بهتر آن‌است‌که هر دانشجو یک گیاه و یک شهر جداگانه را انتخاب کند. مراحل تعیین نیاز آبی در فصل۱۲، همراه با یک مثال توضیح داده شده است. جدول۳-۱۴ حاوی داده‌های آب‌وهوایی برای چند شهر مهم کشور است، که می‌تواند در محاسبه نیاز آبی مورداستفاده دانشجویان قرار گیرد.

جدول۳-۱۴ میانگین‌های چندساله آمارهواشناسی شهرهای گرگان، تبریز، اصفهان، شیراز، اهواز ومشهد.

مکان: گرگان ارتفاع: ۱۵۵ متر عرض جغرافیایی: ۳۶٫۴۹ طول جغرافیایی: ۵۴٫۲۸ تعداد سال‌های مورداستفاده: ۱۶ سال

ماه	دما (°C)		رطوبت نسبی (درصد)	سرعت باد (کیلومتر در روز)	تعداد ساعات آفتابی (روز)
	حداکثر	حداقل			
ژانویه	۱۲٫۷	۴٫۱	۷۴	۱۰۴	۴٫۴
فوریه	۱۳٫۹	۴٫۴	۷۵	۱۵۶	۴٫۸
مارس	۱۵٫۷	۶٫۵	۷۷	۱۵۶	۴٫۱
آوریل	۱۹٫۸	۱۰٫۵	۷۴	۱۸۱	۳٫۹
مه	۲۷٫۴	۱۶٫۲	۶۹	۱۸۱	۶٫۳
ژوئن	۳۱٫۰	۱۹٫۴	۶۶	۲۰۷	۷٫۳
ژولای	۳۲٫۶	۲۲٫۴	۶۷	۱۸۱	۷٫۹
آگوست	۳۳٫۲	۲۲٫۵	۶۸	۱۸۱	۸٫۰
سپتامبر	۲۹٫۸	۱۹٫۳	۶۸	۱۸۱	۷٫۹
اکتبر	۲۴٫۳	۱۳٫۹	۷۳	۲۰۷	۵٫۵
نوامبر	۱۸٫۸	۸٫۸	۷۴	۱۸۱	۴٫۵
دسامبر	۱۴٫۵	۵٫۶	۷۳	۲۰۷	۴٫۷
میانگین سال	**۲۲٫۸**	**۱۲٫۸**	**۷۲**	**۱۷۷**	**۵٫۸**

ادامه جدول۳-۱۴:

مکان: تبریز ارتفاع: ۱۳۶۷ متر عرض جغرافیایی: ۳۸٫۰۵ طول جغرافیایی: ۴۶٫۱۷ تعداد سال‌های مورداستفاده: ۱۳ سال

ماه	دما (°C)		رطوبت نسبی (درصد)	سرعت باد (کیلومتر در روز)	تعداد ساعات آفتابی (روز)
	حداکثر	حداقل			
ژانویه	۳٫۹	-۵٫۰	۸۳	۹۵	۴٫۱
فوریه	۵٫۶	-۴٫۰	۷۹	۱۴۷	۵٫۸
مارس	۱۰٫۱	-۰٫۳	۷۶	۱۹۰	۵٫۱
آوریل	۱۶٫۷	۵٫۸	۶۵	۱۸۱	۵٫۶
مه	۲۲٫۵	۹٫۴	۶۰	۱۵۶	۷٫۸
ژوئن	۲۷٫۹	۱۳٫۰	۵۴	۱۳۸	۹٫۴
ژولای	۳۰٫۵	۱۸٫۴	۴۸	۱۵۶	۱۰٫۹
آگوست	۳۱٫۰	۱۷٫۳	۴۸	۱۴۷	۱۰٫۲
سپتامبر	۲۸٫۰	۱۳٫۲	۵۴	۱۳۸	۱۰٫۰
اکتبر	۲۰٫۲	۷٫۶	۶۴	۱۱۲	۷٫۰
نوامبر	۱۰٫۷	۱٫۲	۷۵	۹۵	۵٫۴
دسامبر	۴٫۴	-۳٫۷	۸۲	۱۰۴	۴٫۰
میانگین سال	**۱۷٫۶**	**۶٫۱**	**۶۶**	**۱۳۸**	**۷٫۱**

