



فيزيولوجيا المحاصيل الحقلية
(الجزء النظري)



السنة: الرابعة

القسم: المحاصيل الحقلية

منشورات جامعة دمشق
كلية الزراعة

فيزيولوجيا المحاصيل الحقلية
(الجزء النظري)

تأليف

الدكتور أيمن الشحادة العودة
أستاذ في قسم المحاصيل الحقلية

الدكتور مأمون خيتي
(أستاذ في قسم المحاصيل الحقلية) (مدرسة في قسم المحاصيل الحقلية)
الدكتورة ريما رباح نصر

جامعة دمشق

2016 - 2015

1437 - 1436



فهرس المحتويات

رقم الفصل	العنوان
الفصل الاول	علاقات النبات المانية.
الفصل الثاني	الميزان الماني وانتقال الماء والمذيبات.
الفصل الثالث	التمثيل الضوئي (تفاعلات الضوء وتصنيع المركبات الغنية بالطاقة).
الفصل الرابع	التمثيل الضوئي (استقلاب الكربون وتصنيع المركبات العضوية).
الفصل الخامس	الاعتبارات البينية والفيزيولوجية لعملية التمثيل الضوئي
الفصل السادس	تأثير الإجهاد الماني في نمو وتطور الأنواع المحصولية والصفات المرتبطة بالتحمل.
الفصل السابع	تأثير الإجهاد الملحي في نمو وتطور الأنواع المحصولية والصفات المرتبطة بالتحمل.
الفصل الثامن	تأثير إجهاد الحرارة المرتفعة في نمو وتطور الأنواع المحصولية، والصفات المرتبطة بالتحمل.
الفصل التاسع	تأثير إجهاد الحرارة المنخفضة والصقيع في نمو وتطور الأنواع المحصولية، والصفات المرتبطة بالتحمل.
الفصل العاشر	التعبير المورثي وتصنيع البروتينات الدفاعية في البينات المجهدة.
الفصل الحادي عشر	تأثير الإجهاد التأكسدي في العمليات الفيزيولوجية المهمة والليات المرتبطة بالتحمل.
الفصل الثاني عشر	السبل الفيزيولوجية لتحسين غلة محاصيل الحبوب الصغيرة تحت ظروف الزراعة المروية.
الفصل الثالث عشر	دور الاحياء الدقيقة في تحسين استجابة الأنواع المحصولية للإجهادات اللاأحيائية.
الفصل الرابع عشر	تأثير الإجهادات اللاأحيائية في منظمات النمو.
قائمة الاختصارات: أهم الاختصارات والمرادفات العربية والإنكليزية.	
المراجع	



تمهيد

تتعدد إنتاجية الأنواع النباتية بالعوامل الوراثية، التي عادةً ما تتفاعل مع العوامل البيئية الساندة خلال موسم النمو. ويتوقف بلوغ الطاقة الإنتاجية الكامنة على مدى التوافق بين العوامل الوراثية والمتطلبات البيئية. ويسبب التبدل الحاصل في الظروف المناخية، تذبذباً في الإنتاج الزراعي. وتسبب التبدلات المناخية، المتمثلة بارتفاع تركيز الملوثات الجوية، وخاصةً غاز الفحم (CO_2) وما يرافقه من ازدياد في درجات الحرارة، إمكانية تعرّض نباتات الأنواع المحصولية إلى العديد من الإجهادات اللاأحيائية (الجفاف، والحرارة المرتفعة، وتغدق التربة، والإجهاد التأكسدي، ونقص الأوكسجين..... إلخ)، التي يمكن أن تؤثر سلباً في كفاءة نباتات الأنواع المحصولية الإنتاجية، ويصبح الإنتاج الزراعي غير كافٍ لتأمين الاحتياجات البشرية المتزايدة من الغذاء والكساء. ويستدعي تحقيق التنمية الزراعية المستدامة، والاكتفاء الذاتي، ضرورة تضيق همة الفهوة الغذائية من خلال تحسين إنتاجية المياه، و الأرض، والمحصول. ويتوقف استقرار غلة الأنواع المحصولية والمحافظة على نوعيتها في البيئات المناسبة، والميعدة على حدٍ سواء، على فهم آلية تأثير الإجهادات اللاأحيائية المختلفة في أهم الصفات الفيزيولوجية المحددة لإنتاج المادة الجافة وتراكُمها (التمثيل الضوئي، والتنفس)، حيث يسمع فهم الصفات المصممة المرتبطة وراثياً بتحمل الإجهادات اللاأحيائية مع المحافظة على طاقة المحصول الإنتاجية في تحقيق تقدم وراثي في برامج التربية والتحسين الوراثي لمختلف الأنواع المحصولية. انطلاقاً مما تقدم، فقد حاولنا من خلال هذا الجهد المتواضع تسليط الضوء على آلية تأثير الإجهادات اللاأحيائية في نمو نباتات الأنواع المحصولية، وتطورها، وإنتاجيتها، مستعرضين التأثيرات في

الصفات الشكلية، والفيزيولوجية، والبيوكيميائية، والجزيئية، والكمية، والنوعية. وحاولنا توضيح طبيعة استجابة الأنواع المصنوعية لمختلفة الإجهادات اللاأحيائية، وسبل التربية لتحسين تحمل الأنواع المصنوعية/الأصناف للإجهادات اللاأحيائية، من خلال استعراض الصفات المفتاحية المرتبطة بالتحمل، مركزين على الصفات البسيطة ذات قابلية التوريث العالية، وذات الطبيعة التكاملية، التي لا يحتاج قياسها إلى أجهزة معقدة ومكلفة، بالإضافة إلى سهولة وسرعة قياسها، لتكون نبراساً يستهدي به مربو النباتات. ونرجو من الله العليّ القدير أن نكون قد وفقنا في طرح بعض المفاهيم الفيزيولوجية بشكل مبسط، ومفهوم ومفيد لكل العاملين في هذا المضمار، وأن نكون قد صوبنا خطى طلابنا الأعزاء، والباحثين في ميدان بيئة وفيزيولوجيا المصايل الحقلية لتكون ضمن المسار الصحيح الذي يضمن تحقيق استدامة إنتاجية النظم البيئية الزراعية، راجين المولى عز وجل أن يجعل هذا العمل خالصاً لوجهه الكريم، وصدقة جارية لنا.

المؤلفون

أ.د. أيمن الشاذة العودة

د. ريماء رباح نصر

أ.د. همامون خيتي

الفصل الأول

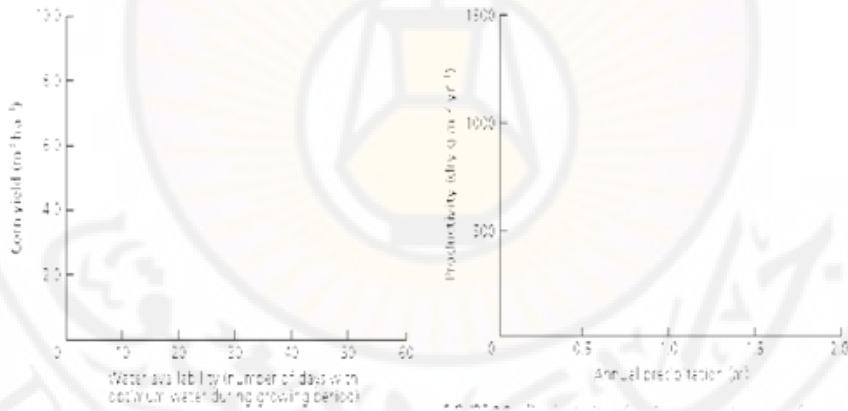
علاقات النبات المائية

Plant Water Relations

يؤدي الماء دوراً مهماً جداً في حياة النبات، حيث يتطلب تصنيع غرام واحد من المادة العضوية بواسطة النبات بفضل عملية التمثيل الضوئي امتصاص قرابة 500 غرام من الماء بواسطة الجذور، الذي ينتقل عبر النبات خلال الأوعية الخشبية ليفقد أخيراً عن طريق الأوراق إلى الوسط المحيط، بفضل عملية النتح Transpiration. وإن أي خلل مهما كان طفيفاً في معدل انتقال المياه من التربة فالنبات فالوسط المحيط، يؤثر سلباً في سير العديد من العمليات الخلوية. وتُعدّ عملية المحافظة على ميزان العلاقات المائية من التحديات الكبيرة للنباتات، لأنّ عملية الحصول على غاز ثاني أكسيد الكربون (CO_2)، اللازم لإتمام عملية التمثيل الضوئي يتطلب فقد المياه على هيئة بخار ماء عن طريق المسامات Stomata، وعادةً ما تكون كمية المياه المفقودة أكبر بنحو 1.6 مرة من كمية غاز الفحم المنتثرة، الأمر الذي قد يُعرّض النباتات إلى خطر العجز المائي في الخلايا النباتية. ويُسبب وجود الجدران الخلوية في الخلايا النباتية ازدياداً في قيمة ضغط الامتلاء Turgor pressure الذي يُعدّ مهماً للعديد من العمليات الفيزيولوجية، مثل استطالة الخلايا النباتية Cell enlargement، وتسهيل عملية التبادل الغازي عبر المسامات نتيجة ضمان استمرار انفتاحها، وعمليات النقل في اللحاء، والعديد من عمليات النقل عبر الأغشية السيتوبلاسمية.

يُعدّ الماء المركب الكيميائي الأكثر إتاحة في النبات، والمذيب Solvent الأكثر شيوعاً لجميع الذائبات. ويُعدّ الوسط الذي يؤمن حركة جميع المركبات ضمن الخلايا النباتية وبينها، ويؤثر بشكل كبير في تركيب البروتينات، والأحماض النووية Nucleic acids، والسكريات

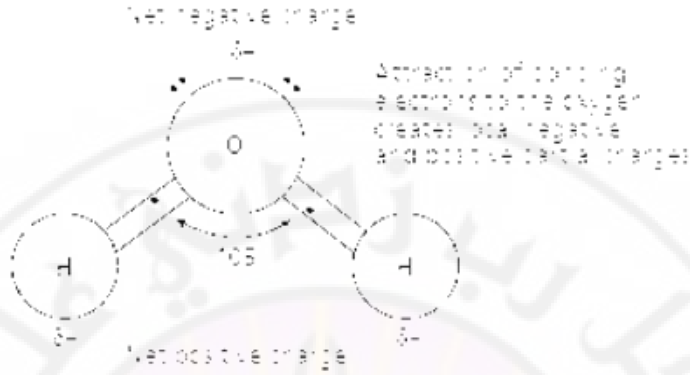
العديدة، والمكونات الخلوية الأخرى. ويُشكل الماء الوسط الذي تتم فيه جميع التفاعلات البيوكيميائية في الخلية النباتية، ويشارك بشكل مباشر في العديد من التفاعلات الكيميائية المهمة. ويُعد الماء الوسيلة الأساسية التي يتم من خلالها الحصول على غاز الفحم اللازم لعملية التمثيل الضوئي، عندما يُفقد عن طريق المسامات أثناء عملية التبادل الغازي. وتعاادل كمية المياه المفقودة عن طريق النباتات بفضل النتح Transpiration خلال كامل دورة الحياة قرابة 100 ضعفاً من الوزن الرطب (الكتلة الحية المتشكلة). وتُعد عملية فقد الماء بالنتح وسيلة مهمة للتخلص من الحرارة الزائدة، لذلك فإنّ لعملية فقد الماء بالنتح تأثير مبرد للنبات Cooling effect. وتنتقل عادةً العناصر المعدنية المغذية من التربة إلى النبات عن طريق تيار الماء. عموماً، من بين جميع المصادر التي يحتاجها النبات ليقوم بوظائفه وينمو ويتطور، يُعد الماء من العوامل المحددة لإنتاجية الأنواع النباتية المزروعة (الشكل، 1).



الشكل رقم (1): إنتاجية محصل الذرة الصفراء تحت ظروف إتاحة المياه (اليسار)، وإنتاجية نظم زراعية مختلفة عند معدلات هطول مطري سنوي مختلفة (اليمين).

تركيب الماء وخصائصه Water structure and properties

يتسم الماء بخصائص تمكنه من العمل كمذيب، ويمكن أن يُنقل بسهولة ضمن أجزاء النبات المختلفة. وتستمد كل تلك الصفات من التركيب القطبي للماء Polar structure. يتكون الماء من ذرة أكسجين مرتبطة تشاركياً مع ذرتي هيدروجين (الشكل، 2). وينشأ عن وجود عدد كبير من الروابط الهيدروجينية بين جزيئات الماء خصائص حرارية غير عادية، مثل ارتفاع قيمة الحرارة النوعية والحرارة الكامنة للتبخير. وعندما ترتفع درجة حرارة الماء تبدأ جزيئات الماء بالاهتزاز، حيث تعمل الحرارة على كسر روابط الهيدروجين بين جزيئات الماء، وبالمقارنة مع السوائل الأخرى، يحتاج الماء نسبياً إلى طاقة حرارية أكبر لرفع درجة حرارته، وبالتالي حتى يفقد الماء عن طريق المسامات أثناء عملية التبادل الغازي، فلا بد من تحويل الماء إلى الحالة الغازية، ما يُسهم في تبريد أجزاء النبات الهوائية وضبط درجة حرارتها. وتُقدّر درجة حرارة التبخير الكامنة للماء بنحو 44 كيلو جول لكل مول من الماء عند درجة حرارة 25 درجة مئوية، وهي الأعلى بين جميع السوائل. وهذا يُمكن النبات من تبريد أجزائه الهوائية عند تبخير جزيئات الماء على سطوح الأوراق، التي يمكن أن ترتفع درجة حرارتها بتأثير الأشعة الشمسية الواصلة إلى سطوح الأوراق. وإنّ الوجود المكثف للروابط الهيدروجينية بين جزيئات الماء، يمنحه خاصية الالتحام أو التماسك Cohesion، وهو الانجذاب المتبادل بين جزيئات الماء، وترتبط بها خاصية أخرى تُسمى الالتصاق Adhesion، وهي انجذاب جزيئات الماء إلى الحالة الصلبة، مثل جدران الخلايا النباتية، أو سطوح الزجاج. وتُسمى القوى اللازمة لتكسير الروابط الهيدروجينية لزيادة مساحة السطح بقوى الشد السطحي Surface tension. وإنّ مجموع خصائص الالتحام والالتصاق والشد السطحي تقود إلى ظاهرة تُسمى الخاصية الشعرية Capillarity، وهي التي تُفسّر حركة الماء في الأنبوب الشعري Capillary tube. ويتسم الماء بقوة شد كبيرة جداً Tensile strength، وهي القوة العظمى في وحدة المساحة التي يمكن لعمود الماء أن يتحملها قبل أن ينقطع.



الشكل رقم (2): مخطط تركيب جزيئة الماء.

عمليات نقل الماء Water transport processes

عندما ينتقل الماء من التربة عبر النبات فالوسط المحيط، فإنه ينتقل عبر أوساط مختلفة (الجدار الخلوي، وغشاء السيتوبلازم، والفراغات البينية الهوائية)، وتختلف آلية انتقال الماء أيضاً باختلاف الوسط. ينتقل الماء من وسطٍ لآخر بواسطة الانتشار Diffusion، وهي حركة جزيئات الماء من المناطق التي يكون فيها تركيزها مرتفع (إتاحة الماء) إلى المواقع التي يكون فيها تركيزها منخفض (أقل إتاحة للماء)، حسب فرق التدرج في التركيز، حيث تستطيع جزيئات الماء أن تجتاز الغشاء السيتوبلازمي على هيئة جزيئات مفردة عبر الطبقة المضاعفة من المواد الدهنية المفسفرة والبروتينات (الجزء الأيسر من الشكل)، ولكنها تتدفق بكميات أكبر عبر قنوات متخصصة بنقل جزيئات الماء، هي عبارة عن بروتينات مرتبطة بالغشاء، مثل Aquaporins (الشكل، 3).

الشكل رقم (3): حركة جزيئات الماء عبر الأغشية السيئوبلاسمية.

Osmosis is driven by a water potential gradient

تتسم أغشية الخلايا النباتية السيئوبلاسمية بأنها شبه نفوذة Selectively permeable، أي تسمح بمرور الماء والمواد الصغيرة غير المشحونة بالمقارنة مع المواد الكبيرة المشحونة (Stein, 1986). وإن حركة الماء عبر الأغشية الخلوية هو حسيلة فرق التدرج بالتركيز و فرق التدرج بالضغط، وهاتين تشكلاان القوة المحركة لانتقال الماء من وسط إلى آخر. ويُعرف الجهد المائي Water potential، بأنه الجهد الكيميائي للماء مقسوماً على الحجم المولي الجزئي للماء (حجم 1 مول من الماء)، ويعادل 10×18^{-6} م³ مول⁻¹. ويُعبّر الجهد المائي عن الطاقة الحرة للماء في وحدة الحجم (جول).

م³) (1 باسكال). وتتمثل القوى الرئيسية المؤثرة في الجهد المائي في النبات بالتركيز، والضغط، والجاذبية. ويُرمز للجهد المائي بالرمز (Yw)، ويتحدد الجهد المائي للمحلول بالمكونات الآتية:

$$Y_w = Y_s + Y_p + Y_g$$

حيث: Ys: الجهد الحلوي Osmotic potential أو جهد الذائبات Solutes potential؛ Yp: جهد الامتلاء Turgor potential؛ Yg: جهد الجاذبية Gravity potential.

يُمثل الجهد الحلوي تأثير الذائبات المنحلة Dissolved solutes في الجهد المائي، حيث تعمل الذائبات (المعدنية، والعضوية) على شد/ممسك جزيئات الماء، مقللةً بذلك من عدد جزيئات الماء الحرة، ما يؤدي إلى انخفاض قيمة الجهد المائي، لأنَّ قيمة الجهد المائي للماء المقطر الخالي تماماً من الذائبات تساوي الصفر، وبالتالي فإنَّ أيَّ تقليل في عدد جزيئات الماء الحرة نتيجة إضافة الذائبات ستخفض من قيمة الجهد المائي (يصبح أكثر سلباً). تُقلل الذائبات من الطاقة الحرة للماء بواسطة تمديد الماء. وإنَّ الجهد الحلوي مستقل عن الطبيعة النوعية للذائب، فبالنسبة إلى الذائبات غير المتأينة، مثل السكروز، يُقدَّر الجهد الحلوي بالمعادلة المقترحة من قبل Van't Hoff:

$$\psi_p = -RTc$$

حيث: R: ثابت الغاز، ويُعادل 8.32 جول.مول⁻¹. كالفن⁻¹؛ T: درجة الحرارة المطلقة (degrees Kelvin, or K)، cσ: تركيز الذائب في المحلول Osmolality (مول للذائبات الكلية المنحلة . ليتر من الماء (مول . ل⁻¹). وتُشير الإشارة السالبة إلى أنَّ الذائبات المنحلة تُقلل من الجهد المائي للمحلول بالمقارنة مع الجهد المائي للماء النقي. ويُبين الجدول الآتي قيم RT عند درجات حرارة مختلفة، وقيم الجهد الحلوي للمحاليل عند تراكيز متباينة من الذائبات. وبالنسبة إلى الذائبات التي تتأين Ionic solutes إلى جزيئين أو أكثر، فإنَّ cσ يجب أن تُضرب Multiplied بعدد الجزيئات المتأينة.

Values of RT and osmotic potential of solutions at various temperatures

Temperature (°C)	RT (LMPa mol ⁻¹)	Osmotic potential (MPa) of solution with solute concentration in mol L ⁻¹ water			Osmotic potential of seawater (MPa)
		0.01	0.10	1.00	
0	2.27	-0.0007	-0.007	-0.07	-1.6
20	2.45	-0.0014	-0.014	-0.14	-1.6
25	2.478	-0.0018	-0.018	-0.18	-1.6
30	2.612	-0.0021	-0.021	-0.21	-1.6

Source: (1) (2) (3) (4) (5) (6)

الضغط Pressure: ويُطلق عليه اصطلاحاً جهد الامتلاء. وتزيد القيم الموجبة لجهد الامتلاء من الجهد المائي، في حين تقلل القيم السالبة من الجهد المائي. ويمكن أن يكون جهد الامتلاء سالباً خارج الخلايا النباتية كما هو الحال في الأوعية الخشبية Xylem، وفي الجدران بين الخلايا، حيث تزداد قوى الشد المائي، فيصبح ضغط الماء الساكن سالباً Negative hydrostatic pressure. وعادةً ما يكون ضغط الامتلاء ضمن الخلايا النباتية موجباً. **الجاذبية Gravity:** تسبب الجاذبية حركة الماء من الأعلى للأسفل ما لم تعكس قوة الجاذبية بقوة مساوية ومعاكسة. ولكن عند الحديث عن حركة الماء على مستوى الخلية النباتية فغالباً ما يهمل مكون جهد الجاذبية، لأن قيمته قليلة جداً ومهملة بالنسبة إلى قيمة الجهد الحلوي وجهد الامتلاء. وتبعاً لذلك فإن المعادلة السابقة يمكن أن تبسّط على النحو الآتي:

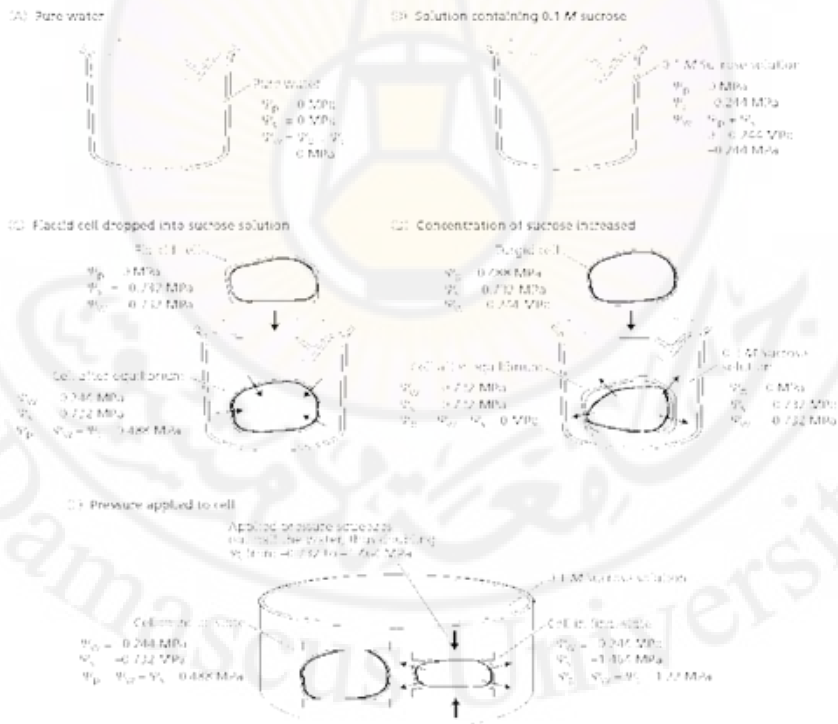
$$Y_w = Y_s + Y_p$$

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

الجهد المائي في النبات Water potential in the plant

تتأثر العمليات الحيوية، مثل نمو الخلايا النباتية، والتمثيل الضوئي، والإنتاجية بشكل كبير بقيمة الجهد المائي ومكوناته. ويُعد الجهد المائي من

مؤشرات الصحة الأساسية في النبات. وتبعاً لذلك، فقد طورت العديد من الطرق العلمية، والأجهزة الدقيقة لقياس جهد الأوراق المائي. عموماً، يدخل الماء إلى الخلايا النباتية تبعاً لمفهوم فرق التدرج في الجهد المائي Water Potential Gradient. ولتوضيح هذه الآلية، لننخلل كأس مفتوح من الأعلى، ويحتوي على ماء نقي Pure water عند درجة حرارة 20 درجة مئوية، وبما أن الماء موجود في كأس مفتوح وعلى تماس مباشر مع الوسط المحيط، لذلك فإن ضغط التوازن المائي (ضغط الامتلاء) سيكون مساوياً للضغط الجوي، ويعادل صفر ميكا باسكال ($Y_p = 0 \text{ MPa}$). وبما أن الماء نقياً، أي لا توجد ذائبات فيه، فإن قيم الجهد الحلولي أيضاً ستكون مساوية للصفر ($Y_s = 0 \text{ MPa}$). وتبعاً لذلك فإن قيمة الجهد المائي ستكون مساوية للصفر. ($Y_w = Y_s + Y_p$) ($Y_w = 0 \text{ MPa}$) (الشكل، 4).



الشكل رقم (4): أمثلة عم مفهوم فرق التدرج في الجهد المائي وأهميته في حركة الماء.

ولشرح الشكل السابق، لنتصور إذابة السكر في الماء بتركيز 0.1 مولر، حيث تعمل هذه الإضافة للسكر على تخفيض الجهد الحلوي Osmotic potential، لتصبح قيمته $Y_s = -0.244 \text{ MPa}$ ، وتخفض الجهد المائي إلى القيمة نفسها، نظراً لكون قيمة جهد الامتلاء في الوسط المائي المفتوح مساوية للضغط الجوي ($Y_p = 0 \text{ MPa}$)، أي أنّ قيمة الجهد المائي للمحلول تتحدد بشكل رئيس بقيمة الجهد الحلوي. ولنفترض أنّ لدينا خلية نباتية ذابلة Flaccid (خلية بدون ضغط امتلاء)، التي يكون فيها تركيز الذائبات الداخلي مساوٍ 0.3 مولر. وهذا التركيز يعطي جهداً حلوياً يعادل -0.732 MPa ، وتبعاً لذلك سيكون الجهد المائي في الخلية النباتية مساوٍ -0.732 MPa . وبما أنّ الجهد المائي لمحلول السكر يُعادل ($Y_w = -0.244 \text{ MPa}$) أكبر من الجهد المائي للخلية النباتية ($Y_w = -0.732 \text{ MPa}$) (أقل سلباً)، فسوف يتحرك الماء من المحلول السكري إلى داخل الخلية النباتية (من الجهد المائي العالي أو الأقل سلباً إلى الوسط ذي الجهد المائي المنخفض أو الأكثر سلباً)، وبما أنّ الخلية النباتية محاطة بالجدران الخلوية الصلبة نسبياً Relatively rigid cell walls، فإنّ أيّ ازدياد حتى ولو كان طفيفاً في حجم الخلية النباتية سيقود إلى زيادة كبيرة في ضغط الامتلاء داخل الخلية النباتية. وحالما يدخل الماء الخلية النباتية تبدأ الجدران بالتمدد بفعل مكونات البروتوبلاسم المتضخمة، وتقوم الجدران الخلوية مثل هذا التمدد بدفع بقوة معاكسة. وتشبه هذه العملية ملء كرة السلة بالهواء، مع الفرق بين المثالين، وهو أنّ الهواء قابل للانضغاط بيد أنّ الماء غير قابل للانضغاط. عموماً، حالما يدخل الماء إلى داخل الخلية النباتية، سيزداد ضغط الامتلاء فيها، ويزداد تبعاً لذلك الجهد المائي، ويقل فرق التدرج في الجهد المائي داخل الخلية النباتية وخارجها (ΔY_w). وفي النهاية، يزداد جهد الامتلاء بشكل كافٍ لزيادة قيمة الجهد المائي للخلية النباتية ليصبح مساوٍ للجهد المائي للمحلول السكري المحيط بها، وتصل عند هذه النقطة الخلية النباتية إلى حالة الاتزان ($\Delta Y_w = 0 \text{ MPa}$) وتتوقف حركة المياه إلى داخل الخلية النباتية، ما يؤكد أنّ فرق التدرج في الجهد المائي هو القوة المحركة للماء. وبما أنّ حجم الكأس أكبر بكثير من حجم

الخلية النباتية، فإن كمية المياه الممتصة من قبل الخلية النباتية لن تؤثر بشكل معنوي في تركيز السكروز في المحلول، وبالتالي لن يحدث تغيير واضح في قيم الجهد الحولي، وجهد الامتلاء، والجهد المائي لمحلول السكروز، وتبعاً لذلك، فإن الجهد المائي للخلية النباتية سيكون عند حالة الاتزان مساوٍ للجهد المائي للمحلول، $Y_w(\text{cell}) = Y_w(\text{solution}) = -0.244 \text{ MPa}$.

يستطيع الماء أيضاً أن يخرج من الخلية النباتية استجابةً للتدرج في الجهد المائي

يستطيع الماء أن يغادر الخلية النباتية بواسطة الحلول Osmosis. ففي المثال السابق، لو أننا أزلنا الخلية النباتية من محلول السكروز ذي التركيز 0.1 مولر ووضعناها في محلول سكروز آخر ذو تركيز أعلى (0.3 مولر)، فسيكون الجهد المائي للمحلول (-0.732 MPa) أكثر سلباً من الجهد المائي للخلية النباتية (-0.244 MPa) $Y_w(\text{cell})$ ، سيتحرك الماء تبعاً لذلك من الخلية المنتجة Turgid cell إلى المحلول المحيط بها. وحالما يغادر الماء الخلية سيتراجع حجم الخلية النباتية، الذي يؤدي بدوره إلى تراجع كلاً من جهد الامتلاء (Y_p) والجهد المائي (Y_w) إلى أن يصبح الجهد المائي للخلية مساوٍ للجهد المائي للمحلول السكري $Y_w(\text{cell}) = Y_w(\text{solution}) = -0.732 \text{ MPa}$ ، بسبب انعدام قيمة جهد الامتلاء $Y_p = 0 \text{ MPa}$. وبالمقابل إذا ضغطنا الخلية النباتية ببطء بين صفيحتين سوف نرفع من قيمة جهد الامتلاء في الخلية النباتية ويرتفع تبعاً لذلك الجهد المائي في الخلية، ما يؤدي إلى توليد تدرج في الجهد المائي (ΔY_w) يسمح بتدفق الماء خارج الخلية النباتية (الشكل، 4). وإذا استمرينا بالضغط حتى إزالة نصف محتوى الخلية النباتية المائي، عندئذٍ ستصل الخلية إلى حالة اتزان جديدة كما هو الحال في المثال السابق، حيث يصبح فرق التدرج في الجهد المائي عند حالة الاتزان Equilibrium مساوٍ للصفر $\Delta Y_w = 0 \text{ MPa}$ ، وتكون كمية المياه المضافة للمحلول السكري الخارجي قليلة جداً يمكن تجاهلها. على كل حال، فإن مكونات الخلية النباتية المحددة للجهد المائي ستكون مختلفة، لأن نصف كمية الماء قد خرجت بفعل

الضغط عليها، في حين بقيت الذائبات كما هي داخل الخلية النباتية (لأن غشاء الخلية السيئوبلاسمي نفوذ بشكل انتقائي)، وتبعاً لذلك سيزداد تركيز المحلول في الخلية بمقدار الضعف، أي تنخفض قيمة الجهد الحلوي بمقدار الضعف ($Y_s = -0.732 \times 2 = -1.464 \text{ MPa}$). وبمعرفة القيم النهائية لكل من الجهدين الحلوي والمائي، سنتمكن من حساب قيمة جهد الامتلاء من المعادلة الآتية:

$$Y_p = Y_w - Y_s = (-0.244) - (-1.464) = 1.22 \text{ MPa}$$

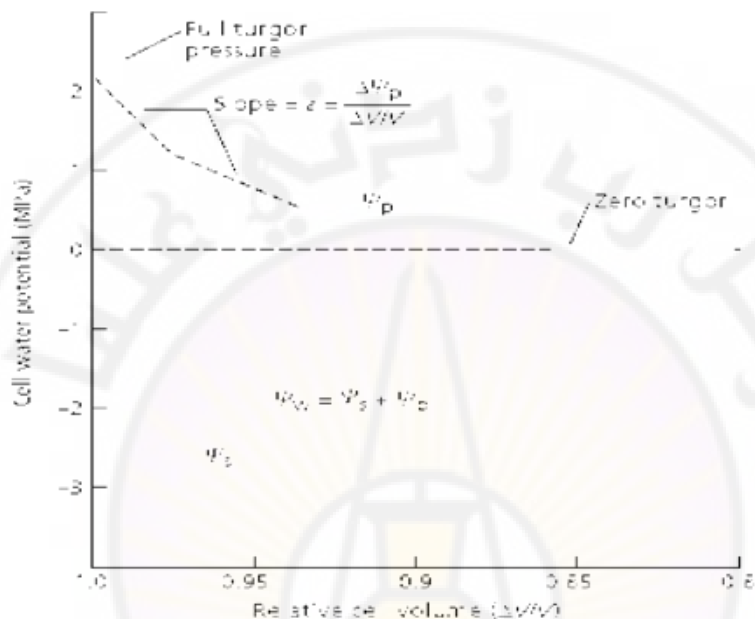
في مثالنا هذا، استعملنا قوة خارجية لتغيير حجم الخلية النباتية بدون تغيير الجهد المائي، ولكن في الطبيعة، فإن الجهد المائي للوسط المحيط بالخلية النباتية هو الذي يتغير، وتبعاً لذلك فإن الخلية النباتية يمكن أن تكسب الماء أو تخسره حتى يصبح الجهد المائي في الخلية النباتية مساوٍ للجهد المائي في الوسط المحيط. والنقطة المشتركة التي تستحق الذكر من كل تلك الأمثلة هي: أن تدفق الماء عملية غير فعالة Passive process، أي أن الماء يتحرك استجابةً للقوى الفيزيائية، من الأوساط ذات الجهد المائي العالي (طاقة حرة مرتفعة) إلى المناطق ذات الجهد المائي المنخفض (الطاقة الحرة المنخفضة)، أي لا توجد مضخات استقلابية تعمل على دفع الماء من وسط لآخر، تتفعل بواسطة المركبات الغنية بالطاقة (ATP). وهذه القاعدة صحيحة طالما أن الماء هو المادة الوحيدة التي يتم نقلها. ولكن عندما تنتقل الذائبات لمسافات قصيرة عبر الأغشية السيئوبلاسمية، أو لمسافات طويلة ضمن اللحاء Phloem، عندئذٍ يترافق انتقال الماء مع انتقال الذائبات، وهذا قد يضطر لدفع الماء عكس فرق التدرج في الجهد المائي. فعلى سبيل المثال، فإن انتقال السكريات، والأحماض الأمينية Amino acids أو المركبات العضوية الصغيرة بواسطة بروتينات مرتبطة بغشاء الخلية النباتية يمكن أن تجر معها حتى 260 جزيئة ماء عبر الغشاء لكل جزيئة واحدة من الذائب المنقول (Loo et al., 1996). وفي اللحاء، يحدث التدفق الإجمالي للذائبات والماء ضمن الأوعية الغربالية Sieve tubes حسب فرق التدرج في ضغط الامتلاء

وليس بظاهرة الحلول، لذلك يمكن ضمن اللحاء أن يُنقل الماء من المناطق ذات الجهد المائي المنخفض (الأوراق) إلى المناطق ذات الجهد المائي الأعلى (الجنور).

تُسبب تغيرات صغيرة في حجم الخلية النباتية تغيرات كبيرة في ضغط الامتلاء

نظراً لامتلاك الخلايا النباتية جدرًا خلوية صلبة نوعاً ما، فإن أي تغيير في جهد الخلية المائي (Y_w) عادةً ما يترافق بتغير كبير في جهد الامتلاء (Y_p)، مع اختلاف محدود جداً في حجم الخلية النباتية (الشكل، 5). يُلاحظ من الشكل (5) أنه عندما ينخفض الجهد المائي للخلية النباتية من صفر إلى قرابة -2 MPa فإن حجم الخلية النباتية يتراجع بنحو 5% فقط. ويُعزى معظم هذا الانخفاض إلى التراجع الحاصل في جهد الامتلاء (Y_p) بنحو 1.2 MPa ، وينخفض الجهد الحلولي (Y_s) بنحو 0.3 MPa ، نتيجة فقد الماء من الخلية، وما ينجم عنه من ارتفاع في تركيز الذائبات فيها. عموماً، يكون ضغط الامتلاء أكبر من الصفر عندما تكون الخلايا رطبة بشكل كافٍ. ويصل ضغط الامتلاء في معظم الخلايا النباتية إلى الصفر عندما يتراجع حجم الخلية النسبي بنحو 10 – 15%. وبالنسبة إلى الخلايا التي تكون جدرانها صلبة جداً، كما هو الحال بالنسبة إلى خلايا النسيج المتوسط في أوراق أشجار النخيل، فإن التغير بالحجم المرتبط بتغير ضغط الامتلاء يكون صغير جداً، في حين في الخلايا النباتية التي تتسم جدرانها بمرونة كبيرة جداً *Extremely elastic walls*، مثل الخلايا المخزنة للماء في سوق العديد من الصباريات *Cacti* المتكيفة مع البيئات الصحراوية، يكون التغير بالحجم كبيراً بشكل ملحوظ. يسمح منحني ضغط الامتلاء في الشكل السابق في قياس درجة الصلابة النسبية لجدران الخلايا النباتية ($e = \Delta Y_p / \Delta$) *Cell wall rigidity (e)*. ويُعبّر عن انحدار جهد الامتلاء، وهو ليس ثابتاً ولكنه ينخفض بانخفاض جهد الامتلاء. وعندما تكون كلاً من مرونة جدران الخلايا، وضغط الامتلاء منخفضين، فإن

التغيرات في جهد الخلية المائي تكون منوطة بالتغيرات الحاصلة بالجهد الحلولي.

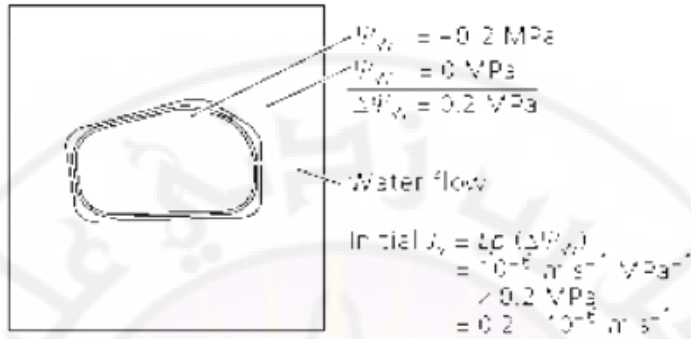


الشكل رقم (5): العلاقة بين الجهد المائي في الخلية النباتية ومكوناته (الجهد الحلولي، وجهد الامتلاء) والحجم النسبي للخلية.

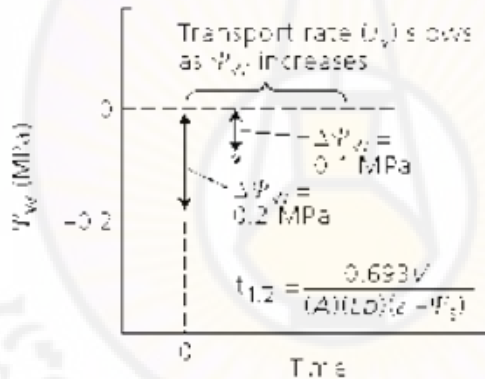
تعتمد معدلات نقل الماء على القوة المحركة والتوصيل المائي

مرّ معنا سابقاً، أنّ الماء يتحرك عبر الأغشية الستوبلاسمية استجابةً للتدرج في الجهد المائي، من الوسط ذو الجهد المائي العالي إلى الوسط ذو الجهد المائي المنخفض، ويتناسب معدل انتقال الماء طردياً مع قيمة فرق التدرج في الجهد المائي بين الوسطين. وبالنسبة إلى الخلية النباتية التي تخضع للتغير في الجهد المائي لوسطها المحيط (الشكل، 4)، فإنّ حركة الماء عبر الأغشية الخلوية سوف تنخفض مع الزمن نتيجة تقارب الجهد المائي الداخلي (Ψ_{wi}) مع الجهد المائي الخارجي (Ψ_{wo}) (الشكل، 6).

(A)



(B)



الشكل رقم (6): يتوقف معدل نقل الماء عبر الأغشية السيتوبلاسمية على فرق التدرج في الجهد المائي ($\Delta \Psi_w$)، والتوصيل للماء للغشاء الخلوي (L_p).

يُلاحظ من الشكل (A 6) أن فرق التدرج في الجهد المائي الأولي هو 0.2 MPa^{-1} ميغاباسكال، والتوصيل المائي للغشاء السيتوبلاسمي هو 10^{-6} ms^{-1} . تعطي هذه القيم معدل نقل للماء (J_v) يقدر بنحو $0.2 \times 10^{-6} \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$. وحالما يمتص الماء من قبل الخلية النباتية (B 6) سوف يقل فرق التدرج في الجهد المائي مع الزمن مؤدياً إلى تباطؤ معدل انتقال الماء. ويصل معدل انتقال

الماء إلى الصفر بطريقة أسية Exponential manner، خلال نصف الزمن، ويُعطى ذلك بالمعادلة الرياضية الآتية:

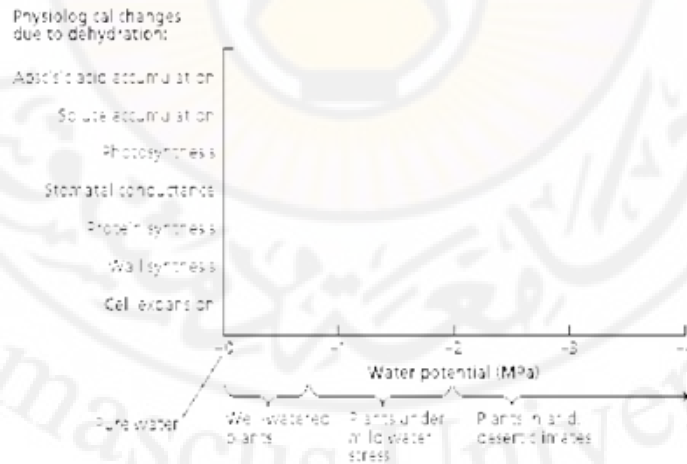
$$t_{1/2} = \left(\frac{0.693}{Lp} \right) \left(\frac{V}{A - \psi} \right)$$

حيث: V و A: حجم الخلية النباتية ومساحتها على التوالي. Lp: التوصيل المائي للغشاء السيتوبلازمي ($\text{m}^3 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$). عموماً، الخلايا النباتية التي يكون فيها التوصيل المائي للغشاء السيتوبلازمي عالٍ، ونسبة مساحة الخلية إلى حجمها كبيرة، وذات جدران خلوية صلبة (أقل مرونة) ستصل بسرعة أكبر إلى حالة الاتزان مع وسطها المحيط. ويتراوح نصف الزمن الأمثل للخلية النباتية لتصل إلى حلة الاتزان مع الوسط المحيط بين 1 - 10 ثانية، ويمكن أن يكون أقل من ذلك في بعض الحالات (Steudle, 1989). هذه القيم المنخفضة لنصف الزمن Half-times تعني أن الخلية النباتية الواحدة يمكن أن تصل إلى حالة الاتزان مع وسطها المحيط بأقل من دقيقة واحدة، ويزداد نصف الزمن بالنسبة للنسج النباتية Multicellular tissues.

يُساعد مفهوم الجهد المائي في تقييم حالة النبات المائية

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

(الشكل، 7). يُلاحظ من الشكل رقم (7) أنَّ نمو الخلايا النباتية هي من أكثر العمليات الفيزيولوجية تتأثراً بالإجهاد المائي، وتؤدي زيادة شدة الإجهاد المائي إلى تثبيط الانقسام الخلوي، وتثبيط تصنيع جدران الخلايا النباتية والبروتينات البنائية، ويزداد معدل تراكم الذائبات العضوية التوافقية، وتراجع الناقلية المسامية إلى حد الانغلاق التام للمسامات، وبالتالي تثبيط عملية التمثيل الضوئي. ويُلاحظ من الشكل السابق، أنَّه تحت ظروف الري الكامل Full Well-watered irrigation وعندما تكون الخلايا النباتية ممتلئة بالماء plants، يتراوح الجهد المائي بين -0.2 إلى قرابة -1.0 MPa، ولكن يكون الجهد المائي في أوراق النباتات في البيئات الجافة أقل، حيث يتراوح بين -2 إلى -5 MPa تحت ظروف الإجهاد المائي الشديد. ونظراً لكون عملية انتقال الماء تتم بالنقل غير الفعّال Passive process، فيمكن للنباتات أن تمتص الماء من التربة فقط عندما يكون الجهد المائي داخل النبات أقل منه في الوسط المحيط بمنطقة انتشار الجذور، لذلك تقل كمية المياه الممتصة في التربة الأكثر جفافاً، بسبب تراجع فرق التدرج بالجهد المائي الذي يُعد بمنزلة القوة المحركة لانتقال الماء من وسط لآخر.



الشكل رقم (7): تأثير تراجع جهد الامتلاء في العديد من العمليات الفيزيولوجية في الخلايا النباتية.

