

حفره‌زایی در آوندهای چوبی

سید سعید یگانه موسوی

انتقال صحیح آب از آوند چوبی (آوندها و یا زنجیره‌ای از تراکتیوها) برای رشد و حیات گیاه ضروری است؛ چون این انتقال، آب از دست رفته‌ی برگ‌ها در جریان تعرق را جبران می‌کند و باعث می‌شود روزنه‌ها برای جذب دی‌اکسید کربن و فتوستتوز، باز باقی بمانند. کشش حاصل از تعرق می‌تواند تا زمانی که مولکول‌های آب به صورت زنجیره به هم متصل‌اند، ادامه یابد.

حفره‌زایی^۱ (تشکیل هسته‌های بخار آب- هوا- در یک آوند) ممکن است زنجیر مولکول‌های آب شیره‌ی خام را بشکند. سرایت حفره‌های هوایی از یک آوند چوبی هوادار را به آوند چوبی پر از آب، «بذرافشانی هوا»^۲ می‌گویند.

هیچ موضوعی در فیزیولوژی گیاهی به اندازه‌ی صعود آب برخلاف جاذبه‌ی زمین در گیاهان بلند، دارای تاریخ، نوشته و تحقیق نیست. این پدیده برای فیزیولوژیست‌های گیاهی و فیزیک‌دانان از زمان هالز (۱۷۲۷) به صورت معما درآمده است. با این وجود هنوز هیچ اجماع محکمی در این باره وجود ندارد. کتاب‌های اصلی و مقالات گیاهی که در چهار دهه‌ی گذشته چاپ شده‌اند، یک تصور کاذب مبنی بر کشف چگونگی بالا رفتن آب از آوند چوبی به وجود آورده‌اند. فرضیه‌ی اصلی در توجیه صعود شیره‌ی خام بر نقش محوری تعرق در کشش آب به سمت بالا تکیه دارد. طرفداران این نظریه معتقدند با تبخیر آب از برگ‌ها و خارج شدن مولکول‌های آب از این طریق، کششی به وجود می‌آید که ستون پیوسته‌ی آب را به سمت برگ‌ها هدایت می‌کند. این فرضیه، گاهی نظریه‌ی پیوستگی^۳ نامیده می‌شود و به وسیله‌ی دیکسون و جولی (۱۸۹۵، ۱۸۹۴) و اسکنازی (۱۸۹۵) بیان شد. یکی دیگر از نیروهای درگیر در صعود شیره‌ی خام فشار ریشه‌ای است که بحث درباره‌ی آن در این جا نمی‌گنجد.