مکان: اصفهان ارتفاع: ۱۵۹۰متر عرض جغرافیایی: ۳۲٫۳۷ طول جغرافیایی: ۵۱٫۴۰ تعداد سال‌های مورداستفاده: ۲۵ سال

ماه	دما (°C)		رطوبت نسبی (درصد)	سرعت باد (کیلومتر در روز)	تعداد ساعات آفتابی (روز)
	حداکثر	حداقل			
ژانویه	۹٫۶	-۲٫۶	۶۸	۹۵	۶٫۶
فوریه	۱۳٫۰	-۰٫۶	۶۲	۱۴۷	۷٫۵
مارس	۱۷٫۵	۳٫۸	۵۲	۱۹۰	۸٫۲
آوریل	۲۲٫۱	۷٫۹	۵۰	۱۸۱	۸٫۱
مه	۲۸٫۳	۱۲٫۷	۴۴	۱۵۶	۹٫۳
ژوئن	۳۴٫۴	۱۷٫۲	۳۶	۱۳۸	۱۱٫۲
ژولای	۳۶٫۹	۱۹٫۶	۳۴	۱۵۶	۱۱٫۰
آگوست	۳۵٫۸	۱۷٫۸	۳۷	۱۴۷	۱۰٫۸
سپتامبر	۳۲٫۲	۱۳٫۴	۴۰	۱۳۸	۱۰٫۱
اکتبر	۲۵٫۱	۷٫۴	۴۸	۱۱۲	۹٫۰
نوامبر	۱۷٫۰	۲٫۴	۶۰	۹۵	۷٫۲
دسامبر	۱۰٫۴	-۱٫۶	۶۶	۱۰۴	۶٫۴
میانگین سال	**۲۳٫۵**	**۸٫۱**	**۵۰**	**۱۳۸**	**۸٫۸**

ادامه جدول۳-۱۴:

مکان: شیراز ارتفاع: ۱۴۸۶ متر عرض جغرافیایی: ۲۹٫۳۲ طول جغرافیایی: ۵۲٫۳۵ تعداد سال‌های مورداستفاده: ۲۲ سال

ماه	دما (°C)		رطوبت نسبی (درصد)	سرعت باد (کیلومتر در روز)	تعداد ساعات آفتابی (روز)
	حداکثر	حداقل			
ژانویه	۱۲٫۴	-۰٫۱	۷۴	۱۳۰	۷٫۱
فوریه	۱۴٫۷	۱٫۲	۶۵	۱۵۶	۷٫۵
مارس	۱۹٫۱	۴٫۵	۶۲	۲۰۷	۷٫۹
آوریل	۲۳٫۴	۷٫۸	۵۴	۱۸۱	۷٫۸
مه	۳۰٫۰	۱۲٫۷	۴۳	۱۸۱	۱۰٫۴
ژوئن	۳۵٫۲	۱۶٫۵	۳۲	۱۸۱	۱۱٫۳
ژولای	۳۷٫۲	۱۹٫۶	۳۰	۱۳۰	۱۰٫۸
آگوست	۳۶٫۴	۱۸٫۴	۲۹	۱۳۰	۱۰٫۶
سپتامبر	۳۳٫۳	۱۴٫۳	۳۶	۱۵۶	۱۰٫۶
اکتبر	۲۷٫۷	۸٫۷	۴۳	۱۰۴	۹٫۸
نوامبر	۲۰٫۰	۳٫۷	۵۸	۱۵۶	۸٫۱
دسامبر	۱۴٫۲	۰٫۵	۷۴	۱۳۰	۷٫۲
میانگین سال	**۲۵٫۳**	**۹٫۰**	**۵۰**	**۱۵۴**	**۹٫۱**