تتغير مكونات الجهد المائي باختلاف ظروف النمو والموقع ضمن النبات

عادةً ما يكون الجهد المائي ضمن خلايا النباتات المروية بكميات كافية من المياه، مثل محاصيل الخضار (بادرات الخس، والخيار، وأوراق الفول) قرابة -5 ميغاباسكال، في حين تصل قيمة الجهد المائي في النباتات التي تتعرض للجفاف إلى قيم أقل (أكثر سلباً)، بسبب انخفاض قيمة الجهد الحلوي نتيجة تراكم الذائبات العضوية ضمن السيتوبلاسم، والفجوات، ما يسمح للنبات في المحافظة على جهد الامتلاء رغم انخفاض جهد التربة المائي، وتُسمى هذه الآلية اصطلاحاً بالتعديل الحلوي Osmotic adjustment. وعادةً ما تكون قيم الجهد الحلوي أيضاً منخفضة (-2.5 MPa) في الأنواع النباتية التي تُخزن تراكيز مرتفعة من السكروز والسكريات الأخرى، مثل جذور الشوندر السكري Sugar beet roots، وسوق قصب السكر Sugarcane stems، وحبّات العنب Grape berries. وتُسمى النباتات التي تنمو في البيئات المتملحة Saline environments، اصطلاحاً Halophytes، التي عادةً ما تُحافظ على قيم منخفضة جداً من الجهد الحلوي داخل خلاياها، ما يسمح لها بتقليل الجهد المائي، ليصبح أكثر سلباً بالمقارنة مع قيمة الجهد المائي في الوسط المحيط، الأمر الذي يسمح بالمحافظة على فرق التدرج بالجهد المائي، ومن ثم استمرار عملية استخلاص المياه من التربة المتملحة، دون السماح لكميات كبيرة من الأملاح بالدخول مع تيار الماء. لا تستطيع معظم الأنواع المحصولية أن تعيش في مياه البحر بسبب ارتفاع تركيز الأملاح الذوابة فيه، وبالتالي لا تستطيع مثل هذه الأنواع النباتية أن تخفض من جهدها المائي إلى قيم أقل من الجهد المائي لمياه البحر، وقد ينتقل الماء من النبات إلى الوسط المحيط، وتنبّلزم Plasmolysis الخلايا النباتية، وتموت. وبالرغم من أن الجهد الحلوي ضمن الخلايا النباتية عادةً ما يكون سالباً، بسبب وجود الذائبات Solutes، ولكن نظراً لانخفاض تركيز الذائبات في الأجزاء المحيطة بالخلايا النباتية Apoplastic solution، مثل الجدران الخلوية، وفي الأوعية الخشبية Xylem، فعادةً ما تكون قيم الجهد الحلوي مرتفعة (أقل سلباً)، تتراوح بين 1- إلى 0 ميغاباسكال. وإنّ القيم السالبة للجهد المائي ضمن الأوعية الخشبية

وجدران الخلايا النباتية، عادةً ما تكون بسبب القيم السالبة لجهد الامتلاء (Y_p). وتتراوح قيم جهد الامتلاء للنباتات المروية بشكل جيد بين 0.1 إلى 1 ميغاباسكال، حسب قيمة الجهد الحلولي داخل الخلايا النباتية. وتُعد عملية المحافظة على قيم موجبة ومرتفعة من جهد الامتلاء مهمة جداً لسببين: الأول، يُعد جهد الامتلاء بمنزلة القوة الفيزيائية التي تضغط على جدر الخلايا النباتية المنقسمة وتدفعها على الاستطالة، وبذلك يحدث النمو، الذي يُعرَف بأنه عملية انقسام واستطالة غير عكوسة للخلايا النباتية، لذلك فإن أي انخفاض في قيمة جهد الامتلاء تحت ظروف العجز المائي الخفيف سيؤثر سلباً في معدل استطالة الخلايا النباتية، لذلك يُعد نمو الخلايا النباتية من أكثر العمليات الفيزيولوجية حساسيةً للجفاف. والسبب الثاني، أن ضغط الامتلاء الموجب يزيد من الصلابة الميكانيكية Mechanical rigidity للخلايا النباتية والأنسجة، وهذه الصفة مهمة جداً في الأنسجة الفتية التي لا تحتوي على اللغنين Non-lignified tissues، الذي يكسبها القساوة، أي يمكن أن تكون رخوة ومتهدلة ما لم تمتلك قيم مرتفعة من ضغط الامتلاء الداخلي. ويمكن أن تدبل النباتات، وتصبح متهدلة Flaccid عندما يتراجع ضغط الامتلاء داخل الخلايا النباتية إلى الصفر، الأمر الذي يؤدي إلى انكماش البروتوبلاسم وتنفصل عن الجدار الخلوي، وتتبلزم الخلايا النباتية، وتموت. عموماً، خلال فترة منتصف النهار عندما يكون معدل فقد الماء في حده الأعظمي، يمكن أن تكون قيمة جهد الامتلاء في خلايا الأوعية الخشبية أقل ما يمكن، وتأخذ حتى قيمة سالبة، بينما تزداد خلال فترة الليل، نتيجة تراجع معدل فقد الماء بالنتح.



الفصل الثاني

الميزان المائي وانتقال الماء والذائبات

Water Balance and Water and Solutes Translocation

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

الماء في التربة Water in the soil

يتوقف محتوى التربة المائي وحركة الماء في التربة على طبيعة التربة وقوامها. ففي الترب الرملية تكون أقطار حبيبات التربة بحدود 1 مم أو أكثر، فعادةً ما تكون مساحة سطوح الادمصاص Surface area بالغرام الواحد منخفضة جداً، وتكون الفراغات البينية بين حبيبات التربة كبيرة، أي أن قدرتها على الاحتفاظ بالماء متدنية ونفاذيتها للماء مرتفعة. وبالمقابل، فإن أقطار حبيبات التربة الطينية صغيرة جداً (أقل من 2 ميكرومتر)، لذلك تكون فيها مساحة سطوح الادمصاص أكبر نسبياً، والفراغات بين حبيبات التربة صغيرة، وبمساعدة المواد العضوية، مثل الدبال Humus (المادة العضوية المتحللة)، يمكن أن يزداد حجم الكتل الترابية الطينية وثباتيتها Aggregate

Soil aeration into “crumbs” ، الأمر الذي يُحسن من مساميتها، وتهويتها Soil aeration ، ومعدل رشح المياه فيها infiltration Water (الجدول، 1).

عندما تُروى التربة بكميات كبيرة من المياه، سواء من مياه الأمطار أو مياه الري، فإن الماء يرشح باتجاه الأسفل بواسطة الجاذبية عن طريق الفراغات البنية بين حبيبات التربة، حيث يعمل الماء على استبدال الهواء جزئياً، أو أحياناً يأسر الهواء في الفراغات البنية (القنوات Channels). ويوجد الماء في التربة على شكل طبقة رقيقة مدمصة Adsorbed على سطوح حبيبات التربة، أو يمكن أن تملأ كامل الأنابيب الشعرية بين حبيبات التربة. وتُسمى مقدرة التربة على الاحتفاظ بالماء Moisture-holding capacity اصطلاحاً بالسعة الحقلية Field capacity. وتمثل السعة الحقلية محتوى التربة المائي بعد أن تُروى التربة إلى حد الاشباع بالماء، وبعد أن يصرف Drain away كامل الماء الزائد. وعادةً ما تكون السعة الحقلية للتربة الطينية الغنية بالذبال أكبر بالمقارنة مع التربة الرملية الفقيرة، حيث يمكن أن تحتفظ التربة الطينية بعد بضعة أيام من ريها بشكل كامل بنحو 40% من الماء في وحدة الحجم، في حين لا تتجاوز نسبة الماء 3% في التربة الرملية.

الجدول رقم (1): الخصائص الفيزيائية لمختلف الترب.

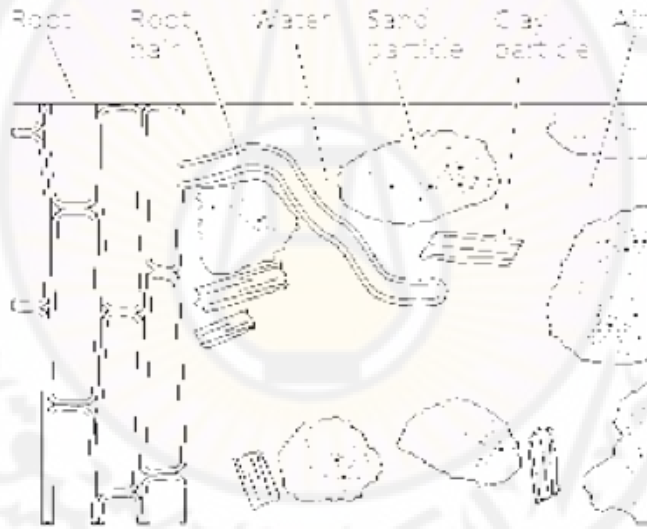
Physical characteristics of different soils		
Soil	Particle diameter (µm)	Surface area per gram (m ²)
Coarse sand	2000-200	0.0001-0.001
Fine sand	200-20	
Silt	20-2	0.001-0.01
Clay	<2	0.01-0.1

وبشكلٍ مماثل للجهد المائي في الخلية النباتية، فإن الجهد المائي للتربة Soil water potential يمكن أيضاً أن يُجزأ إلى مكونين، الجهد الحلولي، وجهد الاتزان المائي Hydrostatic pressure، وعادةً ما يكون الجهد الحلولي لماء

التربة مهماً بسبب انخفاض تركيز الذائبات فيه، وقد تصل القيمة بشكل عام إلى قرابة -0.02 MPa ، أما بالنسبة إلى الترب الزراعية التي تحتوي على كمية من الأملاح الذوابة، فيمكن أن تصل قيمة الجهد الحلوي لمحلول التربة إلى -0.2 MPa أو أقل. ويتمثل المكون الثاني المحدد لجهد التربة المائي بجهد التوازن المائي (ψ_p) (الشكل، 8).

الشكل رقم (8): القوى المحركة لانتقال الماء من التربة فالنبات فالوسط المحيط.

وبالنسبة إلى التربة الرطبة، فعادةً ما يكون جهد الاتزان المائي قريباً من الصفر. وتتنخفض قيمته كلما جفت التربة، ويمكن أن يصبح سالباً. كيف يحدث ذلك؟ من المعروف أن الماء يمتلك قوى جذب سطحي عالية جداً، التي تُقلل الحدود الفاصلة بين الماء والهواء في التربة Air water interfaces، وعندما تجف التربة تتم إزالة الماء أولاً من مركز الفراغات الكبيرة بين جزيئات التربة. ويميل الماء بسبب قوى الالتصاق لأن يلتصق على سطوح جزيئات التربة، فتتطور مساحة فارغة بين ماء التربة وهوائها (الشكل، 9). وعندما يتراجع محتوى التربة المائي سوف ينحسر الماء إلى الفراغات الفاصلة بين جزيئات التربة.



الشكل رقم (9): تشكل الشعيرات الجذرية نقاط تماس كبيرة

مع حبيبات التربة لزيادة كمية المياه الممتصة.

عندما يمتص الماء بواسطة جذور النباتات، يتراجع محلول التربة إلى جيوب صغيرة، وقنوات، وفجوات بين جزيئات التربة. وعند الحدود الفاصلة بين الماء والهواء، يُسبب هذا التراجع أن يطور محلول التربة حدود مقعرة/منحنية

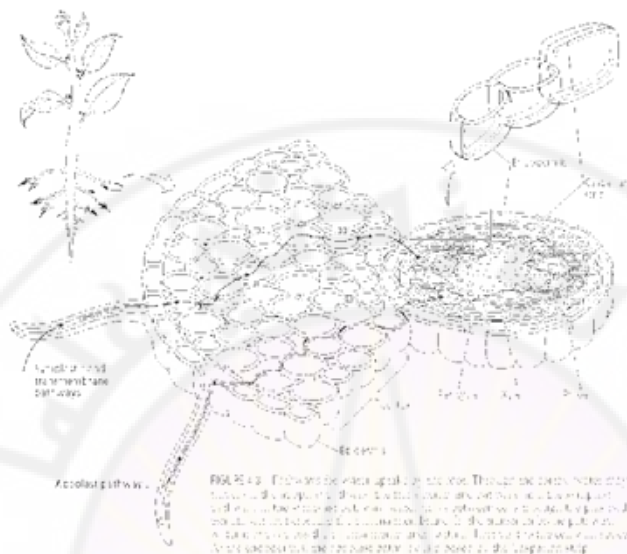
بين الماء والهواء، كما هو مُشار إليه بالأسهم في الشكل السابق. فيزداد الشدّ المائي لمحلول التربة، بواسطة قوى الجذب السطحي، ليصبح الضغط سالباً Negative pressure. وكلما ازدادت كمية المياه المُزالة من التربة تزداد قوى الجذب السطحي، ويصبح الجهد المائي أكثر سلباً. وعندما يتراجع محتوى التربة المائي، ومن ثمّ جهد التربة المائي يتراجع التوصيل المائي Hydraulic conductivity بشكلٍ حاد، ويُعزى ذلك بشكلٍ رئيس إلى استبدال الماء بالهواء بين الفراغات البينية في التربة. وعندما يُصبح الجزء الأكبر من الفراغات البينية مملوءً بالهواء، عندها يستطيع الماء أن يتحرك فقط ضمن قنوات أقل وأضيق، فتتراجع الناقلية المائية. وفي الترب الجافة جداً، يمكن أن ينخفض الجهد المائي إلى ما دون نقطة الذبول الدائم Permanent wilting point. وعند هذه النقطة يكون محتوى التربة المائي منخفضاً جداً، بحيث تفشل النباتات في استعادة ضغط الامتلاء، حتى لو توقفت عملية فقد الماء بالنتح بشكلٍ كامل. هذا يعني أنّ الجهد المائي للتربة أقل أو يساوي الجهد الحولي للنبات. عموماً، تختلف قيمة نقطة الذبول الدائم باختلاف النوع النباتي.

امتصاص الماء بواسطة الجذور Water absorption by roots

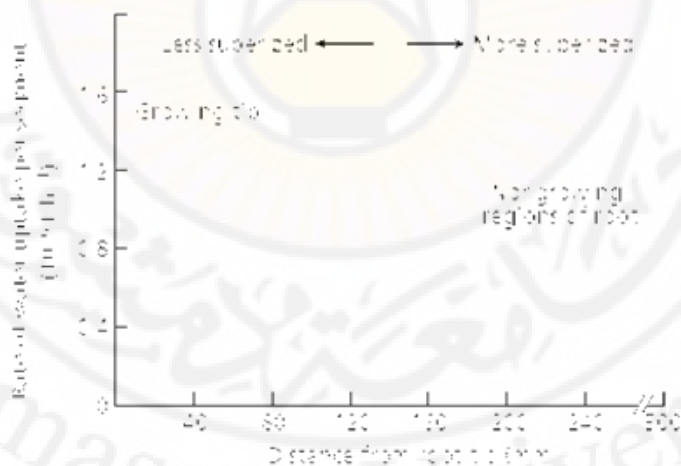
إنّ التماس المباشر بين سطوح الجذور والتربة ضروري جداً لامتصاص الماء بشكلٍ فعال من قبل الجذور. يؤمن هذا التماس السطح الكافي لامتصاص الماء، ويزداد بازدياد معدل نمو الجذور، وعدد الشعيرات الجذرية Root hairs، التي تزيد من سطوح الامتصاص الفعّالة، ما يؤدي إلى زيادة كمية الماء والعناصر المعدنية المغذية الممتصة من التربة. وعندما فحصت جذور نباتات الشيلم Rye بعمر أربع أشهر تبين أنّ الشعيرات الجذرية تشكل أكثر من 60% من مساحة سطوح الامتصاص. يدخل الماء بشكلٍ مباشر من الأجزاء القمية في الجذور، التي تتضمن منطقة الشعيرات الجذرية، أما المناطق الأكثر نضجاً من الجذر، تحتوي عادةً على طبقة خارجية من الأنسجة الوقائية، تُسمّى خلايا الأدمة الخارجية Exodermis، التي تحتوي على مواد كارهة للماء في جدرانها، وهي نسبياً غير نفوذة للماء.

آلية انتقال الماء ضمن الجذور Mechanism of water transport in roots

ينتقل الماء في التربة بواسطة التدفق الإجمالي Bulk flow، ولكن عندما يُصبح الماء على تماس مباشر مع الجذور فإن العملية تُصبح أكثر تعقيداً. ويوجد بين خلايا البشرة والأدمة الداخلية للجذور ثلاث طرق لانتقال الماء، يُعرف الطريق الأول اصطلاحاً Apoplast pathway: وفيه ينتقل الماء حصراً عبر جدر الخلايا النباتية بدون عبور أو اجتياز أي غشاء سيتوبلاسمي، ويمثل Apoplast النظام المستمر لجدر الخلايا النباتية والفراغات بين الخلوية في الأنسجة النباتية. ويُعرف الطريق الثاني اصطلاحاً Transmembrane pathway: وهو الطريق الذي يسلكه الماء؛ حيث يمر فيه مخترقاً الخلية النباتية من جهة ليخرج من الجهة المقابلة وهكذا من خلية لأخرى تباعاً. وفي هذا المسار يجتاز الماء على الأقل غشاءين خلويين لكل خلية نباتية في مساره. أما المسار الثالث، فيُسمى اصطلاحاً Symplast pathway، وفيه ينتقل الماء من خلية إلى أخرى مجاورة عن طريق الفتحات السيتوبلاسمية التي تربط خلايا النسيج المتوسط بخلايا الحزم الوعائية Plasmodesmata. وعلى مستوى خلايا الأدمة الداخلية Endodermis، فإن انتقال الماء خلال الجدر الخلوية والفراغات البينية عادةً ما يُعاق بواسطة شريط كاسبار Casparian strip، وهو عبارة عن حزمة من الجدر الخلوية الشعاعية الشكل في خلايا الأدمة الداخلية المتضمنة على مادة كارهة للماء تشبه الشمع، تُسمى السوبرين Suberin. تعمل على شكل حاجز تعيق حركة وانتقال الماء والذائبات. وتصبح خلايا الأدمة الداخلية متغلظة Suberized في أجزاء الجذور غير النامية، على مسافة عدة ميلليمترات خلف قمة الجذر. ويعمل شريط كاسبار على قطع الطريق المتصل بين الجدر الخلوية والفراغات البينية في الجذور، ويُجبر الماء على متابعة الانتقال من خلال اجتياز الأغشية السيتوبلاسمية للخلايا النباتية، لذلك ينتقل الماء ضمن خلايا البشرة الداخلية عن طريق الفتحات السيتوبلاسمية Symplast pathway (الشكلين، 10، 11).



الشكل رقم (10): طرق امتصاص المياه بواسطة الجذور.



الشكل رقم (11): معدل امتصاص الماء عند مواقع مختلفة على طول الجذر.

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

تُشكّل الأوعية الخشبية في معظم النباتات الجزء الأطول من طريق انتقال الماء. وإذا كان ارتفاع النبات قرابة 1 متر، فإن أكثر من 99.5% من طريق انتقال الماء عبر النبات هو ضمن الأوعية الخشبية. ولكن بالمقارنة مع عملية انتقال الماء المعقدة ضمن أنسجة الجذور، تُعد الأوعية الخشبية الطريق الأسهل لانتقال الماء بمقاومة منخفضة لتدفق الماء خلاله. وتمتلك الخلايا الناقلة في الأوعية الخشبية بنية تشريحية متخصصة تُمكنها من نقل أكبر كمية ممكنة من الماء بكفاءة عالية. ونظراً لكون المقاومة لتدفق الماء عبر الأوعية الخشبية منخفضة، فإن حركة الماء تحتاج إلى تدرج أقل في الجهد المائي اللازم لنقل الماء من الجذور إلى الأوراق. وإن قوى الشد اللازمة لسحب الماء من الأوعية الخشبية إلى الأوراق، عادةً ما تنتج من عملية فقد الماء من الأوراق إلى الوسط المحيط بفضل النتح، حيث يؤدي ذلك إلى توليد تدرج في الجهد المائي بين الأوعية الخشبية في الساق والأوراق، يسمح بانتقال الماء من الساق إلى الأوراق، ثم إلى الوسط المحيط. فبعد أن يتبخر الماء من سطوح خلايا الأوراق إلى الفراغات بين الخلايا، فيكون الانتشار Diffusion الوسيلة الرئيسة لحركة الماء لاحقاً إلى خارج الأوراق. وتُعد الطبقة الشمعية Waxy cuticle التي تغطي سطوح الأوراق حاجزاً فعالاً جداً في الحد من حركة بخار الماء، حيث تقدر كمية الماء التي يمكن أن تفقد من الأوراق عن طريق طبقة الكيوتين بنحو 5% فقط، في حين يفقد الجزء الأكبر من الماء من الأوراق على هيئة بخار ماء بواسطة الانتشار عبر الفتحات المسامية Stomata. تتواجد المسامات بشكل أكبر على الوجه السفلي للأوراق الأقل تعرضاً لأشعة الشمس للحد من فقد الماء بالنتح (الشكل، 12). عموماً، يتحدد معدل فقد الماء على هيئة بخار ماء من الأوراق إلى الوسط المحيط أثناء عملية التبادل الغازي عن طريق المسامات بقيمة فرق التدرج في ضغط بخار الماء بين الأوراق والوسط المحيط (VPD) Leaf to air vapor pressure difference (VPD)، الذي يُعد

بمنزلة القوة الفيزيائية المحركة لانتقال الماء من الأوراق إلى الوسط المحيط. وتتحدد قيمته بالعوامل البيئية السائدة في منطقة الزراعة (الحرارة، شدة الإشعاع الشمسي، الرطوبة النسبية الجوية، وسرعة الرياح).

الشكل رقم (12): آلية تبخر الماء من سطوح خلايا النسيج المتوسط إلى الفراغات بين الخلوية.

إن معدل فقد الماء على هيئة بخار ماء من الأوراق إلى الوسط المحيط عن طريق المسامات بواسطة النتج يتوقف على عاملين اثنين: أولهما، فرق التدرج في ضغط (تركيز) بخار الماء بين الفراغات البينية في الأوراق والهواء المحيط بها، وثانيهما، المقاومة لانتشار بخار الماء Diffusional resistance (١٠). ويُعبّر عن فرق التدرج في تركيز بخار الماء بين الأوراق والهواء

المحيط بالعلاقة الآتية: $cwv(leaf) - cwv(air)$ ، حيث يمكن قياس تركيز بخار الماء في الهواء المحيط ($cwv(air)$) بسهولة، ولكن من الصعب قياس تركيز بخار الماء داخل الأوراق ($cwv(leaf)$). وبما أن حجم الفراغات الهوائية البينية داخل الأوراق صغير جداً، فإن السطح الرطب الذي يتبخر منه الماء عادةً ما يكون كبير نسبياً، يعادل تقريباً 10% بالنسبة إلى أوراق الذرة الصفراء، و30% بالنسبة إلى أوراق الشعير، و40% بالنسبة إلى أوراق التبغ (الشكل، 13). وبشكل معاكس لحجم الفراغ الداخلي للأوراق، فإن مساحة السطح الداخلي الذي يتبخر منه الماء يعادل 7 - 30 مرة المساحة الخارجية للورقة. عموماً، يختلف تركيز بخار الماء في الهواء المحيط باختلاف درجة الحرارة (الشكل، 14).

الشكل رقم (13): عملية التبادل الغازي عبر مسامات الأوراق.

ويتغير تركيز بخار الماء عند نقاط مختلفة على طول مسار النتج، حيث يُلاحظ من الجدول الآتي أن تركيز بخار الماء ينخفض (cwv) ينخفض في كل خطوة من مسار النتج ابتداءً من سطوح الجذر الخلوية وصولاً إلى كتلة الهواء في

الوسط المحيط بالأوراق. ومن المهم أن لا ننسى أن القوة المحركة لفقد الماء من الأوراق هو فرق التركيز ببخار الماء بين الأوراق والهواء المحيط (mol m⁻³)، ويتوقف هذا الفرق على درجة حرارة الأوراق Leaf temperature (الجدول، 2).

الجدول رقم (2): قيم الرطوبة النسبية الجوية، وفرق تركيز بخار الماء، والجهد المائي لأربع نقاط ضمن مسار فقد الماء من الورقة (مسار النتج).

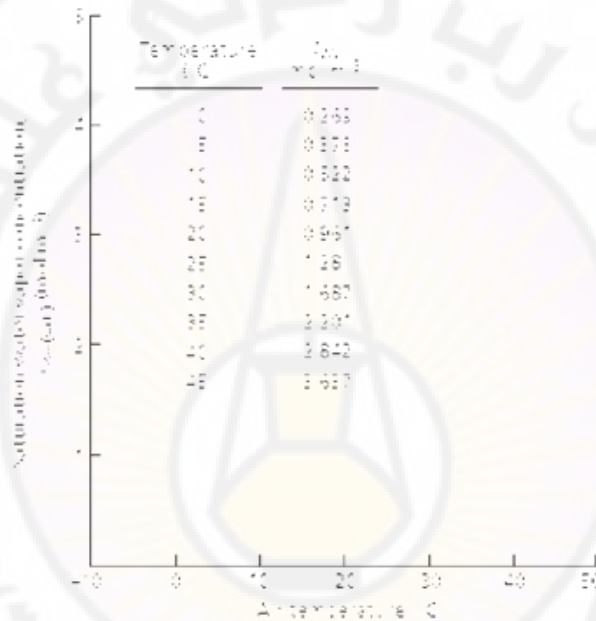
Location	Relative humidity	Water vapor	
		Concentration (mol m ⁻³)	Potential (MPa) ^a
Inner air spaces (25°C)	0.99	1.27	-1.36
Just inside stomatal pore (25°C)	0.95	1.21	-7.04
Just outside stomatal pore (25°C)	0.47	0.60	-103.7
Bulk air (20°C)	0.50	0.50	-93.6

المصدر: Nobel, 1999.

يُنظم معدل فقد الماء أيضاً بالمقاومات التي تعترض سبيله

إن العامل الثاني المهم الذي يضبط عملية فقد الماء على هيئة بخار ماء من الأوراق، المقاومات التي تعترض سبيله على طول مسار النتج، التي تتكون من مكونين مختلفين، هما: المقاومة المسامية Stomatal resistance (r_s)، ومقاومة طبقة الهواء الساكن المحيطة بشكل مباشر بسطوح الأوراق، التي يجب أن يجتازها بخار الماء للوصول إلى الهواء المحيط في الغلاف الجوي، وتسمى Boundary layer resistance (r_b) (الشكل، 15). وإن سماكة طبقة الهواء الساكن المحيط مباشرةً بالأوراق تتحدد بسرعة الرياح، فعندما يكون الهواء المحيط بالأوراق ساكناً جداً تكون طبقة الهواء المحيطة بالأوراق سميكة جداً، مشكلةً المعيق الأكبر لفقد الماء بالنتج عن طريق الأوراق. وتحت مثل هذه الظروف، لا تؤثر زيادة الناقلية المسامية بشكل كبير

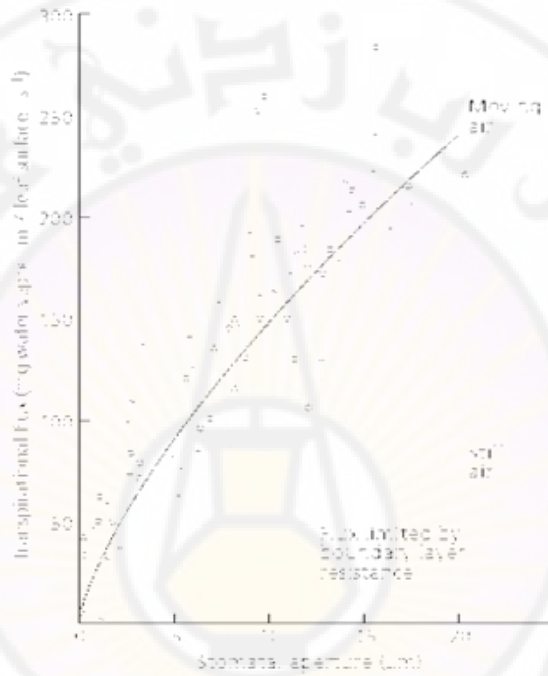
في معدل فقد الماء بالنتح (الشكل، 15). وعندما تكون سرعة الرياح عالية جداً، فإنَّ الهواء المتحرك يقلل من سماكة طبقة الهواء الساكن، مقللاً بذلك من قيمة هذه المقاومة. وتحت مثل هذه الظروف، فإنَّ المقاومة المسامية سوف تتحكم بشكل كبير بمعدل فقد الماء من الأوراق، حيث يزداد معدل فقد الماء من الأوراق بزيادة الناقلية المسامية (gs) (الشكل، 14).



الشكل رقم (14): تركيز بخار الماء في الهواء المشبع بالعلاقة مع درجة حرارة الهواء.

وهناك العديد من الصفات الشكلية والتشريحية للأوراق يمكن أن تؤثر في سماكة طبقة الهواء الساكن المحيط بسطوح الأوراق. تعمل الأوبار على سطوح الأوراق ككاسرات رياح دقيقة جداً 'Microscopic windbreakers'، مقللةً بذلك من سرعة الرياح. وتمتلك بعض النباتات مسامات غائرة 'Sunken stomata'، تشكل منطقة محمية خارج الفتحة المسامية يكون فيها الهواء أكثر سكوناً. ويؤثر أيضاً حجم وشكل الأوراق في حركة الرياح على مستوى سطوح الأوراق. أما بالنسبة إلى ضبط عملية النتح على المدى القصير، تؤدي

الخلايا الحارسة Guard cells التي تتحكم بدرجة الناقلية المسامية دوراً مهماً في ضبط معدل فقد الماء بالنتح عن طريق الأوراق، أثناء عملية التبادل الغازي.



الشكل رقم (15): العلاقة بين الناقلية المسامية ومعدل فقد الماء بالنتح. تؤثر حركة المسامات في كل من النتح والتمثيل الضوئي

يؤثر انفتاح وانغلاق المسامات في معدل كل من فقد الماء على هيئة بخار ماء، من الأوراق إلى الوسط المحيط وانتشار غاز الفحم (CO_2) من الوسط المحيط إلى داخل الأوراق، وهذا ما يُسمى اصطلاحاً بعملية التبادل الغازي Gas exchange process. ويتمثل التحدي الرئيس لجميع الأنواع النباتية البرية في عملية التوفيق بين معدل انتشار غاز الفحم اللازم لعملية التمثيل الضوئي ومعدل فقد الماء بالنتح، وخاصةً في البيئات الجافة. وتفيد طبقة الكيوتين التي تغطي سطوح الأوراق كحاجز فيزيائي يمنع فقد المياه من

الأوراق، ما يُسهم في حماية النباتات من التجفاف Desiccation، وللأسف عند ناقلية مسامية محددة، فإنَّ معدل فقد الماء بالنتح أكبر بنحو 1.6 مرة بالمقارنة مع معدل انتشار غاز الفحم، ويُعزى ذلك إلى كون فرق التدرج في ضغط بخار الماء بين الأوراق والوسط المحيط (VPD)، أكبر بكثير من فرق تركيز CO_2 بين الوسط المحيط ومراكز التثبيت ضمن الصّانعات الخضراء، بالإضافة إلى التباين في الوزن الجزيئي لكل من الماء (18)، وغاز الفحم (44)، الأمر الذي يجعل حركة جزيئات الماء أسرع بالمقارنة مع جزيئات غاز الفحم، لذلك يُقال مجازاً أنَّ النبات يفقد الماء كضريبة باهظة للحصول على غاز الفحم اللازم لعملية التمثيل الضوئي وتصنيع المادة الجافة اللازمة لنمو أجزاء النبات المختلفة وتطورها. عموماً، يتم ضبط حركة المسامات خلال النهار والليل، وتبعاً لظروف إتاحة المياه أو شحها بواسطة زوج من الخلايا المتخصصة، تُسمّى بالخلايا الحارسة (الشكل، 16).

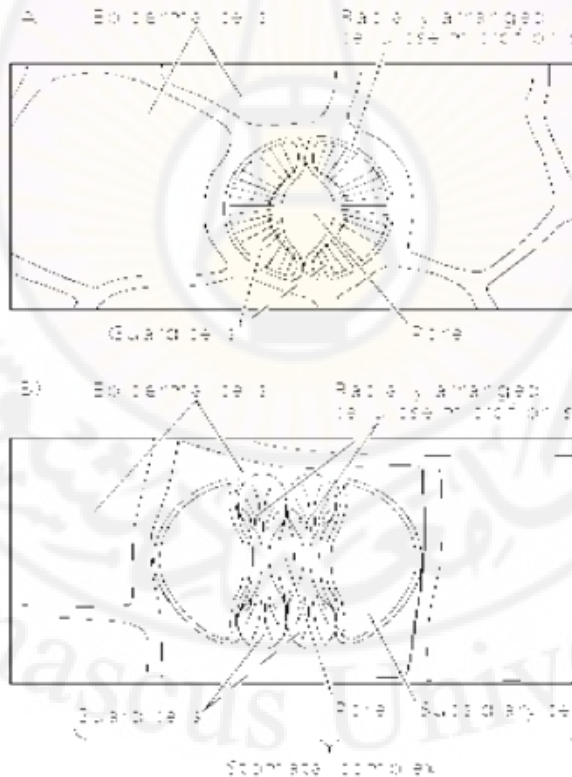


الشكل رقم (16): الخلايا الحارسة التي تتحكم بدرجة انفتاح المسامات.

تُسمى مجموع الخلايا الحارسة، والخلايا المرافقة، والفتحة المسامية اصطلاحاً بالمعقد المسامي Stomatal complex. وتتسم جدر الخلايا الحارسة الكلوية الشكل، بأنها متغلظة وأكثر سماكة بالمقارنة مع الجدر الخارجية، وترتبط الجدر الداخلية بالخارجية بالألياف سيللوزية بشكل شعاعي Radially cellulose microfibrils، وعند إتاحة المياه بكميات كافية، يرتفع جهد الامتلاء داخل الخلايا الحارسة فيضغط على الجدران الخارجية المرنة التي تعمل على شد الألياف السيللوزية، التي تشد بدورها الجدر الداخلية المتغلظة فتتفتح المسامات، أما تحت ظروف نقص المياه، يبدأ تصنيع حمض الأبسيسيك (ABA) في الجذور الذي ينتقل مع تيار الماء ضمن الأوعية الخشبية ليصل إلى الخلايا الحارسة، حيث يعمل على تحريض انفتاح قنوات خروج الذانبات المرتبطة بغشاء الخلايا الحارسة، ويشجع انغلاق قنوات دخول الشوارد المعدنية، ما يؤدي إلى خروج الذانبات من الخلايا الحارسة إلى الخلايا المرافقة المجاورة، فيصبح الجهد المائي في الخلايا الحارسة أقل سلباً بالمقارنة مع الخلايا المجاورة، ما يؤدي إلى انتقال الماء من الخلايا الحارسة إلى الخلايا المجاورة، فيترجع جهد الامتلاء ضمن الخلايا الحارسة، ما يؤدي إلى تراجع الضغط المطبق على الجدر الخارجية، فترتخي الألياف السيللوزية، وتغلق المسامات، للحد من فقد الماء بالنتح، والمحافظة على ميزان العلاقات المائية (الشكل، 17).

ويمكن تقدير كفاءة النبات من نوع محصولي ما على ضبط معدل فقد الماء بالنتح مع المحافظة على انتشار غاز الفحم ومن ثم تصنيع المادة الجافة من خلال قياس نسبة النتح Transpiration ratio. ويُعرف بأنه نسبة كمية المياه الكلية المفقودة بالنتح إلى كمية غاز الفحم المثبتة بعملية التمثيل الضوئي. وإن نسبة النتح هي مقلوب كفاءة استعمال المياه Water Use Efficiency (WUE). وتقدر قيمة نسبة النتح بشكل عام في الأنواع النباتية ثلاثية الكربون (C_3 plants) بنحو 500 ($WUE - 1/500$, or 0.002). ويُعزى التباين الكبير بين كمية المياه المفقودة نسبة إلى كمية غاز الفحم المكتسبة إلى حقيقة أن

فرق التدرج في ضغط بخار الماء بين الأوراق والوسط المحيط (القوة المحركة لفقد الماء بالنتح) أكبر بنحو 50 مرة بالمقارنة مع فرق تركيز غاز الفحم بين الوسط المحيط ومراكز التثبيت ضمن الصّانعات الخضراء، بسبب انخفاض تركيز غاز الفحم (CO_2) في الوسط المحيط (تقريباً 0.03%)، في حين أن تركيز بخار الماء داخل الأوراق عالٍ جداً بالمقارنة مع الهواء المحيط. وبالتالي فإن سرعة انتشار غاز الفحم أبطأ بنحو 1.6 مرة بالمقارنة مع سرعة خروج بخار الماء، بالإضافة إلى حقيقة أن الطريق الذي يسلكه غاز الفحم من الوسط المحيط وصولاً إلى مراكز التثبيت في الصّانعات الخضراء أطول، ومجموع المقاومات التي تواجه عبوره (المرحلتين الغازية، والسائلة) أكبر بالمقارنة مع بخار الماء.



الشكل رقم (17): آلية انفتاح وانغلاق المسامات.

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

الفصل الثالث
التمثيل الضوئي
(تفاعلات الضوء وتصنيع المركبات الغنية بالطاقة)

Photosynthesis
(Light Reactions and Synthesis of Energy Rich
Compounds)

تفاعلات الضوء Light Reactions

تعتمد الحياة على وجه البسيطة على الطاقة المستمدة من أشعة الشمس. ويُعد التمثيل الضوئي العملية البيولوجية الوحيدة القادرة على حصد هذه الطاقة. وتنتج كل مصادر الطاقة النباتية، سواء كانت الحديثة منها (الكتلة الحية Biomass)، أو القديمة (الفحم الحجري Fossil fuels) من النشاط التمثيلي للنباتات. وتستخدم الكائنات الحية القادرة على القيام بعملية التمثيل الضوئي الطاقة الشمسية لتصنيع المركبات العضوية، وتُستعمل الطاقة المخزونة في مثل هذه المركبات لدفع عجلة العمليات الخلوية المختلفة، أو يمكن أن تُفيد كمصدر للطاقة لكل أشكال الحياة الأخرى.

التمثيل الضوئي في النباتات الراقية Photosynthesis in Higher Plants

يتركز النشاط التمثيلي في خلايا النسيج المتوسط Mesophyll cells لأوراق النباتات الراقية، التي تمتلك عدداً كبيراً من الصّانعات الخضراء Chloroplasts، التي تحتوي بدورها على الأصبغة اليخضورية (جزيئات الكلوروفيل)، التي تمتص الأشعة الضوئية، التي تُستعمل أثناء عملية التمثيل الضوئي لأكسدة الماء المترافقة مع تحرير الأوكسجين، وإرجاع غاز الفحم (CO_2) إلى مركبات عضوية، تتمثل بشكل رئيس بالسكريات (الكربوهيدرات). وتُسمى سلسلة التفاعلات المعقدة التي تبدأ بتصنيع المركبات

الغنية بالطاقة (ATP, NADPH)، وتنتهي باختزال غاز الفحم إلى مركبات عضوية، بتفاعلات الضوء وتفاعلات الظلام Dark reactions على التوالي. تحدث تفاعلات الضوء خلال عملية التمثيل الضوئي في أغشية داخلية متخصصة ضمن الصّانعات الخضراء، تُسمى Thylakoid membranes. وينتج عن تفاعلات الضوء مركبات غنية بالطاقة هي ATP و NADPH، التي تُستعمل لاحقاً في تصنيع السكريات خلال تفاعلات الظلام (المرحلة التصنيعية). وتُسمى بتفاعلات الظلام، لأنها لا تحتاج إلى وجود الضوء لإتمامها. وتتم تفاعلات الظلام في الستروما Stroma ضمن الصّانعة الخضراء، وهي عبارة عن المنطقة السائلة المحيطة بأغشية الصّانعة الخضراء الداخلية.

تُحصد الطاقة الضوئية في الصّانعة الخضراء بفضل وحدتين مختلفتين وظيفياً تُسمى الأنظمة الضوئية Photosystems. وتُستعمل الطاقة الضوئية الممتصة لتحريض انتقال الإلكترونات ضمن سلسلة من المركبات، التي يؤدي كل منها دور المانح Donor أو المستقبل Acceptor لهذه الإلكترونات. ويُعد المركب NADP^+ المستقبل النهائي للإلكترونات، حيث يُرجع إلى المركب NADPH، في حين يُعد الماء المعطي الأولي لهذه الإلكترونات بعد أكسدته ضوئياً. وتُستعمل الطاقة الضوئية أيضاً في توليد القوة المحركة البروتونية Proton motive force عبر غشاء الـ Thylakoid، حيث يُسهم التدرج في الجهد الكهربائي (ΔE_m)، والجهد الكيميائي (ΔpH) الناجمين عن حركة وانتقال الإلكترونات في سلسلة نقل الإلكترونات، والبروتونات في تصنيع المركب الغني بالطاقة ATP. وبين العالم الهولندي Jan Ingenhousz (1779) أن للضوء دوراً أساسياً ومهماً في عملية التمثيل الضوئي. وبين باحثون آخرون أهمية كل من غاز الفحم (CO_2) والماء (H_2O) في عملية التمثيل الضوئي، حيث بينوا أن المادة العضوية، وبشكل خاص الكربوهيدرات (السكريات) بالإضافة إلى الأوكسجين هي النواتج النهائية لعملية التمثيل الضوئي. وتمكّن الباحثون في نهاية القرن التاسع عشر من صياغة التفاعل الكامل لعملية التمثيل الضوئي على النحو الآتي:

نبات أخضر + ضوء



الأنظمة الضوئية Photosystems

تحتوي الصّانعات الخضراء على نوعين من الأنظمة الضوئية، النظام الضوئي الأول (PSI)، والنظام الضوئي الثاني (PSII). يمتص النظام الضوئي الأول الأشعة الحمراء الطويلة Far-red بطول موجة أكبر من 680 نانومتر، لذلك يُرمز له اصطلاحاً بالرمز P-700. ويُنتج النظام الضوئي الأول مرجعاً قوياً Strong reductant، قادراً على إرجاع NADP^- ، ومُوكسداً ضعيفاً، قادراً على أكسدة البلاستوسيانين (PC) للحصول على الإلكترون، في حين يمتص النظام الضوئي الثاني الأشعة الحمراء Red light بطول موجة 680 نانومتر، ويُرمز له اختصاراً P-680. ويُنتج مُوكسداً قوياً Strong oxidant، قادراً على أكسدة الماء، ومرجعاً ضعيفاً يختزل المُوكسد الناتج عن النظام الضوئي الأول (البلاستوسيانين). ويرتبط النظامان الضوئيان المختلفان فيزيائياً وكيميائياً الواحد بالآخر بواسطة سلسلة نقل الإلكترونات Electron Transport Chain (الشكل، 18).

توجد الأنظمة الضوئية في موقعين مختلفين ضمن غشاء الـ Thylakoid، حيث يوجد النظام الضوئي الثاني مع جزيئات اليخضور المرتبطة به، والبروتينات الناقلة للإلكترونات المرافقة له بشكل أساسي في المنطقة المتراسة من الغشاء، المسماة Grana lamellae، في حين يوجد النظام الضوئي الأول مع أصبغة الكلوروفيل والبروتينات الناقلة للإلكترونات المرتبطة معه، بالإضافة إلى أنزيم العامل المزدوج Coupling factor المسؤول عن تصنيع المركبات الغنية بالطاقة (ATP) في المنطقة غير المتراسة من الغشاء، المُسماة Stroma lamellae، وحواف Grana lamellae (Anderson and Anderson, 1988). أما معقد الساييتوكروم Cytochrome b6-f الذي يربط النظامين الضوئيين الواحد بالآخر، فيتوزع

بشكل متجانس بينهما. يقترح التباعد من حيث الموقع بين الأنظمة الضوئية وجود مركب أو أكثر من نواقل الإلكترونات لا بد أن يُهاجر من المنطقة المتراسة للغشاء إلى المنطقة غير المتراسة لإيصال الإلكترونات من النظام الضوئي الثاني إلى النظام الضوئي الأول (الهيدروكينون).

الشكل رقم (18): يبين الأنظمة الضوئية، وآلية امتصاص الضوء، وأكسدة الماء ضوئياً، وانتقال الإلكترونات.

ويبين الشكل (19) مواقع كل من النظام الضوئي الأول PSI والثاني PSII ومعقد الساييتوكروم ضمن غشاء الصّانعة الخضراء الداخلي (Thylakoid). وقد يفيد هذا التباعد بين الأنظمة الضوئية في تنظيم توزيع الطاقة الضوئية الممتصة بين النظامين الضوئيين لتخفيف الضغط على النظام الضوئي الثاني الحساس جداً للشدة الضوئية العالية، للحد من حدوث ما يُسمى التثبيط الضوئي Photoinhibition. وبيّنت معظم القياسات الكمية وجود كمية زائدة من النظام الضوئي الثاني PSII، وإن نسبة PSII / PSI تحت مختلف الظروف البيئية قرابة 1.5/1، ويمكن أن تتبدل هذه النسبة عندما تُزرع النباتات في شروط مختلفة من الإضاءة (Anderson, 1986).

الشكل رقم (19): مواقع النظام الضوئي الأول PSI، والثاني PSII، ومعقد الساييتوكروم ضمن غشاء الصّانعة الخضراء الداخلي.