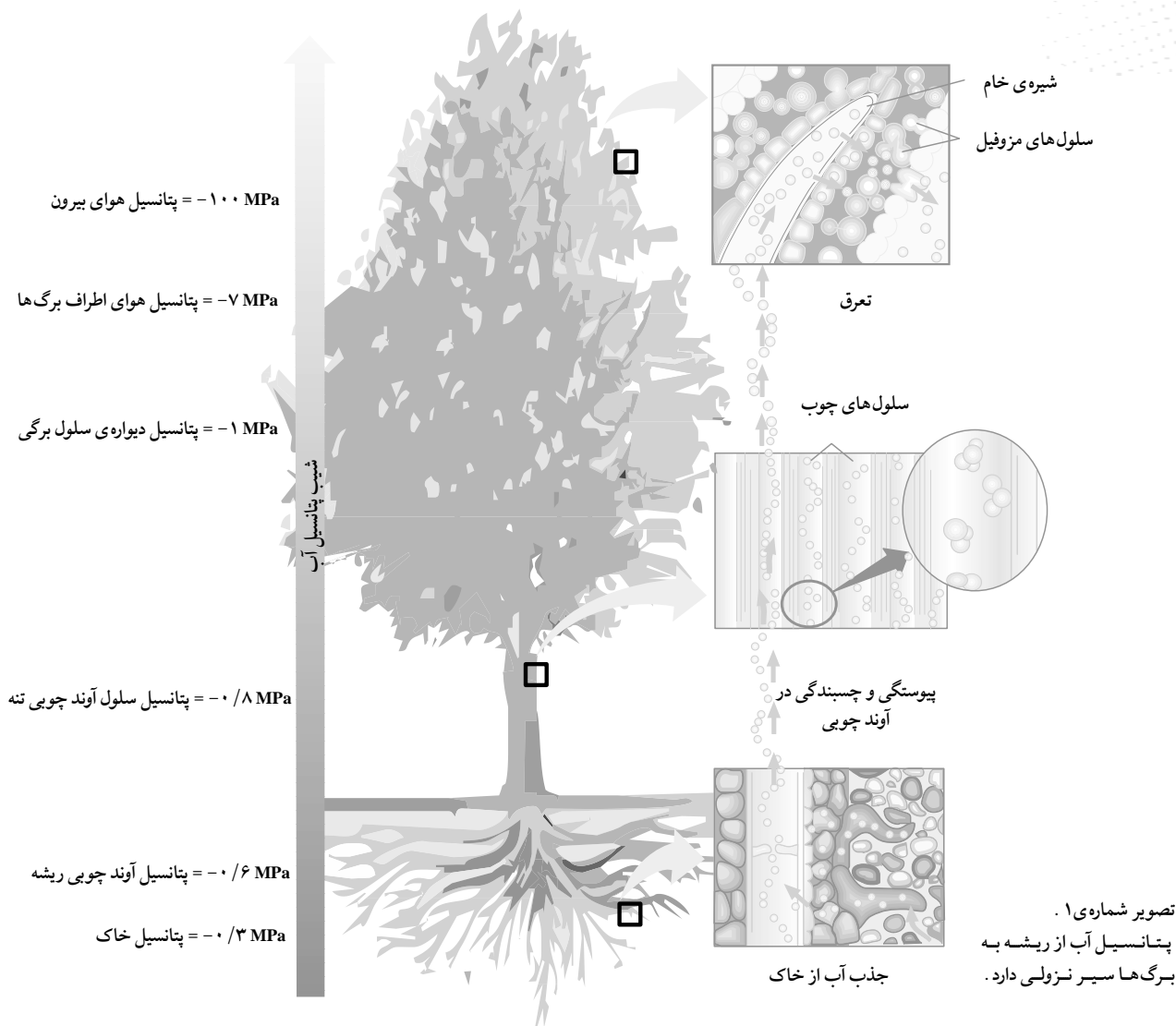
ویلیام آکام، فیلسوف قرن چهاردهم، نظریه‌ی صرفه‌جویی^۴ را بنیان نهاد. طبق این نظریه «صحیح‌ترین توضیح هر پدیده، ساده‌ترین توضیح است». انیشتین نیز گفته است در تمام تاریخ علم، از فلسفه‌ی یونانی تا فیزیک مدرن، تلاش‌های پایداری برای کاهش پیچیدگی پدیده‌های طبیعی به روابط پایه‌ای و ساده صورت گرفته است. علت جذاب و معروف بودن نظریه‌ی پیوستگی نیز ساده بودن آن است.

اشکال اصلی نظریه‌ی پیوستگی، چگونگی حفظ ستون آب در وضعیتی است که فشار کششی زیادی روی مولکول‌های به هم پیوسته‌ی آن وجود دارد. این کشش از طرف برگ‌های در حال تعرق اعمال می‌شود.

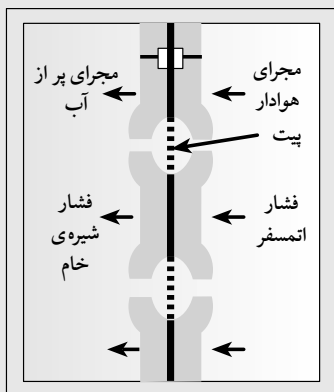
مخالفان نظریه‌ی پیوستگی معتقدند با توجه به این که شیره‌ی خام در آوند چوبی به وسیله‌ی دیواره‌های سوراخ‌دار محصور شده است، و هم‌چنین به دلیل ارتباط هیدرولیک، الکتریکی و اسمزی بافت آوند چوبی با بافت مرکب و نامتجانس دربرگیرنده‌ی آن (فیبر و سلول‌های پارانشیمی)، این تصور که عناصر آوند چوبی بتوانند به طور جداگانه، ستون آب تحت مکش، در خود داشته باشند، دشوار است.