مکان: اهواز ارتفاع: ۲۰ متر عرض جغرافیایی: ۳۱٫۲۰ طول جغرافیایی: ۴۸٫۴۰ تعداد سال‌های مورداستفاده: ۳۰ سال

ماه	دما (°C)		رطوبت نسبی (درصد)	سرعت باد (کیلومتر در روز)	تعداد ساعات آفتابی (روز)
	حداکثر	حداقل			
ژانویه	۱۷٫۸	۶٫۹	۷۶	۱۷۳	۵٫۲
فوریه	۲۰٫۶	۸٫۳	۷۱	۱۹۰	۶٫۵
مارس	۲۵٫۷	۱۲٫۵	۶۱	۲۰۷	۶٫۲
آوریل	۳۱٫۶	۱۶٫۴	۵۶	۲۰۷	۶٫۰
مه	۳۸٫۷	۲۱٫۹	۴۳	۱۹۰	۸٫۶
ژوئن	۴۴٫۱	۲۴٫۴	۳۶	۲۲۵	۱۰٫۵
ژولای	۴۵٫۸	۲۶٫۶	۴۰	۱۹۰	۱۰٫۲
آگوست	۴۵٫۳	۲۵٫۸	۴۲	۲۰۷	۱۰٫۱
سپتامبر	۴۲٫۱	۲۱٫۶	۴۶	۱۹۰	۹٫۷
اکتبر	۳۵٫۶	۱۷٫۶	۵۵	۱۹۰	۸٫۰
نوامبر	۲۴٫۶	۲۴٫۴	۶۴	۲۰۷	۶٫۵
دسامبر	۱۹٫۴	۷٫۵	۸۲	۱۹۰	۵٫۳
میانگین سال	**۳۲٫۸**	**۱۶٫۸**	**۵۶**	**۱۹۷**	**۷٫۷**

ادامه جدول۳-۱۴:

مکان: مشهد ارتفاع: ۹۸۹ متر عرض جغرافیایی: ۳۶٫۱۶ طول جغرافیایی: ۵۹٫۳۸ تعداد سال‌های مورداستفاده: ۲۲ سال

ماه	دما (°C)		رطوبت نسبی (درصد)	سرعت باد (کیلومتر در روز)	تعداد ساعات آفتابی (روز)
	حداکثر	حداقل			
ژانویه	۷٫۴	-۴٫۳	۸۲	۲۰۷	۵٫۴
فوریه	۹٫۵	-۱٫۸	۸۰	۱۵۶	۵٫۳
مارس	۱۳٫۲	۲٫۹	۷۵	۲۰۷	۴٫۸
آوریل	۱۹٫۲	۷٫۶	۵۹	۲۰۷	۶٫۱
مه	۲۶٫۲	۱۱٫۹	۵۲	۱۸۱	۹٫۲
ژوئن	۳۱٫۰	۱۵٫۴	۳۹	۲۲۵	۱۱٫۷
ژولای	۳۳٫۷	۱۸٫۰	۳۷	۲۲۵	۱۱٫۷
آگوست	۳۲٫۶	۱۵٫۶	۳۷	۲۲۵	۱۱٫۳
سپتامبر	۲۸٫۳	۱۱٫۰	۴۳	۱۸۱	۱۰٫۰
اکتبر	۲۲٫۳	۵٫۶	۶۰	۱۸۱	۷٫۸
نوامبر	۱۴٫۷	۰٫۷	۷۲	۱۵۶	۶٫۴
دسامبر	۹٫۶	-۲٫۹	۷۹	۱۵۶	۵٫۳
میانگین سال	**۲۰٫۶**	**۶٫۶**	**۶۰**	**۱۹۲**	**۷٫۹**

منابع

حق‌نیا، غ. ۱۳۷۴. *خاک‌شناخت* (ترجمه). انتشارات دانشگاه فردوسی مشهد. ۶۳۰ صفحه.