تركيب الصّانعة الخضراء Structure of the Photosynthetic Apparatus

تحدث عملية التمثيل الضوئي في حقيقيات النوى ذاتية التغذية في الصّانعة الخضراء، التي يحيط بها غشاء مضاعف، مؤلف من غشاء خارجي Outer membrane، وغشاء داخلي Inner membrane. وأهم ما يُميز البنية التشريحية للصّانعات الخضراء وجود نظام كثيف من الأغشية الداخلية تُسمى Thylakoids، وتوجد كل جزيئات اليخضور ضمن هذه الأغشية، التي تحدث ضمنها تفاعلات الضوء أثناء عملية التمثيل الضوئي، في حين تحدث تفاعلات الظلام في المناطق الواقعة خارج هذه الأغشية، التي تُسمى Stroma. وتبدو معظم أغشية الـ Thylakoids مرتبطة بشكل وثيق بعضها ببعض. وتُسمى الأغشية المتراسة والمنضغطة بعضها فوق بعض Grana lamellae، في حين تُسمى الأغشية غير المتراسة Stroma lamellae.

ويتكون الغشاء المضاعف المغلف للصّانعة الخضراء من طبقة مضاعفة من المواد الدهنية، ويحتوي على أنظمة نقل نواتج التمثيل الضوئي Metabolite transport systems. وتحتوي الصّانعة الخضراء على الأحماض النووية (DNA، RNA)، والريبوزومات، حيث تُصنّع معظم بروتينات الصّانعة الخضراء ضمنها. وتمتلك معظم بروتينات غشاء الـ Thylakoid منطقة متجهة إلى الجزء الخارجي Stroma side، ومنطقة متجهة باتجاه الجزء الداخلي للغشاء تُسمّى Lumen (الشكل، 20).

الشكل رقم (20): البنية التشريحية للصّانعة الخضراء.

اللواقط الضوئية Light-absorbing antenna systems

تقوم اللواقط الضوئية (الأصبغة اليخضورية) بنقل الطاقة الضوئية الممتصة بكفاءة عالية إلى مراكز التفاعل في كل نظام ضوئي. ويختلف عدد اللواقط الضوئية وحجمها باختلاف الكائنات الحية والظروف البيئية السائدة. وتتراوح بين 20-30 جزيء كلوروفيل بكتيري Bacteriochlorophylls في كل مركز تفاعل في بعض البكتيريا التي تقوم بعملية التمثيل الضوئي.

وتتراوح بين 200-300 جزيء كلوروفيل في كل مركز تفاعل في النباتات الراقية، وقد تصل إلى بضعة آلاف في بعض أنواع الطحالب *Algae* والبكتريا (Hunter et al., 1989). وتُسمى الآلية التي تنتقل فيها الطاقة الضوئية المحرّضة *Excitation energy* من جزيئات الكلوروفيل إلى مركز التفاعل بالنقل بالرنين/الاهتزاز *Resonance transfer*، حيث لا تنتقل الفوتونات الضوئية الممتصة من جزيئة كلوروفيل إلى الجزيء المجاور بطريقة إشعاعية، ولكن بطريقة غير إشعاعية. ويمكن أن ينتقل بهذه الآلية نحو 95-99% من الفوتونات الضوئية الممتصة من جزيئات اليخضور إلى مركز التفاعل المرتبطة به، حيث تُستعمل هذه الطاقة الضوئية في عملية التمثيل الضوئي (الشكل، 21).

الشكل رقم (21): مبدأ امتصاص ونقل الطاقة الضوئية ضمن جزيئات اليخضور وصولاً إلى مركز التفاعل.

عموماً، يُسبب الإجهاد الملحي تدهوراً في جزيئات الكلوروفيل في النباتات الحساسة للملوحة. ويحدث تدهور الكلوروفيل نتيجة زيادة نشاط الأنزيم المفكك لليخضور Chlorophyllase (Dubey, 1997). ويشمل تدهور الكلوروفيل بشكل أساسي Chl-a. وبشكل معاكس، فقد لوحظ ازدياداً في محتوى الكلوروفيل في الأنواع النباتية المتحملة للملوحة Salt tolerant species (Iyengar and Reddy, 1997).

يُسبب نقص العناصر المعدنية المغذية شيخوخة النبات وظهور البقع الممتوتة Necrosis والاصفرار أو الشحوب اللوني Chlorosis. فعلى سبيل المثال، يُقلل نقص البوتاسيوم من محتوى الكاروتين في أوراق زهرة الشمس Sunflower. وبشكل عام، يحدث نقص العناصر على زيادة فعالية حلقة Xanthophyll. ويُلاحظ أن نسبة Cha/Chb عادةً ما تكون أعلى في الأوراق التي تُعاني من نقص الحديد (Fe^{++}) بالمقارنة مع الشاهد. وفي دراسة حديثة لتحديد مواقع السمية للنحاس في الذرة الصفراء، وجد أن النحاس يتدخل في عملية التمثيل الضوئي، وخاصةً عند مستوى النظام الضوئي الثاني، ومع عمليات التكيف الضوئي، سامحاً لمعقد حصد الطاقة الضوئية الثاني (LHCII) بالهجرة من جوار النظام الضوئي الثاني (PSII) إلى النظام الضوئي الأول (PSI)، مقللاً بذلك كفاءة التكيف للضوء Light adaptation (Ouzounidou et al., 1997).

الأصبغة البرتقالية Carotenoids Pigments

تمتص الأصبغة البرتقالية الأشعة الضوئية بطول موجة يتراوح بين 400-500 نانومتر، ما يُعطيها اللون البرتقالي الخاص بها. وترتبط الأصبغة البرتقالية مع جزيئات الكلوروفيل وبروتينات مركز التفاعل. وتنقل الطاقة الضوئية الممتصة من قبل أصبغة الكاروتين بشكل سريع إلى جزيئات الكلوروفيل، فهي بذلك تُساعد أصبغة الكلوروفيل في امتصاص ونقل الفوتونات الضوئية، لذلك تُسمى بالأصبغة المرافقة. ولكن كفاءة انتقال الطاقة

الضوئية من جزيئات الكاروتين إلى جزيئات الكلوروفيل عادةً ما تكون أقل بكثير من كفاءة انتقالها بين جزيئات اليخضور (الكلوروفيل). وتؤدي الكاروتينات أيضاً دوراً حيوياً في وقاية الأنظمة الضوئية من الضرر Photoprotection، حيث تتخرب أغشية الصّانعة الخضراء بسهولة عندما تتلقى كمية كبيرة من الطاقة الضوئية المحرّضة الممتصة من قبل الأصبغة اليخضورية، وإذا لم يتم استعمال هذه الطاقة في عملية التمثيل الضوئي، فلا بد من وجود آلية وقاية تسمح بوصول كمية من الطاقة الضوئية إلى مركز التفاعل متناسب وكفاءة النبات التمثيلية، فيمكن أن تكون مثل هذه الآلية بمنزلة صمام الأمان Safety valve، يتخلص من الطاقة الزائدة قبل أن تصل إلى مركز التفاعل وتُخرب الأغشية الحيوية في الصّانعة الخضراء. وإذا لم يتم التخلص من الطاقة المحرّضة الممتصة من جزيئات اليخضور من خلال استعمالها في عملية التمثيل الضوئي أو التخلص منها بالإشعاع الحراري، فإنها سوف تتفاعل مع الأوكسجين الجزيئي لتشكل جذر الأوكسجين المفرد (O[•]) Singlet oxygen، وهو ذو قدرة تفاعلية كبيرة يمكن أن يلحق الضرر في العديد من المكونات الخلوية، وبخاصة المواد الدهنية الداخلة في تركيب الأغشية الحيوية. ويتمثل الدور الوقائي للكاروتينات بتخلصها بشكل سريع من الحالة المحرّضة أو المهيجة Excited state لجزيئات اليخضور، ولا تمتلك الحالة المهيجة لجزيئات الكاروتين طاقة كافية لتشكل الأوكسجين المفرد، فتعود بسهولة إلى الحالة غير المحرّضة Ground state أثناء تخلصها من الطاقة بشكل حراري (الشكل، 22).

الشكل رقم (22): يبين أهم الأصبغة الموجودة في
المانعات الخضراء، وترتيب توزيعها.

الشدة الضوئية والضرر التأكسدي Light intensity and oxidative damage

عندما تزيد الطاقة الضوئية الممتصة من قبل الأصبغة التمثيلية عن كل
من كفاءة النبات في استعمال المركبات الغنية بالطاقة، مثل NADPH
و ATP لتصنيع السكريات، وكفاءة النبات في التخلص من الطاقة الضوئية
الزائدة Energy dissipation، فغالباً ما يحدث التثبيط الضوئي
Photoinhibition. ويبدأ تبعاً لذلك، تركيب الأصبغة بالتغير، وبشكل رئيس
بكسر حلقة الـ Xanthophyll. وإذا ما استمرت هذه الظروف السيئة لفترة
زمنية طويلة، فسيحدث تدمير للأصبغة نتيجة حدوث الأكسدة الضوئية

Photo oxidation، حيث يتم تحويل الطاقة من الحالة المحرّضة الدنيا لجزيئات الكلوروفيل Lowest excited triplet state إلى أوكسجين جزيئي في حالته الأساسية Triplet ground State، وهذا ما يؤدي إلى تشكل الأوكسجين المفرد Singlet Oxygen، وتشكيل جذير شاردي موجب قوي ($P680^+$) يمتلك طاقة تأكسدية كبيرة بشكل كافٍ لأكسدة الكلوروفيل و β -Carotene المرتبطين مع مركز التفاعل في النظام الضوئي الثاني (PSII). ويُعد الكلوروفيل (a) أكثر حساسية للأكسدة الضوئية من كلوروفيل (b)، لأن الأخير عادةً ما يقوم بنقل الطاقة الضوئية المُحرّضة إلى الكلوروفيل (a).

التخلص من الطاقة الزائدة Dissipation of excessive energy

من المعروف أنّ الأصبغة البرتقالية مهمة جداً لحياة النباتات التي تعيش في الضوء Illuminated plants، لأنها تستطيع أن تتخلص من الطاقة المحرّضة الزائدة بشكل إشعاع حراري وتحول دون وصول كميات زائدة من الطاقة الضوئية إلى جزيئات الكلوروفيل، فتمنع بذلك تشكل الأوكسجين المفرد، والجذور الحرة Free radicals الأخرى ($O_2^{\cdot-}$ ، H_2O_2 ، $OH^{\cdot-}$) التي يمكن أن تُسبب الأكسدة الضوئية لجزيئات الكلوروفيل. وإنّ النباتات المُطَفَّرة الخالية من الكاروتينات لا يمكن أن تعيش بوجود الضوء (Axelsson et al., 1981). ويعتقد أنّ تشكل مركب β -carotene, 5,6 epoxide إنما هو نتيجة أكسدة β -Carotene بوجود الضوء لأنه يتشكل بكميات قليلة جداً في الظلام Dark ويزداد تدريجياً خلال النهار (Ishikawa et al., 1987). وتوجد آلية وقاية ضوئية ثانية تتمثل بالتحويلات الداخلية لأصبغة Xanthophyll. وجدت هذه الآلية في العديد من الأنواع النباتية. وتتمثل حلقة الكزانثوفيل في النباتات الخضراء (بما في ذلك الطحالب الخضراء) أنّه بوجود الضوء يتحول Zeaxanthin إلى Violaxanthin عبر Anthra xanthin، ويُسمّى طريق التحول هذا Light- induced deep

oxidation. ويحدث هذا التحول نتيجة ارتفاع حموضة الجزء الداخلي من غشاء الصّانعة الخضراء الداخلي Thylakoide بسبب تراكم شوارد H^+ بوجود الضوء، حيث يزداد معدل انتقال الإلكترونات في سلسلة نقل الإلكترونات Electron Transport Chain وأكسدة الماء ضوئياً (Bratt et al., 1995). ويحتاج التفاعل أيضاً إلى الأوكسجين (O_2) وقوة مرجعة. ويتمثل الدور الوقائي في نقل الطاقة المُحرّضة الزائدة من جزيئات الكلوروفيل إلى Zeaxanthin الذي يتخلص منها بشكل حراري.

توزيع الطاقة بين الأنظمة الضوئية كوسيلة مهمة في منع حدوث التثبيط الضوئي

تتمثل الفائدة من نقل الطاقة الضوئية المُحرّضة من نظام ضوئي إلى آخر في الحيلولة دون حدوث ما يُسمى التثبيط الضوئي Photoinhibition، الذي يمكن أن يحدث عند وصول كمية زائدة من الطاقة الضوئية المُحرّضة إلى النظام الضوئي الثاني، ما يؤدي إلى تخريبه وتثبيطه (Powles, 1984). لذلك فإنّ عملية ضبط توزيع الطاقة الزائدة يمكن أن تكون بمنزلة آلية وقائية، ووسيلة لتحسين الاستفادة من الطاقة الضوئية المحصورة. تحتوي أغشية الصّانعة الخضراء الداخلية Thylakoids على أنزيم الفسفرة Kinase الذي يمكن أن يُفسر الحمض الأميني الثريونين على سطح أحد البروتينات المرتبطة مع الغشاء، الذي يُسمى معقد حصد الطاقة الضوئية الثاني Harvesting Complex II Light (LHCII). فعندما لا يكون معقد حصد الطاقة الثاني مفسّراً فإنّه سوف يقوم بنقل الطاقة الضوئية كاملةً إلى النظام الضوئي الثاني (PSII)، وعندما يكون مفسّراً، فإنّه ينقل كمية أكبر من الطاقة إلى النظام الضوئي الأول (PSI). وعندما يتراكم مركب البلاستوكينون (وهو أحد نواقل الإلكترونات في PSII، ولديه القدرة على استقبال إلكترونين بأن واحد) بصورة مرجعة Reduced state، وذلك عندما يعجز عن التخلي عن إلكترونه إلى معقد السايتركروم (Cyt.b6.f) في سلسلة نقل الإلكترونات فسوف يتفعّل أنزيم Kinase، وهذا يحدث عندما يحرض

النظام الضوئي الثاني بصورةٍ ووتيرةٍ أكبر من النظام الضوئي الأول، عندئذٍ يقوم ذلك الأنزيم بفسفرة LHCII الذي سيهاجر بدوره بعيداً عن المنطقة المتراسة من غشاء Thylakoid إلى المنطقة غير المتراسة. ويسمح هذا الانتقال بنقل الطاقة الضوئية إلى PSI المتركز في المنطقة غير المتراسة وعند حواف الغرانا بعيداً عن النظام الضوئي الثاني PSII الموجود في المنطقة المتراسة من الغشاء. وعندما يتلقى النظام الضوئي الأول (PSI) الطاقة الضوئية سوف ينتقل إلى الحالة المحرّضة ويتخلّى بسهولة عن إلكتروناته، ويصبح قادراً على استقبال إلكترون جديد من مركب البلاستوسيانين (PC) عبر معقد (Cytachrome b6f)، ويأخذ الأخير إلكترونًا جديداً من مركب البلاستوكينون (PQ)، وعندما يصبح البلاستوكينون بحالة مؤكسدة (عندما يتخلّى عن إلكترونه) سوف يُثبّط أنزيم Kinase وينشط أنزيم Phosphatase المرتبط مع الغشاء، فيعمل على نزع الفوسفور من LHCII، عندئذٍ يعود LHCII غير المفسفر قافلاً إلى مكانه الطبيعي بجوار PSII في المنطقة المتراسة من الغشاء. وتكون المحصلة النهائية عملية ضبط دقيق لتوزيع الطاقة الضوئية الممتصة بين الأنظمة الضوئية، ما يزيد من كفاءة استعمال الطاقة عبر مدى واسع من الظروف البيئية، وتحسّن بذلك كفاءة النبات التمثيلية، وتزداد كمية المادة الجافة المُصنّعة، ما ينعكس إيجاباً على نمو النبات وتطوره وإنتاجيته (الشكل، 23).

الشكل رقم (23): آلية توزيع الطاقة الضوئية المحرصة بين الأنظمة الضوئية.

آلية انتقال الإلكترونات والبروتونات والبروتونات transport

بعد أن تبين بالدليل القاطع أن الأنظمة الضوئية تعمل بشكل سلسلة متتابعة خلال عملية التمثيل الضوئي، فقد أقترح الباحثان (1986) Melis and Glazer مخطط Z الذي يبين التفاعلات الكيميائية التي تحدث أثناء انتقال الإلكترونات، حيث تعمل نواقل الإلكترونات على نقل الدفع الإلكتروني Electron flow من المعطي الأولي للإلكترونات، وهو الماء (H_2O) ، إلى المستقبل النهائي لها $(NADP^+)$ (الشكل، 24). تتم تقريباً كل العمليات الكيميائية الخاصة بتفاعلات الضوء خلال عملية التمثيل الضوئي بواسطة أربعة معقدات بروتينية رئيسية، هي النظام الضوئي الثاني PSII، وCytochrome b6f، والنظام الضوئي الأول PSI، وأنزيم ATP

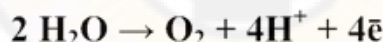
Synthase. وترتبط هذه المعقدات البروتينية مع غشاء Thylakoid بشكل أفقي على التابع، بحيث يتأكسد الماء ضوئياً في الجزء الداخلي للغشاء (Lumen) ويتحرر الأوكسجين، ويختزل المستقبل النهائي للإلكترونات $NADP^+$ إلى المركب الغني بالطاقة NADPH على الجزء الخارجي للغشاء (Stromal side)، ويصنع المركب الغني بالطاقة ATP في الستروما Stroma نتيجة تدفق شوارد الهيدروجين من الجزء الداخلي إلى الجزء الخارجي للغشاء. ويوجد بين المعقد الأنزيمي المؤكسد للماء والنظام الضوئي الثاني (PSII) ناقل إلكترون وحيد يرمز له بالحرف Z، وهو عبارة عن Tyrosine residue مرتبط مع مركز التفاعل في النظام الضوئي الثاني، ويعمل كصلة وصل بين PSII و WOE، أي إيصال الإلكترونات الناجمة عن أكسدة الماء إلى النظام الضوئي الثاني PSII.

يتضح مما سبق ما يلي:

- 1- تستعمل الطاقة الضوئية لتحويل الكلوروفيل من مرجع ضعيف إلى مرجع قوي.
- 2- يعد الماء المعطي الرئيس والأولي للإلكترونات، في حين يعد $NADP^+$ المستقبل النهائي لهذه الإلكترونات.
- 3- لا بد من انتقال أربعة إلكترونات ضمن سلسلة نقل الإلكترونات لتحرير جزيء أوكسجين واحد. ولا بد من أن يتفعل كلا النظامين الضوئيين لإتمام تفاعلات الضوء أثناء عملية التمثيل الضوئي.
- 4- يبدو أن تركيب مركز التفاعل في الأنظمة الضوئية مخلوق بحكمة بالغة، وترتيب دقيق لتحقيق معدلات قصوى للتفاعلات المنتجة واستهلاك أعظمي للطاقة الضوئية الممتصة ومعدلات دنيا لتفاعلات هدر الطاقة (الشكلين، 24، 25).

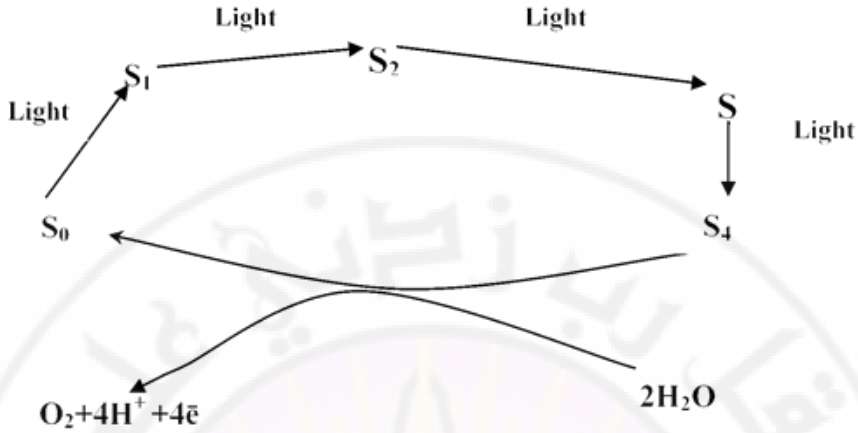
الشكل رقم (24): يبين آلية انتقال الإلكترونات ضمن سلسلة نقل الإلكترونات.

يُؤكسد الماء ضوئياً إلى O_2 بواسطة النظام الضوئي الثاني، ويُعطى التفاعل الكيميائي الذي تتم فيه أكسدة الماء على النحو الآتي:



تُشير المعادلة إلى إزالة أربعة إلكترونات من جزيئين من الماء، وتحرير الأوكسجين الجزيئي وأربعة بروتونات. وعادةً ما يُلاحظ انطلاق الأوكسجين عند تعريض الأغشية التمثيلية المتكيفة مع ظروف الظلام إلى سلسلة من الإضاءات الشديدة. ويتضمن هذا النموذج مرور المعقد المؤكسد للماء بخمس حالات من التأكسد تُعرف بـ $S_0 \rightarrow S_4$ ، وتمثل ازدياد الحالة التأكسدية للنظام الأنزيمي المؤكسد للماء، حيث تدفع الإضاءات المتتالية المعقد الأنزيمي بالانتقال من المرحلة S_0 (الحالة غير المؤكسدة) إلى S_4 (الحالة الأكثر تأكسداً)، فيقوم S_4 بأكسدة الماء وتحرير الأوكسجين ويعود مجدداً إلى الحالة S_0 ، (الشكل، 26).

الشكل رقم (25): يبين تسلسل النظام وتوزيع المعقدات البروتينية
ضمن غشاء الصانعة الخضراء الداخلي.



الشكل رقم (26): يبين آلية أكسدة الماء ضوئياً وتحرير البروتونات والإلكترونات.

وتتجمع البروتونات الناجمة عن أكسدة الماء في الجزء الداخلي للغشاء (Lumen) وليس في الجزء الخارجي منه (Stroma)، لأنَّ المعقد الأنزيمي المؤكسد للماء (WOE) يتمركز عند الجزء الداخلي من الغشاء. وتسهم هذه البروتونات المتجمعة في الجزء الداخلي للغشاء وكذلك البروتونات المنقولة من الجزء الخارجي إلى الداخلي خلال أكسدة البلاستوكينون في زيادة التدرج بالجهود الكيميائي على جانبي الغشاء، وتساعد القوة الناجمة عن تدفق البروتونات عبر القناة البروتينية (CF_0) في العامل المزدوج Coupling factor من الجزء الداخلي إلى الجزء الخارجي في تفعيل أنزيم ATP synthase، الذي يقوم بدمج $ADP + Pi$ وتشكيل المركب الغني بالطاقة ATP على سطح الجزء الخارجي لغشاء الصَّانعة الخضراء الداخلي Thylakoid.

يمتلك النظام الضوئي الثاني مركبات مثل Pheophytin والبلاستوكينون كناقل للإلكترونات

يُعد مركب Pheophytin ضمن النظام الضوئي الثاني أول مستقبل للإلكترونات من P680. والفيوفائيتين عبارة عن كلوروفيل استبدلت فيه ذرة المغنيزيوم المركزية بذرتي هيدروجين. يلي الفيوفائيتين في سلسلة نقل الإلكترونات مركب البلاستوكينون، يستقبل الأخير الإلكترونين بأن واحد Two electron gate. ينتقل الإلكترون الأول من الفيوفائيتين إلى الكينون الأول (QA)، ثم ينتقل بسرعة إلى الكينون الثاني (QB)، حيث يبقى هناك. وخلال هذه الفترة فإن P680 المؤكسد يُعوض إلكترونه المفقود من المركب Z. ثم ينتقل الإلكترون الثاني من الفيوفائيتين إلى QA ثم إلى QB ويستقر هناك، وهنا يُصبح مركب البلاستوكينون ذا شحنة سالبة مضاعفة (Q_B^{--}) ومن أجل تحقيق التوازن الكهربائي يجتذب بروتونين ($2H^+$) من الستروما (Stroma) ليشكل مركب Hydroquinon المرجع بشكل كامل. عندئذٍ، ينفصل مركب Hydroquinon عن الغشاء، مهاجراً باتجاه النظام الضوئي الأول ليصل إلى جوار معقد السايتركروم ويقوم بدوره بالتخلي عن إلكترونيه تبعاً إلى مركب Cytochrom b6f. عندما يؤكسد بشكل كامل يُصبح لديه شحنة موجبة مضاعفة زائدة، ولتحقيق التوازن الكهربائي يتخلى عن هذه البروتونات إلى الجزء الداخلي من الغشاء. إذاً، يرافق عملية انتقال الإلكترونات عبر سلسلة نقل الإلكترونات أيضاً انتقال البروتونات من الجزء الخارجي (Stroma) إلى الجزء الداخلي للغشاء (Lumen)، ما يُساعد في زيادة فرق التدرج في درجة الحموضة بين الجزء الخارجي للغشاء نتيجة استنفاد البروتونات منه، والجزء الداخلي للغشاء نتيجة تراكم البروتونات فيه، وهذا مفيد جداً في توليد القوة المحرصة البروتونية (PMF) Proton motive force اللازمة لتصنيع مركب ATP. وتُسمى هذه الحلقة التي تُفسر تزامن انتقال الإلكترونات مع انتقال البروتونات في النظام الضوئي الثاني بحلقة الكينون Q Cycle (الشكل، 27).

الشكل رقم (27): انتقال الإلكترونات والبروتونات وفق حلقة الكينون.

النظرية الأسموكيميائية وآلية تشكل المركبات الغنية بالطاقة ATP

مرّ سابقاً، أثناء انتقال الإلكترونات في سلسلة نقل الإلكترونات، أنه ينتج عن ذلك تباين في الجهد الكهربائي Electerical potential، ويتشكل كذلك تدرجاً في الجهد الكيميائي نتيجة انتقال البروتونات (H^+) من الجزء الخارجي إلى الجزء الداخلي للغشاء، وكذلك نتيجة تدفق البروتونات الناجمة عن أكسدة الماء ($4H^+$) إلى الجزء الداخلي من الغشاء. كل ذلك يجعل الجزء الخارجي من الغشاء أكثر قلوية ($pH = 7 - 8$)، والجزء الداخلي للغشاء أكثر حموضة ($pH = 4 - 4.5$)، وأيضاً لتحقيق التوازن الكهربائي على جانبي الغشاء تنتقل شوارد المغنزيوم (Mg^{+2}) من الجزء الداخلي إلى الجزء الخارجي للغشاء، ما يولد تدرجاً في الجهد الكهربائي (ΔEm)، وتدرجاً في الجهد الكيميائي (pH) على جانبي الغشاء. يُعد هذا التدرج الكهروكيميائي مصدراً مهماً للطاقة الحرة التي يمكن أن تُستعمل من قبل الخلية النباتية. وقد

قام الباحث (1967) Jagendorf وزملاؤه بإجراء تجربة بسيطة لإبراز أهمية التدرج في درجة الحموضة على جانبي الغشاء في توليد الطاقة الحرة اللازمة لتصنيع المركب الغني بالطاقة ATP (الشكل، 28)، حيث قاموا بوضع الصّانعة الخضراء في ورق يحتوي على محلول منظم ذي درجة حموضة (pH=4) مدّة من الزمن كافية للوصول المحلول إلى جميع أجزاء الصّانعة الخضراء، وخاصةً الجزء الداخلي من الغشاء (Lumen)، ثمّ قاموا بنقل الصّانعة الخضراء إلى ورق آخر يحتوي على محلول نظامي ذي درجة حموضة مرتفعة (pH = 8) بالإضافة إلى المواد الأولية اللازمة لتصنيع مركب ATP ($ADP + P_i$)، فلاحظوا تشكل المركبات الغنية بالطاقة بمجرد وضع الصّانعة الخضراء في المحلول القلوي حتى في غياب الضوء، ما يُبرهن على صحة النظرية المقترحة.

الشكل رقم (28): أهمية التدرج في درجة الحموضة على جانبي الغشاء في توليد الطاقة الحرة اللازمة لتصنيع المركب الغني بالطاقة ATP.

عموماً، في الأحوال الطبيعية، وفي الصّانعات الخضراء، تُصنع المركبات الغنية بالطاقة ATP بواسطة معقد أنزيمي ذي وزن جزيئي كبير (400 كيلودالتون) يُسمّى العامل المزدوج Coupling factor. يتكون هذا الأنزيم

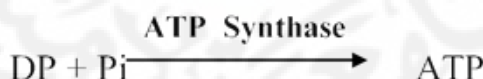
من وحدتين، الأولى تُسمى CF_0 وهو جزء كاره للماء، ويرتبط بغشاء Thylakoid، وهو عبر عن قناة بروتينية تمر عبر غشاء Thylakoid، تنتقل عبرها شوارد الهيدروجين من الجزء الداخلي إلى الجزء الخارجي للغشاء. ويُسمى الجزء الثاني CF_1 مرتبط مع الجزء الخارجي للغشاء (Stroma)، وهو الجزء الذي يتم فيه تصنيع المركبات الغنية بالطاقة ATP. وتُسمى الطاقة الحرة الناجمة عن التدرج في الجهدين الكهربائي والكيميائي بالطاقة المحرصة البروتونية Proton motive force وتعطى بالعلاقة الآتية:

$$P.m.f = \Delta E_m + \Delta pH$$

$$\Delta P = \Delta E_m - 59 \Delta pH$$

حيث:

ΔE_m : فرق الجهد الكهربائي عبر الغشاء.
 ΔpH : فرق درجة الحموضة أو تركيز شوارد الهيدروجين عبر الغشاء.
 59: ثابت يُعبر عن قيمة الجهد الكهربائي الناجمة عن كل وحدة واحدة من درجة الحموضة، وتعادل 59 mv/ 1 pH.
 إن اختلاف تركيز شوارد الهيدروجين على جانبي الغشاء، يدفع H^+ المتراكمة في الجزء الداخلي من الغشاء إلى الانتقال عبر CF_0 إلى الجزء الخارجي، ويحدد فرق التركيز سرعة تدفق شوارد الهيدروجين، وبالتالي كمية الطاقة الحرة المتولدة واللازمة لتفعيل وتنشيط الأنزيم ATP synthase الذي يقوم بدمج ADP مع P_i وفق التفاعل الآتي:



ويتم تشكيل المركبات الغنية بالطاقة على السطح الخارجي للغشاء Stroma. عموماً، لا بد من مرور على الأقل ثلاث شوارد H^+ لتشكيل جزيء واحد من ATP، ويتضح مما سبق، أنه تتشكل جزيئات ATP عند تحرير جزيء واحد من الأوكسجين، (الشكلين، 29 و 30).

الشكل رقم (29): يبين تركيب أنزيم العامل المزدوج وآلية تصنيع المركب ATP.

الشكل رقم (30): آلية انتقال الإلكترونات بفعل الضوء وتوليد التدرج الكهروكيميائي على جانبي الغشاء.

الفصل الرابع

التمثيل الضوئي

(استقلاب الكربون وتصنيع المركبات العضوية)

Photosynthesis

(Carbon Metabolism and synthesis of Organic Compounds)

تُشير الدراسات الحديثة إلى أن كمية غاز الفحم (CO_2) المحوَّلة إلى مادة حية Biomass تصل إلى نحو 200 بليون طنناً سنوياً. ويُعزى إنتاج نحو 40% من هذه الكتلة الحية إلى النباتات الخضراء البحرية Marine phytoplankton. ويتحول معظم هذا الكربون إلى مركبات عضوية بواسطة أداة استقلابية وحيدة هي حلقة إرجاع الكربون أثناء عملية التمثيل الضوئي في النباتات ثلاثية الكربون. وكما هو معروف، تترافق أكسدة الماء ضوئياً بواسطة المعقد الأنزيمي المؤكسد للماء (WOE) إلى أوكسجين خلال تفاعلات الضوء في عملية التمثيل الضوئي مع إرجاع مركب NADP^+ إلى NADPH وتصنيع المركب الثاني الغني بالطاقة ATP بفضل التدرج في الجهد الكهروكيميائي على جانبي غشاء الصَّانعة الخضراء الداخلي Thylakoid. وتترافق تفاعلات اختزال غاز الفحم إلى سكريات باستهلاك المركبات الغنية بالطاقة المُصنَّعة خلال تفاعلات الضوء، وتُسمَّى التفاعلات التي يحدث فيها إرجاع غاز الفحم إلى مركبات عضوية بتفاعلات الظلام أو المرحلة التصنيعية. إذاً يتوقف نجاح تفاعلات الظلام وإرجاع غاز الفحم على كمية المركبات الغنية بالطاقة المُصنَّعة، لأنَّ الضوء غير ضروري لإتمام مثل هذه التفاعلات (الشكل، 31).

تقوم جميع حقيقيات النوى القادرة على التمثيل الضوئي، ابتداءً من الطحالب الأولية إلى أكثر النباتات الخضراء تطوراً بإرجاع CO_2 إلى كربوهيدرات اعتماداً على الآلية نفسها، وهي حلقة إرجاع الكربون التمثيلية. Photosynthetic Carbon Reduction Cycle (PCR)

الشكل رقم (32): المراحل الرئيسية في حلقة إرجاع الكربون الثلاثية (PCR).
حلقة إرجاع الكربون في النباتات ثلاثية الكربون.

وتسمى هذه الحلقة أحياناً حلقة كالفن Calvin cycle تشريفاً لمكتشفها البيوكيميائي الأمريكي Melvin Calvin. وإن كل الطرق الاستقلابية الأخرى المرتبطة ببتثبيت غاز الفحم، مثل تمثيل الكربون في النباتات رباعية الكربون في خلايا الحزم الوعائية (PCA)، والتنفس الضوئي (PCO)، هي حلقات ثانوية أو معتمدة بشكل نهائي على حلقة إرجاع الكربون الثلاثية (PCR). وتتضمن حلقة إرجاع الكربون الثلاثية المراحل الثلاث الآتية:

1- إضافة غاز ثاني أكسيد الكربون (CO_2) إلى المستقبل الأولي المسمى اختصاراً Ribulose 1,5 biphosphate (RuBp)، لتشكيل جزيئين من مركب ثلاثي الكربون، يسمى 3-phosphoglycerate، وهو أول مركب مستقر في الحلقة، لذلك سُميت النباتات المثبتة للكربون بهذه الآلية بالنباتات ثلاثية الكربون C3 plants. ويتوسط هذا التفاعل الأنزيم الموجود في الصّانعة الخضراء المسمى Ribulose-biphosphate carboxylase/oxygenase، ويسمى اختصاراً RuBisco. وإن هذا الأنزيم مسؤول عن تثبيت 200 بليون طنّاً من CO_2 سنوياً، وهو الأنزيم

الأكثر وجوداً وكميةً في العالم، إذ تصل كميته إلى 10^7 طنناً. ويُشكل هذا الأنزيم نحو 40% من مجموع بروتينات الأوراق الذوابة الكلية. ويقدر تركيز الأجزاء الفعالة من هذا الأنزيم في الستروما Stroma ضمن الصّانعة الخضراء بنحو 4 mM، أو نحو 500 مرة أكبر من تركيز غاز الكربون في مراكز التثبيت. ويقدر الوزن الجزيئي لهذا الأنزيم بنحو 560 كيلودالتون، ويتكون من 8 تحت وحدات كبيرة، بوزن جزيئي يقدر بنحو 56 كيلودالتون لكل منها، وتشتمل على المواقع الفعالة للأنزيم، و 8 تحت وحدات صغيرة، بوزن جزيئي يقدر بنحو 14 كيلودالتون لكل منها، وهي ذات طبيعة تنظيمية.

2- تفاعلات الإرجاع Reduction reactions، وتتمثل بإرجاع المركب ثلاثي الكربون إلى كربوهيدرات، على شكل مركب Glyceraldehyde-3-phosphate، حيث يُفسر أولاً المركب الثلاثي الكربون المتشكل إلى مركب 1,3 biphosphoglycerate باستخدام المركب الغني بالطاقة ATP، ثم يتم إرجاعه إلى مركب Glyceraldehyde-3-phosphate، الذي يُسمى أيضاً (Triose-phosphate)، باستخدام المركب الغني بالطاقة NADPH. ويتوسط هذا التفاعل الأنزيم المُسمى: NADP:Glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase.

3- إعادة توليد Regeneration المستقبل الأولي لغاز الفحم (RuBp) اعتباراً من الجليسير ألدهيد ثلاثي الفوسفات، حيث يتطلب استمرار تثبيت غاز الفحم وجود المستقبل الأولي. ويتم في هذه الحلقة إعادة تصنيع ثلاث جزيئات من المستقبل الأولي المركب خماسي الكربون Ribulose 1,5 biphosphate، وذلك باستخدام خمس جزيئات من مركب Triose-p (الشكلين، 33 و 34).



الشكل رقم (33): مراحل تثبيت الكربون وتصنيع السكريات خلال تفاعلات الظلام.



الشكل رقم (34): أهم التفاعلات في حلقة ارجاع الكربون الثلاثية (C3PCR).

و عند مناقشة تفاعل ضم CO_2 إلى المستقبل الأولي (RuBp) لا بدّ من مراعاة النقطتين الآتيتين:

1- إنَّ التبدل الحاصل في الطاقة الحرة السالبة $\Delta G^{\circ'}$ المرتبطة مع إضافة CO_2 إلى المستقبل الأولي RuBp، نتيجة انخراط غاز الفحم مع مجموعة الكربوكسيل COOH في المركب العلوي من جزيئي 3-phosphoglycerate المتشكلتين، غالباً ما تكون مرتفعة جداً، وتعاذل قرابة $\Delta G^{\circ'} = -12.4 \text{ K cal.mol}^{-1}$. ومن ثَمَّ يمكن أن يتم هذا التفاعل حتى بوجود تراكيز متدنية من غاز الفحم في مراكز التثبيت، بمعنى آخر، فإنَّ ثابت التوازن يفضل بشكل قوي الاتجاه الأمامي للتفاعل (الشكل، 35).

الشكل رقم (35): التبدل الحاصل في الطاقة الحرة السالبة خلال تفاعل ضم غاز الفحم إلى المستقبل الأولي.

2- النقطة الثانية: إنَّ درجة انجذاب Affinity الأنزيم RuBisco إلى غاز الفحم عالية بشكل كافٍ لتضمن الدمج السريع لغاز الفحم إلى المستقبل الأولي (RuBp)، حتى بوجود تراكيز منخفضة جداً من CO_2 في مراكز التثبيت ضمن الصّناعة الخضراء (الستروما)، لأنَّ تركيز الأجزاء الفعّالة من الأنزيم في الستروما يُعادل 4mM، أي يفوق تركيز CO_2 بنحو 500 مرة. ويُبين المخطط الآتي المركبات الداخلة في حلقة كالفن والمركبات الناتجة، وهذا مفيد في الوقوف على كفاءة هذه العملية التمثيلية.

يتضح مما سبق، أنه لتصنيع واحد مول من السكر السداسي Hexose sugar، فلا بد من تثبيت ست جزيئات من غاز الفحم، واستهلاك 18 جزيئة ATP و 12 جزيئة NADPH من المركبات الغنية بالطاقة، و 11 جزيء ماء (H_2O). بمعنى آخر، إن حلقة PCR تستهلك جزيئين من NADPH وثلاثة جزيئات من ATP لتثبيت جزيء واحد من غاز الفحم CO_2 . ماذا يعني ذلك؟ يمكن من خلال ذلك الاستدلال على كفاءة التمثيل الضوئي العظمى إذا تمكنا من معرفة ما يلي:

- 1- محتوى الضوء من الطاقة.
- 2- الاحتياج الضوئي الأدنى (عدد المولات من الفوتونات الضوئية الممتصة واللازمة لتثبيت مول واحد من CO_2).
- 3- الطاقة المخزونة في مول واحد من السكريات Sugars المُصنَّعة (السكر السداسي).

يحتوي كل مول واحد من فوتونات الضوء الأحمر بطول موجة 680 نانومتر على 175 KJ (42 Kcal). وكما هو معروف، فإن الاحتياج الضوئي الأدنى Minimum quantum requirement كما هو محسوب يُعادل 8 فوتونات

لكل مول واحد من CO_2 يتم تثبيته. وبالتالي فإن الحد الأدنى من الطاقة الضوئية اللازم لاختزال ستة مولات من غاز الفحم إلى مول واحد من السكر السداسي (Fructose-6-P) هو:

$$6 \times 8 \times 175 \text{ KJ (42 Kcal)} = 8400 \text{ KJ (2016 Kcal)}$$

وإن الطاقة المخزونة في مول واحد من السكر السداسي تعادل 2804 KJ (673 Kcal)، وذلك عندما يؤكسد بشكل كامل. وبمقارنة كمية الطاقة اللازمة (8400) إلى كمية الطاقة الناتجة، يمكن القول: إن كفاءة عملية التمثيل الضوئي لا تتجاوز 33%، لماذا؟ لأن معظم الطاقة الضوئية الممتصة تُستهلك في تصنيع المركبات الغنية بالطاقة مثل ATP و NADPH خلال تفاعلات الضوء. ويمكن حساب كفاءة حلقة كالفن بشكل مباشر من خلال معرفة التبدلات الحاصلة في الطاقة الحرة الناجمة عن تحلل مركبات ATP الداخلة وأكسدة مركبات NADPH التي تعادل 29 و 217 كيلو جول على التوالي (7, 52 Kcal) لكل مول من ATP و NADPH على التوالي. ويُلاحظ من التفاعل الصافي أنه لتصنيع مول واحد من السكر السداسي، يحتاج النبات إلى 12 NADPH و 18 ATP، إذاً فإن حلقة إرجاع الكربون تستهلك طاقة مقدارها فقط:

$$(12 \times 217) + (18 \times 29) = 3126 \text{ KJ (750 Kcal)}$$

$$90\% = \frac{2804 \text{ KJ}}{3126} = \text{PCR} = \text{كفاءة}$$

وبالتالي فإن كفاءة PCR =

وتعادل 90% فقط لأن جزءاً من المركبات الغنية بالطاقة (ATP) يُستهلك في إعادة توليد المستقبل الأولي، المركب RuBp.

إن حلقة إرجاع الكربون في النباتات ثلاثية الكربون غالباً ما تُنظم بواسطة:
1 - دور الضوء في تنشيط الأنزيمات المعتمدة على الضوء.

2- التبدلات الشاردية Ionic changes في الجزء الخارجي لغشاء (Stroma) Thylakoid.

3- عمليات النقل الحاصلة في غشاء الصّانعة الخضراء المضاعف.

تُنظّم حركة الشوارد المعتمدة على الضوء العديد من أنزيمات حلقة إرجاع الكربون (PCR). وبالرغم من أنّ تفاعلات حلقة إرجاع الكربون تتم في الظلام، إلا أنّ وجود أو غياب الضوء يحرض حدوث تبدلات عكوسة في الـ Stroma داخل الصّانعة الخضراء، التي يمكن أن تؤثر بدورها في فعالية العديد من الأنزيمات، فعلى سبيل المثال تحت ظروف الإضاءة، سوف تُضخ البروتونات من الـ Stroma إلى Lumen، ويقابلها نزوح شوارد المغنزيوم (Mg^{2+}) بالاتجاه المعاكس لتحقيق التوازن الكهربائي، ما يؤدي إلى زيادة تركيز شوارد المغنزيوم في الجزء الخارجي للغشاء (Stroma)، وترتفع درجة الحموضة لتصل إلى (8 - 7 = pH) نتيجة استنزاف شوارد الهيدروجين (H^+)، ويحدث العكس خلال الظلام. وبما أنّ العديد من أنزيمات حلقة إرجاع الكربون ذات نشاط وفعالية أكبر عند درجات الحموضة 7-8 (مثل Rubisco، Fructose 1,6 biphosphate، phosphatase، phosphoribo kinase)، فإنّ حركة الشوارد هذه، وما يتمخض عنها من تبدل في درجة الحموضة سوف تزيد من نشاط هذه الأنزيمات. وتُساعد حركة الشوارد الناجمة عن وجود الضوء بزيادة نشاط الأنزيم RuBisco من خلال تشكل الكربامات Carbamate formation. تتشكل الأنواع الفعالة من الأنزيم RuBisco عندما يتفاعل غاز الفحم المنشط (غير جزيئات غاز الفحم CO_2 المثبتة والمستخدم كمادة أولية أثناء عملية إرجاع الكربون إلى مركبات عضوية) مع مجموعة الأمين غير المشحونة في الحمض الأميني Lysine 201 الموجودة ضمن المواقع الفعالة من الأنزيم لتشكل الكربامات المشحونة سلباً. ترتبط عندئذٍ الكربامات مع المغنزيوم (Mg^{2+}) لتشكل المعقد الأنزيمي الفعال القادر فعلاً على توسط تفاعل إضافة CO_2 إلى المستقبل الأولي RuBp (الشكل، 36).

الشكل رقم (36): آلية تفعيل الأنزيم روبيسكو من خلال تشكل الكربامات بوجود الضوء.