یکی دیگر از نقاط مورد مناقشه این است که آیا نیروهای چسبندگی و پیوستگی در مسیرهای پر از آب آوند چوبی به اندازه‌ی کافی برای پیوسته نگهداشتن آب داخل آن متناسب است؟ به عبارت دیگر به هم خوردن تناسب سه نیروی چسبندگی شیره‌ی خام به دیواره‌ی آوند چوبی، پیوستگی مولکول‌های آب و کشش تحت تأثیر تعرق، باعث ایجاد شدن حفرات هوا یا بخار و اختلال در صعود شیره‌ی خام می‌شود.

با وجود این تنازعات و نظریه‌های مختلف، نظر به اشاره‌ی کتاب زیست‌شناسی (۲) و آزمایشگاه در مورد نظریه‌ی پیوستگی و بذرافشانی هوا، در این نوشته به نظریه‌ی غالب در مورد انتقال مواد در آوند آبکش به خصوص یکی از چالش‌های این نظریه، یعنی حفره‌زایی اشاره شده است (تصویر ۱).



حفره‌زایی زمانی اتفاق می‌افتد که فشار آوند چوبی (ψ_x) به اندازه‌ای منفی شود که بر نیروهای موینگی آب در منافذ پلاسمودسماتای بین مجاری پر از آب آوند و مجاری دارای هوای مجاور (مثل برخی آوندهای چوبی قدیمی) غلبه کند. ψ_x لازم برای حفره‌زایی به قطر منافذ مزبور بستگی دارد. اگر منافذ کوچک تر باشند، ψ_x منفی تری برای تشکیل حفره نیاز است. نتیجه‌ی حفره‌زایی، تشکیل مجاری پر از هوا یا بخار است که آب را انتقال نمی‌دهند. تجمع چنین مجاری حباب‌داری، هدایت آب در آوند چوبی را کاهش می‌دهد (تصویر ۲).



اگر پس از حفره‌زایی در آوند چوبی پاسخ‌های محدودکننده‌ی آن مثلاً کاهش تعرق به کمک بستن روزنه‌ها و یا حتی افتادن برگ‌ها رخ ندهد، افزایش مکش آوند چوبی و حفره‌زایی بیش‌تر را شاهد خواهیم بود. در صورت ادامه‌ی بازخورد مثبت بین افزایش مکش آوند چوبی و حفره‌زایی، گیاه دچار سانحه‌ی نقص انتقال آب می‌شود. نتیجه‌ی این امر کاهش فتوسنتز و رشد است.

حفره‌زایی در چه شرایطی رخ می‌دهد؟

الف) تنش خشکی: تحمل خشکی یک خصوصیت پیچیده است که در ابتدا به وسیله‌ی چندین صفت مانند رفتار روزنه‌ای، از دست رفتن تورژسانس برگ‌ها و کاهش

تصویر شماره ۲. برای ایجاد شدن حباب‌های هوا در یک مجرای پر از آب آوند چوبی، مکش ناشی از تعرق باید آن قدر زیاد باشد که بر نیروهای موینگی درون پیت‌ها غلبه کند. هرچه پیت بزرگ‌تر باشد، نیروی موینگی آن کم‌تر و خطر حفره‌زایی کاهش می‌یابد.

انتقال آب به وسیله ی آوند چوبی قابل مشاهده است. در حقیقت توانایی انتقال آب در نتیجه ی خشکی کاهش می یابد. علت کاهش انتقال آب در تنش خشکی، کشش تعرقی زیاد به طرف برگ ها و کم بودن فشار آب در خاک و ریشه ها است. این وضع سبب گسسته شدن زنجیره ی آب در آوند چوبی می شود.