سرمدنیا، غ.ح. و ع. کوچکی. ۱۳۷۱. *جنبه‌های فیزیولوژیکی زراعت دیم* (ترجمه). انتشارات جهاددانشگاهی مشهد. ۴۲۴ صفحه.

سلطانی، ا.، ف. رحیمزاد خوئی، ک. قاسمی گلعذانی، م. مقدم. ۱۳۷۷. *شبیه‌سازی اثر ویژگی‌های خاک بر عملکرد نخود تحت شرایط دیم*. مجله علوم کشاورزی و منابع طبیعی، جلد۵، شماره ۳ و۴، صفحه ۸۵ تا ۹۵.

سلطانی، ا.، م. قلی‌پور، و ح. حاجی‌زاده. ۱۳۸۴. SBEET *یک مدل ساده برای شبیه‌سازی رشد و عملکرد چغندرقند*. مجلهٔ علوم و صنایع کشاورزی. جلد ۱۹، شمارهٔ ۲ ، ص ۱۱ تا ۲۶.

سلطانی، ا.، ف. رحیمزاد خوئی، ک. قاسمی گلعذانی، وم. مقدم. ۱۳۷۸. *تعیین صفات مطلوب گیاهی برای نخود تحت شرایط دیم بااستفاده‌از شبیه‌سازی رایانه‌ای*. دانش کشاورزی، جلد۹، شماره۴، صفحه ۶۵تا۸۲.

کافی، م.، م. لاهوتی، ا. زند، ح.ر. شریفی و م. گلدانی. ۱۳۷۸. *فیزیولوژی گیاهی* (ترجمه). انتشارات جهاددانشگاهی مشهد. ۴۴۷ صفحه.

کوچکی، ع.، ا. سلطانی، و م. عزیزی. ۱۳۷۶. *اکوفیزیولوژی گیاهی*. انتشارات جهاددانشگاهی مشهد، ۲۷۱ صفحه.

کوچکی، ع. و ا. سلطانی. ۱۳۷۷. *اصول و عملیات کشاورزی در مناطق خشک* (ترجمه). انتشارات نشر آموزش کشاورزی. ۹۴۲ صفحه.

کوچکی، ع.ر.، ا. زند، م. بنایان اول، پ. رضوانی مقدم، ع.م. مهدوی دامغانی، م. جامی الاحمدی و س.ر. وصال. ۱۳۸۴. *اکوفیزیولوژی گیاهی* (ترجمه). انتشارات دانشگاه فردوسی مشهد. ۴۴۶ صفحه.

علیزاده، ا. ۱۳۸۳. *رابطه آب و خاک و گیاه*. انتشارات دانشگاه امام رضا (ع). ۴۷۰ صفحه.

محبوبی، ع.ا. و ع.ا. نادری. ۱۳۸۰. *فیزیک خاک کاربردی*. انتشارات دانشگاه بوعلی سینا. ۲۱۴ صفحه.

Araus, J.L., D. Villegas, N. Aparicio, L.F. Garcia del Moral, S. El Hani, Y. Rharrabti, J.P. Ferrio, and C. Royo. 2003. *Environmental factors Determining carbon isotope discrimination and yield in durum wheat under Mediterranean conditions*. Crop Sci. 43: 170-180.

Bohm, W. 1979. *Methods of studying root systems*. Springer-Verlag, Berlin.

Bowman, W.D., K.T. Hubick, S. von Caemmerer, and G.D. Farquhar. 1989. *Short-term changes in leaf carbon isotope discrimination in salt- and water-stressed C_4 grasses*. Plant Physiol. 90: 162-166.

Boyer, J.S. 1995. *Measuring the water status of plants and soils*. Academic Press, San Diego.

Briggs, L.J., and H.L. Shantz. 1914. *Relative water requirement of plants*. J. Agric. Res. (Washington, D.C.). 3: 1-63.