ويلاحظ أنه خلال هذه التفاعلات يتم تحرير بروتونين ($2H^+$)، وبالتالي سوف تزداد فعالية الأنزيم نتيجة ازدياد درجة الحموضة وارتفاع تركيز شوارد المغنزيوم. وتتوقف درجة فعالية الأنزيمات بشكل أساسي على التبدلات الحاصلة في الجزء الخارجي من الغشاء والناجمة من تأثير الضوء، وتركيز شوارد المغنزيوم، ودرجة الحموضة (pH) السائدة في الستروما. يُشجع الضوء أيضاً نشاط العديد من أنزيمات حلقة إرجاع الكربون (PCR) من خلال نظام أكسدة وإرجاع رابطة مجموعة Thiol التشاركية. وتحتوي هذه الأنزيمات وبشكل خاص، Fructose 1.6 biphosphat وphosphatase وPhosphoribokinase، على مجموعتي Cysteinyل المتجاورتين، ففي حال وجود الضوء، تكون هاتان المجموعتان بصورة السلفوهيدريل (-SHHS-) المرجعة، وفي هذه الحالة تكون الأنزيمات فعالة Active، في حين تؤكد تلك المجموعات في الظلام وتصبح على هيئة ثنائي الكبريت Disulfide (-S-S-) وتُصبح بهذه الحالة الأنزيمات غير فعالة Inactive (الشكل، 37).

الشكل رقم (37): دور الضوء في تفعيل الانزيمات التي تحتوي على مجموعتي Cysteinyل المتجاورتين.

يُلاحظ من الشكل السابق، أنه بوجود الضوء وخلال تفاعلات الضوء يقوم النظام الضوئي الأول PSI بإرجاع البروتين الحاوي على الحديد والمُسمى Ferredoxin. ويتوسط الأنزيم المُسمى Ferredoxin thioredoxin reductase تفاعل الإرجاع المعتمد على الفيريدوكسين للرابطة ثنائية الكبريت Disulfide bond في البروتين الحاوي على الكبريت المُسمى Thioredoxin. وفي النهاية يعمل مركب Thioredoxin المرجع (-SHHS-) على تفعيل الأنزيم المطلوب من خلال إرجاع رابطة Disulfide المسؤولة عن تثبيط عمل الأنزيم محولاً إياها إلى رابطة أو مجموعة -SHHS- الفعالة. تتعطل طبعاً عملية التمثيل الضوئي بغياب الضوء أو في الظلام، نتيجة تشكل الطرز غير الفعالة من الأنزيمات بسبب حدوث تفاعلات معاكسة لما سبق.

التنفس الضوئي وحلقة أكسدة الكربون The C₂ Photorespiratory Carbon Oxidation (PCO) Cycle

يتميز الأنزيم RuBisCo أنه لا يتوسط فقط تفاعل إضافة CO₂ إلى المستقبل الأولي RuBp (Carboxylation)، وإنما يعمل أيضاً على أكسدة المستقبل الأولي المركب خماسي الكربون Ribulose 1,5 biphosphate (Oxygenation). ويحدث خلال عملية التنفس الضوئي Photorespiration فقد في غاز الفحم (CO₂) من الخلايا التي تقوم في الوقت نفسه بتثبيت CO₂ في حلقة إرجاع الكربون الثلاثية (PCR)، لذلك فإن عمليتي التمثيل الضوئي والتنفس الضوئي تسيران باتجاهين متعاكسين، وتُعد عملية التنفس الضوئي منافسة للتمثيل الضوئي، لأن تفاعلاتهما تحدث على المواقع الفعالة نفسها للأنزيم RuBisCo نفسه. بمعنى آخر، إن المواد الأولية الداخلة في تفاعلات الضم (CO₂) أو تفاعلات الأكسدة (O₂) تتنافس على المواقع الفعالة نفسها في الأنزيم عند التفاعل مع المستقبل الأولي لهما وهو المركب خماسي الكربون RuBp (الشكل، 38).

وتُعد عملية التنفس الضوئي كعملية كائنة Scavenger operation، تُخلص النباتات من الأوكسجين الجزيئي (O₂) الزائد، وتحول دون تشكل الجذور الحرة الضارة. ففي حال تراجع معدل التمثيل الضوئي تحت الظروف البيئية غير المناسبة، سوف يتراجع معدل استهلاك المركبات الغنية بالطاقة، ما يؤدي إلى تدني المقدرة على إعادة تشكيل المستقبل النهائي للإلكترونات (NADP⁺)، حيث يعمل الأوكسجين الجزيئي على تلقف هذا الإلكترون ويشكل جذر السوبر أوكسيد الحر (O₂^{•-})، وعندما يتفاعل الأخير مع الماء الأوكسجيني (H₂O₂) يتشكل جذر الماءات الحر (OH[•])، وهو ذو قدرة تفاعلية كبيرة، يُهاجم المواد الدهنية والبروتينات الداخلة في تركيب الأغشية السيتوبلازمية ويخربها، فتفقد بذلك الأغشية الحيوية خاصيتها الاصطفائية، وتموت الخلية النباتية.

الشكل رقم (38): عمليتي فقد وكسب الكربون في حلقتي أكسدة الكربون. وارجاعه.

تتم عملية التنفس الضوئي في ثلاثة مكونات خلوية، هي الصَّانعة الخضراء، والبيروكسيسوم، والميتوكوندريّة (الشكل، 39). وإنَّ الأنزيمات التي تتوسط كل مرحلة هي: خلال المرحلة (1-2) تتم أكسدة المستقبل الأولي المركب خماسي الكربون RuBp بواسطة الأنزيم Rubisco-oxygenase، فيتشكل المركب 2-Phosphoglycolate. ويتحلل في المرحلة الثانية المركب 2-Phosphoglycolate مائياً بسرعة إلى مركب Glycolate، بواسطة الأنزيم Phosphatase، فيتشكل المركب Glycolate الذي يُهاجر من الصَّانعة الخضراء إلى Peroxisome. وفي المرحلة (3-2) يُؤكسد المركب Glycolate إلى مركب Glyoxylate بواسطة أنزيم Oxidase، ويتشكل الماء الأوكسجيني (H_2O_2)، الذي يمكن أن يتحطم بفضل أنزيم Catalase لمنع تفاعله مع جذر السوبر أوكسيد (O_2^-). وتحدث في المرحلة (5-2) عملية نقل مجموعة أمين Transamination من المعطي Glutamate لتشكيل الحمض الأميني Glycine، الذي يُهاجر إلى الميتوكوندريّة. ويتحد في المرحلة (6-2)، جزيئين Glycine لتشكيل الحمض

الأميني Serine، وتتشكل النشادر (NH_3) وغاز الفحم (CO_2). يُهاجر الحمض الأمينى Serine إلى Peroxisome، حيث تُنزع منه مجموعة أمين (2-6)، ثم يُرجع باستخدام NADH ليشكل مركب Glycerate، الذي يُهاجر بدوره إلى الصّانعة الخضراء من خلال النواقل البروتينية المرتبطة مع غشاء الصّانعة المضاعف، وفيها يفسفر (10-2) لتشكيل مركب 3-phosphoglycerate. يُلاحظ مما سبق، أنّ جزيئين من مركب Phosphoglycolate (أربع ذرات كربون) تفقد من حلقة إرجاع الكربون (PCR) نتيجة أكسدة المستقبل الأولي. وسوف يتحول هذين الجزيئين إلى جزيء واحد فقط من المركب 3-PGA (ثلاث ذرات كربون)، وجزيء غاز الكربون CO_2 . بمعنى آخر، أنّ 75% من الكربون يُستفاد منه في PCR (التفاعلات ضمن الصّانعة الخضراء)، وهناك ضياع مقداره 25%. عموماً، تتحدد عملية التنفس الضوئي بنسبة CO_2/O_2 ، ودرجة الحرارة السائدة. فكلما ارتفعت درجة الحرارة، سوف ينخفض تركيز CO_2 في المحلول الموجود في حالة اتزان مع الهواء بدرجة أكبر من تراجع درجة انحلال الأوكسيجين (الجدول، 3). ومن ثمّ فإنّ نسبة CO_2/O_2 سوف تتراجع بارتفاع درجة الحرارة، كما هو مبين في الجدول، ويصبح O_2 أكثر قدرة من CO_2 على المنافسة على مواقع الأنزيم الفعّالة وتحدث تفاعلات الأكسدة Oxygenation نتيجة نشاط الأنزيم Rubisco-oxygenase.

الجدول رقم (3): تأثير درجة الحرارة في نسبة غاز الفحم إلى الأوكسيجين.

الحرارة (°م)	تركيز CO_2 في المحلول (MM)	تركيز O_2 في المحلول (MM)	نسبة CO_2 / O_2
5	21.93	401.2	0.0515
15	15.69	319.8	0.0462
25	11.68	164.6	0.0416
35	9.11	228.2	0.0376

الشكل رقم (39): مراحل عملية التنفس الضوئي في الأنواع النباتية ثلاثية الكربون.

والسؤال: ما هي كلفة تثبيت CO_2 في حلقة إرجاع الكربون PCR، وكلفة تثبيت O_2 في التنفس الضوئي (PCO)؟

إنَّ كلفة تثبيت جزيء واحد من CO_2 تعادل $2 \text{ NADPH} + 3 \text{ ATP}$ ، في حين أنَّ كلفة تثبيت جزيء واحد من O_2 تعادل $2 \text{ NADPH} + 2 \text{ ATP}$. وبما أنَّ الطاقة الناتجة عن أكسدة NADPH تساوي (52 Kcal)، والطاقة

الناتجة عن تحليل جزيء ATP تساوي تقريباً (7 Kcal)، فإن كلفة أو مقدار الضياع في الطاقة أثناء التنفس الضوئي (144 كيلو كالوري) أكبر منها أثناء إرجاع الكربون (125 Kcal)، وهذا ما يؤكد الدور السلبي لعملية التنفس الضوئي، بالإضافة إلى أن كمية الكربوهيدرات المُصنَّعة خلال عملية التمثيل الضوئي أكبر، لأن عدد جزيئات المركب 3-PGA الناتجة (2) أكبر بالمقارنة مع التنفس الضوئي (1.0). ولكن هل عملية التنفس الضوئي دائماً غير مفيدة؟ وما الدور البيولوجي لهذه العملية في النباتات التي يحدث فيها التنفس الضوئي؟ بالرغم من الحقيقة بأن 75% من الكربون يُفقد على شكل Phosphoglycolate من حلقة إرجاع الكربون، إلا أن عملية التنفس الضوئي مهمة جداً تحت ظروف الشدة الضوئية العالية وتراجع تركيز CO_2 في مراكز التثبيت، وخاصة تحت ظروف الإجهاد المائي نتيجة تراجع الناقلية المسامية (Stomatal conductance (gs)، حيث تتجلى أهمية عملية التنفس الضوئي في التخلص من الكمية الفائضة من ATP، وتضمن إعادة تشكيل المركب NADP^+ المستقبل النهائي للإلكترونات نتيجة استهلاك NADPH، وبالتالي تضمن عدم تضرر النظام الضوئي الثاني في حال وجود طاقة ضوئية زائدة، فتستمر بذلك عملية التمثيل الضوئي وتصنيع المادة الجافة اللازمة لنمو وتطور النبات وإعطاء غلة اقتصادية جيدة. والسؤال المهم، هل يحدث التنفس الضوئي في جميع الأنواع النباتية؟ عموماً، في حال وجود تركيز مرتفع من CO_2 في مراكز التثبيت فإن الأنزيم Rubisco-oxygenase سوف لن ينشط، ومن ثم لن يحدث التنفس الضوئي. وهذا عادةً يتم في الأنواع النباتية التي تمتلك آليات تركيز الكربون.

آلية تركيز غاز الفحم في النباتات الراقية رباعية الكربون: حلقة PCA:

توجد اختلافات تشريحية في أوراق النباتات التي تمتلك حلقة تثبيت الكربون من النوع PCA (النباتات رباعية الكربون)، وأوراق النباتات التي تعتمد في تثبيت الكربون فقط على حلقة PCR و PCO (النباتات ثلاثية

الكربون). ويبين المقطع العرضي لأوراق النباتات ثلاثية الكربون وجود نوع واحد من الخلايا التمثيلية الحاوية على الصّانعات الخضراء، وتُسمى خلايا النسيج المتوسط Mesophyll cells، في حين يوجد في أوراق النباتات رباعية الكربون نوعان من الخلايا الحاوية على الصّانعات الخضراء، تُسمى الأولى خلايا النسيج المتوسط، وتُسمى الثانية خلايا الحزم الوعائية Bundle Sheath (الأشكال 40 a, b, c).

الشكل (40 a): البنية التشريحية لأوراق النباتات ثلاثية الكربون.

الشكل (40 b): البنية التشريحية لأوراق نباتات رباعية الكربون.

خلايا الحزم الوعائية خلايا النسيج المتوسط
الشكل رقم (40c): البنية التشريحية ثلاثية الأبعاد لورقة رباعية الكربون.

وترتبط خلايا النسيج المتوسط مع خلايا الحزم الوعائية في أوراق النباتات رباعية الكربون بواسطة شبكة كثيفة من الفتحات السيتوبلاسمية Plasmadesmata، لتأمين الطريق اللازم لانتقال نواتج الاستقلاب (الأحماض العضوية الرباعية: حمض الماليك أو حمض الأسبارتيك) من خلايا النسيج المتوسط إلى خلايا الحزم الوعائية (الشكل، 41).

الشكل رقم (41): الفتحات السيتوبلاسمية التي تربط خلايا النسيج المتوسط بالحزم الوعائية.

آلية تثبيت الكربون في النباتات رباعية الكربون PCA

تتكون حلقة إرجاع الكربون في النباتات رباعية الكربون من أربع

مراحل:

- 1- تمثيل غاز الفحم Carboxylation، وتتضمن إضافة غاز ثاني أكسيد الكربون على شكل بيكربونات (HCO_3^-) إلى المستقبل الأولي ثلاثي الكربون، المركب Phosphoenol pyruvate في خلايا النسيج المتوسط لتشكيل الأحماض العضوية رباعية الكربون (حمض المالك أو حمض الأسبارتيك).
- 2- نقل Translocation الأحماض العضوية رباعية الكربون المتشكلة إلى خلايا الحزم الوعائية.
- 3- نزع غاز الفحم CO_2 Decarboxylation من الأحماض رباعية الكربون في خلايا الحزم الوعائية، وتوليد المادة الأولية (CO_2)، التي سترجع بدورها إلى مركبات عضوية (كربوهيدرات) ضمن حلقة إرجاع الكربون PCR.
- 4- نقل الحمض ثلاثي الكربون المتبقي بعد نزع غاز الفحم CO_2 (Pyruvate, Alanin) إلى خلايا النسيج المتوسط، لاستخدامه في إعادة تشكيل Regeneration المستقبل الأولي لغاز الفحم، المركب ثلاثي الكربون المُسمّى Phosphoenol pyruvate (PEP) (الشكل، 42).

يتضح مما تقدم، أن حلقة إرجاع الكربون في النباتات رباعية الكربون تعمل وبشكل فعال على نقل CO_2 من الوسط المحيط إلى خلايا الحزم الوعائية. وتسمح عملية النقل هذه بتأمين تركيز مرتفع من CO_2 في خلايا الحزم الوعائية، وهذا التركيز المرتفع من غاز الفحم في مراكز ضم CO_2 إلى المستقبل الأولي RuBp، يعمل على منع حدوث عملية التنفس الضوئي، وأكسدة المستقبل الأولي، بسبب المحافظة على نسبة مرتفعة من CO_2 إلى O_2 . وتُسمى هذه العملية

اصطلاحاً بالآلية تركيز غاز الفحم CO_2 -concentrating mechanism.



الشكل رقم (42): يبين مراحل تثبيت الكربون في حلقة تمثيل الكربون في الأنواع النباتية رباعية الكربون.

توجد ثلاث آليات متباينة من حلقة تثبيت الكربون في النباتات رباعية الكربون. وتتباين هذه الآليات بحسب الأسس التالية: طبيعة الحمض العضوي رباعي الكربون المتشكل و المنقول إلى خلايا الحزم الوعائية، هل هو حمض

الماليك أم حمض الأسبارتيك. وطريقة نزع ثاني أوكسيد الكربون من الحمض العضوي، وتسمى تبعاً لذلك حسب الأنزيم الذي يتوسط تفاعلات نزع CO_2 إلى:

- 1- (NADP-ME) NADP- malic enzyme
- 2- (NAD-ME) NAD- malic enzyme
- 3- (PEP-CK) PEP- carboxy kinase

وبحسب طبيعة الحمض العضوي Organic acid ثلاثي الكربون المتبقي (Pyruvate, Alanin)، الذي سيعود إلى خلايا النسيج المتوسط ويستخدم في إعادة توليد المستقبل الأولي المركب PEP. وهذا الحمض الثلاثي هو Pyruvate في النوع NADP-ME، وAlanin في النوعين الآخرين. عموماً، تتشابه جميع هذه الآليات، بتفاعل إضافة CO_2 إلى المستقبل الأولي المركب ثلاثي الكربون المركب المسمى Phosphoenol pyruvate ويتوسط هذا التفاعل الأنزيم المسمى Phosphoenol pyruvate carboxylase (PEP-case)، ولكن تستخدم هذه الأنواع البيكربونات (HCO_3^-) بدلاً من CO_2 . ويتحدد مصير الحمض العضوي Oxaloacetate الناتج بحسب طراز الآلية أو حلقة إرجاع الكربون، حيث يتحول المركب Oxaloacetate في الشكل NADP-ME بسرعة إلى حمض الماليك في خلايا النسيج المتوسط، بواسطة المرجع NADPH، في حين يخضع Oxaloacetate في الشكلين NAD-ME و PEP-CK إلى تفاعل ضم مجموعة NH_2 -Transamination في السيتوبلازم باستخدام Glutamate كمعطي لمجموعة الأمين، ثم تنقل الأحماض العضوية الرباعية الكربون الناتجة إلى خلايا الحزم الوعائية. وتخضع الأحماض العضوية إلى تفاعلات أكسدة ونزع CO_2 في خلايا الحزم الوعائية كما يلي: في النوعين NAD-ME و PEP-CK، سوف يتحول حمض الأسبارتيك المنقول إلى خلايا الحزم الوعائية من جديد إلى Oxaloacetate في الميتوكوندريا (NAD-ME)، أو في السيتوبلازم (PEP-CK). بعدئذ يتم إرجاع

Oxaloacetate في الميتوكوندريّة، ويُنزع منه CO_2 الذي يُستخدم في حلقة إرجاع الكربون الثلاثيّة (PCR) ليحول إلى كربوهيدرات، بينما يُنزع جزيء CO_2 مباشرةً من Oxaloacetate في السيتوبلازم، بواسطة الأنزيم PEP-CK ويُستخدم أيضاً CO_2 الناتج لإنتاج الكربوهيدرات في حلقة إرجاع الكربون (حلقة كالفن). وسميت هذه الأنواع النباتيّة رباعيّة الكربون C_4 plants، لأنّ كلّاً من Hatch و Slack (1966)، بيّنا باستخدام أوراق قصب السكر، بأنّ الأحماض العضويّة رباعيّة الكربون المتشكّلة (حمض المالك أو حمض الأسبارتيك)، هي أوّل مركّبات مستقرّة أثناء عمليّة التمثيل الضوئي في هذه الأنواع النباتيّة (الشكل، 43).

الشكل رقم (43): يبين تفاعلات تثبيت الكربون وارجاعه في خلايا النسيج المتوسط والحزم الوعائية على التوالي، واعادة توليد المستقبل الأولي.

عموماً، قدرت كمية CO_2 المتاحة في مراكز التثبيت في النباتات رباعية الكربون بنحو 60 mM. وتعاادل هذه القيمة 8-10 أضعاف تركيز CO_2 الموجود في مراكز التثبيت في النباتات ثلاثية الكربون، ما يشير إلى أهمية حلقة PCA في زيادة تركيز CO_2 في مراكز التثبيت.

تُقلل الطاقة المستخدمة في آلية تركيز CO_2 في خلايا الحزم الوعانية من كفاءة التمثيل الضوئي: يمكن أن نستنتج من التفاعلات الحاصلة أثناء تركيز وارجاع CO_2 في النباتات رباعية الكربون، قيمة كلفة الطاقة المستهلكة.

إذا، كلفة تركيز CO_2 في خلايا الحزم الوعانية هي 2 ATP لكل جزيء من غاز الفحم CO_2 . ومن ثم فإن إجمالي الاحتياج اللازم من الطاقة لتثبيت CO_2 في C_4PCA و C_3PCR هو: خمسة جزيئات ATP + جزيئين NADPH لكل جزيء CO_2 يمكن تثبيته. وبسبب هذه المتطلبات العالية من الطاقة، فإن أوراق النباتات رباعية الكربون التي بفضل امتلاكها آلية تركيز CO_2 ، تحتاج إلى عدد أكبر من الفوتونات الضوئية لكل CO_2 يمكن تثبيته مقارنة مع أوراق النباتات ثلاثية الكربون، وهذا ما يُفسر تكيف الأنواع النباتية رباعية الكربون

مع البينات ذات السطوع الشمسي العالي، لإنتاج كمية أكبر من المركبتن الغنية بالطاقة.

آليات تركيز غاز الفحم CO_2 في النباتات (CAM) العصارية

تتكيف النباتات ذات المسار الكربوني من النوع CAM (Crassulacean Acid Metabolism) بشكل خاص مع البينات الجافة، وتعد الصباريات Cacti خير مثال على هذه الأنواع النباتية. وتُمكن آلية الـ CAM النباتات من زيادة كفاءة استخدام الماء (WUE). وبشكل عام، فإن نبات CAM يفقد 50 - 100 غ من الماء لكل غرام من المادة الجافة المصنعة مقارنة مع 250-300 غ في النباتات رباعية الكربون، وحتى قرابة 500 - 400 غ في النباتات ثلاثية الكربون. إذاً في البينات الصحراوية تستطيع فقط نباتات CAM أن تحيا. تمتلك نباتات CAM قيمة عالية من كفاءة استخدام الماء، لأنها تفتح مساماتها فقط خلال الليل الصحراوي البارد، وتغلق المسامات بشكل تام خلال النهار الحار الجاف، مقللةً بذلك من معدل فقد الماء بالنتج. ولكن بما أن H_2O و CO_2 يتشاركان الطريق نفسه (المسامات)، فلا بد من أن يمثل غاز الفحم CO_2 خلال الليل. وتتمثل العملية بإضافة الكربون CO_2 إلى المستقبل الأولي Phosphoenol pyruvate لتشكيل Oxaloacetate، الذي يُختزل إلى حمض المالك Malic acid، الذي يتجمع في الفجوات الكبيرة، وتُسمى هذه المرحلة بمرحلة تحميض الأوراق الليلي Dark acidification of leaf (Bonner and Bonner, 1948). ومع بداية النهار تبدأ المسامات بالانغلاق للحد من فقد الماء، وتبدأ عملية نزع غاز الكربون من حمض المالك بواسطة الأنزيم NADP-ME، أو من Oxaloacetate مباشرةً من قبل الأنزيم PEP-CK، وبسبب كون المسامات مغلقة تماماً فإن CO_2 المنزوع والمحرر لا يمكن أن يهرب خارج الأوراق بل يثبت مباشرةً إلى مركبات عضوية (كربوهيدرات) بواسطة حلقة إرجاع الكربون الثلاثية. وإن وجود تراكيز مرتفعة من CO_2 يمنع وبكفاءة عالية حدوث التنفس

الضوئي. ويُعتقد أنَّ الحمض الثلاثي الكربون المتبقي (Pyruvate) سوف يتحول إلى مركب Triose-P، ومن ثمَّ يُستخدم الأخير في تصنيع النشاء، أو السكروز (الشكل، 44).

الليل: المسامات مفتوحة



الضوء: المسامات مغلقة

الشكل رقم (44): يبين آلية تثبيت الكربون في الانواع النباتية المتكيفة مع البيئات الصحراوية (CAM).

تصنيع السكروز والنشاء Synthesis of Sucrose and Starch

يُصنَّع كل من النشاء والسكروز من مركب Triose-phosphate الناتج من حلقة إرجاع الكربون PCR (Beck and Ziegler, 1989). ويحدث تصنيع النشاء في الصّانعات الخضراء Chloroplasts، في حين يتم تصنيع السكروز في السيتوبلازم Cytosol، وهاتين العمليتين تتنافسان على المادة الأولية نفسها (Triose-phosphate). وإن تراكم كميات كبيرة من النشاء في الصّانعة الخضراء يؤكد بلا شك أن النشاء يُصنَّع حصراً في الصّانعات الخضراء، في حين يدل وجود الأنزيمات المسؤولة عن تصنيع

السكروز، مثل الأنزيمين Sucrose phosphate synthetase، و Sucrose phosphate phosphatase فقط في السيتوبلازم، على أن السكروز يُصنع حصراً في السيتوبلازم (الشكل، 45).

الشكل رقم (45): بين تصنيع كل من النشاء في الصانعة الخضراء، و السكروز في السيتوبلازم.

إنّ العوامل الأساسية التي تنظم تصنيع كل من النشاء والسكروز، هي تركيز كل من Orthophosphate Pi ومركب Triose-P في كل من الصانعة الخضراء والسيتوبلازم، وكذلك تركيز المركب Fructose 2,6 biphosphate في السيتوبلازم.

تتصل أنسجة الصّانعة الخضراء مع السيتوبلازم بواسطة ناقل بروتيني يُسمى Phosphate/triose-p translocator، وهو مرتبط مع غشاء الصّانعة الخضراء المضاعف، حيث يُشجع هذا الناقل البروتيني حركة كل من P_i و Triose-p في الاتجاهين المعاكسين من الصّانعة الخضراء والسيتوبلازم. عموماً، يحدّ وجود تركيز متدنٍ من P_i في السيتوبلازم من انتقال مركب Triose-p من الصّانعة الخضراء إلى السيتوبلازم، ومن ثمّ سيستخدم مركب Triose-p في تصنيع النشاء في الصّانعة الخضراء في حين يسمح وجود تركيز مرتفع من P_i في السيتوبلازم بانتقال Triose-p إلى السيتوبلازم ليستخدم في تصنيع السكروز، حيث يُشجع وجود تركيز مرتفع من مركب Triose-p في الصّانعة الخضراء الأنزيم الداخل في تصنيع النشاء، المسمى ADP-glucose pyrophosphorylase، بينما تثبط فعالية هذا الأنزيم في حال وجود تركيز مرتفع من P_i في الصّانعة الخضراء، وتتوقف بذلك عملية تصنيع النشاء. لذلك، غالباً ما يُلاحظ في الصّانعات الخضراء الفعالة في تصنيع النشاء نسبة مرتفعة من Triose-p/ P_i . وينظم إضافة إلى ما سبق تصنيع السكروز في السيتوبلازم بشكل قوي بواسطة المركب Fructose 2,6 biphosphate (Huber, 1986)، حيث يترافق تراجع معدل تصنيع السكروز مع ازدياد تركيز هذا المركب في السيتوبلازم، حيث يُعدّ هذا المركب مثبطاً قوياً Powerful Inhibitor لأنزيم Fructose 1,6 bi-phosphate الذي يتوسط تفاعل تحويل مركب Fructose 1,6 bi-phosphate إلى مركب Fructose-6-phosphate، ويعمل المركب المذكور في الوقت نفسه كمنشط قوي لأنزيم Phospho fructo kinase (PFK) الذي يشجع تحويل Fructose-6-phosphate إلى مركب Fructose 1,6 bi-phosphate، فيقطع بذلك طريق تصنيع السكروز. ولكن ما الذي يضبط تركيز هذا المركب في السيتوبلازم؟ إنّ وجود تركيز مرتفع من P_i في السيتوبلازم سوف يُنشّط الأنزيم المُسمى Fructose-6-phosphate kinase 2 المسؤول عن تصنيع ذلك المركب، ويثبط الأنزيم المسمى Fructose 2,6 biphosphate phosphatase المسؤول عن تحطيم ذلك

المركب. وبالمقابل فإن وجود تركيز مرتفع من مركب Triose-p في السيتوبلازم يُنَبِّط أنزيم Fructose-6-phosphate 2 kinase، الأمر الذي يحد من تصنيع المركب Fructose 2,6 biphosphate المثبط لتصنيع السكروز، ويُساعد في إعادة تحويل المركب المُسمَّى Fructose-6-p إلى مركب Fructose 1,6 bi phosphate، وهذا يبطئ معدل تصنيع السكروز في السيتوبلازم (الشكل، 46).

الشكل رقم (46): دور المركب Fructose 2,6 biphosphate المثبط لتصنيع السكروز.

الفصل الخامس

الاعتبارات البيئية والفيزيولوجية لعملية التمثيل الضوئي

Ecophysiological Considerations of Photosynthesis

من المهم جداً معرفة تأثير العوامل البيئية في عملية التمثيل الضوئي لكل من الباحثين في مجال فيزيولوجيا المحاصيل الحقلية، أو العاملين في علم المحاصيل الحقلية. فمن وجهة نظر الفيزيولوجيين، فهم يودون فهم كيف تستجيب عملية التمثيل الضوئي للعوامل البيئية المختلفة، مثل الضوء، وتركيز غاز CO_2 في الوسط الخارجي، والحرارة، أما بالنسبة للمختصين في علم المحاصيل الحقلية، فأكثر ما يشغلهم إنتاجية المحصول في ظل الظروف البيئية السائدة. وكما هو معروف فهناك ارتباط عضوي بين معدل التمثيل الضوئي Photosynthetic rate وكمية المادة الجافة المُصنَّعة و غلة المحصول الاقتصادية Economic yield.

توجد على مستوى الورقة الكاملة، ثلاث مراحل استقلابية أساسية في تحديد كفاءة عملية التمثيل الضوئي، وهي:

- 1- فعالية الأنزيم RuBisco.
- 2- إعادة توليد المستقبل الأولي المركب Ribulose1,5-biphosphate.
- 3- استقلاب المركب (Triose-p) Glyceraldehyde-3-phosphate وإنتاج الكربوهيدرات (السكريات).

الضوء وعملية التمثيل الضوئي على مستوى الورقة الكاملة
يُستعمل فقط 5% من كامل الطاقة الشمسية الواصلة إلى الأرض في عملية التمثيل الضوئي وإنتاج الكربوهيدرات، وذلك لأن جزءاً كبيراً من الإشعاع الشمسي الواصل يكون بطول موجة إما أقصر بشكل كبير أو أطول بشكل كبير من أطوال الموجات القابلة للامتصاص من قبل جزيئات اليخضور (400 – 700 نانومتر)، بالإضافة إلى أن جزءاً من الطاقة الضوئية الممتصة

يمكن أن يُفقد بشكل حرارة، أو يُستخدم في العمليات البيوكيميائية اللازمة لإنتاج المركبات الغنية بالطاقة (ATP، NADPH)، التي تُستعمل في حلقة إرجاع الكربون (C_3 PCR)، أو تُستخدم في الاستقلاب العام في الورقة (الشكل، 47).

الشكل (47): تحول الطاقة الشمسية إلى كربوهيدرات بواسطة الورقة.

تُساعد هندسة الورقة وتركيبها في زيادة كفاءة امتصاص الضوء

تُسمى الطاقة الضوئية بطول موجة بين 400-700 نانومتر بالأشعة الفعالة في عملية التمثيل الضوئي Photosynthetically Active Radiation (PAR) (الشكل، 48). وإن من بين الأشعة الفعالة في عملية التمثيل الضوئي الواصلة إلى الورقة، جزءاً مقداره 10-15% لن يُمتص من

قبل جزيئات الكلوروفيل، وإنما قد يُعكس عند سطح الورقة، أو يُفقد بشكل حرارة من الأوراق لأن جزيئات الكلوروفيل تمتص الضوء الأزرق والأحمر بشكل قوي. وإن الضوء المار عبر الأوراق Transmitted light مهم جداً للأوراق المظلمة من قبل أوراق أخرى، حيث يمكن أن تستخدمه في عملية التمثيل الضوئي. ويمكن أن تزيد الأوبار (الزغب الأبيض)، والغدد الملحية Salt glands، والترسبات البيضاء Waxy layers المتشكلة على سطح الأوراق من كمية الطاقة الشمسية المرتدة Reflected light من قبل الأوراق. تمتص بعض الأوراق المزغبة Pubescent leaves كمية من الطاقة الضوئية أقل بمقدار 40% من الطاقة الضوئية الممتصة من قبل الأوراق التي تحتوي على الكمية نفسها من جزيئات الكلوروفيل، ولكنها خالية من الزغب (جرداء). ويُعد ذلك أحد آليات تجنب الجفاف للحد من فقد الماء بالنتح عن طريق منع ارتفاع درجة حرارة الأوراق وزيادة حدة فرق التدرج في ضغط بخار الماء بين الأوراق والوسط المحيط، الذي يُعد بمنزلة القوة المحركة لفقد الماء على هيئة بخار ماء من أنسجة الأوراق إلى الوسط المحيط، وبذلك تحافظ الأوراق على حالة الامتلاء في خلاياها، وتؤخر بذلك التأثير الضار للإجهاد المائي.

الشكل رقم (48): الأشعة الضوئية النافذة Transmitted، والمرتدة Reflected، والممتصة Absorbed.

البنية التشريحية للأوراق مصممة لامتناس الضوء

إن الطبقات العليا من الخلايا التمثيلية (الساوية على الصائنات الخضراء) والواقعة مباشرة تحت خلايا البشرة Epidermis، التي تُسمى خلايا النسيج العمادي Palisade cells، بسماكة 1-3 طبقات (الشكل، 49). ففي حالة الأوراق التي تزيد فيها سماكة خلايا النسيج العمادي عن طبقة واحدة يمكن أن نتساءل عن كفاءة النبات في الاستفاده من الطاقة الضوئية الممتصة في خلايا الطبقات اللاحقة، سيما وأن محتوى الطبقة العلوية الأولى من جزيئات الكلوروفيل عالٍ إلى درجة أنه قد يُعيق مرور الطاقة الضوئية إلى الطبقات اللاحقة من الخلايا التمثيلية؟! ولكن الحقيقة أنه في حال وجود عدة طبقات من خلايا النسيج العمادي فكلها ستكون فعالة في التمثيل الضوئي، ويمكن أن تمر كمية من الضوء أكبر مما هو متوقع عبر الطبقة الأولى من خلايا النسيج العمادي، نتيجة تأثيرات الغربال Sieve effects وإرشاد الضوء Guide effects.

الشكل (49): طبقات خلايا النسيج العمادي.

1 - تأثير الغربال Sieve effect: يُعزى ذلك إلى حقيقة أن جزيئات الكلوروفيل غير موزعة بشكل متجانس في الخلايا وإنما يقتصر وجودها على الصّانعات الخضراء. وإنّ وجود جزيئات الكلوروفيل على شكل مجاميع مرتبطة مع مراكز التفاعل في الصّانعة الخضراء يخلق نوعاً من التظليل بين جزيئات الكلوروفيل نفسها، وبالتالي سوف يمتص الضوء فقط من قبل جزيئات الكلوروفيل القريبة من الجزء الخارجي للصّانعة الخضراء، أما باقي الجزيئات فتعمل على نقل الفوتونات الضوئية الممتصة إلى معقد حصد الطاقة الضوئية (LHCII)، ومن ثمّ إلى مركز التفاعل، وإنّ كمية الطاقة الضوئية الكلية الممتصة من قبل جزيئات الكلوروفيل في الصّانعة الخضراء أقل من الطاقة الضوئية الممتصة من قبل الكمية نفسها من جزيئات الكلوروفيل المعلقة في المحلول. وإنّ وجود جزيئات الكلوروفيل على شكل مجاميع Clusters ضمن الصّانعة الخضراء يسمح بمرور الضوء من المواقع في الصّانعة التي لا يتوزع فيها الكلوروفيل، وهذا ما دفع إلى تشبيهها بالغربال.

2- تأثير إرشاد الضوء Light guide effect: يُعزى إلى مرور الضوء من خلال المسافات البينية الخلوية الموجودة بين خلايا النسيج المتوسط العمادي. وإنّ ترتيب خلايا النسيج العمادي وتوضعها على شكل أعمدة يُسهل عبور الضوء إلى الجزء الداخلي للورقة، لأنّ خلايا النسيج العمادي Pallisade غير كثيفة أو متماسكة وإنما مخلخلة (الشكل، 33). ويأتي تحت خلايا النسيج المتوسط العمادي خلايا النسيج المتوسط الإسفنجي Spongy mesophyll cells، وهي عبارة عن خلايا غير منتظمة الشكل، ومن ثمّ سيكون هناك العديد من الفراغات البينية بين الخلايا. تسمح هذه الهندسة البنائية لنسيج الأوراق بانتشار الماء والهواء بين الخلايا، الذي يمكن أن يزيد من درجة تبعثر الضوء، وهذا يزيد من احتمال أن الضوء الهارب من خلية يمكن أن يمتص من قبل خلية أخرى، ما يزيد من كفاءة استعمال الضوء في عملية التمثيل الضوئي. إنّ تبعثر الضوء ضمن خلايا النسيج المتوسط الإسفنجي يجعل السطح السفلي للورقة يبدو أفتح لوناً من السطح العلوي. إنّ

هذه الخصائص المتباينة لخلايا كل من النسيجين العمادي والإسفنجي، التي تتمثل بكون الأول يسمح بمرور الضوء خلاله، في حين يأسر الثاني أكبر كمية ممكنة من الضوء، يؤدي إلى توزيع الضوء بشكل متجانس في كامل قطاع الورقة.

يمكن أن يغير إعادة ترتيب الصّانعات الخضراء وحركة الأوراق من كمية الضوء الممتصة من قبل الورقة

بالإضافة إلى الخصائص التشريحية للأوراق، فإن الأوراق يمكن أن تزيد من كفاءة امتصاص الضوء وذلك بتغير خصائص العلاقة المرتبطة بين الأوراق والضوء الواصل إليها. ويمكن تحقيق ذلك من خلال حركة الصّانعات الخضراء ضمن خلايا النسيج المتوسط، وحركة نصل الورقة وفقاً للأشعة الشمسية. يمكن أن تؤثر حركة الصّانعات الخضراء بشكل ملحوظ في كمية الطاقة الضوئية الممتصة من قبل الخلايا القادرة على القيام بعملية التمثيل الضوئي عندما تكون شدة التدفق الضوئي الواصل إلى الأوراق أقل بكثير من نقطة التعويض الضوئي اللازمة لإقلاع عملية التمثيل الضوئي، فسوف تتجمع الصّانعات الخضراء عند سطوح الخلايا بشكل مواز لجدران الخلايا ومتعامدة Perpendicular مع الإشعاع الشمسي الساقط، في حين عندما تكون شدة الضوء المتدفق كبيرة جداً، فسوف تتحرك الصّانعات الخضراء إلى جدران الخلية و تتوضع بشكل مواز Parallel للإشعاع الشمسي الساقط، وبذلك فإن معدل امتصاص الضوء سيكون أعظمياً عندما تتوضع الصّانعات الخضراء بشكل متعامد مع الأشعة الضوئية الساقطة، بينما يكون في حده الأدنى عندما تتوضع الصّانعات الخضراء بشكل مواز للضوء الساقط (الشكل، 50). وسيسمح هذا الوضع في الحد من الضرر الناجم عن وجود طاقة ضوئية محرّضة زائدة.

الشكل رقم (50): أشكال توزيع الصّانعات الخضراء ضمن الخلايا التمثيلية حسب شدة الإشعاع الشمسي، وكفاءة النبات التمثيلية.

تستطيع العديد من النباتات تحت ظروف النهار القصير أن تزيد من كمية الأشعة الضوئية الممتصة من خلال حركة أوراقها، بحيث تصبح أنصال الأوراق متعامدة مع الأشعة الضوئية الساقطة، وبالتالي تزيد من كمية الطاقة الضوئية المأسورة، وهذا يُسمّى اصطلاحاً التتبع الشمسي Solar tracking. وتتوضع أنصال أوراق النباتات القادرة على أسر الأشعة الشمسية بشكل عمودي أو شاقولي مواجهةً الجانب الغربي من الأفق عند غروب الشمس، وعند شروق الشمس فإنها تواجه الشرق. وخلال النهار تتحرك أنصال الأوراق بسرعة تتسجم مع حركة الشمس في السماء (Schwartz and Koller, 1980). وخير مثال على الأنواع النباتية التي تسلك أوراقها هذا السلوك، الفصّة، والقطن، والبقوليات بما في ذلك، فول الصويا، والفول العادي، وبعض الأنواع البرية من العائلة الخبازية Malvaceae. وفي العديد من الحالات، فإنّ توضع الأوراق باتجاه شروق الشمس غالباً ما يُضبط بواسطة عضو متخصص في ذلك يُسمّى Pulvinus، موجود في نقطة التلاقي بين نصل الورقة وحاملها Petiole. ويمتلك ذلك العضو خلايا أشبه بالمحرك Motor cells تستطيع أن تغير من جهدها الحولي وتولد قوى ميكانيكية قادرة على تغيير زاوية الورقة. أمّا في الأنواع النباتية النامية في البيئات الصحراوية، فإنّ

أوراق النباتات تهرب من أشعة الشمس لتقليل فقد الماء بالنتح Transpiration. وتُسمى حركة الأوراق تبعاً لحركة الشمس اصطلاحاً Heliotropism، وتُسمى الحركة الخاصة بزيادة امتصاص الأشعة الضوئية Diaheliotropic، بينما تُسمى حركة الأوراق بهدف تقليل كفاءة أسر الطاقة الشمسية Paraheliotropic (الشكل، 51).

الشكل رقم (51): حركة الأوراق تبعاً لحركة الشمس (Heliotropism).

يجب أن تتخلص الأوراق من كميات كبيرة من الحرارة يتمخض عن امتصاص الأشعة الشمسية ارتفاع درجة حرارة الأوراق. وغالباً ما يكون التحميل الحراري للأوراق المعرضة للشمس كبير جداً. وإن الأوراق ذات المحتوى المائي $300\mu\text{mole}$ يمكن أن تسخن إلى درجة الغليان (100°C) خلال دقيقة واحدة إذا ما امتصت كل الأشعة الشمسية المتاحة، ولم يحصل فيها فقد حراري، ولكن هذه الطاقة الشمسية الهائلة يمكن أن تفقد بأحد الأشكال الثلاثة الآتية:

- 1 - الإشعاع الحراري على شكل أشعة مرتدة ذات موجات طويلة، وهذا ما يُسمى اصطلاحاً Emission of long-wave radiation.
- 2- التبادل الحراري مع الوسط المحيط: حيث تزيل حركة الهواء المحيط بالمجموع الخضري الحرارة الزائدة من سطوح الأوراق، وذلك عندما تكون درجة حرارة الأوراق أعلى من درجة حرارة الوسط المحيط، ويُسمى هذا Sensible heat loss.
- 3- فقد الحرارة بفعل تبخير الماء Evaporation heat loss، حيث إنّ تحويل الماء من الحالة السائلة إلى الغازية يمتص طاقة حرارية كبيرة، ما يجعل لعملية فقد الماء بالنتج تأثيراً مبرداً للأوراق Cooling effect (الشكل، 52).

وتُعد كل من فقد الحرارة بالتبخير و التبادل الحراري مع الوسط المحيط من أهم العمليات المساهمة في تنظيم درجة حرارة الأوراق. وتُدعى نسبة فقد الحرارة بالتبادل الحراري مع الوسط المحيط إلى فقد الحرارة بالتبخير، بنسبة Bowen (1977, Campbell).

Sensible heat loss

Bowen ratio = -----

Evaporative heat loss

وتنخفض هذه النسبة في المحاصيل الحقلية بسبب ارتفاع معدل فقد الماء بالتبخير – نتح Transpiration، وقد تصل قيمة Sensible heat loss إلى الصفر عندما يكون الهواء ساكناً تماماً.

إنّ فقد الماء بواسطة عملية التبخر – نتح من المسامات سوف يخفّض درجة حرارة الأوراق إلى درجة أقل من درجة حرارة الهواء المحيط، وفي هذه الحالة، سيكون هناك اكتساب للحرارة من الوسط المحيط Sensible heat gain بدلاً من فقد الحرارة إلى الوسط المحيط، وستصبح في هذه الحالة

قيمة نسبة Bowen سالبة. وبشكل معاكس يمكن أن تكون قيمة $Sensible\ heat\ loss$ عالية جداً وترتفع قيمة نسبة Bowen في النباتات الصحراوية، ففي الصباريات تكون المسامات مغلقة تماماً خلال النهار الحار والجاف للحد من فقد الماء الثمين في مثل هذه البيئات مانعةً بذلك أي تأثير مبرّد لعملية النتح، وستفقد كل الحرارة الزائدة في هذه الحالة بفعل انتقال حرارة الأوراق إلى الهواء المحيط، وستأخذ قيمة نسبة Bowen اللانهائية $Infinitive$. عموماً، النباتات التي تكون فيها نسبة Bowen عالية لديها القدرة على الاحتفاظ بالماء، ولكن عليها أن تتحمل إجهاد الحرارة المرتفعة، لتتمكن من المحافظة على التدرج في درجة الحرارة بين الأوراق والوسط المحيط، ولكن غالباً ما يرتبط ذلك بتراجع معدلات النمو.