ب) سرما: سرمای شدید زمستان سبب یخ زدگی شیرهای خام در آوند چوبی می شود. همراه با بالا رفتن دما در بهار، تعرق آب موجود در برگ ها و قسمت های بالای آوند چوبی آغاز می شود. در نتیجه در ستون آب گسستی ایجاد می شود که باعث حفره زایی می گردد.

اقدامات امنیتی گیاه برای جلوگیری از حفره زایی و توقف رشد ناشی از آن

معماری هیدرولیک گیاه باید تعدادی از اعمال و فشارها را تحمل کند. مثلاً مواردی چون انتقال آب، مواد غذایی و هورمون ها از ریشه ها به ساقه ها، نگهداری پیوستگی مولکول های آب و به حداقل رساندن خطر حفره زایی و فراهم آوردن حمایت ساختاری برای بخش های بالای زمین هستند.

طراحی دیواره در عناصر آوندی و انواع مختلف صفحات سوراخ دار آوند چوبی، می تواند از شکل گیری و به هم آمیختگی و بزرگ تر شدن حباب ها جلوگیری کند. حباب های کوچک بهتر از حباب های بزرگ حل می شوند. در نتیجه این حباب ها نمی توانند گسستگی ایجاد کنند. به علاوه در بسیاری از گیاهان، بیشترین مقاومت به جریان آب در «اثر برگی»^۵ یا پایه ی دمبرگ وجود دارد. به این ترتیب هنگامی که تنش آبی رخ می دهد، حفره زایی ابتدا در برگ ها اتفاق می افتد و باعث پژمرده شدن یا از بین رفتن آن ها می شود.

ساختارهای ویژه ای به نام تیل^۶ در بعضی گونه های گیاهی، در تراکتیدها و آوندهای دارای هوا وجود دارند که عمل درزگیری را در مقابل از دست رفتن آب و ورود پاتوژن ها انجام می دهند. وظیفه ی دیگر این ساختارها جلوگیری از گسترش آوندهای چوبی هوادار و بدون استفاده در انتقال آب است؛ حتی گاهی برای جلوگیری از ایجاد شدن سلول های آوند چوبی پر از هوا، رزین ها و صمغ هایی به داخل سلول های آوند چوبی بدون استفاده، ترشح می شود و آن ها را پر می کنند و به این ترتیب از بذرافشانی هوا جلوگیری می شود.

زیرنویس

1. Cavitation
2. Air seeding
3. Cohesion theory
4. Parsimony
5. Leaf trace
6. Tylos

منابع

1. Campbell Neil A. and Reece Jane B. Biology, Seventh Edition, Pearson Benjamin Cumings Publication, PP. 746-749, 2005.
2. Hacke Uwe G., Sperry John S. and Pitterman Jarmila. Drought Experience and Cavitation Resistance in Six Shrubs from the Great Basin, Utah. Basic Appl. Ecol. 1, 31-41 2000.
3. Hacke Uwe G., Sperry John S., Pockman William T., Davis Stephen D. and McCulloh Katherin A., Trends in wood density and Structure are Linked to Prevention of Xylem Implosion by Negative Pressure. Oecologia. 126: 457-461, 2001.
4. Maherali Hafiz, Pockman William T. and Jackson Robert B., Adaptive Variation in the Vulnerability of Woody Plants to Xylem Cavitation, Ecology, 85(8), pp. 2184-2199, 2004.
5. Pockman William T. and Sperry, John S., Vulnerability to Xylem Cavitation and the Distribution of Sonoran Desert Vegetation. American Journal of Botany, 87(9): 1287-1299, 2000.
6. Salisbury Frank B. and Ross Cleon W., Plant physiology, Wadsworth Publishing company, Belmont, California, pp, 109-113, 1991.
7. Weitz Joshua S., Ogle Kiona and Horn Henry S., Ontogenetically Stable Hydraulic Design in Woody Plants, Princeton University, 2005.
8. Zimmermann Ulrich, Schneider Heike, Wagner Lars H. and Hasse Axel, Water Ascent in Tall Trees: Does Evolution of land Plants Rely on a Highly Metastable State? New Phytologist 162: 576-516, 2004.