Campbell, G.S., and J.M. Norman. 1998. *An Introduction to Environmental Biophysics*. Springer, New York.

Condon, A.G., R.A. Richards, G.J. Rebetzke, and G.D. Farquhar. 2004. *Breeding for high water use efficiency*. J. Exp. Bot. 55: 2447-2460.

Cooper, P.J.M. J.D.H. Keatinge and G. Hughes. 1983. *Crop evapotranspiration: technique for calculation of its components by field measurements*. Field Crops Res. 7: 299-312.

Cooper, P.J.M., P.J. Gregory, D. Tully and H.C. Harris. 1987. *Improving water use efficiency of annual crops in the rainfed farming systems of West Asia and North Africa*. Exp. Agric. 23: 113-158.

Cooper, P.J.M., G.S. Campbell, M.C. Heath, and P.D. Hebblethwaite. 1988. *Factors which affect water use efficiency in rainfed production of food legumes, and their measurement*. In: Summerfield, R.J. (Ed.), World crops: Cool season food legumes. Kluwer Academic Publ., Dordrecht, The Netherlands, pp. 813-829.

Costa, C., L.M., Dwyer, R.I. Hamilton, C. Hamel, L. Nantais, and D.L. Smith. 2000. *A sampling method for measuring of large root systems with scanner-based image analysis*. Agron. J. 92: 621-627.

Doorenbos, J., and W.O. Pruitt. 1977. *Crop water requirements*. FAO irrigation and drainage paper. 21: FAO. Rome.

Duley, F.L. 1939. *Surface factors affecting the rate of intake of waters by soils*. Proc. Soil Sci. Soc. Am. 4: 60-64.

English, M., and S.N. Raja.1996. *Perspectives on deficit irrigation*. Agric. Water Manag. 32:1-14.

Ghassemi-Golezani, K., A. Soltani, and S. Atashi. 1997. *The effect of water limitation in the field on seed quality of maize and sorghum*. Seed Sci. Technol. 25: 321-324.

Gijsman, A.J., S.S. Jagtap, and J.W. Jones. 2003. *Wading through a swamp of complete confusion: how to choose a method for estimating soil water retention parameters for crop models*. Eur. J. Agron. 18: 77-106.

Gholipoor, M., A. Soltani, F. Shekari, and Fb. Shekari. 2002. *Effect of salinity on water use efficiency and its components in chickpea*. Acta Agronomica Hungarica 50(2): 127-134.

Jones, H.G. 1992. *Plant and microclimate*. Cambridge University Press, Cambridge.

Kramer, P.J. 1995. *Water relations of plants and soils*. Academic Press. 495pp.

Loomis, R.S. and D.J. Connor. 1992. *Crop ecology: productivity and management in agricultural systems*. Cambridge University Press, Cambridge.

Michel, B.E. 1983. *Evaluation of the water potentials of solutions of Polyethylene Glycol 8000 both in the absence and presence of other solutes. Plant Physiol*. 72: 66-70.