الشكل رقم (52): أشكال فقد الطاقة الضوئية الواصلة إلى الغطاء النباتي.

تتكيف النباتات والأوراق والخلايا النباتية مع شدة الإشعاع الشمسي في بيئات النمو

تمتلك بعض النباتات مرونة كبيرة في التكيف مع مدى واسع من الشدات الضوئية، فتنمو كنباتات متكيفة مع السطوع الشمسي العالي في البيئات المشمسة، ونباتات ظل في البيئات ذات السطوع الشمسي المنخفض Shaded habitats. ولكن سيترافق ذلك مع حدوث تبدلات في معدل تثبيت غاز الكربون CO_2 باختلاف الشدة الضوئية (الشكل، 53).

الشكل رقم (53): التباين في معدل التمثيل الضوئي باختلاف الشدة الضوئية.

عموماً، تتباين خصائص الأوراق في نباتات الظل عنها في النباتات المتكيفة مع السطوع الشمسي العالي. فعلى سبيل المثال، تمتلك أوراق نباتات الظل كمية أكبر من الكلوروفيل الكلي ($chl.a + chl.b$) المرتبطة في كل مركز تفاعل، ولديها كمية أكبر من $chl.b$ نسبةً إلى $chl.a$ ، وغالباً ما تكون أقل سماكة من أوراق النباتات المتكيفة مع السطوع الشمسي العالي، بينما تمتلك النباتات المتكيفة مع السطوع الشمسي العالي كميات أكبر من البروتينات الذوابة والأنزيم RuBisco، وحتى ضمن النبات نفسه، فإن الأوراق الموجودة

في قمة (تاج) النبات تختلف في خصائصها عن الأوراق الموجودة أسفل النبات والمظللة بالأوراق العلوية. وحتى على مستوى الخلايا الموجودة على الوجه العلوي للورقة المعرضة بشكل مباشر للضوء غالباً ما تختلف عن الخلايا الموجودة على الوجه السفلي للورقة (Terashima and Inoue, 1984). وتمتاز النباتات المتكيفة مع البيئات المشمسة بارتفاع معدل التمثيل الضوئي فيها ومعدل التنفس، وارتفاع نقطة التعويض الضوئي (الشكل، 54)، في حين تُبدي نباتات الظل تراجعاً في معدل التمثيل الضوئي والتنفس، وارتفاعاً في نسبة مراكز التفاعل للنظام الضوئي الثاني PSII reaction center إلى مراكز التفاعل للنظام الضوئي الأول PSI R.C. (3:1)، بينما لا تزيد هذه النسبة على 1:2 في النباتات المتكيفة مع السطوع الشمسي العالي. ويبدو أن مثل هذه الخصائص مهمة في زيادة امتصاص الضوء وانتقال الطاقة في النباتات الظليلة.

الشكل رقم (54): معدل التمثيل الضوئي، ونقطة التعويض الضوئي عند الشدات الضوئية المختلفة.

غاز الكربون وعملية التمثيل الضوئي في الأوراق

يُعد غاز ثاني أوكسيد الكربون (CO_2) من الغازات النادرة في الغلاف الجوي. ويُشكل نحو 0.035% أو 350 جزء بالمليون (ppm). ويختلف الضغط النسبي لغاز الفحم باختلاف الضغط الجوي، ويعادل نحو 3.5×10^{-5} Mpa (35Mbar) عند مستوى سطح البحر. ويُشكل بخار الماء قرابة 2%، والأكسجين نحو 20%، في حين يُشكل الأزوت نحو 80%. ونتيجة ارتفاع تركيز CO_2 بشكل متزايد في الغلاف الجوي وبروز ظاهرة تأثير الصوب الزجاجية (ارتفاع درجة حرارة الوسط المحيط بسبب ارتفاع تركيز CO_2) أصبح CO_2 موضع اهتمام الكثير من البحوث. يسمح الزجاج في سطوح البيوت البلاستيكية بمرور الضوء المرئي، الذي يمتص من قبل النباتات والسطوح الأخرى في البيت الزجاجي، فتعمل الطاقة الممتصة على تسخين هذه السطوح لأنها ترتد جزئياً على شكل أشعة طويلة الموجة، وإن كفاءة زجاج البيت الزجاجي في تمرير الأشعة طويلة الموجة ضعيفة جداً، فإن مثل هذه الأشعة المرتدة لا تستطيع أن تغادر البيت الزجاجي وبالتالي يسخن البيت الزجاجي. وتؤدي بعض الغازات في الغلاف الجوي مثل CO_2 والميثان (CH_4) الدور نفسه الذي تؤديه سطوح البيوت الزجاجية عند وجودها بتركيز مرتفعة في الغلاف الجوي، ما يؤدي إلى ارتفاع درجة حرارة الأرض، وهذا ما يُسمى اصطلاحاً Greenhouse effect. وإن غاز الفحم مسؤول عن 50% من هذا التسخين، لذلك لابد من إيلاء اهتمام أكبر لتركيز مثل هذا الغاز في الوسط المحيط، حيث يزداد تركيز CO_2 في الغلاف الجوي بمعدل 1 ppm في كل سنة، نتيجة حرق الفحم الحجري، واقتطاع الأشجار من الغابات، التي تمثل المصب الطبيعي Natural Sinks لهذا الغاز بفضل عملية التمثيل الضوئي (الشكل، 55).

الشكل رقم (55): التبدلات الحاصلة في تركيز غاز الفحم (CO_2) منذ الثورة الصناعية.

أولى فسيولوجيو النبات اهتماماً كبيراً بدراسة تأثير ارتفاع تركيز CO_2 في النباتات وخاصةً في عملية التمثيل الضوئي. يتحدد النمو في النباتات عموماً بكمية CO_2 المتاحة في الوسط المحيط، وضمن مراكز التثبيت في الصّانعات الخضراء (الستروما)، وبيّنت الدراسات المخبرية أنّ معدل التمثيل الضوئي يمكن أن يتضاعف عندما يتضاعف تركيز CO_2 في غرف النمو، وتنمو معظم النباتات أسرع بمعدل 30-60% في الأوساط المحتوية على تركيز مضاعف لغاز الفحم، ولكن يوجد أيضاً بعض الأنواع التي لا تستجيب لارتفاع تركيز CO_2 ، وخاصةً الأنواع النباتية رباعية الكربون التي تمتلك أصلاً آلية لتركيز غاز الفحم في خلايا الحزم الوعائية. عموماً، استغلت ظاهرة إغناء أوساط النمو في البيوت الزجاجية بغاز CO_2 enrichment CO_2 بشكل تجاري لزيادة إنتاجية العديد من المحاصيل، مثل البندورة، والخس والخيار، والزهور.

تتوقف عملية التمثيل الضوئي على معدل انتشار CO_2 من الوسط المحيط إلى الصّانعة الخضراء

حتى تتم عملية التمثيل الضوئي، يجب أن ينتقل CO_2 من الوسط المحيط بالأوراق إلى مواقع التثبيت في الصّانعة الخضراء (Stroma)، حيث يوجد الأنزيم RuBisco. وبما أن معدل انتشار CO_2 أو أي غاز آخر يعتمد على فرق التدرج في التركيز، فلا بد من توافر هذا الفرق في تركيز CO_2 بين سطح الأوراق والصّانعة الخضراء حتى يتدفق هذا الغاز باتجاه الصّانعة الخضراء. وبما أن طبقة القشيرين Cuticle التي تغطي الأوراق تقريباً غير نفوذة لغاز CO_2 لذلك فإنّ المعبر Port الرئيس لمروور CO_2 سيكون عن طريق المسامات Stomata، حيث ينتقل CO_2 من فتحة المسام إلى تحت الفجوة المسامية Substomatal Cavity ثم إلى الفراغات بين الخلايا الموجودة بين خلايا النسيج المتوسط، ويُسمى هذا الطريق لانتشار CO_2 من الوسط المحيط إلى الفراغات البينية المرحلة الغازية Gaseous phase. ولكن لا بدّ لغاز الفحم (CO_2) أن يمر عبر جدران وأغشية وبروتوبلاسم خلايا النسيج المتوسط حتى يصل إلى الصّانعات الخضراء التي تتواجد في داخلها، وطبعاً توجد طبقة من الماء ترطب الجزء الفاصل بين جدار الخلايا والأغشية السيتوبلاسمية، بالإضافة إلى السيتوبلازم وغلاف الصّانعة الخضراء المضاعف، ويُسمى عبور CO_2 خلال الطبقة المائية Liquid phase (المرحلة السائلة)، إذاً كيف يصل CO_2 إلى مراكز التثبيت (Stroma) وأمامه كل هذه الحواجز؟! (الشكل، 56).

من المعروف أن النباتات تفقد الماء من جدار الخلايا الرطبة إلى الوسط المحيط على شكل بخار ماء بفعل عملية التبخر - نتح من خلال فتحة المسام، وهو الطريق نفسه الذي يسلكه CO_2 لكن بشكل معاكس، إذاً بالإضافة للتأثير المبرد لعملية التبخر - نتح، فإن خروج الماء من المسامات المفتوحة يكون بمنزلة ضريبة لتمكين دخول CO_2 . وتبعاً لذلك فإنّ انفتاح المسامات وازدياد الناقلية المسامية يُسهل امتصاص كميات أكبر من CO_2 ، ولكن يحدث أيضاً فقد للماء.

الشكل رقم (56): مسار انتشار غاز الفحم (CO_2) خلال المرحلتين الغازية والسائلة.

لذلك بذل العلماء جهوداً جمة في سبيل العمل على حل هذه المشكلة Dilemma عن طريق وضع استراتيجيات تسمح بزيادة امتصاص CO_2 مع التقليل ما أمكن لفقد بخار الماء، بالإضافة إلى إجراء توصيف للعمليات الفيزيولوجية التي تنظم امتصاص CO_2 وفقد الماء من الأوراق. ويمكن تقسيم المرحلة الغازية لانتشار غاز CO_2 إلى داخل الأوراق إلى ثلاثة مكونات:

- 1- الطبقة المحيطة بالأوراق Boundry layer.
- 2- المسامات Stomata.
- 3- الفراغات بين الخلايا Intercelular spaces.

يُشكل كل منها مقاومة في وجه انتشار غاز الكربون إلى داخل الورقة. وتمثل Boundry layer طبقة الهواء الساكنة Unstirred عند سطح الأوراق، وتسمى مقاومتها لانتشار CO_2 اصطلاحاً Boundary layer

resistance (rb). وتتوقف قيمة هذه المقاومة على حجم الأوراق، وسرعة الرياح، حيث تقل قيمتها في الأوراق الصغيرة، فمثلاً أوراق النباتات الصحراوية غالباً ما تكون مختزلة وصغيرة، في حين تكون قيمتها أكبر في أوراق النباتات المتكيفة مع البيئات الرطبة، ولكن هذه الأوراق قادرة على التخلص من كمية كبيرة من حرارتها عن طريق فقد الماء بالتبخر - نتح لأن قدرتها على فقد الماء أكبر خلال النهار من النباتات الصحراوية التي تتخلص من حرارة أوراقها الزائدة عن طريق التبادل الحراري مع الهواء حصراً. وبعد عبور طبقة الهواء المحيطة بالأوراق، يدخل CO_2 عبر المسامات (الحاجز الثاني). إن العامل الأهم المحدد لدخول CO_2 هو درجة انفتاح المسامات (الناقلية المسامية). وتتمثل المقاومة الثالثة بالفراغات البينية التي تفصل الفجوة تحت المسامية عن جدر الخلايا النباتية، وتسمى Intercellular spaces resistance، ولكن هذه المقاومة مثل مقاومة طبقة الهواء على سطح الأوراق أيضاً صغيرة جداً وغير مهمة.

يمكن للنباتات أن تُنظم التبادل الغازي عبر المسامات من خلال التحكم في درجة انفتاح الثغور المسامية Stomatal pores. وتسمى مقاومة انتشار CO_2 خلال المرحلة السائلة بمقاومة النسيج المتوسط Mesophyll resistance، وتشمل الانتثار من الفراغات بين الخلوية إلى مواقع تثبيت الكربون Carboxylation sites في الصّانعة الخضراء. وقد قدرت المقاومة الناجمة عن المرحلة السائلة بنحو 10/1 من مجموع مقاومتي طبقة الهواء على سطح الأوراق والمقاومة المسامية عندما تكون المسامات مفتوحة بشكل كامل. وتُعزى القيمة المتدنية لهذه المقاومة إلى مساحة السطح الكبيرة لخلايا النسيج المتوسط المعرضة للفراغات البينية، التي تعادل 10-30 مرة من المساحة الورقية نفسها، ولكن يمكن أن تكون مقاومة المرحلة السائلة لانتثار CO_2 أكبر في الأوراق السميكة أو أوراق الأشجار بالمقارنة مع أوراق النباتات العشبية الحولية. ولكي نتمكن من تقويم تأثير التبدلات في تركيز CO_2 في عملية التمثيل الضوئي، فمن الضروري قياس معدل التمثيل الضوئي من خلال

معرفة تركيز CO_2 الموجود في الفراغات البينية للورقة Intercellular air spaces (Ci). لا يمكن تقنياً قياس قيمة C_i بشكل مباشر، ولكن بما أن غاز CO_2 المنتشر إلى داخل الأوراق يسلك طريق بخار الماء المنتشر إلى خارج الأوراق نفسه، فيمكن حساب قيمة C_i من قياس معدلات النتج أو درجة انفتاح المسامات (الناقلية المسامية). ويمكن أن يُعرّف معدل فقد الماء بالنتج Transpiration باعتماد قانون Fickis:

$$T_E = \frac{(e_i - e_a)}{r}$$

T_E : التبخر نتج.
 e_i : تركيز بخار الماء داخل الورقة.
 e_a : تركيز بخار الماء في الوسط المحيط.
 p : الضغط الجوي.
 r : المقاومة المسامية.

$$\frac{e_i - e_a}{p}$$

و إن النسبة

هي الفرق في تركيز بخار الماء داخل وخارجها. ولكن يرتبط معدل فقد الماء بالتبخر - نتج عكساً مع المقاومة المسامية (r) وطرذاً مع الناقلية المسامية أو درجة انفتاح المسامات (gs). إذاً:

$$T_E = (e_i - e_a)/p \times gs$$

$$gs = T_E / (e_i - e_a)$$

إن معدل فقد الماء بالتبخر نتج من الأوراق يمكن أن يُقاس بواسطة أجهزة تقيس كمية الماء الخارجة من الورقة، ويمكن أيضاً أن يُقاس ضغط بخار الماء في الوسط المحيط (e_a). ويفترض أن يكون الهواء في المسافات البينية الخلوية في الورقة مشبع ببخار الماء (100%)، وإن ضغط بخار الماء عند رطوبة نسبية 100% يتوقف على درجة الحرارة السائدة، وبذلك فإن قيمة

Ci يمكن أن تتحدد بمعرفة درجة حرارة الأوراق. وبشكل مماثل بالنسبة لعملية
أو معدل التمثيل الضوئي Assimilation rate:

$$A = \frac{Ca - Ci}{1.6 pr} = \frac{(Ca - Ci)}{1.6 P} \cdot gs$$

Ca، Ci: تركيز غاز CO₂ في الوسط الخارجي والفراغات بين الخلوية على التوالي. ولكن بما أن الوزن الجزيئي لغاز CO₂ (44) أكبر من الوزن الجزيئي لبخار الماء (18)، ما يعني أن CO₂ ذو معامل انتشار أصغر كونه أثقل بالمقارنة مع بخار الماء (18). وتمثل القيمة الثابتة 1.6 الفرق في معامل سرعة انتشار الغازين، فالماء أخف، وبالتالي يمكن أن ينتشر بسرعة أكبر بـ 1.6 من سرعة انتشار CO₂. إذاً يمكن من المعادلة السابقة حساب تركيز CO₂ الداخلي (Ci):

$$Ci = Ca - 1.6 AP/gs$$

نقطة تعويض CO₂ : CO₂ Compensation Point: هي تركيز CO₂ الذي يتساوى عنده كمية CO₂ المثبتة بعملية التمثيل الضوئي مع كمية CO₂ المفقودة بالتنفس (الشكل، 57).

الشكل رقم (57): معدل تثبيت الكربون في الأنواع النباتية ثلاثية الكربون ورباعية الكربون.

استجابات عملية التمثيل الضوئي للحرارة

تستطيع النباتات أن تقوم بعملية التمثيل الضوئي في بيئات ذات حرارة متباينة جداً. فبالنسبة لدرجة الحرارة المنخفضة، تستطيع النباتات النامية في الجبال الشاهقة Alpine areas أن تمتص CO_2 عند درجة حرارة قريبة من الصفر المئوي وبالمقابل تستطيع النباتات المنتشرة في وادي الموت Death valley في كاليفورنيا أن تمتص CO_2 وتقوم بعملية التمثيل الضوئي عند درجة حرارة تصل أحياناً إلى $50^\circ C$. وإن استجابة عملية التمثيل الضوئي للحرارة معقدة إلى حد ما، لأن الحرارة تؤثر في كل التفاعلات البيوكيميائية لعملية التمثيل الضوئي. ففي حال وجود تركيز مرتفع من CO_2 ، سيكون CO_2 متاحاً بوفرة في مراكز التثبيت وعندها سيتحدد معدل التمثيل الضوئي بشكل أساسي بالتفاعلات البيوكيميائية المرتبطة بانتقال الإلكترونات في سلسلة نقل الإلكترونات، وفي هذه الحالة سيكون للتبدلات الحرارية تأثيراً كبيراً في

معدلات تثبيت CO_2 . وعندما يكون تركيز CO_2 في الوسط المحيط (350 ppm) فإن عملية التمثيل الضوئي تتوقف على نشاط الأنزيم RuBisCo، وتعكس الاستجابة عمليتين متناقضتين، هما ارتفاع معدل التمثيل الضوئي بزيادة الحرارة، وانخفاض انجذاب Affinity الأنزيم RuBisCo لغاز الفحم CO_2 . ويزداد معدل التنفس الضوئي (في الأنواع ثلاثية الكربون فقط) والظلامي بزيادة درجة الحرارة، ما ينعكس سلباً على معدل صافي التمثيل الضوئي (Net Assimilation Rate) (NAR).

تعرّف غلة الضوء Quantum yield (Φ) بأنها نسبة نواتج التمثيل الضوئي إلى العدد الكلي من الفوتونات الضوئية الممتصة. وتبقى غلة الضوء في النباتات رباعية الكربون ثابتة بتغير درجة الحرارة، وهذا يعطي فكرة عن عدم حدوث التنفس الضوئي نتيجة امتلاك هذه الأنواع النباتية آلية تركيز غاز الكربون CO_2 في خلايا الحزم الوعائية، في حين تنخفض غلة الضوء في النباتات ثلاثية الكربون بزيادة درجة الحرارة (الشكل، 58)، مشيراً إلى تأثير ارتفاع درجة الحرارة في ازدياد معدل حدوث التنفس الضوئي، ومن ثم تكون كمية الطاقة المستهلكة لتثبيت 1 مول من CO_2 أكبر ($2.5 \text{ NADPH} + 2 \text{ ATP}$)، بالإضافة إلى الطاقة المستهلكة في إرجاع 1 مول من CO_2 في حلقة إرجاع الكربون ($2\text{NADPH} + 3\text{ATP}$).

من المعروف أن انتقال 1 مول من مركب Triose-p من الصّانعة الخضراء إلى السيتوبلازم يقابله انتقال مول مكافئ من الفوسفات المعدني Pi من السيتوبلازم إلى الصّانعة الخضراء عبر النواقل المرتبطة بغشاء الصّانعة الخضراء المضاعف. فإذا ما تراجع معدل استهلاك Triose-p في تصنيع السكريز في السيتوبلازم فسوف يتراجع أيضاً معدل انتقال Pi إلى الصّانعة الخضراء، وتصبح عملية التمثيل الضوئي مرهونة بانتقال Pi إلى الصّانعة الخضراء Phosphate-limited. ويتراجع معدل تصنيع كل من السكريز والنشاء بارتفاع درجة الحرارة، ما يقلل الطلب على مركب Triose-p.

وتُسمّى درجات الحرارة التي يصل فيها معدل التمثيل الضوئي إلى أقصى قيمة بدرجات الحرارة المثالية Optimum temperatures.



الشكل رقم (58): التبدلات في غلة الضوء بتغير درجة الحرارة في النباتات ثلاثية الكربون ورباعية الكربون.

الفصل السادس

تأثير الإجهاد المائي في نمو وتطور الأنواع المحصولية والصفات المرتبطة بالتحمل

Effects of Water Stress on Growth and Development of Crops and the Tolerance Associated Traits

يُعدّ الماء في المناطق التي تسمح فيها درجات الحرارة السائدة بنمو النبات، أحد أهم العوامل المحددة لإنتاجية الأنواع النباتية المزروعة. وتتناسب معدلات نمو النباتات طردياً مع كمية المياه المتاحة خلال موسم النمو. وانطلاقاً من أهمية الماء ودوره الحيوي في استقلاب النبات على المستويين الخلوي والنبات الكامل، فإنّ أي تراجع في كمية المياه المتاحة في منطقة انتشار الجذور سيؤثر سلباً بشكل مباشر في نمو النبات والعديد من العمليات الحيوية، ابتداءً من عملية التمثيل الضوئي Photosynthesis وانتهاءً بعملية نقل الذائبات Solutes أو نواتج التمثيل الضوئي Photo-assimilates translocation من المصدر إلى المصب (الشكل، 59).

غالباً ما تتعرض النباتات لنقص الماء Water shortage، وتختلف طول فترة شح المياه من عدة ساعات إلى أيام. ويُسبب الماء المفقود بفعل عملية التبخر-نتح Evapotranspiration إجهاداً مائياً مؤقتاً حتى في النباتات النامية في المناطق الرطبة، ويمكن بذلك القول: إنّ معظم النباتات تعاني على الأقل من نقص في الماء بشكل منتظم ويومي خلال ساعات الظهيرة، عندما يفوق معدل فقد الماء بالتبخر-النتح كمية المياه الممتصة بواسطة جذور النباتات (Schulze, 1991). وتكون جزيئات الماء في الأراضي الجافة مرتبطة بشدة إلى حبيبات التربة، فتصبح كمية المياه الممتصة أقل من كمية المياه المنتوحة، وهذا يؤدي إلى حدوث ذبول دائم Permanent wilting، ويمكن أن يموت النبات بفعل التجفاف Desiccation والتراجع الحاد في محتوى الخلايا النباتية المائي. ولكي تتمكن النباتات من البقاء على قيد الحياة Survival، كان لا بدّ لها أن تمتلك أو تطور آليات شكلية، أو

فيزيولوجية، أو بيوكيميائية، أو جزيئية، تتمكن بواسطتها من التكيف مع ظروف شح المياه، وذلك إما بواسطة تجنب الإجهاد Drought avoidance، أو تحمله Drought tolerance.

الشكل (59): الحساسية النسبية لمختلف العمليات الحيوية استجابة للإجهاد المائي.

الاستجابات للإجهاد المائي Responses to water stress

يُستهلك الماء ويُفقد أثناء عملية تحويل الطاقة الضوئية إلى طاقة كيميائية خلال التمثيل الضوئي، حيث يُعد الماء المعطي الأولي للإلكترونات، اللازمة لتعويض الإلكترون المفقود من مركز التفاعل في النظام الضوئي الثاني (PSII)، ويفقد بالمقابل النبات الماء على هيئة بخار ماء عن طريق المسامات أثناء عملية التبادل الغازي للحصول على غاز الفحم (CO_2)، الذي

يُشكّل المادة الأولية لتصنيع نواتج التمثيل الضوئي، ولكن عادةً ما تكون كمية المياه المفقودة أكبر من كمية الكربون المكتسبة. ويُعزى ذلك إلى سببين، الأول: لأنّ تدرج التركيز في بخار الماء بين الأوراق (100 % بخار ماء) والوسط المحيط حاد جداً، إذا ما قورن بفرق التركيز في غاز الفحم (CO_2) بين الوسط المحيط (340 جزء بالمليون) والأوراق (200 – 250 جزء بالمليون). وبما أنّ فرق التدرج في الجهد المائي/تركيز غاز الفحم هو القوة المحركة لكلا الغازين أثناء عملية التبادل الغازي عبر المسامات، لذلك فإنّ سرعة تدفق الماء بشكل بخار من الأوراق إلى الوسط المحيط ستكون أكبر بكثير من سرعة دخول CO_2 من الوسط المحيط إلى داخل الأوراق عبر المسامات Stomata. والسبب الثاني: هو أنّ غاز الكربون أثقل (44) من بخار الماء (18) على أساس الوزن الجزيئي، لذلك تمتلك جزيئات الماء قدرة حركية أكبر من غاز الفحم. عموماً، تُعدّ تكيفات النباتات المتعلقة بحفظ الماء Water conservation، من خلال تقليل معد فقد المياه بالنتج ذات أهمية كبيرة، وبخاصة في المناطق الجافة عندما يكون الإجهاد المائي مؤقتاً أو دائماً، ويمكن أن يحد من نمو النبات بشكل كبير. يتسبب الإجهاد المائي في العديد من التحورات على مستوى تركيب النبات، أو عمليات النبات المختلفة بشكل يُحسّن من قدرة النبات على مقارعة الجفاف. ومن أهم هذه التكيفات ما يلي:

تقليل الناقلية المسامية (gs) Reduced stomatal conductance، حيث تستجيب النباتات لظروف تراجع محتوى التربة المائي بتقليل الناقلية المسامية بما يتناسب مع شدة الإجهاد المائي، لتقليل معدل فقد الماء بالنتج، والمحافظة على ميزان العلاقات المائية (جهد الامتلاء) داخل الخلايا النباتية. ويتم تقليل الناقلية المسامية بفضل الإشارة الكيميائية التي تُرسلها الجذور إلى الأوراق، والمتمثلة بحمض الأبسيسيك (ABA)، الذي يُصنّع في الجذور وينتقل مع تيار الماء في الأوعية الخشبية (النسغ الناقص) إلى الأوراق، ليحث المسامات على الانغلاق جزئياً أو كلياً حسب شدة الإجهاد المائي. وعندما يُضاف حمض الأبسيسيك إلى النباتات، فإنّه يُحسن علاقاتها المائية، حيث يُقلّل من فقد المياه من خلال تشجيع انغلاق المسامات Stomatal Closure، ويمكن أن يزيد من

معدل امتصاص الماء من قبل الجذور. ويمكن أن تحدث إضافة ABA تبدلات تطورية مميزة تُساعد النباتات على تحمل مدى واسعاً من الإجهادات اللاأحيائية، مثل تراجع معدل نمو الأجزاء الهوائية، وانخفاض مساحة المسطح الورقي، وتشجيع استطالة الجذور Root extension، وتشجيع نمو الجذور الثانوية الفعالة في امتصاص الماء، وتطور الشعيرات الجذرية Root hairs. ويُلاحظ أيضاً أنه تحت ظروف الإجهاد المائي، فغالباً ما يزداد معدل تصنيع ABA في الجذور، ومعدل تحريره من الصّانعات الخضراء، وينتقل إلى مواقع التأثير (الخلايا الحارسة). ورغم حقيقة أن حمض الأبسيسيك يُصنع في الجذور، إلا أنه لوحظ زيادة تركيز ABA في الأوراق وخلايا البشرة Epidermal tissues فقط بعد مرور فترة زمنية تتراوح بين 30-60 دقيقة من بداية الإجهاد المائي. والسؤال المهم: كيف يزداد تركيز ABA في مواقع التأثير الرئيسية تحت الظروف البيئية (الجفاف الخفيف) التي لا تؤثر في تصنيع ABA؟ لقد بينت الدراسات أن مواقع التأثير الرئيسية لحمض الأبسيسيك في المسامات هي السطح الخارجي لأغشية الخلايا الحارسة السيتوبلازمية. ويمكن تحت ظروف الإجهاد المائي الخفيف إلى متوسط الشدة أن يتحرر ABA بسرعة كبيرة من خلايا النسيج المتوسط Mesophyll Cells في الأوراق ويحدث بشكل مباشر وسريع المسامات على الانغلاق، حتى قبل أن تستشعر الجذور الإجهاد المائي وتبدأ بتصنيع حمض الأبسيسيك. ويمكن أيضاً أن يُنقل حمض الأبسيسيك من الجذور مع تيار ماء النتح Transpiration stream إلى الأوراق، ومن ثم إلى المسامات Stomata، حيث أن تعرض عدد قليل جداً من الجذور الموجودة في طبقة التربة السطحية إلى الجفاف، رغم وجود جزء كبير من المجموعة الجذرية في طبقة التربة الرطبة، يمكن أن يدفعها إلى تصنيع ABA وتكون الكمية المصنّعة كافية لدفع المسامات على الانغلاق جزئياً، رغم عدم حدوث أي تراجع في جهد الأوراق المائي Leaf water potential (ψ_{leaf})، أو نتيجة التبدل الحاصل في حساسية الخلايا الحارسة لحمض الأبسيسيك استجابةً لظروف الإجهاد المائي، الذي يزيد من حساسيتها لحمض الأبسيسيك (ABA). وبين (1985) Blackman و Davies من

خلال تجارب تقسيم جذور الذرة الصفراء Maize، التي تمّ فيها وضع جزء من جذور النباتات في أوعية مملوءة بشكل جيد، في حين عُرض الجزء الآخر إلى الإجهاد المائي، أنّ المسامات تنغلق رغم المحافظة على جهد مائي عالٍ في الأوراق، حيث يستطيع القسم من الجذور الموجود في التربة المملوءة بشكل جيد تأمين كامل احتياجات النبات المائية، دون حدوث أي تراجع في ضغط الامتلاء داخل الخلايا النباتية في الأوراق. تُشير هذه النتائج بقوة إلى أنّ الجذور يمكن أن تستشعر حالة التربة المائية Soil water status. وتتوقف درجة انغلاق المسامات على قوة هذه الإشارة الكيميائية Chemical signal (ABA) القادمة من الجذور. عموماً، يُسبب الإجهاد المائي في معظم الأنواع النباتية ازدياداً في تركيز حمض الأبسيسيك بمقدار 10-30 ضعفاً. ولوحظ في التجارب الحقلية وجود تبدلات على مدار اليوم Diurnal variations في حساسية مسامات الذرة الصفراء لحمض الأبسيسيك، ويمكن أن يغير جهد الأوراق المائي من حساسية المسامات، حيث تزداد حساسية المسامات لحمض الأبسيسيك خلال ساعات ما بعد الظهيرة عندما يكون جهد الأوراق المائي منخفضاً. وتُشير الدراسات الحقلية أنّ تركيز حمض الأبسيسيك في نسيج الخشب لا يتحدد فقط بدرجة تجفيف الجذور فقط، ولكن أيضاً بمعدل حركة الماء من التربة إلى النبات فالوسط المحيط Soil- plant air continuum (SPAC)، حيث يؤدي ازدياد فرق التدرج في الجهد المائي بين الأوراق والوسط المحيط إلى زيادة معدل فقد المياه بالنتح، ما يزيد من معدل تدفق المياه إلى النبات، وتعمل المياه على تمديد حمض الأبسيسيك المنقول مع تيار الماء من الجذور إلى الأجزاء الهوائية. يتبين مما سبق، أنّه ما لم تزد حساسية المسامات لحمض الأبسيسيك في حال وجود معدل عالٍ لتدفق الماء من التربة إلى النبات خلال الأيام الحارة والجافة، سيكون لنظام التحذير (الإشارة) الكيميائي Chemical signaling system تأثير محدود في تقليل الناقلية المسامية، والحد من فقد المياه بالنتح، والمحافظة على ضغط الامتلاء داخل الخلايا النباتية. عموماً، يُعدّ تقليل الناقلية المسامية بمنزلة خط الدفاع الفيزيولوجي الأول في البينات المجهد مائياً. حقيقةً، يُعدّ إغلاق المسامات من

أهم وسائل الحد من فقد الماء بالنتح، ولكن يؤدي في الوقت نفسه إلى تقليل معدل انتشار غاز الكربون (CO_2) من الوسط المحيط إلى مراكز التثبيت ضمن الصّانعات الخضراء (Stroma)، فيتراجع بذلك معدل التمثيل الضوئي إلى ما دون نقطة التعويض، وخاصةً في البيئات الجافة. ويُخل انغلاق المسامات أيضاً التوازن الحراري من خلال تعطيل التأثير المبرد Cooling effect لعملية فقد الماء بالتبخّر - نتح، وقد يتعرّض النبات بفعل الحرارة الزائدة لما يُسمّى بالثبيط الضوئي Photoinhibition، نتيجة تخريب النظام الضوئي الثاني الحساس بشكل مفرط لوجود كمية زائدة من الأشعة الضوئية المحرّضة، بالإضافة إلى احتراق الأوراق Leaf firing، أو حدوث الشيخوخة المبكرة لها Premature leaf senescence، الأمر الذي يؤثر سلباً في حجم المسطح الورقي الأخضر الفعّال في عملية التمثيل الضوئي.

تقليل المسطح الورقي Reduced leaf area، حيث يُساعد تقليل حجم المسطح الورقي الأخضر في تقليل مساحة الأجزاء الهوائية المعرضة بشكل مباشر لأشعة الشمس، ما يُقلل من كمية الأشعة الشمسية الواصلة إلى سطوح الأوراق، الأمر الذي يحول دون ارتفاع درجة حرارتها، ويُقلل من فرق التدرج في ضغط بخار الماء بين الأوراق والوسط المحيط (VPD)، الذي يُعد بمنزلة القوة المحركة لفقد الماء بالنتح من الأوراق إلى الوسط المحيط، فيقل بذلك معدل فقد الماء بالنتح. ويتراجع معدل نمو الأجزاء الهوائية (الأوراق) تحت ظروف الجفاف، نتيجة تراجع جهد الامتلاء داخل الخلايا، الذي يُعد بمنزلة القوة الفيزيائية التي تضغط على جدران الخلايا النباتية وتدفعها على الاستطالة، ما يؤدي إلى تراجع معدل استطالة الأوراق ونموها، حيث تُعد استطالة الأوراق من أكثر العمليات الفيزيولوجية حساسيةً لتراجع محتوى التربة المائي، وجهد الامتلاء في خلايا الأوراق. عموماً، يُعد تقليل حجم المسطح الورقي بمنزلة خط الدفاع الشكلي (المورفولوجي) الأول.

ظهور الزغب الأبيض على سطح الأوراق Hairy leaves، حيث يُساعد تشكل الزغب الأبيض على سطوح الأوراق في تقليل كمية الأشعة الشمسية

الواصلة و الممتصة، ومن ثم يحول دون ارتفاع درجة حرارة الأوراق، ما يقلل من معدل فقد الماء بالنتج.

التفاف الأوراق Leaf rolling، حيث يُعد التفاف الأوراق من أهم الأعراض المميزة للإجهاد المائي في النجيليات، في حين تُلاحظ حركة الأوراق كإشارة فقد إلى ضغط الامتلاء في البقوليات. وغالباً ما يُلاحظ أن بعض الطرز الوراثية تقوم بلف أوراقها بسرعة أكبر استجابةً للإجهاد المائي بالمقارنة مع الطرز الأخرى. وينتج تراجع درجة التفاف الأوراق في بعض طرز الرز Rice إلى امتلاكها لآلية التعديل الحلولي، ومن ثم المقدرة على المحافظة على جهد ماء عالٍ داخل الأوراق. وتُعد صفة التفاف الأوراق من المؤشرات الجيدة تحت ظروف الإجهاد المائي، لأن التفاف الأوراق يُقلل من مساحة المسطح الأخضر المعرضة بشكل مباشر للأشعة الشمسية، فيحول دون ارتفاع درجة حرارة الأوراق ومن ثم زيادة معدل فقد المياه بالنتج لتخفيض درجة حرارة المجموع الهوائي. ولكن مهما تكن الأهمية البيئية لمثل هذا التكيف فإن تأخر حدوثه نسبياً يمكن أن يُعد كمؤشر غير مباشر على كفاءة النبات في المحافظة على ضغط الامتلاء، إما من خلال آلية التنظيم الحلولي، أو نتيجة امتلاك مجموع جذري متعمق ومتشعب قادراً على امتصاص كمية من الماء كافية إلى حدٍ ما لتعويض الماء المفقود بالنتج والمحافظة على جهد الامتلاء. ويُعد هذا المؤشر من الصفات الحسية Visually scored، واستخدم كمعيار للانتخاب لتحمل الجفاف في كل من محاصيل الرز، والذرة البيضاء Sorghum، والذرة الصفراء Corn (Sobrado, 1987).

الطبقة الشمعية على الأوراق Epicuticular waxes، حيث يُعتقد أن تشكيل طبقة شمعية سميكة على طبقة البشرة الخارجية في الأوراق Epicuticular wax load يمكن أن تُكسب النباتات مقدرة أكبر على تحمل الجفاف من خلال تشكيل حاجز فيزيائي يحول دون فقد المياه بشكل مباشر من الأدمة الخارجية، وتحسين مقدرة المسامات على ضبط معدل فقد المياه. وتؤثر

أيضاً الترسبات الشمعية في مواصفات الأوراق الطيفية Spectral properties of leaves، حيث تعمل على عكس جزء كبير من الأشعة الضوئية الساقطة، وتحول بذلك دون ارتفاع درجة حرارة الأوراق، فتحد بشكل كبير من معدل فقد المياه بالنتج. وارتبط وجود الطبقة الشمعية Glaucousness بشكل كبير مع تخفيض درجة حرارة الأوراق وشيخوختها، نتيجة ارتفاع درجة حرارتها في محصول القمح (Johnson et al., 1983).

زيادة نسبة المجموعة الجذرية إلى المجموعة الهوائية Increased root/shoot ratio، يُسبب تراجع محتوى التربة المائي بدلاً في نسبة الأجزاء الهوائية إلى الجذرية، وعادة ما تزداد نسبة المجموعة الجذرية إلى المجموعة الهوائية. ويتمثل ذلك بتوجيه كمية أكبر من نواتج التمثيل الضوئي إلى المجموع الجذري في البيئات الجافة، حيث يُشكل المجموع الجذري قرابة 60 - 90 % من كتلة النبات الحية. وتزداد وتيرة نمو المجموع الجذري بتدني كمية المياه المتاحة في التربة على حساب نمو المجموعة الهوائية وتطورها. وتتجلى أهمية تشكيل مجموع جذري متعمق ومتشعب في إمكانية استخلاص الماء من طبقات التربة العميقة الرطبة وزيادة نقاط التماس مع حبيبات التربة، فتزداد كمية المياه الممتصة من قبل الجذور لتكون كافية لتعويض المياه المفقودة بالنتج، والمحافظة على الميزان المائي داخل الخلايا النباتية، أي المحافظة على ضغط الامتلاء Turgor pressure اللازم لاستطالة الخلايا النباتية (Fitter and Hay, 1987). وترتبط أيضاً عملية المحافظة على نمو الجذور عند جهود مائية منخفضة بتراكم كميات كبيرة من البرولين في الخلايا والأجزاء النامية (Sharp, 1990)، وزيادة فعالية أنزيمات (XET) Xyloglucan endotrans glycosylase و Expansins، حيث تعمل هذه الأنزيمات على زيادة مرونة جدران الخلايا النباتية، وتضمن بذلك المحافظة على استطالة خلايا الجذور النباتية حتى عند حدوث تراجع طفيف في ضغط الامتلاء داخل خلايا الجذور. ولكن نتيجة تسخير جزء كبير من المواد الغذائية ونواتج التمثيل الضوئي لبناء مجموعة جذرية كبيرة، سيكون معدل نمو المجموعة الهوائية وتطورها أقل، ومن ثم سيكون حجم المسطح الورقي

الأخضر الفعّال في عملية التمثيل الضوئي أقل، ما يؤثر سلباً في كمية المادة الجافة Dry matter الكلية المصنّعة (Chapin, 1991). وتتمتع معظم النباتات المتكيفة مع البيئات الجافة بعلاقة تعايش مع المايكور هيزا symbiosis Mycorrhizal، التي تحسّن من إتاحة الماء والعناصر المعدنية المغذية للنبات، ولكنها تستهلك المواد السكرية التي يُصنّعها النبات بنسبة 5 – 10% من كامل نواتج التمثيل الضوئي (Fogel, 1985). عموماً، تمتلك أصناف فول الصويا Soybean الحديثة قدرة أكبر على تحمل الإجهاد المائي من خلال تجنب الجفاف، ويُعزى ذلك إلى التحسين الوراثي لنمو المجموع الجذري. ولكن عند محاولة التركيز في برامج الانتخاب على صفة تشكيل مجموع جذري متشعب ومتعمق كمؤشر مهم في تحمل الإجهاد المائي لا بدّ من الأخذ بعين الاعتبار النقاط الآتية:

- 1- لا بد من وجود تباين وراثي حقيقي في معدل نمو الجذور بين الطرز الوراثية المدروسة، لكي نتمكن من استثمار مثل هذا التباين في انتخاب الطرز ذات الجذور الكبيرة واستبعاد الطرز ذات الجذور الضحلة Shallow roots (Jordan and Miller, 1980).
- 2- يمكن أن تؤثر تكيفات المجموع الهوائي للإجهاد المائي (تقليص حجم المسطح الأخضر، والتفاف الأوراق، وتغيير زاوية الورقة، وتشكيل الزغب الأبيض أو طبقة شمعية.. الخ) في نمو الجذور، من خلال تقليل كمية المادة الجافة الكلية المصنّعة، والمُسخّرة لنمو الجذور وتطورها (Morgan and Condon, 1986).
- 3- بغض النظر عن عوامل النبات الداخلية التي تتحكم بنمو الجذور، فإنّ لبيئة التربة وتركيبها دوراً مهماً في تحديد معدل نمو الجذور وانتشارها، فيجب أن تتم عملية التقييم لتحمل الجفاف استناداً إلى حجم المجموع الجذري في الترب التي لا تُعيق نمو الجذور وتطورها (التربة الطينية الثقيلة، أو المحتوية على طبقات تحت سطحية صماء Hard pans) (Blum and Ritchie, 1984).

4- رغم صعوبة قياس حجم المجموعة الجذرية ووزنها في الحقل بسبب صعوبة استخلاص كامل المجموعة الجذرية من التربة، ولكن يمكن الانتخاب بشكل غير مباشر لصفة تعمق الجذور وتشعبها من خلال الانتخاب للصفات المحددة لحالة الأوراق المائية، مثل الجهد المائي للورقة Leaf water potential، ومحتوى الماء النسبي Relative water content، كما هو الحال في الرز، والذرة الصفراء، حيث تُشير المحافظة على جهد مائي عالٍ داخل الأوراق، أو محتوى ماء نسبي عالٍ، أو تراجع قليل في ضغط الامتلاء إلى وجود مجموعة جذرية متطورة ومتشعبة قادرة على امتصاص كمية من المياه كافية لتعويض المياه المفقودة من النبات بالنتح، والمحافظة على امتلاء الخلايا النباتية. عموماً، تتميز بعض أصناف محاصيل الحبوب النجيلية (القمح، والرز) الحديثة القزمة بإعطاء غلة حبية عالية، نتيجة زيادة قيمة معامل الحصاد (HI)، ولكن يعتقد معظم مربوا النبات أن جميع الأصناف القزمة حساسة للإجهاد المائي نتيجة تأثير حجم المسطح الورقي الأخضر المحدود سلباً في معدل نمو الجذور، أي غالباً ما تمتلك مثل هذه الطرز جذوراً ضحلة ومختزلة وغير قادرة على الوصول إلى طبقات التربة العميقة الرطبة. ولكن بينت بالمقابل العديد من الدراسات أن مثل هذا الافتراض غير دقيق، وهناك بعض الأصناف القزمة ذات معدلات نمو جذور عالية. عموماً، تسمح عملية تشكيل مجموعة جذرية متعمقة ومتشعبة في امتصاص كمية من المياه كافية لتعويض المياه المفقودة بالنتح ومن ثم المحافظة على جهد الامتلاء داخل خلايا الأوراق. وتُسمى الأنواع النباتية التي تحافظ على جهد الامتلاء نتيجة امتصاص الماء بكميات كافية حتى عند مستويات متدنية من جهد التربة المائي، نتيجة امتلاكها مجموعة جذرية كبيرة بمنفقات المياه Water spenders، في حين تُسمى الأنواع النباتية التي تحافظ على جهد الامتلاء في خلايا الأوراق من خلال الحد من فقد الماء بالنتح، بفضل واحدة أو أكثر من الآليات الأنفة الذكر، بمدخرات المياه Water savers. عموماً، تُعد منفقات المياه أكثر أهمية من وجهة نظر إنتاجية من مدخرات

المياه، لأنّ تقليل معدل فقد المياه بالنتج نتيجة تراجع الناقلية المسامية سيؤدي بالضرورة إلى تقليل معد انتشار غاز الفحم، ومن ثمّ تركيزه في مراكز التثبيت ضمن الصّانعات الخضراء، الأمر الذي يؤثر سلباً في كفاءة النبات التمثيلية على المدى الطويل.

يمكن تمييز ثلاثة أنواع من الاستجابات للإجهاد المائي: الهروب من الجفاف الجفاف Drought escape: وتتضمن الدورات الفصلية القصيرة، كما هو الحال في الحوليات الصحراوية Ephemerals، أو النضج المبكر، كما في الأعشاب ثلاثية المسار الكربون في المناخات المتوسطة. وتجنب الجفاف Drought avoidance، وتحمل الجفاف Drought tolerance: ويتضمن إما تأجيل الجفاف Drought postponement، أو تحمله Drought endurance.

تجنب الجفاف Drought Avoidance

تُبدي النباتات التي تتجنب الجفاف تكيفات تُساعد في الحصول على أكبر كمية ممكنة من المياه المتاحة (تشكيل مجموعة جذرية متعمقة ومتشعبة)، أو تُقلل من من المياه المفقودة بالنتج (تقليل الناقلية المسامية، التفاف الأوراق، تشكيل الزغب الأبيض والترسبات الشمعية، تغيير زاوية الأوراق، وتقليص حجم المسطح الورقي الأخضر ... إلخ). عموماً، تُعد التحورات التي تتم على مستوى المسطح الورقي من أهم التكيفات التي تبديها النباتات تحت ظروف الإجهاد المائي، وذلك لأنّ المقاومة التي تبديها الأوراق لانتشار غاز الفحم CO_2 Diffusive resistance أكبر بكثير من فقد الماء بواسطة النتج، لذلك فإنّ أي تغيير في مقاومة الطريق العام لدخول غاز الفحم CO_2 وخروج بخار الماء H_2O سيكون له أبلغ الأثر في كمية المياه المفقودة بالنتج إذا ما قورن بتأثيره في امتصاص غاز الفحم، لذلك يُلاحظ أنّ معظم النباتات المتكيفة مع البيئات الجافة وشبه الجافة تمتلك صفات تكيفية تشجع استمرار عملية

التمثيل الضوئي وتحد من عملية فقد المياه بالنتح، وذلك من خلال تقليل درجة انفتاح المسامات، أو تشكيل طبقة من الكيوتين أو الترسبات الشمعية على سطوح الأوراق، أو تقليل عدد المسامات، أو زيادة سماكة الأوراق، أو تقليل حجم الورقة، أو تعديل زاوية الورقة إلخ.

تحمل الجفاف Drought tolerance

يمكن أن تؤجل النباتات تأثير الجفاف خلال فترات الجفاف القصيرة، ولكن عندما يستمر الجفاف وتطول فترته، فيمكن أن يصبح شديداً، وقد يُسبب الأذى والموت للنباتات. وإن تحمل الجفاف صفة متعلقة بالنوع، وتتدرج من 1.8 Mpa - في النباتات المائية إلى 10 Mpa - أو أكثر في النباتات الصحراوية Xerophytes. يُسبب عادةً الجفاف، أو تراجع محتوى الخلايا النباتية المائي أدنى شديداً، وعدم انتظام مكونات الأغشية الخلوية والمكونات الخلوية، وتخریب البروتوبلازم، وتفقد الأغشية السيئوبلاسمية خاصيتها الاصطفائية، وتخریب البروتين و حدوث طفرات في المورثات. ويبقى محتوى اليخضور Chlorophyll content نسبياً ثابتاً ولا يتأثر بالإجهاد المائي، ولكن ينخفض محتوى كل من البروتينات والدهون السكرية، والفوسفوليبيدات في الصناعات الخضراء. ويلحق الجفاف ضرراً بالغاً في النظام الضوئي الثاني (PSII)، ويتراجع معدل اختزال الكربون نتيجة تراجع فعالية وكمية العديد من الأنزيمات في حلقة كالفن، وغالباً ما تزول مثل هذه التأثيرات بزوال الجفاف وتوافر المياه مادام الجفاف غير شديد. وتتضاعف عملية هدم نواتج التمثيل الضوئي Dissimilation، وأيضاً تصنيع البروتينات بسبب ازدياد نشاط أنزيمات تنفس الظلام، وتراجع فعالية أنزيم Nitrate reductase، الذي يتوسط تفاعل تحول النترات إلى نترات، الأمر الذي يؤثر سلباً في معدل تمثيل الأزوت في الأوراق، وتصنيع البروتينات وفق التفاعلات الآتية:



Nitrate reductase



Nitrite reductase



Glutamic synthetase



انطلاقاً مما سبق، وبناءً على العديد من التجارب، يتضمن تحمل الجفاف تبدلات في لزوجة السيتوبلازم وحماية مكونات الأغشية الخلوية وضمان سلامتها من خلال تشكيل الذائبات العضوية Organic solutes.

آلية التعديل الحلولي Osmotic adjustment: تُعد عملية التعديل الحلولي من أهم وسائل زيادة القدرة على تحمل الجفاف عن طريق خفض الجهد الحلولي Solute potential (Ψ_s) من خلال تصنيع وتجميع الذائبات العضوية التوافقية في السيتوبلازم، وبذلك يمكن المحافظة على حالة الامتلاء Turgor ومن ثم سير جميع العمليات الحيوية المعتمدة على امتلاء الخلايا النباتية عند مستوى منخفض جداً من إتاحة الماء. تسمح آلية التعديل الحلولي باستمرار استطالة الخلايا النباتية ونمو النباتات عند مستوى عالٍ من الإجهاد المائي، وتبقى المسامات مفتوحة، وتستمر عملية دخول غاز الكربون وتثبته عند مستوياتٍ مثبتة من الإجهاد المائي. وأهم ما يُميز آلية التنظيم الحلولي أنها تمكن النبات من المحافظة على عملية التمثيل الضوئي وإنتاج المادة الجافة Dry matter، ومن ثم النمو لبعض أجزاء النبات حتى مع ازدياد العجز المائي. وتُستخدم العديد من الذائبات في التعديل الحلولي، مثل الشوارد المعدنية Ions (Cl^- ، K^+ ، Na^+)، التي غالباً ما تكون مسؤولة عن التعديل الحلولي ضمن الفجوات Vacuoles في العديد من الأنواع النباتية. وتُعد السكريات الذوابة بالكحول، والأحماض الأمينية الحرة، مثل البرولين Proline من أهم الذائبات الحلولية في النباتات الوعائية الراقية (Morgan, 1984). واستطاع

Morgan (1983) أن ينتخب نباتات القمح استناداً إلى قدرتها العالية، أو المتدنية على التعديل الحلولي تحت ظروف الإجهاد المائي. وبين أن الطرز الوراثية ذات القدرة العالية على التعديل الحلولي أعطت غلة حبية أفضل تحت ظروف الإجهاد المائي بالمقارنة مع الطرز الوراثية ذات القدرة المنخفضة على التعديل الحلولي. وبين أن العوامل الوراثية المسؤولة عن صفة التعديل الحلولي بسيطة نسبياً وغير معقدة. عموماً، تسمح آلية التعديل الحلولي في المحافظة على ضغط الامتلاء في خلايا الجذور، ومن ثم استمرار نمو الجذور وتغلغلها وصولاً إلى طبقات التربة العميقة الرطبة. وإن القدرة على استعادة النمو Recovery growth بعد عودة الظروف البيئية إلى طبيعتها ستكون أكبر في الطرز ذات القدرة الأكبر على التعديل الحلولي، أي أن مقدار الانخفاض في النمو عامة، والغلة الحبية خاصة سيكون أقل كلما كانت القدرة على استعادة النمو أكبر، حيث تُستعمل الذائبات العضوية كمصدر مهم للطاقة خلال فترة استعادة النمو. ويُعتقد بالإضافة إلى ذلك أن آلية التعديل الحلولي تُساعد في حماية الأغشية السيتوبلازمية من حدوث الاضطرابات التركيبية أو الوظيفية نتيجة الإجهاد المائي.

إن عملية التنظيم الحلولي ظاهرة خلوية، أي تتم على مستوى الخلية النباتية Cellular phenomenon. ويحدث التعديل الحلولي على مستوى النبات الكامل من خلال تحويل توزيع نواتج التمثيل الضوئي بين الأعضاء والأنسجة أو الخلايا النباتية (Blum et al., 1988). وإن الفهم الحالي لآليات استجابة النباتات للإجهاد المائي تميل إلى الافتراض القائل: بأن تثبيط النمو (بواسطة عوامل وراثية، أو بيئية) يوفر بعض المادة الجافة (السكريات)، التي يمكن أن تُستعمل كذائبات في التعديل الحلولي بدلاً من النمو. ولكن عملية إجراء قياسات مباشرة لآلية التنظيم الحلولي في عدد كبير من السلالات أمر غير ممكن من الناحية العملية، ولكن يمكن قياس القدرة على التنظيم الحلولي بشكل غير مباشر من خلال تقدير المقدرة على المحافظة على قيمة جهد الامتلاء (محتوى الماء النسبي في الأوراق)، أو معدل فقد الماء بالنتح، من

Stomatal أو الناقلية المسامية (T)، أو الناقلية المسامية Stomatal conductance (g_s).

المحافظة على فقد الماء بالنتح تحت ظروف الجفاف: إن العوامل التي تؤمن استمرار انفتاح المسامات وفقد الماء بالتبخر - نتح تحت ظروف الإجهاد المائي سوف تضمن استمرار إنتاج المادة الجافة، لأن عملية فقد الماء بالنتح تترافق مع دخول غاز الكربون (CO₂) عبر المسامات، ما يؤدي إلى إتاحة غاز الفحم اللازم لعملية التمثيل الضوئي وتصنيع المادة الجافة. إذا يمكن القول مجازاً: إن النباتات غالباً ما تفقد الماء كضريبة للحصول على غاز الفحم اللازم لتصنيع المادة الجافة خلال عملية التمثيل الضوئي. ولكن خلال كامل موسم النمو وتحت ظروف شح المياه، فإن عملية ضبط optimization وليس فرط Maximization استهلاك الماء هي الأساس في ضمان استمرار إتاحة الماء خلال مراحل النمو المختلفة، وخاصة خلال المراحل الأخيرة من حياة النبات، مثل مرحلة امتلاء الحبوب Grain filling stage، حيث يحدد توافر المياه بشكل كبير إنتاجية المحاصيل الحقلية، لما للماء من دور مهم في نقل نواتج التمثيل Photo-assimilates من المصدر (الأوراق) إلى المصب (الثمار)، لزيادة وزن الحبوب ومن ثم الغلة الاقتصادية النهائية، في حين تؤدي زيادة معدل فقد الماء بالنتح إلى استهلاك الماء المتاح بكميات محدودة خلال المراحل الأولى من حياة النبات، فيتعرض النبات إلى إجهاد شديد يعجز معه من متابعة النمو والتطور، وقد يفشل كلياً في إعطاء غلة جيدة. ويمكن أن يتحقق الاستخدام الأمثل لكمية المياه المتوافرة بشكل محدود في التربة إما من خلال ضبط الناقلية المسامية، أي تقليل الناقلية المسامية، أو زيادة المقاومة المسامية Stomatal resistance (r)، وذلك بتقليل درجة انفتاح المسامات، أو من خلال زيادة مقاومة الجذور لتدفق الماء خلالها، وذلك بتقليل أقطار الأوعية الخشبية الناقلة للماء Axial resistance (Passioura, 1983).

انخفاض درجة حرارة المجموع الهوائي Canopy Temperature

Depression: يمكن تقدير التباين الوراثي في معدل فقد الماء بالنتج، ومقدرة النبات على تبريد أجزائه الهوائية، والحيلولة دون ارتفاع درجة حرارة الأوراق تحت ظروف الإجهاد المائي من خلال استشعار درجة حرارة المجموع الهوائي باستخدام جهاز قياس درجة حرارة المسطح الورقي الأخضر، الذي يعمل على مبدأ الأشعة تحت الحمراء Infra-red thermometer gun. وقد استخدمت هذه الطريقة بنجاح في برامج انتخاب القمح، والذرة الصفراء Maize تحت ظروف الإجهاد المائي، حيث أعطى نسل نباتات الذرة الصفراء المنتخبة، وذات الأوراق الأقل حرارة Colder leaves تحت ظروف الإجهاد المائي غلة حبية أفضل بسبب قدرتها على تشكيل مجموعة جذرية أكبر قادرة على استخلاص كميات أكبر من المياه للمحافظة على ضغط الامتلاء داخل الخلايا النباتية، وضمان استمرار انفتاح المسامات وفقد المياه بالنتج، وتبريد النبات، لأن المياه تُفقد على هيئة بخار ماء، ويحتاج تحويل المياه من الحالة السائلة إلى الحالة الغازية إلى طاقة حرارية عالية، كون الحرارة النوعية للماء عالية جداً. بشكل عام، تُعد الطرز الوراثية ذات درجات الحرارة المنخفضة (معدل عالٍ لفقد الماء بالنتج) بالرغم من كون الطرز ذات الحرارة العالية (معدل فقد الماء بالنتج متدنٍ) مفيدة جداً تحت ظروف الإجهاد المائي الشديد، أو عندما تكون كمية المياه المتاحة في قطاع التربة محدودة جداً. عموماً، لا بدّ من الحد من فقد المياه بالنتج من خلال تقليل درجة انفتاح المسامات، لضمان توافرها خلال المراحل التطورية المتقدمة الحرجة جداً من حياة النبات، مثل مرحلة الإزهار والعقد Setting، ولضمان تأمين كمية كافية من المياه خلال مرحلة امتلاء الحبوب، لما للماء من أهمية في نقل نواتج التمثيل من الأوراق إلى الأجزاء الاقتصادية، حيث تحدد إتاحة المياه درجة امتلاء الحبوب، ووزن الألف حبة، والغلة الحبية.

Leaf firing: تُعد الشيخوخة السريعة للأوراق أحد أهم الأعراض المميزة للإجهاد المائي. وتُشير إلى موت الأنسجة النباتية الناجم عن ارتفاع درجة حرارة الأوراق بسبب انغلاق المسامات بشكل كامل وتعطيل

التأثير المبرد Cooling Effect لعملية النتج. وقد تتراوح درجات الحرارة المميتة لأوراق النبات في معظم المحاصيل الحقلية بين 45 – 55 م. ويمكن أن يؤخذ مؤشر احتراق الأوراق كمعيار حسي (بالعين المجردة) بسيط لتقدير حجم الأذى الناتج عن الإجهاد المائي. وقد استخدم مثل هذا المؤشر على نطاق واسع في برامج الانتخاب لتحمل الإجهاد المائي في الذرة الصفراء، والذرة البيضاء. ويمكن تجريب الانتخاب لهذه الصفة في برامج التربية لتحمل الجفاف في القمح والشعير. ولكن يجب اعتماد مثل هذا المؤشر في المراحل الأولى من حياة النبات، حتى لا يتم الخلط بين الشيوخة الطبيعية التي تحدث في المراحل الأخيرة من حياة النبات وتلك الناجمة عن نقص الماء. ولا بد من أخذ بعين الاعتبار الشيوخة الطبيعية عند تسجيل النتائج في حال دراسة تأثير الإجهاد المائي في المراحل المتأخرة من حياة المحصول.

السفا Awns: يختلف معدل التمثيل الضوئي Assimilation rate باختلاف الأجزاء النباتية الخضراء. وبيّنت البحوث في محصولي القمح والشعير أن معدل التمثيل الضوئي في السفا أقل منه في القنايع أو العصافات Glumes، أو الورقة العلمية Flag leaf، ولكن معدل فقد المياه بالنتج من السفا أقل بكثير منه في العصافات، والورقة العلمية، أي أن كفاءة استعمال الماء في السفا أعلى بكثير منها في العصافات والأوراق العلمية. وتبعاً لذلك، تُعد عملية تشكيل صفة السفا الطويلة من الصفات التكيفية المهمة في النجيليات، وتؤدي دوراً حيوياً في زيادة كفاءة استعمال الماء (WUE) بعد الإزهار Anthesis. وتختلف طرز محاصيل الحبوب بشكل كبير في حجم السفا Awn size. وهذه الصفة قابلة للتوريث بسهولة، ويمكن أن تتم عملية الانتخاب لعدد وحجم السفا بالنظر فقط. عموماً، تُسهم السفا بشكل كبير في مدّ الحبوب بنواتج التمثيل الضوئي، وخاصةً خلال الفترة الأخيرة من مرحلة امتلاء الحبوب، لأنها الجزء الوحيد من المصدر الذي يبقى أخضر وفعال في عملية التمثيل الضوئي، وذات كفاءة عالية في استعمال الماء، وهي المصدر الأقرب إلى المصب (الحبوب)، ما يُسهل عملية انتقال نواتج التمثيل الضوئي بكفاءة عالية.

معدل تمثيل الكربون Carbon Assimilation Rate: هناك العديد من المؤشرات الخلوية وتحت الخلوية المرتبطة بشكل مباشر بالمحافظة على معدل التمثيل الضوئي (A) وتصنيع المادة الجافة، مثل كمية ونشاط الأنزيم RuBisco، الذي يتوسط تفاعل إضافة غاز الفحم (CO_2) إلى المستقبل الأولي المركب RuBP في النباتات ثلاثية الكربون، أو كمية ونشاط الأنزيم PEPcase، الذي يتوسط تفاعل إضافة CO_2 إلى المستقبل الأولي المركب فوسفو إينول بيروفات (PEP) في النباتات رباعية الكربون، أو معدل انتقال الإلكترونات في سلسلة نقل الإلكترونات ومعدل تصنيع المركبات الغنية بالطاقة مثل NADPH و ATP التي تُستخدم خلال تفاعلات الظلام في إرجاع غاز الفحم إلى مركبات عضوية، ولكن لا يمكن اعتماد مثل هذه المؤشرات في برامج الانتخاب تحت ظروف الإجهاد المائي، بسبب صعوبة عملية القياس وبطئها. ويمكن الاعتماد على بعض الأجهزة الحديثة مثل جهاز قياس التمثيل الضوئي المحمول (IRGA) الذي يسمح وبشكل سريع في قياس عدد كبير من المؤشرات في الحقل مثل، معدل التمثيل الضوئي، والنتح، وتركيز CO_2 داخل الأوراق (Ci)، ودرجة حرارة الأوراق، إلخ، وكذلك جهاز قياس الإشعاع المنبعث من الكلوروفيل Chlorophyll fluorescence meter، الذي يُعطي فكرة سريعة عن كفاءة النظام الضوئي الثاني في الاستفادة من الأشعة الضوئية المُحرَّضة Excitation energy وبالتالي كفاءة التمثيل الضوئي. ومن أهم المؤشرات الحديثة جداً التي تُعبّر عن كفاءة استعمال الماء، هي نسبة الكربون النظير في الأوراق Leaf isotopic carbon ratio ($\Delta\%$). وتُعد من المؤشرات المهمة جداً في الانتخاب لصفة كفاءة استعمال الماء (WUE) تحت ظروف شح المياه (Hubick et al., 1986). ومن أهم مميزات هذا الأسلوب في الانتخاب، أنه يُعطي فكرة عن سلوك النبات واستجابته خلال كامل موسم النمو، ويُعطي فكرة عن كفاءة استعمال الماء في الطرز، ولو لم تتعرض للإجهاد المائي. ولكن ما يعيب هذا الأسلوب، أنه يحتاج إلى أجهزة لقياس C^{13}/C^{12} وهي غالية الثمن جداً، وغير متوفرة لدى مربّي النباتات في العديد من الدول، وهذا ما يحد من إمكانية استعماله على نطاق واسع في برامج

التربية. وبيّنت العديد من الدراسات وجود فروقات معنوية في قيمة $(\Delta = C^{13}/C^{12})$ ، وهذا ما يجعله من المؤشرات المهمة جداً في الانتخاب.

معامل الحصاد (Harvest Index (HI): يُمثل معامل الحصاد في محاصيل الحبوب Grain Crops، نسبة وزن الحبوب إلى الوزن الكلي للمجموع الهوائي. ويتأثر معامل الحصاد بحجم الأجزاء الثمرية، أو ما يُسمّى بقوة المصب Sink strength (حجم $\times$ عدد الثمار أو الحبوب)، ويتأثر أيضاً بمعدل وطول فترة توزيع نواتج التمثيل الضوئي بين الأجزاء المختلفة من النبات، فكلما كانت كمية المادة الجافة المُسَخَّرَة لنمو الأجزاء الثمرية أكبر كان عدد الحبوب ووزنها أكبر، وتقل غلة المحصول الحبية عندما يُسَخَّر النبات جزءاً أكبر من المادة الجافة لنمو المجموعتين الهوائية والأرضية، وهذا يُسمّى اصطلاحاً Partitioning efficiency. وكلما كانت كمية المادة الجافة المنقولة من الأوراق (المصدر) Source إلى الثمار (المصب) Sink خلال فترة امتلاء الحبوب أكبر خلال وحدة الزمن ازدادت درجة امتلاء الحبوب ووزن الألف حبة، ما يؤدي إلى زيادة الغلة الحبية، ويُسمّى هذا المفهوم اصطلاحاً كفاءة النقل Translocation efficiency. عموماً، تحت ظروف الإجهاد المائي فإنَّ الطرز الوراثية التي تتمتع بكفاءة تسخير أكبر باتجاه الأجزاء الثمرية، ستكون أقدر على إعطاء غلة حبية أكبر، أي أكثر قدرة من وجهة نظر اقتصادية على تحمل الجفاف.

سماكة السوق Stem thickness: يتحدد الوزن النهائي للحبوب في معظم المحاصيل النجيلية بمعدل التمثيل الضوئي في الأوراق العلمية، والأجزاء الخضراء الأخرى في السنبل Inflorescence، وأيضاً بمعدل نقل نواتج التمثيل المدخّرة في الساق إلى الحبوب. وتُشير العديد من الدراسات إلى وجود تباين ملموس في مساهمة المدخّرات المخزونة في السوق في امتلاء الحبوب. وعندما يتراجع معدل التمثيل الضوئي، وتصنيع المادة الجافة في الأوراق العلمية بفعل الإجهاد المائي خلال فترة امتلاء الحبوب Grain filling stage فإنَّ عملية نقل Mobilization المدخّرات الغذائية المخزونة في الساق إلى

الحبوب ستكون من أهم العوامل المحددة لوزن الألف حبة والغلة الحبية (Blum, 1988)، لأن عملية نقل نواتج التمثيل الضوئي من السوق إلى الحبوب من أكثر العمليات الفيزيولوجية تحملاً للجفاف. إذاً، كلما ازدادت كمية نواتج التمثيل الضوئي المخزنة في السوق، وازداد معدل نقلها من الساق إلى الحبوب، ازدادت قيمة معامل الحصاد (HI) تحت ظروف الإجهاد المائي. وقد وجد أن غلة العديد من محاصيل الحبوب تحت ظروف الإجهاد المائي مرتبطة بشكل إيجابي مع مقدار التراجع في وزن الساق، كمؤشر على معدل تصدير المدخرات الغذائية.

المقدرة على استعادة النمو Recovery growth: إن من أهم الصفات التي تُعبّر عن مقدرة الأنواع النباتية، أو الأصناف على التحمل هي القدرة على استعادة النمو بعد تعرّضها للإجهاد المائي الشديد، وإعطاء غلة حبية جيدة. ولكي يتمكن النبات من استعادة النمو بعد زوال فترة الإجهاد المائي الشديد Severe water stress وعودة الظروف البيئية إلى طبيعتها (توافر المياه) لا بدّ من أن تبقى مراكز النمو الجنينية والخلايا النباتية بشكل عام على قيد الحياة، لأنّ الخلايا التي ستموت أثناء التعرض للإجهاد المائي ستكون عاجزة على استعادة النمو بعد إعادة ترطيب النباتات. ويعتقد أن آلية التعديل الحلولي يمكن أن تؤدي دوراً وقائياً *Protective role* مهماً من خلال المحافظة على امتلاء الخلايا النباتية. وتعدّ الذائبات العضوية المصنّعة أيضاً مصدراً جيداً للكربون اللازم لإقلاع النمو من جديد. وكلّما كانت المقدرة على استعادة النمو أكبر، كان النبات أقدر على تعويض التراجع الحاصل في النمو خلال فترة الإجهاد المائي، ما يمكنه من تشكيل مسطح خضري أكبر، أي ستكون نسبة الانخفاض في حجم المسطح الأخضر الفعّال في عملية التمثيل الضوئي أقل بالمقارنة مع النباتات المروية (الشاهد)، ما يؤدي إلى تصنيع كمية أكبر من المادة الجافة، وإعطاء غلة حبية أكبر. غالباً ما يُلاحظ بأن الطرز الوراثية المتأخرة بالنضج *Late-maturing genotypes*، أو النباتات غير محدودة النمو *Indeterminate growth habit* ستكون أقدر على استعادة النمو تحت ظروف شح المياه بالمقارنة مع الطرز المبكرة بالنضج أو محدودة النمو. ولكن

تتميز الطرز الوراثية المبكرة بالنضج بالقدرة على الهروب من الجفاف الذي يمكن أن يحصل خلال المراحل الأخيرة من حياة النبات Terminal stress، بالإضافة إلى قلة متطلباتها المائية في معظم مراحل نموها، ولكن من ناحية أخرى، فإن الطرز المتأخرة بالنضج أفضل تحت ظروف الإجهاد المائي الذي يحدث خلال منتصف موسم النمو Mid-season stress، ويتبعه فترة توافر لمياه الأمطار خلال المراحل الأخيرة من موسم النمو، حيث تمتلك مثل هذه الطرز الوقت الكافي لاستعادة النمو وتشكيل مسطح ورقي أخضر كافٍ. وإذا ما طالت فترة التعرض للإجهاد المائي، يمكن أن تحدث استعادة النمو في ظروف بيئية قد تكون غير مناسبة لتلك المرحلة من النمو (حرارة، طول فترة ضوئية).

التأثيرات الضارة المختلفة للإجهاد المائي Deleterious Effects of Water Stress

الامتلاء والنمو Turgor and Growth: إن نمو النبات هو حصيلة انقسام واستطالة غير عكوسة للخلايا النباتية، ويسبب الإجهاد المائي تراجعاً في النمو، بسبب تراجع معدل تثبيت الكربون وإنتاج المادة الجافة، وتدني وتيرة انقسام الخلايا النباتية واستطالتها. ويكمن التأثير المباشر للجفاف في تمدد جدر الخلايا النباتية Cell wall expansion، حيث تتضمن استطالة الخلايا قابلية جدرانها على التمدد Extensibility تحت تأثير ضغط الامتلاء Turgor pressure. وبذلك فأي تراجع في ضغط الامتلاء نتيجة اختلال توازن محتوى النبات المائي يمكن أن يؤدي إلى تراجع النمو أو حتى توقفه بشكل كامل في النباتات المجردة مائياً. ويمكن أن يُعبر عن معدل نمو الخلية النباتية (Gr) كعلاقة بين ضغط الامتلاء (P) ومعامل المطاطية Extensibility coefficient (Ø) بالمعادلة الآتية: $Gr = \text{Ø} (P - Y)$ ، حيث تمثل (Y) العتبة الحرجة من ضغط الامتلاء الذي تبدأ عنده جدران الخلايا النباتية بالتمدد. يتضح من المعادلة أن معدل نمو الخلية يتراجع بتراجع قيمة ضغط الامتلاء (P)، ولكن يمكن أن يستمر معدل نمو الخلية إما بزيادة

قيمة (θ)، أو خفض قيمة (Y) وهذا يضمن توليد تدرج كبير في الجهد المائي Water potential gradient عبر التربة فالنبات فالوسط المحيط Soil-plant- atmosphere (SPAC) مع تبذل طفيف في محتوى الماء النسبي، فتزداد بذلك المقدرة على استخلاص ماء التربة من الأتربة الجافة. وبناءً على ذلك يمكن القول: إن تراجع معدل النمو لا يمكن أن يُعزى فقط إلى تدني ضغط الامتلاء بسبب الجفاف، فيمكن أن يحدث تراجع في معدل النمو دون أن يحدث تراجع ملحوظ في ضغط الامتلاء، كما في حال النباتات التي تمتلك آلية التعديل الحلولي. وبين (Boyer 1968) توقف استطالة أوراق عباد الشمس Sunflower عندما انخفض جهد الورقة المائي إلى ما دون 3.8- باراً، وضغط الامتلاء إلى ما دون 6.8- باراً. وتُعد المجموعة الهوائية أكثر حساسية للإجهاد المائي من المجموعة الجذرية. ويتجلى التأثير الضار للإجهاد المائي عند حدوثه خلال المراحل الحرجة Critical stages من حياة النبات (مرحلتي الإزهار، وامتلاء الحبوب). وتُعد كل من مرحلة الإنبات، ومرحلة تشكل الأعضاء الزهرية والتلقيح والإخصاب من أكثر المراحل الحرجة Critical stages في حياة النبات. ويمكن أن يُسبب الجفاف تساقط جوزات القطن، كما يُسبب الإجهاد المائي الشديد خلال وقت ظهور الأرقام (شيشول) في العرائيس أو النورة المؤنثة، وخلال فترة نضج المأبر في النورة المذكرة تخفيضاً كبيراً في غلة محصول الذرة الصفراء، نتيجة زيادة طول الفاصل الزمني بين ظهور النورات المذكرة والنورات المؤنثة.

آلية التبادل الغازي Gas Exchange Dynamics: عند توافر الضوء، تبدأ المسامات بالانفتاح لتفقد المياه بفعل عملية النتج. ويتوقف طبعاً معدل فقد المياه بالنتج على درجة تشبع الوسط المحيط ببخار الماء، ودرجة حرارة الوسط المحيط، وسرعة الرياح، وشدة الإشعاع الشمسي، حيث تحدد هذه العوامل قيمة فرق التدرج في ضغط بخار الماء بين الأوراق والوسط المحيط المائي Leaf to air vapor pressure difference (VPD). ويصل محتوى الأوراق المائي إلى حده الأدنى، عندما يكون معدل النتج في حده

الأعظمي، وذلك خلال فترة منتصف النهار. وعادةً، تستجيب المسامات للتبدلات في علاقات النبات المائية، حيث تنغلق المسامات عندما يتراجع الجهد المائي في الأوراق. وتتوقف درجة حساسية المسامات واستجابتها للرطوبة النسبية الخارجية على النوع النباتي. وبما أن المسامات Stomata هي المعابر التي يلج/يمر من خلالها غاز الفحم إلى داخل الأوراق، فإن التبدلات التي يُسببها الإجهاد المائي في درجة انفتاح المسامات، سوف تنعكس سلباً على معدل امتصاص CO_2 ، وكمية غاز الفحم الواصلة إلى مراكز التثبيت في الصّانعات الخضراء، ما يؤدي إلى تراجع كمية المادة الجافة المصنّعة نتيجة انخفاض معدل التمثيل الضوئي Assimilation rate، ويتبّاطأ تبعاً لذلك نمو النباتات، وتقل كمية المادة الجافة الكلية المصنّعة والمتاحة خلال مرحلتي الإزهار وامتلاء الحبوب، الأمر الذي يؤثر سلباً في عدد الحبوب المتشكلة في النبات، أو وحدة المساحة من الأرض، ويتراجع متوسط وزن الحبة/البذرة الواحدة، ما يؤدي إلى تراجع غلة الأنواع المحصولية المزروعة الإنتاجية Economic yield. ويُعد تبعاً لذلك تحسين تحمل الجفاف مع المحافظة على الكفاءة الإنتاجية في الطرز الوراثية لمختلف محاصيل الحبوب Cereals (قمح Wheat، شعير Barley، ذرة صفراء Corn، ذرة بيضاء Sorghum، رز Rice...الخ) مهم جداً، لأنها تُسهم في تأمين نحو 80% من إنتاج الغذاء في العالم. توضح المعادلة المقترحة من قبل Passioura (1983) أهم العوامل الفيزيولوجية المحددة لإنتاجية المحاصيل الحقلية تحت ظروف شح المياه:

$$YE = Ea \times WUE \times HI$$

حيث:

YE: غلة المحصول الاقتصادية Economic yield.

Ea: الفقد الفعلي للمياه بفضل عملية النتج (الماء المستخدم من قبل المحصول).
WUE: كفاءة استعمال المياه، HI: معامل الحصاد Harvest Index. يتضح مما سبق، أن تحمل الجفاف (حسب مفهوم إنتاجية المحصول) مرتبط بشكل موجب مع كل من معدل فقد الماء بالنتج (Ea)، وكفاءة استعمال الماء (WUE)، ومعامل الحصاد (HI). عموماً، عندما لا يكون الإجهاد المائي

شديداً، أو عند إتاحة الماء بشكل جيد، فغالباً ما ترتبط زيادة الإنتاج بزيادة معدل فقد الماء بالنتح.

تأثير الإجهاد المائي في تركيب النبات: يُسبب الإجهاد المائي تراجعاً في كل من المساحة الورقية، وحجم الخلية، والفراغ الداخلي، ويزداد تشكل الكيوتين والأوبار، وكثافة العروق، وتكرار المسامات (عدد المسامات في وحدة المساحة الورقية)، وسماكة كل من النسيج المتوسط الإسفنجي والعمادي في الأوراق. ويتمخض عن ذلك الحصول على مجموع خضري سميك وجليدي الملمس، تغطيه طبقة سميكة من الكيوتين، وهذا ما يُدعى بالطراز الجفافي *Xeromorphic type*. وإن التحورات ذات الطراز الجفافي في الأوراق ليست مقتصرة على أوراق النباتات النامية في البيئات الجافة *Dry lands*، ولكن يمكن أن تُشاهد حتى في الترب الغدقة، لأن المياه الزائدة تؤدي إلى تعفن الجذور، وطرد غاز الأوكسجين من الفراغات البينية اللازم لتنفس الجذور، ما يؤدي إلى اختناقها. يُسبب كل ذلك تراجعاً في كمية المياه الممتصة، وتصبح غير كافية لتعويض المياه المفقودة بفعل عملية النتح، فيتعرض النبات لإجهاد الجفاف، وانخفاض محتوى المياه في خلاياه، فيصاب بالذبول *Wilting*.

انقسام الخلايا Cell Division: يتمثل التأثير الضار للإجهاد المائي في الأنسجة الجنينية، في خفض معدل تصنيع الأحماض النووية (DNA, RNA)، وتصنيع المواد الداخلة في تركيب جدر الخلايا الجديدة. ويوجد تباين وراثي *Genetic variability* في درجة حساسية الأنسجة الجنينية للجفاف. ويبدو أن انقسام الخلايا النباتية أقل تأثراً بالإجهاد المائي من استطالتها.

تأثير الإجهاد المائي في البروتوبلاسم: إن معظم التأثيرات الضارة الناجمة عن نقص المياه عدا تلك المترتبة بشكل مباشر من انخفاض ضغط الامتلاء، هي بسبب جفاف البروتوبلازم. لأن إزالة جزء من المياه المحيطة بجزيئات البروتين يمكن أن يحدث تبدلات في طرز تشكل البروتينات، وهذا يؤثر سلباً

في نفاذية الأغشية السيتوبلاسمية، ودرجة تميؤ (حلمهة) الأنزيمات ولزوجة البروتينات، ومن ثم فعالية هذه الأنزيمات *Enzyme activity*. وبيّنت التجارب أنّ حدوث تبدلات بسيطة نسبياً في الجهد الحولي، سببت تبدلات كبيرة في تركيب البروتينات ونشاط الأنزيمات. وحسب نظرية Stocker، فإنّه في المراحل الأولى من تعرض النباتات للجفاف سوف يحدث تراجع في لزوجة البروتوبلازم وتزداد النفاذية للماء واليوريا والجليسرين، ويرتفع معدل تحلل البروتينات والتنفس، ولكن إذا ما استمرت فترة الإجهاد المائي لعدة أيام، فسوف تزداد لزوجة البروتوبلازم، وتقل النفاذية للماء وتراجع بعض العمليات الفيزيولوجية المهمة، مثل التنفس *Respiration*.

تأثير الجفاف في عمليتي التمثيل الضوئي والتنفس: يُسبب الجفاف تراجعاً في عملية التمثيل الضوئي بسبب:

1. تراجع حجم المسطح الورقي الأخضر الفعّال في عملية التمثيل الضوئي، نتيجة تراجع معدل انقسام خلايا الأوراق واستطالتها.
2. انغلاق المسامات: حيث يعتمد النبات تحت ظروف الإجهاد المائي بهدف المحافظة على حالة امتلاء الخلايا النباتية إلى تصنيع حمض الأبسيسيك (ABA) في الجذور، الذي ينتقل مع تيار الماء إلى الأوراق، ويحث المسامات على الانغلاق للحد من فقد الماء بالنتح ولكن يحد انغلاق المسامات بدوره من دخول غاز الفحم CO_2 لسير عملية التمثيل الضوئي، وإنتاج المادة الجافة اللازمة لنمو النبات وتطوره.
3. تراجع النشاط الأنزيمي: يُسبب الجفاف تراجعاً في النشاط الأنزيمي، وخاصة الأنزيمات المهمة في عملية التمثيل الضوئي، مثل RuBisco الذي يتوسط تفاعل إضافة غاز الفحم CO_2 إلى المستقبل الأولي في النباتات ثلاثية الكربون (C_3)، المُسمّى Ribulose 1,5bi-p، وكذلك أنزيم PEP Corboxylase في النباتات رباعية الكربون الذي يتوسط تفاعل ضم غاز الفحم CO_2 إلى المستقبل الأولي والمُسمّى فوسفوإينول بيروفات (PEP).

وَيُسَبَّب الإجهاد المائي تراجعاً في نشاط أنزيم Nitrate reductase وتنخفض نتيجة ذلك عملية تثبيت الأزوت الجوي.

4. تراجع محتوى الخلايا المائي: تصل النباتات في حالة الجفاف الشديد إلى حالة الذبول الدائم، وطبعاً أثناء عملية التمثيل الضوئي لا بد من توافر الماء الذي تتم أكسدته ضوئياً لإنتاج الإلكترونات (e^-) اللازمة لتعويض الإلكترونات المفقودة من النظام الضوئي الثاني (PSII) بالإضافة إلى أهمية البروتونات (H^+) الناتجة من أكسدة الماء والمترابطة في الجزء الداخلي لغشاء الـ Thylacoid في توليد فرق في الجهد الكيميائي على جانبي الغشاء، الذي يُعد بالإضافة إلى التدرج الكهربائي مهماً جداً في تصنيع المركب الغني بالطاقة ATP اللازم خلال عملية تثبيت غاز الفحم خلال تفاعلات الظلام ضمن الستروما Stroma في الصنعة الخضراء. عموماً، ينجم التأثير الضار للإجهاد المائي في عملية التمثيل الضوئي أساساً من العوامل المسامية (انغلاق المسامات)، وليس من التأثير المباشر للجفاف في آلية التمثيل الضوئي، وخاصةً خلال المراحل الأولى للجفاف Drought. وما يدعم ذلك، أن معدل كل من النتج والتمثيل الضوئي يتراجعان بالمقدار نفسه، فهذا يعني أن درجة انفتاح المسامات هي التي تُحدد كمية غاز الكربون الداخلة وبالتالي كمية CO_2 المثبتة بفعل عملية التمثيل الضوئي (Jensen et al., 1989). ويسبب الإجهاد المائي ازدياداً أولياً مؤقتاً في معدل التنفس نتيجة زيادة كمية المواد المستخدمة في التنفس نتيجة تحلل النشاء إلى سكر، ويتراجع معدل التنفس عندما تشتد حدة الإجهاد المائي. ولكن يتراجع معدل التنفس بوتيرة أقل من تراجع معدل التمثيل الضوئي ما يؤدي إلى انخفاض ملحوظ في صافي التمثيل الضوئي Net Assimilation Rate (NAR). ويزداد التنفس عندما ينخفض محتوى الرطوبة في النبات إلى 30% وتستمر عملية التنفس بالازدياد إلى أن يصل تراجع الرطوبة في النبات إلى 50-60% لتبدأ بعد ذلك سرعة التنفس بالانخفاض عن معدلها.

الإجهاد المائي ونقل نواتج التمثيل الضوئي: ينخفض معدل نقل نواتج التمثيل الضوئي في النباتات المعرضة للإجهاد المائي. وتتأثر عملية نقل المركبات العضوية من المصدر (الأوراق) إلى المصب (الثمار) بشكل أكبر من عملية تصنيع وتشكيل هذه المركبات. ويؤدي تراجع معدل نقل نواتج التركيب اليخضوري مثل السكريز في السيتوبلازم، والنشاء في الصانعة الخضراء إلى تراكم هذه النواتج، فيؤثر تراكمها سلباً في عملية التمثيل الضوئي End product inhibitory effect. وبيّنت التجارب انخفاض معدل نقل نواتج التمثيل الضوئي الموسومة بالكربون المشع (C_{14}) خارج أوراق عباد الشمس بمقدار الثلث، عندما انخفض الجهد المائي (Ψ_w) من -15 إلى -12 بار. عموماً، يُعزى تفوق بعض الأنواع النباتية، أو الأصناف ضمن النوع الواحد في إعطاء غلة جيدة ضمن ظروف الإجهاد المائي إلى كفاءتها في المحافظة على معدل نقل نواتج التمثيل الضوئي إلى الثمار، ما يزيد من درجة امتلاء الحبوب/البذور، ووزن الألف حبة/بذرة.

الفصل السابع

تأثير الإجهاد الملحي في نمو وتطور الأنواع المحصولية
والصفات المرتبطة بالتحمل

Effect of Salinity Stress on Growth and Development of Crops and the Tolerance Associated Traits

تغطي المحيطات نحو 70% من سطح الأرض، وتُشكل محلولاً ملحيّاً ذا جهد حلولي يعادل -2 ميكاباسكال، وهي مستمدة بشكل أساسي من الصوديوم والكلور التي تُشكل قرابة 0.5 مولر Na^+ و 0.6 مولر Cl^- (Hodgman, 1952). وتتملح معظم الأراضي الزراعية المروية بدرجاتٍ مختلفة الشدة، تتوقف على كمية الأملاح الذوّابة Soluble salts المنحلة في مياه الري. عموماً، يترتب على جميع النباتات سواءً كانت برية أو مزروعة أن تتعامل مع البيئات المتملحة. تُسبب البيئات المتملحة نوعين أساسيين من الإجهادات:

1- إجهاد حلولي Osmotic stress.

2- السمية الأيونية Ionic toxicity.

الإجهاد الحلولي Osmotic stress: عادةً ما يتعادل الجهد المائي للخلايا النباتية، أو يصل إلى حالة الاتزان مع الجهد المائي للبيئة أو الوسط الذي توجد فيه. وتُعطى العلاقات المائية لكل من الخلايا النباتية والوسط الذي توجد فيه بالعلاقة الآتية (Salisbury and Ross, 1992):

$$\psi_w^o = \psi_w^i = \psi_\pi^i + \psi_p$$

حيث: ψ_w^o الجهد المائي الخارجي (الوسط المحيط).

ψ_w^i الجهد المائي الداخلي (داخل الخلايا النباتية).

ψ_π^i الجهد الحلولي Solute potential داخل الخلايا النباتية.

ψ_p جهد الامتلاء Turgor potential.

يتوقف الجهد المائي في البيئة المتملحة على تركيز الأملاح المنحلة. وفي حال وجود تركيز مرتفع من الأملاح الذوابة في محلول التربة Soil solution أعلى من تركيز الذائبات داخل الخلايا النباتية سوف يقل فرق التدرج في الجهد المائي Water potential gradient بين النبات والوسط المحيط، فيتباطأ معدل تدفق الماء إلى النبات ويقل معدل امتصاص الماء، فيتراجع محتوى الخلايا النباتية المائي، ومن ثم ضغط الامتلاء Turgor pressure، ما يؤدي إلى تراجع معدل استطالة الخلايا النباتية Cell expansion ونمو النبات بشكل عام، لأن ضغط الامتلاء ضرورياً لحدوث النمو، كما هو مبين في المعادلة الآتية (Cossgrove, 1989):

$$Gr = m (\psi_p - y)$$

حيث: Gr: معدل النمو Growth rate، m: مطاطية جدران الخلية النباتية، y: جهد الامتلاء الحرج لاستطالة الخلية النباتية.

يُلاحظ مما تقدم، أنه يمكن أن يتوقف نمو النبات تحت ظروف الإجهاد الملحي إذا لم يتمكن النبات من تنظيم جهد الامتلاء، بحيث يحافظ على الحد الأدنى الحرج من جهد الامتلاء اللازم لاستطالة الخلايا النباتية Cell enlargement. ويتضح من المعادلة السابقة أن الطرز المحتملة للملوحة يمكن أن تحافظ على استطالة خلاياها، إما عن طريق تنظيم ضغط الانتباج من خلال تصنيع الذائبات العضوية التوافقية، وكذلك الاستفادة من الذائبات المعدنية (التعديل الحولي). أو عن طريق زيادة مطاطية جدران الخلايا النباتية، فتخلق بذلك وبشكل مستمر فرقاً في الجهد المائي بين النبات والوسط المحيط يسمح بتدفق الماء بشكل مستمر إلى داخل الخلايا النباتية، لأن المطاطية العالية تعني إمكانية إيجاد متسع وحيز جديد لاستقبال كمية جديدة من الماء، تماماً مثل مبدأ البالونة التي تسمح مطاطية جدرانها بملئها بكميات كبيرة من الماء، أو عن طريق تقليل قيمة الحد الأدنى الحرج لحدوث الاستطالة (y).