Miller, R.W. and R.L. Donahue. 1990. *An introduction to soils and plant growth*. Prentic-Hall International Editions.
Munns, R. 2002. *Comparative physiology of salt and water stress*. Plant Cell Env. 25: 239-250.
Newman, E.L. 1966. *A method of estimating the total length of root in a sample*. J. Appl. Ecol. 3: 139-145.
Nilsen, E.T. and D.M. Orcutt. 1996. *The physiology of plant under stress*. John Wiley In, N.Y.
Nobel, P.S. 1994. *Physicochemical and environmental plant physiology*. Academic Press, London.
Passioura, J.B. 2002. *Soil conditions and plant growth*. Plant Cell Env. 25: 311-318.
Richards, R.A. 1996. *Defining selection criteria to improve yield under drought*. Plant Growth Regul. 20: 157–166.
Richards, R.A. 2000. *Selectable traits to increase crop photosynthesis and yield of grain crops*. J. Exp. Bot. 51: 447–458.
Richards, R.A., G.J. Rebetzke, A.G. Condon, and A.F. van Herwaarden. 2002. *Breeding opportunities for increasing the efficiency of water use and crop yield in temperate cereals*. Crop Sci. 42: 111–121.
Salisbury, F.B. and C.W. Ross. 1996. *Plant physiology*. Wadsworth Publ. Co., Belmont, CA.
Saxton, K.E., W.J. Rawls, J.S. Romberger, R.I. Papendick. 1986. *Estimating generalized soil- water characteristics from texture*. Soil Sci. Soc. Am. J. 50: 1031-1036.
Serraj, R., and T.R. Sinclair. 2002. *Osmolyte accumulation: can it really help increase crop yield under drought conditions?* Plant Cell Env. 25: 333-341.
Sinclair, T.R., and F.P. Gardner. 1998. *Principles of ecology in plant production*. CAB International, Walligford.
Slatyer, R.O. 1977. *Plant water relationships*. Academic Press, New York.
Slatyer, R.O. and S.A. Taylor. 1960. *Terminology in plant and soil water relations*. Nature (London). 187: 922-924.
Soltani, A., K. Ghassemi-Golezani, F. R. Khooie, and M. Moghaddam. 1999. *A simple model for chickpea growth and yield. Field Crops Res. 62: 213-224*.
Soltani, A., F. R. Khooie, K. Ghassemi-Golezani, and M. Moghaddam. 2000. *Thresholds for chickpea leaf expansion and transpiration response to soil water deficit*. Field Crops Res. 68: 205-210.
Soltani, A., F. R. Khooie, K. Ghassemi-Golezani, and M. Moghaddam. 2001. *A simulation study of chickpea crop response to limited irrigation in a semiarid environment*. Agric. Water Manag. 49: 225-237.
Soltani, A., and S. Galeshi. 2002. *Importance of rapid canopy closure for wheat production in a temperate sub-humid environment: Experimentaion and simulation*. Field Crops Res. 77: 17-30.
Soltani, A., E. Zeinali, S. Galeshi, and N. Latifi. 2002. *Germination, seed reserve utilization and seedling growth of chickpea as affected by salinity and seed size*. Seed Sci. Technol. 30: 51-60.
Solatni, A., M. Gholipoor, and E. Zeinali. 2006. *Seed reserve utilization and seedling of weath as affected by drought and salinity*. Env. Exp Bot. 55: 195-200.
Steudle, E. 2000. *Water uptake by roots: effects o water deficit*. J. Exp. Bot. 51: 1531-1542.
Steudle, E, and C.A. Peterson. 1998. *How does water get through roots?* J. Exp. Bot. 49 (322): 775–788.

Stewart, B.A. and D.R. Nielsen. 1990. *Irrigation of agricultural crops*. ASA. No 30. Madison. Wisconsin.

Tanner, C.B., and T.R. Sinclair. 1983. *Efficient water use in crop production: Research or re-search?* In: Taylor, H.M., Jordan, W.R., Sinclair, T.R.,(Eds.), Limitations to efficient water use in crop production. ASA, CSSA, and SSSA, Madison, WI, pp. 1-27.

Tenant, D. 1975. *A test of a modified line intersect method for estimating root length*. J. Ecol. 63: 995-1001.

Turner, N.C. 1986. Crop water deficits: *A decade of progress*. Adv. Agron. 39: 1-51.

Yeo A. 1998. *Molecular biology of salt tolerance in the context of whole-plant physiology*. J..Exp.Bot. 49: 915–929.

Zhang J., H.T. Nguyen, and A. Blum. 1999. *Genetic analysis of osmotic adjustment in crop plants*. J. Exp. Bot. 50: 291–302.

Zhang, H., and T. Oweis.1999. *Water-yield relations and optimal irrigation scheduling of wheat in the Mediterranean region*. Agric. Water Manag. 38: 195-211.