تنظيم ضغط الامتلاء Turgor regulation

وصف (1980) Bisson and Gutknecht تسلسل الأحداث التي تتم في الخلايا النباتية عند تملح محلول التربة، أو تراجع جهد المائي (ψ_w^0) على النحو الآتي:





انتقال الماء من الوسط الخارجي إلى داخل الخلية النباتية.



يستعيد النبات ضغط الامتلاء.

يتضح مما تقدم، أن قدرة طراز نباتي ما على تحمل الملوحة، والمحافظة على ضغط الامتلاء يتوقف على:

- 1- وجود المستشعرات لتراجع ضغط الامتلاء Turgor sensors في الأغشية السيتوبلازمية لتنبيه الخلية النباتية إلى الخلل الحاصل.
- 2- امتلاك النبات القدرة الوراثية على تصنيع الذائبات العضوية التوافقية. وتتوقف درجة التحمل على كمية الذائبات العضوية المصنعة، وكذلك القدرة على الاستفادة من الذائبات المعدنية، مثل شوارد البوتاسيوم (K^+)، والصوديوم (Na^+)، والكلور (Cl^-) وحصرها في الفجوات. إذا يؤدي أيضاً عدد الفجوات Vacuoles، وحجمها دوراً مهماً في تحديد درجة تحمل الملوحة.

الذائبات المستعملة في تنظيم ضغط الامتلاء في النباتات

تتراكم في الخلايا النباتية خلال مرحلة تنظيم ضغط الامتلاء العديد من الذائبات العضوية وكذلك الشوارد المعدنية، وخاصة الصوديوم Na^+ ، والبوتاسيوم K^+ ، والكلور Cl^- . وتعتمد بعض النباتات المحبة للملوحة Halophytes على ضبط محتوى خلاياها من الذائبات معتمدةً بشكل رئيس على الشوارد المعدنية. فتعمل على سبيل المثال نباتات النوع *Suaeda* *maritime* المزروعة في محلول ملحي ذي جهد حلولي يعادل تقريباً (370 mM NaCl) (- 1.76 Mpa) على المحافظة على الجهد الحلولي ($\psi\pi$) في أوراقها عند -2.5 Mpa. ويُسهّم ملح الطعام (NaCl) بنحو 93 % من الأملاح المتراكمة. ويُعد ملح كلوريد البوتاسيوم (KCl) الذائب الرئيس

المتراكم والمستعمل في ضبط وتنظيم ضغط الامتلاء في الخلية النباتية. وتشكل الذائبات العضوية Organic solutes في الأنواع النباتية الأخرى الجزء الأكبر من المواد المستخدمة في التنظيم الحلولي Osmotic adjustment (Gorham et al., 1985). ولكن يُستهلك جزء كبير من المادة الجافة المُصنَّعة بعملية التمثيل الضوئي في تصنيع الذائبات العضوية المستخدمة في التعديل الحلولي. فلكي تتكيف النباتات مع محلول ملحي تركيزه 100 mM NaCl باستخدام السكريات السداسية كذائبات عضوية، فإنها تحتاج إلى 20-30% من كامل المادة الحية Biomass المُصنَّعة من قبل النبات. وصحيح أن التنظيم الحلولي باستعمال الشوارد المعدنية لا يحتاج إلى طاقة ضوئية، أو استهلاك للمادة الجافة المُصنَّعة، إلا أن الارتفاع الزائد لتركيز الشوارد المعدنية له تأثيرات مثبطة في العديد من العمليات الحيوية المهمة في السيتوبلازم. إذاً، يقتصر الاعتماد على الذائبات المعدنية في التنظيم الحلولي على الفجوات Vacuoles دون السيتوبلازم. وحتى في النباتات التي تحتوي على نسبة كبيرة من الفجوات، فإن التعديل الحلولي في السيتوبلازم يعتمد على الذائبات العضوية، لأن وجودها بكميات كبيرة في السيتوبلازم لا يُسبب تأثيرات ضارة بالمقارنة مع الذائبات المعدنية السامة.

تجميع الذائبات العضوية في السيتوبلازم

تدل الكثير من البحوث على أن تراكم الذائبات العضوية في النباتات التي تمتلك فجوات استجابةً للإجهاد الملحي يتم في السيتوبلازم والمكونات السيتوبلازمية حصراً. وتؤدي هذه المركبات دوراً بالغ الأهمية في وقاية المكتنفات الخلوية الحساسة، مثل الصّانعات الخضراء من التأثير الضار لوجود تركيز مرتفع من الأملاح. وبين (Hall et al., 1978) أن الجلايسين بيتين يُصنع ويُجمع، ويقتصر تراكمه على السيتوبلازم فقط في نبات *S. maritima* تحت ظروف الإجهاد الملحي.

سمية الملوحة Salt toxicity

يُعد ملح كلور الصوديوم (NaCl) أهم مكونات البيئة المتملحة. وإنَّ استخدام كلوريد الصوديوم من قبل الخلايا النباتية كوسيلة للتنظيم الحولي محدودة بسمية وجود تركيز مرتفع من هذا الملح في الخلايا النباتية. وإنَّ السمية الناجمة عن وجود تركيز مرتفع من ملح NaCl في السيتوبلازم أمر شائع في كل حقيقيات النوى ومعظم البكتيريا. والاستثناء الوحيد بين الكائنات الحية هي البكتيريا المحبة للملحة Halobacteria، التي تستطيع أن تُجمع وتُراكم تراكيز مرتفعة من شوارد الكلور والبوتاسيوم (K^+ , Cl^-) تصل لعدّة مولات في اللتر، ولكن ليس من شوارد الصوديوم (Na^+). حيث تتركز هذه الأملاح في سيتوبلازم هذه البكتيريا، وأصبحت الأنزيمات فيها متكيفة مع وجود تراكيز مرتفعة جداً من هذه الأملاح في السيتوبلازم دون أن تتخرب. وبشكل معاكس لما وُجد في مثل هذه البكتيريا، فإنَّ معظم الأنزيمات المستخلصة من النباتات المحبة للملحة حساسة للملوحة، حيث تمَّ تثبيط فعالية هذه الأنزيمات بشكل كبير عندما وضعت في أنابيب اختبار تحتوي على محاليل ملحية ذات تراكيز ماثلة لتلك المحاليل التي تُعد مناسبة لنمو النباتات المحبة للملحة وتطورها (Billard and Boucaud, 1980). وقد وضّح الباحثان Cramer et al., (1988) التأثير النوعي الضار Specific harmful effect لملح NaCl، بالإضافة إلى التأثير الحولي Osmotic effect من خلال تجربة بسيطة وأنيقة، حيث درسوا تأثير إضافة كل من سكر المانيتول Manitol وملح NaCl في وسط نمو جذور نبات الذرة الصفراء Corn. وقاموا بمقارنة تأثير كل من سكر المانيتول والملح في نمو الجذور وتطورها. ولاحظوا أنَّه في حال وجود المانيتول كان هناك تراجع أولي في معدل النمو، تبعه استعادة معدل النمو بشكل تدريجي، في حين تراجع معدل النمو في الجذور بمقدار 20%، ولم يتمكن الجذر من استعادة النمو مع مرور الزمن في الوسط الذي أُضيف إليه ملح NaCl. تُشير هذه التجربة بوضوح إلى أنَّ سكر المانيتول أدى إلى تقليل معدل امتصاص الماء نتيجة شد جزئيات الماء في وسط النمو وتقليل كمية الماء الحر المتاح للنبات، ولكن أدى

امتصاص سكر المانيتول مع تيار الماء الداخل عبر الجذور إلى زيادة قيمة الجهد الحلولي (ψ_s) داخل الخلايا النباتية، حيث يمكن للنبات أن يمتص كمية كبيرة منه ويجمعها حتى في السيتوبلازم دون أن يكون له تأثير سام وضار في المكونات الخلوية. وقد أدى وجود تركيز مرتفع من المانيتول إلى جعل الجهد المائي (ψ_m) داخل الخلايا النباتية أكثر سلباً منه في وسط النمو الخارجي، ما أدى إلى استمرار تدفق الماء إلى داخل النبات، وساعد الجذور على استعادة قدرتها على النمو بشكل أفضل، في حين أدى وجود تراكيز مرتفعة من NaCl داخل الخلايا النباتية إلى تخريب البروتينات (الأنزيمات) والمكتنفات الخلوية الحساسة، ما أدى إلى موت الخلايا النباتية، وفشلت الجذور في استعادة نموها.

أساليب تجنب الصوديوم (Na^+) Plant Strategies for Sodium Avoidance

لقد طورت النباتات وسيلتين أساسيتين لتجنب ارتفاع تركيز الصوديوم السام في السيتوبلازم هما العزل في الفجوات Compartmentation، والطرْد أو الطرح Exclusion.

عزل الصوديوم والذائبات العضوية: تنظم معظم الأنواع النباتية المحبة للملوحة ضغط الامتلاء في خلاياها من خلال امتصاص وتراكم ملح NaCl بتركيزات أعلى من تلك الموجودة في الوسط الملحي. ورغم أن العديد من التجارب بينت أن مثل هذه التراكيز الملحية قد سببت تخريباً وتثبيطاً حاداً في فعالية ونشاط العديد من الأنزيمات الضرورية في أنابيب الاختبار، في حين لم يحدث أي شيء لمثل هذه الأنزيمات في أنسجة النباتات النامية في أوساط مملحة بشكل كبير. دفعت هذه النقطة الباحثة إلى اقتراح فكرة عزل هذه الأملاح ضمن الفجوات والحد من تأثيرها الضار في الأنزيمات الموجودة في سيتوبلازم الخلايا النباتية. وتؤدي بالمقابل هذه الأملاح دوراً حيوياً في التنظيم الحلولي. عموماً، تعتمد النباتات بشكل أساسي على الذائبات العضوية التوافقية Compatible organic solutes التي لا تؤثر في وظيفة الأنزيمات في

السيتوبلازم حتى وإن وجدت بتراكيز مرتفعة فيها من أجل التعديل الحلولي، والمحافظة على ضغط الامتلاء في الخلايا النباتية.

Mechanisms of Sodium compartmentation

بيّنت تجربة على أحد طرز الشعير الثنائي الصف *Hordeum distichum* المزروع في وسط ملحي ذي تركيز 1.0 مولر NaCl، أن تركيز شوارد الصوديوم Na^+ في خلايا الأنسجة الميريستيمية (الجينية) الحاوية على الفجوات لم يتجاوز 10 ميلي مولر عند قمة الجذر. وازداد تركيز الصوديوم بشكل سريع بازدياد البعد عن قمة الجذر، وبازدياد عدد الفجوات في الخلايا النباتية، ووصل إلى 65 ميلي مولر على مسافة 2 مم من قمة الجذر، في حين تغير تركيز البوتاسيوم K^+ بشكل معاكس، أي أنه انخفض بالابتعاد عن نهاية الجذر. يُشير هذا بوضوح إلى سمية الصوديوم Na^+ دون K^+ إذا ما وجد بتركيز مرتفع في الخلايا النباتية. وقد قام Harvey et al., (1981) باختبار آلية عزل الصوديوم في الفجوات في خلايا أوراق نبات النوع *S. maritima* النامي في وسط ملحي بتركيز 350 ميلي مولر NaCl. ولاحظوا تراكم كميات كبيرة من Na^+ , Cl^- في الفجوات (565, 388 mM على التوالي)، وتراكيز متدنية نسبياً في السيتوبلازم (21, 109 mM على التوالي)، في حين كان تركيز البوتاسيوم K^+ متماثلاً (16, 24 mM على التوالي) في كلا المكونين الخلويين (السيتوبلازم، والفجوات). ووجدوا أن الذائبات العضوية التوافقية، مثل جلايسين بيتين قد توضع فقط في السيتوبلازم (830 mM)، وساهمت بنحو 75% من الحلولية Osmolality في السيتوبلازم.

آليات نقل الصوديوم Na^+ Transport Mechanisms

تتم عملية انتقال شوارد الصوديوم من الوسط المحيط إلى سيتوبلازم الخلايا النباتية بحسب فرق التركيز Passive transport . ويعتمد هذا على التدرج في الجهد الكهروكيميائي لشاردة الصوديوم، وعلى وجود قنوات تسمح بعبور Na^+ في الأغشية السيتوبلازمية Na^+ channels. ويستطيع Na^+ أن يتراكم في السيتوبلازم ليصل إلى تركيز أكبر بمئات المرات من تركيزه في الوسط المحيط. ولكن مثل هذا التراكم الهائل غالباً ما يُضبط في الطرز المتحملة للملوحة من خلال التحكم بقنوات دخول الصوديوم Na^+ -influx channels، أو من خلال آلية النقل الفعّال Active export من السيتوبلازم إلى الفجوات، وأحياناً يتم نقله وإرجاعه إلى الوسط المحيط. يتم النقل الفعّال لشوارد الصوديوم في الخلايا النباتية بواسطة Na^+/H^+ antiporter (Ratner and Jacoby, 1976). ويتم هذا بواسطة الأنزيم ATPase الذي يتفعّل بتأثير فرق التركيز في أيونات الهيدروجين (H^+) (Pool, 1988). وأثبتت كل الدراسات وجود مثل هذا البروتين الناقل في الأغشية السيتوبلازمية للخلية النباتية وفي أغشية الفجوات Tonoplast في بعض الأنواع النباتية (Mennen et al., 1990)، ولكن وجود مثل هذا الناقل غير شائع في كل الأنواع النباتية. فلم تبين الدراسات وجوده في محصول الذرة الصفراء (*Zea mays*)، والفاصولياء (*Phaseolus vulgaris*)، والقطن (*Gossypium hirsutum*). عموماً، يوجد مثل هذا الناقل Na^+/H^+ antiporter في خلايا الأنواع النباتية التي تتحمل تراكم تراكيز مرتفعة من شوارد Na^+ وذلك من خلال طرحه أو حصره ضمن الفجوات. والنباتات التي تفتقر إلى وجود Na^+/H^+ antiporter عليها أن تنظم تركيز شوارد الصوديوم في السيتوبلازم من خلال طرد شوارد الصوديوم Na^+ exclusion.

القنوات الأيونية وطرد الصوديوم Ion Channels and Sodium Exclusion

لم تبين الدراسات وجود قنوات مرور خاصة بالصوديوم Sodium specific channels في الأغشية السيتوبلازمية للخلايا النباتية. ويبدو أن شاردة الصوديوم تتحرك أو تمر من خلال قنوات دخول الشوارد الموجبة العامة. ويختلف طبعاً معدل النفاذية باختلاف الشوارد (Schachtman et al., 1991). عموماً، إنَّ عملية تنظيم بوابة هذه القنوات والتحكم باختيارية دخول كل شاردة يمكن أن يكون مسؤولاً عن طرد شوارد الصوديوم في العديد من الأنواع النباتية المحتملة للإجهاد الملحي. فغالباً ما يتم في مثل هذه الأنواع وتحت ظروف الإجهاد الملحي إغلاق قنوات دخول الصوديوم Na^+ -influx channels وفتح قنوات خروج الصوديوم Na^+ -efflux channels ، وتكون هناك اصطفاائية أو اختيارية Selectivity تتحكم بدخول Na^+ فتحد من دخول Na^+ وتشجع دخول شوارد البوتاسيوم (K^+) (Haddad and Caudret, 1991). وبيّنت البحوث أن وجود شوارد البوتاسيوم K^+ والكالسيوم Ca^{2+} يقلل من معدل دخول شوارد الصوديوم إلى الخلايا النباتية، ما يقلل من التأثير الضار الناجم من وجود تركيز مرتفع من شوارد الصوديوم في سيتوبلازما الخلايا النباتية، ويُقلل أيضاً مقدار التراجع في الغلة الاقتصادية.

تأثير الملوحة في محتوى البوتاسيوم: تتمثل التأثيرات الضارة Deleterious effects لوجود تركيز مرتفع من الأملاح (NaCl) في التأثير السام نتيجة تراكم Na^+ ، وبسبب تسرب البوتاسيوم K^+ . ويمكن منع حدوث هذين التأثيرين بإضافة الكالسيوم (Ca^{2+}). وبناءً على ما تقدم، يبدو أن وجود الكالسيوم ضروري لتحديد انتقائية كل من البوتاسيوم والصوديوم K^+/Na^+ ، ولاستمرار المحافظة على تركيز مناسب من شوارد البوتاسيوم في الخلايا النباتية. وتحافظ العديد من النباتات وخاصة النباتات المتكيفة مع البيئات العذبة Glycophytes، والمتحملة للملوحة، مثل فول الصويا (*Glycine max*) على محتوى ثابت من K^+ ، أو يمكن أن تزيد من

تركيز البوتاسيوم في حال وجود الملوحة، في حين تفضل الأنواع النباتية الأكثر حساسية في المحافظة على محتوى كافٍ من شوارد البوتاسيوم K^+ في حال وجود تركيز مرتفع من أملاح الصوديوم في وسط النمو. إذاً، تُحدد قدرة النباتات على امتصاص K^+ والمحافظة على مستوى مرتفع منه كفاءتها على تحمل التراكيز المرتفعة من أملاح $NaCl$. ويمكن أن يُفسر التراجع في تركيز البوتاسيوم K^+ الضرر الناجم عن الملوحة، لأن طرز فول الصويا المتحملة للملوحة تكون قادرة على زيادة تركيز K^+ في الأوراق في حال وجود الملوحة، وكذلك طرد شوارد الصوديوم Na^+ بكفاءة أكبر من الطرز الحساسة. وبالمقابل فإن الأنواع النباتية المحبة للملوحة *Halophytes*، مثل *S. maritima*، وكذلك الأنواع المتكيفة مع بيئات المياه العذبة المتحملة للملوحة التي تراكم Na^+ ، مثل البندورة (*Lycopersium perurium*) و *Solanum pennellii*، والذرة البيضاء (*Sorghum bicolor*)، فعادةً ما ينخفض فيها محتوى البوتاسيوم مع ازدياد تركيز الملح الخارجي دون أن يترافق ذلك بحدوث أي ضرر. ويمكن أن يكون هذا التراجع في محتوى البوتاسيوم مرتبطاً مع استبدال البوتاسيوم في الفجوات بالصوديوم. تعتمد المحافظة على محتوى كافٍ من البوتاسيوم تحت ظروف الإجهاد الملحي على امتصاص البوتاسيوم الانتقائي، والاختيارية في امتصاص كل من شوارد Na^+ و K^+ ، وكذلك على احتجازهما في الفجوات، وطبيعة توزيع كل من شوارد Na و K^+ في المجموع الهوائي.

سمية الكلور Chloride toxicity: يُعد الكلور Cl^- من الشوارد السالبة المرافقة لكل من الصوديوم Na^+ والبوتاسيوم K^+ ، لذلك فإن تركيزه في الفجوات، أو السيتوبلازم غالباً ما يُعادل مجموع تركيزي الصوديوم والبوتاسيوم. وتستطيع معظم النباتات تجميع شوارد الكلور في الفجوات، وبالتالي يمكن تفادي الضرر الناجم عنه. ولكن تفتقر العديد من النباتات لوجود Na^+/H^+ antiporter اللازم لطرد الصوديوم إلى داخل الفجوات، لذلك يُعد الصوديوم أكثر أهمية من وجهة نظر السمية بالمقارنة مع الكلور.

طرح الأملاح Salt Secretion: يحمل تيار ماء النتج Transpiration stream الأملاح إلى أجزاء النبات الهوائية بشكل مستمر، وبناءً على ذلك سوف تصل كميات كبيرة من الأملاح إلى أوراق النباتات النامية في البيئات الملحية، وذلك إذا لم تتم عملية طرد هذه الأملاح من المجموع الهوائي. وحتى في الأنواع النباتية المحبة للملوحة، التي لها القدرة على تجميع شوارد الصوديوم والكلور في خلايا أوراقها، فإن كمية الأملاح المحمولة إلى الأجزاء الهوائية غالباً ما تزيد على الكمية اللازمة للتعديل الحلولي، لذلك لا بد من وجود سبيل لطرح الزائد من هذه الأملاح. تتم عملية الطرح بواسطة غدد ملحية متخصصة Salt glands، وتعد من أهم الآليات لإزالة الشوارد المعدنية الزائدة من الأوراق. وتنقسم الغدد الطارحة استناداً إلى قوامها إلى ثلاثة أنواع أساسية:

- 1° - الغدد الطارحة ثنائية الخلية، وهي شائعة في الأعشاب الحولية.
- 2° - الغدد الطارحة عديدة الخلايا، وتلاحظ في الأنواع النباتية ثنائية الفلقة.
- 3° - الشعيرات المثانية Bladder hairs، وتوجد في نباتات العائلة السرمقية *Chenopodiaceae*.

تزيل الغدد الأملاح وتطرحها على سطح الأوراق، في حين تحمل الشعيرات المثانية الأملاح مرسلّة إياها إلى الفجوات المركزية داخل الشعيرات المثانية. ولوحظ وجود تركيز مرتفع من ملح الطعام NaCl في الشعيرات المثانية لنبات الرغل *Atriplex* بالمقارنة مع الوسط المحيط، والأبعد من ذلك فقد كان تركيز الأملاح المطروحة من الغدد الملحية أعلى منه في النسغ الناقص Xylem sap (الشكل، 60).

الشكل رقم (60): يبين أشكال الغدد والشعيرات الطارحة للأملح.

التكيف للملوحة Salt adaptation

إنَّ النقل المرحلي Stepwise transfer للأنسجة النباتية من الأوساط الملحية غير المميّنة إلى التراكيز الملحية المرتفعة، يمكنها من التكيف مع المستويات الملحية العالية المميّنة ويزيد من قدرتها على التحمل. وتمّ استناداً إلى هذه الطريقة عزل السلالات التي أظهرت تحملاً أكبر للملوحة من ضمن العديد من السلالات. وتتراكم أيضاً المركبات العضوية تحت ظروف الإجهاد الملحي، وخاصة البرولين، والسكروروز. وتعتمد بعض الأنواع النباتية، مثل الفصة Alfalfa على البوتاسيوم K^+ كذائبات، في حين يرتبط تحمل الملوحة في التبغ Tobacco مع التراجع في محتوى البوتاسيوم وازدياد محتوى كل من شوارد الصوديوم Na^+ والكلور Cl^- اللذين يتم احتجازهما في الفجوات. ولوحظ في بعض خلايا نباتات التبغ المتكيفة مع الملوحة (428 ميلي مولر $NaCl$)، فقد كان محتوى الفجوات من هذا الملح 780 ميلي مولر من شوارد Na^+ والكلور Cl^- ، في حين لم يتجاوز تركيز الملح في السيتوبلازم نحو 96

ميللي مولر. وكذلك لوحظ أنّ إضافة حمض الأبسيسيك (ABA) زادت من مقدرة خلايا التبغ على تحمل المستويات المرتفعة من الملوحة. عموماً، فإنّ تعريض الأنسجة النباتية أو النباتات الكاملة إلى مستويات ملحية غير مميتة قبل نقلها إلى المستوى الملحي المميت، وكذلك إضافة حمض الأبسيسيك ABA يزيد من مقدرة النباتات على التحمل نتيجة تحفيز النباتات على تصنيع عدد من البروتينات. ويتمثل التأثير الأكثر وضوحاً جرّاء هاتين المعاملتين بتصنيع بروتين ذي وزن جزيئي 26KD. ويبدو أنّ هذا البروتين مرتبط بزيادة المقدرة التكيفية للملوحة. ولوحظ أيضاً زيادة المقدرة التكيفية في النباتات الكاملة، حيث استطاعت بادرات الذرة البيضاء بعمر 8 أيام من التكيف مع الملوحة المرتفعة، وذلك من خلال النمو أولاً في وسط ملحي محرّض وغير مميت (150 mM NaCl) مدّة عشرين يوماً قبل نقلها إلى المستوى المميت من الملوحة (300 mM NaCl) دون حدوث أي تراجع يذكر في معدل النمو النسبي، والوزن الجاف. وتوافقت المقدرة على التكيف في بادرات الذرة البيضاء مع زيادة مقدرة النباتات على طرد شوارد الصوديوم، وزيادة نشاط أنزيم فوسفو إينول بيروفات كاربوكسيلاز المثبت لغاز الفحم (CO_2) في الأنواع النباتية رباعية الكربون (C4 plants) أثناء عملية التمثيل الضوئي (Amazallag et al., 1990). وزادت معاملة البادرات بنحو 40 mM من حمض الأبسيسيك (ABA) من نمو بادرات الذرة البيضاء، في حين ثبّطت الملوحة نمو البادرات غير المعاملة (شاهد). وتراجع الزمن اللازم لاكتساب بادرات الذرة البيضاء القدرة التكيفية للتراكيز الملحية المرتفعة عند معاملة البادرات بحمض ABA من 20 يوماً إلى عشرة أيام فقط.

تُسبب البيئة المتملحة حدوث تكيفات شكلية وفيزيولوجية وتشريحية في النباتات النامية فيها. وقد تُساعد هذه التكيفات في تجنب الملوحة، أو الهروب منها، أو حتى تحملها. تتجنب معظم النباتات الملوحة بواسطة تقليل النمو الثمري، والنمو الخضري، والإنبات خلال فترات معينة من العام، وذلك بالحد من امتصاص الأملاح والسماح للجذور بالتغلغل إلى طبقات التربة غير المتحملة. تؤدي أوراق النباتات المحبة للملوحة تحت ظروف الجفاف

الفيزيولوجي دوراً مهماً، حيث تطور بعض الخصائص الجفافية Xeromorphic characteristics مثل العصارية Succulence، وتقلص حجم المسطح الورقي، وتشكل طبقة قشيرين سميكة Cuticle، أو طبقات شمعية على خلايا البشرة، أو طبقة من الزغب وغدداً ملحية لطرح الزائد من الأملاح، أو تشكيل أصبغة الأنثوسيانين. عموماً، يمنع ازدياد تركيز الأملاح إنبات بذور الأنواع النباتية قاطبة، ولا يحدث الإنبات في بذور الأنواع النباتية المحبة للملوحة Halophytes إلا بعد هطول كمية من الأمطار كافية لغسيل الأملاح في منطقة انتشار البذور، ولذلك تُسبب زيادة تركيز الأملاح سكون البذور Seed dormancy في كل من الأنواع المحبة للملوحة والأنواع المنتشرة في بيئات المياه العذبة.

تأثير الملوحة في الإنبات ونمو النبات

يتوقف وجود وانتشار الأنواع النباتية في بيئتها الطبيعية على مقدرتها على التكاثر تحت الظروف البيئية نفسها. ويُعد وجود كمية زائدة من الأملاح الذوابة في التربة أحد أهم العوامل التي تؤثر سلباً في إنبات البذور، مانعةً بذلك الأنواع النباتية من الاستيطان Inhabiting بنجاح في البيئات المتملحة. تُبدي بذور الأنواع النباتية المحبة للملوحة تراجعاً في نسبة الإنبات عندما تتعرض لمستويات من الملوحة أعلى من 1% NaCl، ويؤخر أيضاً ازدياد تركيز الأملاح في وسط الإنبات عملية الإنبات وظهور البادرات. عموماً، تُعد الملوحة Salinity والقلوية Alkalinity وشح المياه Water stress من أبرز العوامل المحددة لإنبات البذور ونمو النباتات وتطورها. عموماً، أظهرت نتائج العديد من البحوث أن إطالة الفترة الزمنية اللازمة للإنبات وكذلك خفض نسبة الإنبات يحدث عند ما يتجاوز مستوى الأملاح حداً مثالياً معيناً لإنبات البذور. ويمكن أن يحدث هذا التباطؤ في الإنبات وتراجع نسبة الإنبات عند تراكيز ملحية 0.1% NaCl فما فوق بالنسبة للأنواع الأقل تحملاً للملوحة، وقد يصل حتى 1.0% NaCl بالنسبة للأنواع المحبة للملوحة. وهذا يؤكد على أهمية مؤشر نسبة الإنبات أثناء انتخاب الطرز المحتملة للملوحة عن قريناتها

الحساسية. ويحد وجود كمية زائدة من الأملاح في التربة من نمو النبات، وتتوقف درجة تحمل النباتات للملوحة على مرحلة نمو النبات، ونوع المحصول المزروع والأصناف التابعة لنوع ما. عموماً، يتوقف أداء المحاصيل تحت ظروف الإجهاد الملحي على إنبات البذور واسترساء البادرات، وأيضاً على التحمل في مراحل النمو اللاحقة. وترتبط القدرة على الإنبات على درجة تشرب المحلول من قبل البذور Solution imbibition، وما يتبعها من نشاط في الجنين. لذلك تؤدي مرحلة التشرب وامتصاص الماء دوراً مهماً في إنبات البذور في حين تؤدي عملية نقل المدخرات الغذائية من الفلقات إلى الجنين النامي بعد تحللها إلى أشكالها البسيطة دوراً مهماً في تحديد الإنبات خلال مرحلة نمو الجنين النامي. فعندما تزرع البذور في وسط يحتوي على تركيز مرتفع من الأملاح سوف تنخفض كل من نسبة الإنبات ومعدله. ويُعزى التراجع في الإنبات تحت ظروف الإجهاد الملحي إلى زيادة الجهد الحلولي في محلول التربة، الذي يُقلل فرق التدرج في الجهد المائي بين البذرة والوسط المحيط، فيقل بذلك معدل تدفق الماء وامتصاصه مؤدياً إلى تعرّض البذور إلى الإجهاد المائي، وهذا يؤثر سلباً في تحلل المدخرات الغذائية ونقلها من الفلقات إلى الجنين النامي. وينتج ذلك من تأثير الأملاح في الأنزيمات المسؤولة عن تحلل المدخرات الغذائية، وقلة الماء اللازم لنقل نواتج التحلل من الأعضاء المخزنة إلى المحور الجنيني Emryonic axis. ولوحظت الاختلافات الصنفية استجابةً للملوحة في العديد من المحاصيل الحقلية، مثل القمح، والشعير، والذرة البيضاء والقطن، وعباد الشمس. كما لوحظ وجود فروقات معنوية بين الأصناف التابعة للنوع النباتي نفسه في تحمل للملوحة خلال مرحلة الإنبات.

الإجهاد الملحي ودور البرولين Salt stress and role of proline

إنَّ لظاهرة تراكم البرولين الحر في النباتات المعرضة للإجهادات اللاأحيائية المختلفة أهمية بيئية فيزيولوجية بالغة. ويمكن أن يتراكم البرولين في أوراق العديد من الأنواع النباتية المعرضة للحرارة المنخفضة، والإجهاد

الملحي، أو الجوع Starvation. ويكون تراكم وازدياد تركيز البرولين في النباتات المجهدّة مائياً إما نتيجة تثبيط أكسدة البروتين، أو نتيجة تحطم البروتين. ويؤدي البرولين دوراً حيوياً في التنظيم الحولي. ويُعدّ مركباً تخزينياً لكل من الأزوت والكربون لاستخدامه في النمو بعد زوال الإجهاد. ويحدث تراكم البرولين في أنسجة النباتات المعرضة للملوحة. ويؤدي دوراً مهماً في عملية التنظيم الحولي في النباتات الأليفة للملوحة. إنّ الغالبية العظمى من الأنواع النباتية المحبة للملوحة تتبع لمجموعة الأنواع التي تمتلك المقدرة على التعديل الحولي، بل لديها المقدرة على إجراء التنظيم الحولي بشكل سريع. وتحدث استعادة النمو Recovery growth بعد زوال العامل المحدد للنمو (الجفاف الحولي) بصورة أسرع في الأنواع النباتية القادرة على تجميع الأملاح في أنسجتها Salt-accumulating halophytes بالمقارنة مع الأنواع المتحملة للملوحة Salt-enduring halophytes. تمكن آلية التنظيم الحولي النباتات من المحافظة على النمو عندما يتراجع جهد النبات المائي. ويحدث التعديل الحولي Osmotic regulation من خلال تقليل الجهد الحولي Osmotic potential، وذلك بتصنيع الذائبات العضوية وتراكمها في سيتوبلاسم الخلايا النباتية، وعندما يحدث تراجع في جهد الخلايا النباتية المائي Water potential تكون المحصلة النهائية لذلك إبقاء جهد الامتلاء Turgor potential نسبياً عالٍ، الأمر الذي يضمن استمرار سير العديد من العمليات المعتمدة على جهد الامتلاء، مثل نمو الأوراق، وانفتاح المسامات.

الملوحة والسلوك المتسامي Salinity and stomatal behavior

يُعدّ توازن الماء الداخلي من أهم مؤشرات علاقات النبات المائية المرتبطة بنمو النبات وتطوره، حيث تُعدّ علاقات الماء وسلوك المسامات من المؤشرات المهمة التي تعكس قدرة النباتات على استخدام متطلبات النمو الأساسية بشكل اقتصادي في ظل الظروف الأرضية والعوامل المناخية السائدة. يتم التبادل الغازي عن طريق المسامات الموجودة في أجزاء النبات الهوائية، حيث يتم عن طريقها دخول غاز الفحم (CO_2)، وكذلك فقد الماء

بشكل بخار Vapor بكمية كبيرة إلى الوسط المحيط بفضل عملية النتح Transpiration، إذاً غالباً ما يفقد النبات الماء كضريبة للحصول على CO_2 اللازم في عملية البناء الضوئي وتصنيع المادة الجافة اللازمة لتشكيل أعضاء نباتية جديدة. يقل تحت ظروف الملوحة (الجفاف الفيزيولوجي) فرق التدرج في الجهد المائي بين النبات والوسط المحيط، فيقل بذلك معدل امتصاص الماء من قبل الجذور، ويستمر في الوقت نفسه فقد الماء من المسامات وتكون بذلك كمية الماء الممتصة غير كافية لتعويض كمية الماء المنتوحة، فتصاب الخلايا النباتية بالعجز المائي، ويتراجع جهد الامتلاء داخل الخلايا النباتية فيعتمد النبات للحد من فقد الماء إلى إغلاق المسامات (خط الدفاع الفيزيولوجي الأول) والمحافظة على حالة الامتلاء، لذلك فإن حساسية المسامات لنقص الماء وسرعة استجابتها بالانغلاق ودرجة الانغلاق من الصفات التكيفية المهمة المحددة لمقدرة طراز ما على تحمل الإجهاد البيئي.

تأثير الملوحة في تشكل العقد البكتيرية وتثبيت الأزوت الجوي

لا تتأثر معظم الأنواع البكتيرية *Rhizobium* بمستويات ملوحة التربة التي هي أقل من قيم عتبة التحمل المسجلة لمعظم الأنواع البقولية، ولكن عندما تتجاوز مستويات ملوحة التربة تلك العتبات الحرجة، فإن قدرتها على العيش وتثبيت الأزوت الجوي يمكن أن تتراجع بشكل شديد. ويُعد الإلمام بتأثير الملوحة في قدرة البكتيريا على تثبيت الأزوت الجوي مهم جداً، حيث تؤثر الملوحة في نمو النباتات، وتحول دون إغناء التربة بالأزوت اللازم لنمو هذه النباتات وتطورها، ما يزيد من التأثير الضار للملوحة. وتنبأين الأنواع البكتيرية المختلفة في قدرتها على تحمل الملوحة. فيمكن أن تعيش بعض السلالات البكتيرية، مثل *Rhizobium meliolioti* عند مستويات ملوحة أكبر من ماء البحر (46 ds.m^{-1})، ولكن معظم السلالات التابعة للنوع *Rhizobium Japonicum* تنمو بشكل سيئ عند مستويات ملحية 12 ds.m^{-1} . وتشير

تجارب المقارنة في دراسة تحمل مختلف الأنواع البكتيرية للملوحة إلى تتابع التحمل حسب ما يلي:

R. meliloti > *R. trifolii* > *R. leguminosarum* > *R. Japonicum* ويبدو أن تأثير الملوحة في البكتيرية هو تأثير شاردني نوعي، فأملاح الكلور Cl^- من $NaCl$ و KCl ، و $MgCl_2$ ذات تأثير سام أكبر من أملاح الكبريتات SO_4^{2-} . بالإضافة لذلك فإن شوارد المغنسيوم تنشط النمو عند تراكيز أقل بكثير من شوارد Na^+ ، K^+ . وبما أن الأنواع البكتيرية يمكن أن تتحمل المستويات الملحية المرتفعة فلا بد من امتلاكها آلية تنظيم وتعديل الجهد الحلولي، أو تركيز الذائبات داخلها. ويتضمن التعديل الحلولي تصنيع وتجميع ذائبات معدنية، أو عضوية، حيث تستجيب بعض السلالات بزيادة تجميع شوارد البوتاسيوم الداخلية، في حين تعتمد أنواع أخرى إلى تجميع المركبات العضوية، مثل الأحماض الأمينية الحرة والبيتين والكربوهيدرات في السيتوبلازما.

استجابة الغلة للملوحة Salinity and Yield Response

تُشير منحنيات استجابة الغلة إلى أن معظم المحاصيل تتحمل الملوحة حتى مستوى حرج معين تتناقص بعده الغلة تقريباً بشكل خطي Linear كلما زاد تركيز الملوحة. ويمكن من خلال معرفة عتبة الملوحة الحرجة لكل نوع محصولي (A)، ونسبة الانخفاض في الغلة لكل زيادة مقدارها وحدة واحدة في الملوحة بعد المستوى الحرج (B) أن نحسب الغلة النسبية (Yr) عند أي ملوحة تربة تتجاوز الحد الحرج Threshold level من خلال المعادلة الآتية (Mass and Hoffman, 1977):

$$yr = 100 - B(Ec_e - A)$$

ويبين الشكل (61) تقسيمات تحمل الملوحة من أجل المقارنة السريعة بين المحاصيل الزراعية المختلفة.

الشكل رقم (61): يبين تقسيمات تحمل الأنواع المحصولية للملوحة.

التكيفات الشكلية استجابة للملوحة

تُعد التكيفات الشكلية من أهم آليات تحمل الملوحة وضوحاً (النمو المتقزم). وتُسبب الملوحة بالإضافة إلى النمو المتقزم العديد من التغيرات التركيبية، وتتضمن هذه التبدلات ما يلي:

1. أوراق صغيرة وقليلة العدد: لتقليل حجم المسطح الورقي الذي يتم عن طريقة فقد الماء بعملية النتح بهدف المحافظة على امتلاء الخلايا النباتية.
2. ازدياد عصارية الخلايا النباتية Succulence، التي تحدث نتيجة ازدياد استطالة خلايا النسيج العمادي Palisade cells، وتعمل على تمديد التركيز الأيوني الداخلي وتقليل سطح الورقة بشكل معنوي.
3. ازدياد سماكة طبقة القشيرين Cuticle، والطبقة الشمعية على سطح الأوراق التي تعيق تدفق الماء وتقلل من فقد الماء بالتبخر - نتج.

4. تراجع تمايز وتطور الأنسجة الوعائية، وهذا ما يقلل من ناقلية الماء Water conduction ووصوله إلى الأوراق، ومن ثمّ تقليل معدل فقد الماء بالنتح.

5. تغلظ الجذور بشكل مبكر، لتقليل التأثير الكاوي للأملاح في الجذور لأنها معرضة بشكل مباشر للوسط الممتلح.

تحمل الملوحة في محاصيل الحبوب Salt tolerance of cereal crops

تُبدى معظم محاصيل الحبوب الرئيسية تحملاً لملوحة التربة. وتتضمن هذه المجموعة الذرة البيضاء Sorghum، والقمح Wheat، والترتيكالي Tritical، والشيلم Rye، والشوفان Oats، والشعير Barley. والاستثناء الوحيد هما محصولا الذرة الصفراء والرز Rice. تميل معظم محاصيل الحبوب بغض النظر عن المقدرة العامة على التحمل لأن تتبع طراز الحساسية أو التحمل نفسه بالعلاقة مع مرحلة النمو. ويبدو أن مرحلة البادرة والنمو الخضري الأولي من أكثر المراحل حساسية للملوحة، وتزداد مقدرة النباتات على تحمل الملوحة مع تقدم المرحلة التطورية. وسجلت مثل هذه الظاهرة في محصول الذرة البيضاء والقمح، والشعير والذرة الصفراء، والرز. وتقسم المراحل التطورية في المحاصيل النجيلية إلى ما يلي:

1. **المرحلة الأولى:** مرحلة النمو الخضري المبكر، وفيها يبدأ تشكل البداة الورقية وبداة السنبلة. ويحدث فيها أيضاً نمو الأوراق وتنتج براعم الإشطاءات في أباط الأوراق. تقلل الملوحة المرتفعة في التربة خلال هذه المرحلة من عدد الأوراق في الساق، وعدد السنبيلات Spiklets في السنبلة، وعدد الإشطاءات Tillers في النبات (Mass and Grieve, 1995). وتنتهي هذه المرحلة بتشكيل السنبلة الطرفية.

2. **المرحلة الثانية:** تنمو خلالها الإشطاءات وتستطيل الساق الرئيسية والإشطاءات. ويتشكل العدد النهائي من الزهيرات (Kirby, 1988). يمكن أن

يؤثر إجهاد الملوحة العالية خلال هذه المرحلة في بقاء الإشطاءات على قيد الحياة، ويقلل من عدد الزهيرات الخصبة في السنبيلة وتنتهي هذه المرحلة بتشكيل المأبر.

3. **المرحلة الثالثة:** يتم فيها إخصاب الزهيرات وامتلاء الحبوب، وتؤثر الملوحة إذا ما حدثت خلال هذه المرحلة في عدد الحبوب ووزن الألف حبة، وحجم الحبوب، ويمكن أن يظهر تأثير الملوحة في السنبيلات وعدد الإشطاءات خلال المرحلة الأولى، ويكون تأثير الملوحة عند المرحلة الأولى في غلة الحبوب النهائية أكبر من تأثيرات الملوحة في مكونات الغلة إذا ما تزامنت الملوحة مع مراحل النمو اللاحقة. وتتجلى الأهمية التطبيقية لذلك بضرورة سبر التباين الوراثي في تحمل الملوحة بقصد عزل الطرز المتحملة للملوحة عن نظيراتها الحساسة عند المراحل المبكرة من حياة النبات (بادرة، نمو خضري أولي). ولا بد من الحرص على العمل على عدم تعرض البادرات للملوحة، وذلك من خلال إعطاء عدد أكبر من الريات لغسيل الأملاح وتمديدتها، أو اتباع ممارسة زراعية مناسبة تمكن النباتات من تخطي هذه المرحلة المهمة جداً من حياة النبات.

تحمل الملوحة في محاصيل العلف Salt tolerance of forage crops

تمتلك معظم الحشائش العلفية طراز النمو نفسه في محاصيل الحبوب النجيلية، وبشكل مماثل لما هو عليه في المحاصيل الحبية النجيلية، فهي حساسة أكثر للملوحة خلال مرحلتها البادرة والنمو الخضري الأولي. وتختلف عن محاصيل الحبوب، فالعديد من المحاصيل العلفية يبقى وبشكل دائم في طور النمو الخضري بسبب الرعي المستمر، فهي تبقى تبعاً لذلك في طور النمو الخضري الأولي الحساس جداً لملوحة التربة. وبسبب امتلاكها لمجاميع جذرية ليفية Fibrous roots، فغالباً ما تُستخدم الأعشاب العلفية بمفردها أو مع البقوليات العلفية في استصلاح الأتربة المتملحة والصودية للمحافظة على قوام جيد للتربة. ويمكن تحت ظروف الزراعة غير المروية أن تستخدم الأعشاب العلفية التي تتمتع بمقدرة عالية على تجميع تراكيز عالية من شوارد Na^+ و Cl^- في

أجزائها الهوائية للمحافظة على قوام التربة، وأيضاً لتزليل الشوارد الضارة من قطاع التربة. ولكن ربما تكون الحشائش المستعملة لهذا الغرض غير مناسبة لتغذية الحيوانات، بسبب محتواها العالي من الأملاح. وتعتمد درجة التحمل للملوحة في كل من البرسيم Clover، والفصة Alfalfa على مرحلة النمو التي تتعرض خلالها النباتات للإجهاد الملحي. وذكر أن مقدرة الفصة على تحمل الملوحة مقترنة إلى حد كبير بالقدرة على تحمل تراكيز مرتفعة من شوارد الكلور Cl^- في الأوراق. وتتميز النباتات المتأثرة بالملوحة بتلون الأوراق بلون أخضر داكن، وتراجع حجم الورقة يتبعه تراجعاً عام في حجم النبات. وتوجد أدلة كافية على وجود تباين وراثي Genetic variability في استجابة الأعشاب والأنواع البقولية للعفوية للملوحة، وهذا مهم جداً في إمكانية تطوير سلالات ذات قدرة عالية على تحمل الملوحة.

سبل تحسين تحمل الملوحة في نباتات الأنواع المحصولية

من أجل فهم تحمل الملوحة في النباتات، من الضروري أن يكون لدينا برنامج تربية فعال للمحاصيل المتحملة للإجهادات البيئية. يمكن أن يجري التعديل الوراثي Genetic manipulation للمحاصيل إما بطرق التربية التقليدية، أو باستخدام التقانات الحيوية. وبين Evans et al., (1983) أن تطور استخدام أساليب زراعة الخلايا يمكن أن تكون بمنزلة المفاتيح التي تفتح الأبواب نحو ثورة زراعية ثانية. ويُعد وجود التباين الوراثي أمراً لازماً لأي عمل تربوي، ويجب أن تحدد الصفات أو المؤشرات المسؤولة عن تحمل الملوحة.

أكد Blum (1979) نظرية انتخاب الأنواع النباتية التي يمكن أن تُستعمل كأباء في التربية لتحمل الملوحة، التي تنص على أن الصنف ذو الغلة المتفوقة تحت ظروف النمو المثالية، ينتج أيضاً نسبياً غلة جيدة تحت ظروف النمو غير المواتية، مفترضاً أن المورثات نفسها تتحكم بكل من الغلة المرتفعة والمستقرة. وتكمن أهمية مثل هذه الفرضية إذا كانت صحيحة بإمكانية

الانتخاب للغلة المرتفعة بشكل فعال تحت ظروف النمو الطبيعية. وستتفوق الطرز المنتجة نفسها في غلالها تحت ظروف النمو السيئة. على كل حال، فإن الأسلوب الأكثر قبولاً وشيوعاً في برامج التربية لتحمل الملوحة هو أن الغلة الكامنة العظمى، واستقرار الغلة هما إلى حد كبير مستقلان الواحد عن الآخر، أي أن الطرز ذات الغلة المرتفعة ليست بالضرورة أن تكون ذات قدرة عالية على تحمل الملوحة. استناداً إلى ذلك، فيجب أن تنتخب الطرز عالية التحمل للإجهاد تحت ظروف الإجهاد المطلوب الانتخاب لأجله من قبل المربي. ويقترح ذلك أن بعض المورثات المسؤولة عن تحمل الملوحة يمكن أن تنقل من النباتات البرية عالية التحمل للملوحة بغض النظر عن معدل النمو والاستقلاب المتدنيين فيها. ومع كل ذلك، لا يزال تحمل الملوحة أو الجفاف أو أي شكل آخر من الإجهاد معقداً. ويمكن أن تُحل هذه المعضلة من خلال العمل المشترك بين مربي النبات والفيزيولوجيين. ويتوقف تحديد الطراز النهائي الذي يمكن زراعته بنجاح في ظل الظروف البيئية المجهدة على دراسة كل من المؤشرات الفيزيولوجية والبيوكيميائية Epigenetic، بالإضافة إلى العوامل البيئية السائدة. وإن تعريف وتحديد المورثات الرئيسة المتحكمات بالمكونات الأساسية لتحمل الملوحة يمكن أن يُساعد فيزيولوجو ومربوا النبات والمهندسين الوراثيين في فهم المشكلة بشكل أدق، ومن ثم إمكانية هندسة نبات أكثر تحملاً للملوحة.

تتمثل الملوحة بوجود كميات زائدة من الأملاح في التربة. وتؤثر في النباتات من خلال زيادة الضغط الحلولي لمحلول التربة، مقللة من كمية الماء الممتصة من قبل جذور النباتات والعناصر المعدنية المغذية الداخلة مع تيار الماء، وتحدث الملوحة أيضاً سمية شاردية، وما يرافقها من اختلال في التوازن المعدني داخل الخلايا النباتية. ويُسمى الإجهاد الحلولي الناجم عن وجود تركيز زائد من الأملاح في محلول التربة بالجفاف الفيزيولوجي Physiological drought، لأنه يُعرض النباتات للجفاف، في حين تنتج السمية الشاردية من تراكم شوارد محددة، مثل Na^+ و Cl^- في السيتوبلازم معطلة بذلك الوظائف الأيضية (الاستقلابية) (Greenway and Munns, 1980).

تلجأ النباتات تحت ظروف الإجهاد الملحي المنخفضة إلى المتوسطة الشدة إلى التعديل الحلولي، وذلك باستعمال جزء من نواتج التمثيل الضوئي Photosynthates لزيادة تركيز الذائبات داخل الخلايا النباتية، لخلق وبشكل مستمر تدرج في الجهد المائي بين الخلايا النباتية والوسط المحيط المتملح يسمح بانتقال الماء إلى داخل النبات للمحافظة على الجهد المائي وضغط الامتلاء، وبذلك لا تظهر على النباتات أعراض التجفاف. وتعمل النباتات أيضاً على ضبط التوازن الأيوني للمحافظة على الاستقلاب الطبيعي داخل خلاياها، من خلال الحد من امتصاص ونقل الشوارد السامة، مثل Na^+ و Cl^- إلى الأجزاء الهوائية الحساسة، وامتصاص الشوارد اللازمة لسير العمليات الأيضية، مثل البوتاسيوم K^+ . وربما لا تبدي النباتات أعراض الإجهاد المائي، ويتم الاستقلاب داخل الخلايا النباتية بشكل طبيعي تحت ظروف الإجهاد الملحي الخفيف إلى المتوسط، إلا أن عملية المحافظة على حالة الامتلاء داخل الخلية النباتية، وضبط التوازن المعدني تتطلب استهلاك جزء كبير من نواتج الاستقلاب الضوئي، وهذا يؤثر سلباً في كمية المادة الجافة الكلية المتاحة للنمو، ويسبب تراجعاً في المساحة الورقية Leaf area، وامتصاص الضوء وكفاءة استخدام الضوء Light utilization efficiency (بسبب الانغلاق الجزئي للمسامات Partial stomatal closure، وما يتمخض عنه من تراجع في معدل تثبيت الكربون CO_2)، ما يؤدي إلى تراجع النمو بشكل عام، والغلة الحبية بشكل خاص (Gale and Zeroni, 1985).

الملوحة وإنتاج المحاصيل الحقلية Salinity and crop production

تؤدي الزراعة المروية دوراً مهماً في إنتاج المحاصيل الحقلية في المناطق الجافة وشبه الجافة في العالم. وقد أصبحت الملوحة الثانوية Secondary salinization المرتبطة بالزراعة المروية مشكلة عويصة في مثل هذه المناطق. وتقدر مساحة الأراضي المروية المتأثرة بالملوحة بدرجات مختلفة بنحو 40%، علماً أن نحو 240 مليون هكتاراً من الأراضي الزراعية

تقع ضمن نطاق المساحة المروية في العالم. ومن ثم فإنّ الخسارة الاقتصادية التي يمكن أن تُسببها الملوحة الثانوية شيء تفوق الخيال.

تحمل الأنواع المحصولية للإجهاد الملحي

يوجد العديد من الطرق لتعريف تحمل الأنواع المحصولية للملوحة أهمها: القدرة على تحمل وجود مستويات متزايدة من الملوحة. يمكن لنوع نباتي ما أن يحقق نمواً قليلاً أو لا ينمو أبداً عند المستويات المرتفعة من الملوحة، ولكنّه لا يموت ويبقى حياً Survive. يُستخدم هذا المعيار بشكل أساسي من قبل علماء البيئة Ecologists عند تقويم النباتات المتملحة. أو أعلى مستوى من التعديل الحلولي (OA) الذي يمكن أن تبديه النباتات لتجاوز الملوحة بدون أي تراجع في النمو (Bernstien, 1991). أو غياب التأثيرات السلبية في النمو في النباتات التي تعمل على تجميع الأملاح في أنسجتها (Levitt, 1980). أو كمية الفقد المتوقع في الغلة عند مستوى معين من الأملاح الذوّابة Soluble salts في منطقة انتشار الجذور بالمقارنة مع الغلة في النباتات غير المجهدّة ملحياً (Mass and Hoffman, 1977). أو استمرار نمو النباتات في بيئة تحتوي على كمية زائدة من الأملاح في وسط النمو. ويُعد التعريفان الرابع والخامس أكثر أهمية من وجهة نظر علم إنتاج المحاصيل الحقلية.

التحسين الوراثي لتحمل الملوحة

هناك العديد من النقاط التي يجب أن تؤخذ بعين الاعتبار قبل البدء ببرنامج التربية لتحمل الملوحة، أهمها تقويم استجابة الأنواع المحصولية المختلفة الشائعة في تلك المنطقة لتحمل الإجهاد الملحي، وانتخاب محصول بديل مختلف، وأكثر تحملاً للملوحة من النوع المتأثر بشكل كبير بالإجهاد الملحي. وقد يُعطي هذا المحصول البديل إنتاجية تفوق بكثير حدود التحسين الوراثي للنوع المحصولي الأساسي المراد تحسين تحمله للملوحة من خلال برنامج التربية والتحسين الوراثي. فمثلاً، من خلال تغيير النظام المحصولي

Cropping system من محصول القمح إلى محصول الشعير، لأنَّ الشعير أكثر تحملاً للملوحة ففي هذه الحالة لا يكون هنالك ضرورة لتحسين تحمل القمح للملوحة، فقد يكون العائد الاقتصادي جرّاء زراعة الشعير بدلاً من القمح يفوق العائد المادي من القمح المُحسّن وراثياً لتحمل الملوحة، ما يسمح بتوفير الكلفة والوقت والجهد التي يمكن أن تبذل في برامج التربية. لكن مثل هذا الحل المتمثل بالمحصول المتحمل البديل قد لا يكون دائماً حلاً مناسباً، فقد لا تسمح الاعتبارات الاقتصادية والعادات الغذائية للسكان في منطقة ما، والنظم الزراعية التي أنشئت ووطرت بناءً على طبيعة المحاصيل المزروعة والظروف البيئية السائدة باستبدال المحاصيل الموجودة والأقل تحملاً بمحاصيل أخرى أكثر تحملاً للملوحة.

طرق الغرلة Screening methodology

البيئات الحقلية Field environments: تتباين ملوحة التربة بشكل طبيعي، ويمكن أن تختلف مستويات الملوحة من أقل من 4 إلى أكثر من 40 dS.m^{-1} ، ويحدث التباين بشكل أفقي وشاقولي. وتتبدل مستويات الملوحة خلال موسم النمو، ومن موسم لآخر وذلك وفقاً لكمية الهطول المطري، ومعدل فقد الماء بالنتح. تتجنب جذور النباتات الأتربة الأكثر ملوحة، وتمتص الماء والعناصر المعدنية المغذية من المواقع الأقل تملحاً (Meiri, 1984). وإنَّ نمو النباتات تحت ظروف مماثلة من الملوحة يمكن أن يكون نتيجة هروب النباتات وليس نتيجة الفروقات الوراثية في التحمل (Blum, 1988). وبسبب الاختلافات الحقلية الطبيعية في مستويات الملوحة، فمن الصعب تقويم استجابة السلالات المختلفة للإجهاد الملحي تحت الظروف الحقلية، لأنَّ التأثيرات الناجمة عن التباين البيئي ستفوق تلك الناجمة عن المكون الوراثي، ما يجعل الانتخاب لتحسين الوراثي أمراً صعباً. ويمكن اعتماد وسيلة بديلة لتقويم استجابة المدخلات للإجهاد الملحي، وذلك باستعمال تربة لومية رملية غير ممتلحة، وتُسقى النباتات بمستويات متباينة من مياه الري المالحة، وعادةً

تُحضّر مثل هذه المياه باستعمال أملاح الصوديوم (NaCl) والكالسيوم (CaCl_2) (wt./wt.). ويمكن تجنب تراكم الأملاح في التربة بواسطة زيادة عدد الريات واستعمال كميات زائدة من مياه الري. ويُستعمل بالإضافة لما سبق معاملة المستوى الشاهد Control (مياه غير مملحة) لجميع الطرز الوراثية المدروسة لتحديد الفروقات الطبيعية في النمو والغلة. ويمكن تبعاً لذلك أن نقيم الطرز عند مستويات ملوحة مختلفة على أساس الغلة النسبية أو مقدار التراجع الحاصل في النمو أو الغلة لكل طراز تحت ظروف الإجهاد الملحي بالمقارنة مع الشاهد.

البيئات المتحكم بها Controlled environments: يستعمل الكثير من الباحثين عند دراسة تأثير الإجهاد الملحي البيئات المتحكم بها، مثل البيوت الزجاجية، أو غرف النمو لتقويم السلالات بشكلٍ أولي. يُساعد التقويم الأولي على تقليص عدد السلالات المختبرة إلى عددٍ أقل، ويمكن إدارته عند إجراء اختبار أدق وأشمل في مراحل لاحقة تحت بيئات متحكم بها أو تحت الظروف الحقلية. ويتضمن أيضاً انتخاب المادة الوراثية في برامج التربية في الأجيال المبكرة تعريض النباتات للملوحة في بيئات متحكم بها نسبياً لتقليل حدة التباين البيئي، وزيادة التباين الوراثي. عندئذٍ سيكون التقويم صحيحاً، وستعزى الفروقات في تحمل الإجهاد الملحي إلى عوامل وراثية Genetic factors. وتُزرع النباتات في مثل هذه الطريقة في أحواض تحتوي على وسط مملح Salinized media. وتختلف تراكيز الأملاح المناسبة للانتخاب حسب حساسية الأنواع المدروسة، وتتراوح تراكيز الأملاح المناسبة لجميع الأنواع المحصولية المزروعة Glycophytes، بين 50 - 300 ميلي مولر NaCl (لكل من الرز والشعير على التوالي) (Blum, 1988). وتحتاج عملية غربلة السلالات لتحمل الإجهاد الملحي على نطاق واسع إلى استعمال نظم المزارع المائية Hydroponics. وتتطلب مثل هذه المزارع وجود محلول غذائي متوازن، وإجراء التهوية بشكلٍ مناسب، وضبط تركيز الأملاح ودرجة الحموضة (pH) في المحاليل عبر الزمن. وتحتاج أيضاً إجراء زيادة تدريجية

في مستوى الملوحة من خلال الزيادة التدريجية لكمية الأملاح المضافة وصولاً إلى التركيز المطلوب خلال فترة زمنية مناسبة لتجنب الصدمة الحلولية Osmotic shock التي يمكن أن تتعرض لها النباتات.

معايير تحمل الملوحة Salinity tolerance criteria

الإنبات Germination: تبدي اختبارات الانتخاب على أساس الإنبات أهمية قليلة كأحد وسائل تحسين تحمل الملوحة في مراحل النمو اللاحقة. وإن غياب الارتباط بين استجابة النباتات للملوحة في مرحلة الإنبات والمراحل اللاحقة لا يعني إطلاقاً أن اختبارات تحمل الملوحة في طور الإنبات غير مفيدة في برامج التربية. ولوحظ في العديد من الحالات بأن المقدرة على الإنبات واسترساء البادرات بشكل جيد في الأتربة المتملحة من العوامل المهمة في تحديد إنتاجية المحصول. ويتوقف ذلك بشكل عام على المحصول المدروس، والممارسات الزراعية الخاصة به. فعلى سبيل المثال، فإن تحمل الملوحة خلال الإنبات والنمو الأولي للبادرات غير مهم في محصول الرز، لأن هذا المحصول عادةً مل يزرع بالتشتيل Transplanting ويمكن الحصول على الشتول من مهادٍ خالية من الملوحة. ويحتاج تطويز طراز وراثي ما متحمل للملوحة خلال كامل مراحل النمو إلى إجراء انتخاب في مراحل مختلفة من دورة الحياة.

القدرة على البقاء على قيد الحياة Survival: اعتمدت في كثير من الأحيان مقدرة النباتات على البقاء على قيد الحياة بغض النظر عن معدل النمو والإنتاجية عند مستويات الملوحة المعتدلة كمؤشر انتخاب لتحمل الملوحة في الشعير والقمح (Rush and Epestein, 1981). ويُعد الطراز الوراثي القادر على البقاء على قيد الحياة عند المستويات المرتفعة من الملوحة بغض النظر عن إنتاجيته تحت ظروف الملوحة المتوسطة طرازاً متحملاً للملوحة

بالمفهوم المطلق، لأنّ العوامل الوراثية المسؤولة عن الغلة مستقلة عن تلك المحددة لتحمل الملوحة. ويُعد هذا المؤشر مهماً جداً، لأنّه تحت ظروف الإجهاد الملحي سوف ينصب اهتمام المربي على إيجاد مصادر تحمل الملوحة، ثم يسعى بعد ذلك لدمج تلك المصادر مع المقدرة على إعطاء غلة حبيبة جيدة، أو وفق المفهوم الحديث العمل على نقل المورثات المسؤولة عن تحمل الملوحة إلى الطرز المحلية عالية الإنتاج والحساسية في الوقت نفسه للإجهاد الملحي وفق الطرق التربوية التقليدية، أو الحديثة المتمثلة بنقل المورثات Gene transformation.

ضرر الأوراق Leaf damage: تنتمي معظم الأنواع المحصولية المزروعة إلى مجموعة النباتات الأليفة للمياه العذبة Glycophytes. وخلافاً للأنواع التابعة لمجموعة الأنواع النباتية المحبة للملوحة Halophytes فإنّها لا تستطيع أن تتحمل المستويات المرتفعة من الملوحة (وخاصة Na^+ و Cl^-) في أنسجة أوراقها، وتبعاً لذلك فإنّ أحد أهم العوامل الفيزيولوجية المهمة في الأنواع النباتية المزروعة هو منع شوارد Na^+ و Cl^- من الانتقال إلى الأجزاء الهوائية الحساسة جداً لوجود تركيز مرتفع من شوارد Na^+ و Cl^- في أنسجتها. ولذلك يمكن أن تتعطل مقدرة النبات على ضبط انتقال الشوارد السامة إلى الأجزاء الهوائية إذا ما زاد تركيز الأملاح في وسط النمو، أو طالت فترة التعرض للملوحة، ما يؤدي لانتقال كميات كبيرة من Na^+ و Cl^- إلى الأجزاء الهوائية مسببة ما يُسمّى السمية الشاردية Ionic toxicity. وتتباين المستويات الحرجة التي تبدأ عندها السمية الشاردية باختلاف الأنواع النباتية، والأصناف، وهذا ما يحدد الاختلافات في درجات التحمل. ويشكل الأذى الظاهر على سطح الأوراق (اصفرار، بقع متماوتة) أحد أعراض فقدان آلية ضبط انتقال الشوارد السامة من الجذور إلى الأجزاء الهوائية. لذلك فإنّ الانتخاب ضد الضرر الحاصل للأوراق، أو لصالح سلامة الأوراق سيقود لتحديد الطرز التي تمتلك آليات فعّالة في ضبط امتصاص وانتقال الشوارد السامة، أو آليات فيزيولوجية أخرى تُسهم في تحسين مستوى التحمل للإجهاد الملحي. وقد أدّى الانتخاب في

محصول الفصّة اعتماداً على مقدار الضرر الحاصل في الأوراق، وانتخاب الطرز التي لا يتجاوز فيها مقدار الضرر 10% لتحسن سريع في برامج الانتخاب لتحمل الملوحة (Noble et al., 1984).

النمو والغلة Growth and yield: عادةً ما يُقدّر تحمل الملوحة استناداً إلى مفهوم النمو والغلة المطلقة أو النسبية، ولكن وجود الاختلافات الطبيعية بين الطرز الوراثية في معدلات نموها، وسلوكها لا يسمح بصلاحية تقدير تحمل الطرز الوراثية النسبي للملوحة بالاعتماد على مؤشرات النمو أو الغلة بالمفهوم المطلق عند مستوى ملوحة معين. فعلى سبيل المثال، يمكن أن يعاني طراز ما من تراجع حاد في الغلة عند مستوى معين من الملوحة ومع ذلك يُعطي غلة أكبر بكثير من طراز آخر لم تتأثر إنتاجيته بالملوحة (Rawson et al., 1988). إذا، يُعبّر مفهوم نسبة الانخفاض في الغلة بشكل أدق من الغلة المطلقة عن درجة تحمل طراز ما للإجهاد الملحي. توصف عادةً استجابة المحصول للملوحة على أساس مقدار الانخفاض في الغلة الحبية لكل زيادة في الناقلية الكهربائية لعجينة التربة المشبعة (EC_e) في محلول التربة. واقترح أن التراجع في غلة المحصول بسبب الملوحة يمكن أن يكون مرتبطاً خطياً مع الناقلية الكهربائية لمحلول التربة وذلك بعد أن تصل الناقلية الكهربائية إلى عتبة حرجة معينة، كما هو مبين في الشكل (62).

ويمكن أن يُعبّر عن ذلك بالمعادلة الآتية:

$$\frac{Y}{Y_{\max}} = 1 - b(EC_e - a)$$

Y : الغلة، $Y_{\max}$: الغلة في المعاملة الشاهد، a : العتبة الحرجة من الملوحة، EC_e : يمثل الحد الأعلى من ملوحة التربة الذي لا يخفض الغلة تحت الملوحة بالمقارنة مع الغلة الناتجة من معاملة الشاهد (بيئة غير مملحة)، b : يمثل

الانحدار Slop، أي الانخفاض النسبي في الغلة لكل زيادة في الناقلية الكهربائية (الملوحة) بعد العتبة الحرجة.

الشكل رقم (62): يبين منحى الاستجابة للملوحة.

واستناداً إلى العتبة الحرجة للملوحة (a)، وقيمة الانحدار (b)، ومستوى الملوحة الذي تنعدم عنده الغلة الحبية (Y_0)، فقد قسّمت المحاصيل الحقلية المهمة إلى أربع مجاميع (Mass and Hoffman, 1977): حساسة، وحساسة بشكل متوسط، ومتحملة بشكل متوسط ومتحملة للملوحة. ويجب أن يُستعمل هذا التقويم لتقدير القدرة على الإنتاج Production capacity للطرز الوراثية المنتخبة والمتباينة في استجابتها للإجهاد الملحي في البيئات المتملحة وليس من أجل التقويم الأولي، عندما يكون عدد السلالات المراد غربلتها كبيراً.

المخطط المنطقي للتحسين الوراثي للإجهاد الملحي

يمكن استخدام مخطط الاستجابة للملوحة المقترح من قبل Mass and Hoffman (1977) كمعيار يتم على أساسه التحسين الوراثي

لتحمل الملوحة. وإذا أردنا أن نتمكن من تحسين سلوك وأداء نوع محصولي ما وراثياً تحت ظروف الإجهاد الملحي، فمن الضروري أن نزيد قيمة العتبة الحرجة (a) Threshold level إلى أقصى حد ممكن، ونقلل من قيمة الانحدار (b) Slope للحصول على ثبات في الإنتاجية عبر مدى واسع من المستويات الملحية، ولا بدّ أيضاً من أن نزيد (y_0)، أي قيمة الناقلية الكهربائية، أو مستوى الملوحة الذي تنعدم عنده الغلة تماماً. ويتضمن التحسين الوراثي في هذه المكونات الثلاثة إجراء الغرلة Screening والانتخاب Selection، وإعادة الدمج والتوليف Recombination من خلال التربية.

تتباين معايير تقويم الملوحة لمحصول ما حسب مستوى الإجهاد الملحي. فعند مستوى الملوحة المتدنية إلى المتوسطة الشدة، تشكل قدرة الطراز الوراثي على الإنتاج المعيار الأساسي في الانتخاب، في حين تشكل القدرة على الحياة Survival معيار الانتخاب الأساسي عند المستويات المرتفعة جداً من الملوحة (Epstein et al., 1980). وتبعاً لذلك، فإنّ الآليات الفيزيولوجية التي تؤدي دوراً رئيساً في المحافظة على الكفاءة الإنتاجية Production capacity لطراز وراثي ما تختلف عن الآليات الفيزيولوجية التي تسهم في تحمل الملوحة عند التراكيز الملحية المرتفعة بشكل كبير (Shannon, 1985). ومع أنّ أسلوب التربية التقليدية قد حقق نجاحاً ملحوظاً في العديد من المحاصيل الحقلية، إلا أنّه يحتاج إلى وقتٍ طويل وجهد كبير، ولا بد من التذكير أنّ التحمل للملوحة صفة معقدة، أي أنّ التحسين الوراثي من خلال الانتخاب والتربية يمكن أن يُحسن تحمل نوع محصولي ما للملوحة حتى مستوى معين يمثل الطاقة الكلية الكامنة للتحمل. وتعتمد درجة تحسين التحمل للملوحة على درجة التباين الوراثي ومستوى التحمل الموجود في الأنواع المدروسة. ويمكن أن تفرض المستويات المرتفعة من الملوحة ضغطاً عالياً على كفاءة النبات التمثيلية Photosynthetic capability، لأنّ آليات الدفاع الفيزيولوجية التي تسمح للنباتات في البقاء حية وإعطاء غلة حبية تحت ظروف الملوحة تحتاج إلى جزء كبير من نواتج التمثيل الضوئي

المتاحة (Gale and Zeroni, 1985)، وهذا يؤدي إلى حدوث تراجع في الطاقة الإنتاجية لأن الكمية المتبقية من نواتج التمثيل الضوئي ستكون غير كافية لملء جميع الحبوب المتشكلة ما ينعكس سلباً على وزن الألف حبة. ويجب أن يُقدّر بشكل فعلي مقدار الكسب الوراثي Genetic gain الحقيقي في برامج التربية والتحسين الوراثي، لأنّ تحسين التحمل للإجهاد يمكن أن لا يظهر بسبب الاستجابات البيئية المرتبطة بعضها مع بعض، التي يمكن أن ترافق ذلك بسبب وجود علاقات ارتباط فيزيولوجية بالنسبة لعمليات النمو في النبات. ويمكن أن يؤدي ذلك إلى تطوير واستنباط أصناف متحملة للملوحة ومناسبة فقط للتربة المالحة، ولكن يمكن أن لا تنجح في الأراضي غير المتملحة، لأنّ كفاءتها الإنتاجية يمكن أن تكون متدنية وغير قادرة على منافسة الأصناف التجارية الموجودة، التي يمكن أن تزرع وتوجد في الأراضي الزراعية غير المتملحة. ولنجاح برامج التربية لتحمل الإجهاد الملحي، يجب أن نفهم وبشكل دقيق عمليات النمو الأساسية والمؤشرات الفيزيولوجية المرتبطة بها (التمثيل الضوئي، والتنفس، وتصنيع بروتينات والنشاط الأنزيمي.... الخ) لنتمكن من صياغة تصاميم نمو مناسبة لكل مستوى من الملوحة. ويمكن لهذه التصاميم أن تُستعمل كدليل Guidance حول درجة التحسين الفيزيولوجي اللازمة لكل مستوى محدد أو متوقع من الملوحة. وعند تأسيس برامج التحسين الوراثي لتحمل الإجهاد الملحي لا بدّ أن نأخذ بعين الاعتبار النقاط الآتية:

1. تعريف الوسط البيئي موضوع الدراسة.
2. تحديد المستوى الضروري والمطلوب للتحسين.
3. تحديد استجابة مرحلة النمو.
4. تبني وسيلة الغرلة المناسبة.
5. تقييم التباين الوراثي للعديد من المؤشرات موضع الدراسة، التي يمكن أن يكون لها دور فعال في تحسين تحمل الملوحة.
6. اختيار أهم مؤشرات الانتخاب بما يتناسب وطبيعة المحصول أو مستوى الملوحة ومعيار الانتخاب المعتمد.

7. تحديد المصادر الوراثية لمختلف المكونات (المؤشرات أو الصفات) المرتبطة بتحمل الملوحة.
8. تحديد الأساس الوراثي للصفات موضع الدراسة وقابلية توريثها Heritability.
9. القيام ببرامج تربية لدمج مختلف الصفات المرتبطة بتحمل الملوحة من مصادر مختلفة في الصنف المحلي Locally adapted variety من أجل الحصول على منتج نهائي يتمتع بكفاءة إنتاجية عالية وتحمل عالٍ للملوحة.
10. اختبار الطرز المطورة والمستنبطة في مواقع متعددة في أراضٍ متأثرة بمستويات مختلفة من الملوحة وضمن الظروف البيئية المناسبة للإنتاج لتقويم الطاقات الكامنة للأصناف المستنبطة حديثاً.

تعريف الوسط البيئي موضع الاهتمام Define the target environment

يُعد ذلك واحداً من أهم المتطلبات الحرجة والضرورية لنجاح برامج التحسين الوراثي، لأنه من غير الموضوعي أن نحاول تطوير صنف وحيد يمكن أن يزرع في جميع أنواع الترب المتملحة، فلابد من تقويم طبيعة الملوحة (تركيب الملح) في التربة المتملحة التي ستزرع، والتبدلات المتوقعة على الأملاح خلال موسم النمو. يُساعد كل ذلك في تصميم برامج التحسين الوراثي الخاصة بانتخاب الطرز المناسبة بشكلٍ أمثل للبيئة المتملحة المراد زراعتها. ويتبدل تركيز الأملاح الذوابة حسب قوام التربة Soil structure، وتركيبها، وحالة اتزانها مع المحتوى الرطوبي المتغير. ويمكن أن تختلف أيضاً كمية الأملاح المحمولة مع مياه الري خلال موسم النمو. مثل هذه التغيرات، يجب أن تراقب Monitored وتؤخذ بالحسبان أثناء تطوير أفاق التربية المناسبة لإزالة مشاكل الملوحة.

الغربة والانتخاب Screening and selection

متى تم تعريف البيئة موضع الاهتمام بشكل جيد، فلا بد من تبني طرق الغربة المناسبة لاختبار التباين الوراثي في استجابة المدخلات المختلفة للإجهاد الملحي. ومن المهم جداً التأكد وبشكل أولي من وجود التباين الوراثي Genetic variability، الذي يمكن أن يُستثمر في برامج التربية. ويتطلب ذلك إجراء دراسات رسمية حول قابلية توريث الاستجابة لتحمل الملوحة، وتحديد المؤشرات الشكلية، والفيزيولوجية المرتبطة وراثياً بتحمل الإجهاد الملحي. وغالباً ما تُظهر الاختبارات الصنفية لتحمل الملوحة اختلافات صغيرة ضمن العدد المحدود من الأصناف المختبرة. ويُلاحظ وجود تباين وراثي أكبر في تحمل الملوحة ضمن الأنواع التي كانت منتشرة أصلاً في البيئات المملحة، مثل الشوندر السكري Sugar beet (Marschner et al., 1981). ولوحظت اختلافات وراثية كبيرة في نسبة الإنبات، والنمو الأولي للبادرات في الشعير المروي بمحلول يعادل 75% من ماء البحر. وقد تم تقويم استجابة 7200 سلالة وراثية من الشعير لتحمل الإجهاد الملحي في المزارع المائية Hydroponic system. واستطاعت من جميع هذه السلالات فقط 22 سلالة أن تبقى حية وتنمو وتكمل دورة حياتها عند زراعة البذور في وسط يعادل 75 إلى 95% من ملوحة ماء البحر في المزارع المائية. ويُعزى التحمل في هذه السلالات إلى القدرة على الإنبات وتأسيس البادرات والنمو والإزهار وعقد البذور. ثم تم فيما بعد تقويم هذه السلالات تحت الظروف الحقلية وتحديد كفاءتها الإنتاجية وذلك بريها بماء البحر غير الممدد. استطاعت بعض هذه السلالات أن تعطي إنتاجية حتى 1.58 طن/هكتار¹. يبين ذلك صلاحية مثل هذا الأسلوب في تطوير سلالات أو أصناف من الشعير Barley يمكن أن تنمو وتكمل دورة حياتها Life cycle وتنتج ولو سقيت بماء البحر (Epstein and Norlyn, 1977).

تُعد غربة النباتات من مرحلة الإنبات وحتى النضج باستخدام نظم الزراعة المائية Solution culture على نطاق واسع من أفضل الخيارات

لتحديد الطرز أو المصادر الوراثية المحتملة للملوحة في جميع مراحل النمو. وإذا ما استجابت الطرز الوراثية المختلفة بشكل مختلف عند مختلف مراحل النمو فهذا يعني أن تحمل الملوحة مسؤول عنه عوامل وراثية منفصلة، وتختلف باختلاف المرحلة التطورية من حياة النبات. وهنا عند إجراء التحسين الوراثي لمثل هذه الطرز لا بد من البحث عن المصادر الوراثية المتميزة بأعلى مستوى من التحمل للملوحة عند كل مرحلة من مراحل النمو، وإن تعددت المصادر الوراثية، ثم تتم عملية الدمج لجميع هذه العوامل في طراز واحد بحيث يصبح هذا الطراز متحملاً للملوحة في جميع مراحل النمو وقادراً على إعطاء غلة حبية مرتفعة.

دور الأقارب البرية Role of wild relatives

لا يرغب كثير من المربين في استعمال الأصول البرية في برامج التربية، لأنها تحتاج إلى وقت طويل، والعديد من التهجينات الرجعية لإزالة الصفات غير المرغوبة المرتبطة مع الصفات المرغوبة. وبيّنت العديد من الدراسات أن الأقارب البرية من بين العديد من الأنواع المحصولية تقدم مستويات عالية من تحمل الملوحة، ويمكن أن تنتقل إلى المحاصيل المزروعة من خلال التربية. توجد أنواع أخرى من الشعير *Hordeum* مثل *Hordeum jubatum* و *Hordeum marinum* تتمتع بمستويات عالية من تحمل الملوحة بالمقارنة مع الشعير المزروع (Suhayda et al., 1992). ويعتمد استعمال هذا التحمل على تطوير تقانات تسمح بتجاوز حواجز عدم التوافق. وأبدت العديد من أنواع القمح البرية مستويات عالية من تحمل الإجهاد الملحي بالمقارنة مع القمح المزروع (Mc Guire and Dvorak, 1981). وإن الطراز *Elytrigia elongata* أحد أنواع عشبة القمح البرية لديه مستوى من تحمل الملوحة أعلى بكثير من القمح الطري Bread wheat المزروع (*Triticum eastivum* L.). وقد ظهرت صفة تحمل الملوحة في الهجين الناتج من تصالب بين القمح الطري مع *E. elongata*، ما يُشير إلى أن

صفة التحمل عامل وراثي سائد (Dvorak and Ross, 1986). ومن خلال نقل خمسة صبغيات من عشبة القمح البري *E. elongata* إلى القمح الطري *T. aestivum* في الجيل Bc_2F_4 لوحظ أن صفة التحمل ظهرت في هذه الطرز، واستطاعت أن تنمو حتى مرحلة النضج Harvest maturity عند مستوى ملوحة وصل إلى 35 dS.m^{-1} وهذا مشابه لمستوى التحمل في الأب البري عالي التحمل للملوحة (*E. elongate*) (Dvorak et al., 1985). يتحمل نوع الرز البري (*Oryza coarctata*) مستوى من الملوحة حتى 40 dS.m^{-1} (Bal and Dutt, 1986)، في حين لا يستطيع النوع المزروع (*Oryza sativa*) تحمل مستوى من الملوحة يزيد على 5 dS.m^{-1} . وأخيراً لا بد من بذل جهود كبيرة لإيجاد التكامل بين الأبحاث الفيزيولوجية والاتجاهات الوراثية للخروج بتقانة غربلية وراثية فيزيولوجية تسمح وبكفاءة عالية في عزل الطرز المتحملة للإجهاد الملحي عن قريناتها الحساسة.

الممارسات الزراعية لتقليل انخفاض الغلة في البيئات المملحة

غالباً ما ترتبط الممارسات الزراعية التي تحد من فقد الغلة في المحاصيل المزروعة بالبيئات المملحة بعملية ضبط الملوحة في منطقة انتشار الجذور وتقليل الضرر الذي يلحق بنباتات المحصول. ويمكن أن تتم عملية ضبط الملوحة في منطقة انتشار الجذور بواسطة عملية الري Irrigation، والصرف Leaching. وتعد عملية ضبط الملوحة في منطقة انتشار الجذور خلال المراحل الأولى من الإنبات والنمو الأولى للبادرات من أهم الأمور في زيادة معدل الإنبات واسترساء البادرات Plant stand establishment. وتتمثل الممارسات الإدارية والزراعية لتحقيق مثل هذا الغرض بما يأتي:

1. الري بشكل خفيف ويومي بعد الزراعة بواسطة المرشات Sprinklers system إلى أن يتم الإنبات، بعدئذٍ نقوم بإتباع طريقة الري بين الخطوط Furrow irrigation.

2. غسل الأملاح من سطح التربة قبل الزراعة لتسمح بأنبات البذور واسترساء البادرات قبل أن تتراكم الأملاح، وتصل إلى مستويات يمكن أن تعيق الإنبات، أو تلحق الأذى بالبادرات.
3. تحضير مهد البذور بطريقة تتراكم فيها الأملاح في قمة الأتلام، وتزرع بعدئذ البذور في بطن الخط، أو في الثلث السفلي من التلم.
4. تغطية التربة بالبقايا النباتية أو المادة العضوية Mulch، لتقليل فقد الماء بالتبخر، لأن ارتفاع حرارة التربة يعمل على صعود الماء المحمل بالأملاح بالخاصية الشعرية إلى سطح التربة، حيث يتبخر الماء وتتزهز الأملاح فوق سطح التربة، بالإضافة لزيادة كمية الماء الممتصة من قبل النبات وزيادة غسيل وصرف الأملاح إلى قطاعات التربة العميقة بعيداً عن منطقة انتشار الجذور.



الفصل الثامن

تأثير إجهاد الحرارة المرتفعة في نمو وتطور الأنواع المحصولية،
والصفات المرتبطة بالتحمل

Effect of Heat Stress on Growth and Development of Crops and the Tolerance Associated Traits

يُعد إجهاد الحرارة المرتفعة Heat stress ظاهرة معقدة، لأنها عادةً ما تتزامن مع الإجهاد المائي Water stress، حيث تعتمد النباتات تحت ظروف الإجهاد المائي إلى الحد من فقد المياه بعملية النتح، من خلال تقليل الناقلية المسامية، أو إغلاق المسامات بشكل كامل، بهدف المحافظة على جهد الامتلاء Turgor potential داخل الخلايا النباتية. ويؤدي إغلاق المسامات إلى تعطيل التأثير المبرد Cooling effect لعملية فقد الماء بالنتح، لأن الماء يُفقد أثناء عملية التبادل الغازي على هيئة بخار ماء Water vapour، وتستهلك عملية تحويل الماء من الحالة السائلة إلى الحالة الغازية كمية كبيرة من الحرارة، بسبب ارتفاع قيمة الحرارة النوعية للماء، فيُسبب تبعاً لذلك انغلاق المسامات، وإيقاف عملية النتح، ارتفاعاً في درجة حرارة الأوراق بشكل زائد، فتتعرض النباتات إلى إجهاد الحرارة المرتفعة. ويؤدي ارتفاع الحرارة إلى تسريع معدلات نمو النبات، وهذا يؤثر سلباً في طول مراحل النمو المختلفة. ويؤدي على سبيل المثال، تعرض نباتات القمح لإجهاد الحرارة المرتفعة إلى تقصير طول فترة النمو الأولى (GSI) (من ظهور البادرات وحتى النمو الخضري الكامل)، ما يؤثر سلباً في حجم المسطح الورقي الأخضر الفعال في عملية التمثيل الضوئي، فتقل كمية الأشعة الضوئية الممتصة، والمُحوّلة إلى مركبات عضوية (سكريات)، أي تتراجع كفاءة النبات التمثيلية. وتُسبب الحرارة المرتفعة أيضاً تقصيراً في طول مرحلة النمو الثانية (GSII) (من النمو الخضري الكامل حتى تشكل الأعضاء الزهرية)، ما يؤدي إلى تراجع عدد الزهيرات الخصبة في السنبلة، وتراجع عدد السنابل في النبات، وعدد الحبوب المتشكلة في السنبلة الواحدة. وتُسبب الحرارة المرتفعة

أيضاً تراجعاً في طول مرحلة النمو الثمري الثالثة (GSIII) (من الإزهار حتى النضج الفيزيولوجي)، حيث يؤثر ذلك سلباً في عدد الحبوب المتشكلة، ودرجة امتلاء الحبوب، نتيجة تقصير طول فترة امتلاء الحبوب Grain filling stage، الأمر الذي يؤدي إلى تراجع وزن الألف حبة، وتندني تبعاً لكل ما سبق غلة المحصول الحبية. ويُخل إجهاد الحرارة المرتفعة بتوازن أهم عمليتين فيزيولوجيتين في النبات هما: عملية التمثيل الضوئي Photosynthesis، وعملية التنفس Respiration. ويؤدي ارتفاع درجة الحرارة عن حد معين إلى ازدياد معدل التنفس، وتراجع معدل التمثيل الضوئي، أي يزداد معدل هدم Catabolism، ويقل معدل بناء Anabolism نواتج التمثيل الضوئي، فيترجع تبعاً لذلك معدل صافي التمثيل الضوئي Net Assimilation Rate (NAR)، وقد يُصاب النبات إذا ما استمر ارتفاع درجة الحرارة لفترة زمنية طويلة بالجوع Starvation، وقد يؤثر ذلك سلباً في الخصائص النوعية والتصنيعية لبعض الثمار، فمثلاً يُسبب ذلك تراجعاً في محتوى ثمار الفاكهة وبعض الخضراوات من السكريات، وتندني تبعاً لذلك درجة حلاوتها Sweetness. وتتجلى أهمية ذلك في جذور محصول الشوندر السكري Sugar beet، حيث تُسبب الحرارة المرتفعة تراجعاً ملحوظاً في كمية السكريات المترakمة في الجذور، فيقل محتواها من السكروز وتترجع نسبة استخلاص السكر، ما يؤدي إلى تدني رتبة المحصول، وانخفاض سعر الطن الواحد منه. وقد يؤدي بقاء جذور الشوندر السكري في الحقل لفترة زمنية طويلة تحت ظروف الحرارة المرتفعة (تموز - آب) إلى انتقال النبات من المرحلة الخضريّة Vegetative stage إلى المرحلة الثمريّة Generative stage، أي يبدأ تشكل الشماريخ الزهرية، وهذا يؤدي إلى انتقال نواتج عملية التمثيل الضوئي من الجذور إلى الأزهار والثمار المتشكلة، فيترجع محتوى الجذور من السكر بشكل كبير، وتصبح الجذور مثليفة (لا تتجاوز نسبة السكر فيها أكثر من 2.5%)، وغير صالحة للتصنيع، ما يُسبب كارثة اقتصادية للمزارع. عموماً، يُعد محصول الشوندر السكري (C₃ plant) أكثر حساسية للحرارة المرتفعة من محصول قصب السكر (C₄ plant)، حيث

ينتشر محصول الشوندر السكري في البيئات المعتدلة Temperate zones، في حين ينتشر محصول قصب السكر Sugar cane في البيئات المدارية Tropical zone ذات الحرارة المرتفعة، والسطوع الشمسي العالي High light irradiance، حيث يزداد تحت ظروف الحرارة المرتفعة معدلي التنفس الضلامي والتنفس الضوئي، ويتراجع معدل التمثيل الضوئي في نباتات الشوندر السكري، في حين يؤدي ذلك إلى زيادة كفاءة النبات التمثيلية، بالإضافة إلى عدم حدوث التنفس الضوئي في نباتات محصول قصب السكر، لأن نقطة التشبع الضوئي أعلى في الأنواع النباتية رباعية الكربون بالمقارنة مع الأنواع النباتية ثلاثية الكربون، بالإضافة إلى حقيقة أن الأنزيم RuBisco الذي يتوسط تفاعل إضافة CO_2 إلى RUBP في حلقة إرجاع الكربون الثلاثية (C_3 PCR)، أكثر حساسية للحرارة المرتفعة من الأنزيم PEPcase الذي يتوسط تفاعل إضافة البيكربونات (HCO_3^-) إلى المستقبل الأولي المركب PEP في حلقة تمثيل الكربون (PCA) في الأنواع النباتية رباعية الكربون. بمعنى آخر، فإن درجة الحرارة التي يمكن أن توقف عملية التمثيل الضوئي، وتصنيع المركبات العضوية في الأنواع النباتية ثلاثية الكربون، لا تؤثر إطلاقاً في عملية تمثيل الكربون في الأنواع النباتية رباعية الكربون. ويؤثر أيضاً ارتفاع درجة الحرارة خلال مرحلة الإزهار Flowering stage في نسبة العقد Setting، من خلال تأثيرها في درجة نمو المأبر وتطورها Anthers، وتقلل من حيوية حبوب اللقاح Pollen grains، وتعمل على تجفيف المياسم Stigma، فتقلل من فرص تثبيت حبوب اللقاح على المياسم إلى حين تشكيل أنبوبة اللقاح بالطول الكافي لإيصال الوحدات التكاثرية المذكرة إلى البويضات القابعة في المبيض، فتتراجع نسبة التلقيح Pollination، والإخصاب Fertilization، ما يؤثر سلباً في عدد الحبوب/البذور المتشكلة، وغلة المحصول الاقتصادية، كما هو الحال في الخردل، واللوبياء، والذرة الصفراء، والقمح... الخ.

تأثير درجة الحرارة المرتفعة في المستوى الخلوي

Effect of high temperature at the cellular level

1- تأثير الحرارة في عملية التمثيل الضوئي:

يُسبب ارتفاع درجة الحرارة تراجعاً في معدل التمثيل الضوئي Assimilation rate، من خلال مايلي:

1- تقليل كمية غاز الفحم (CO_2) الواصلة إلى مراكز التثبيت في الصّانعة الخضراء نتيجة زيادة حدة التدرج في الجهد المائي بين الأوراق والوسط المحيط، فيزداد معدل فقد المياه بالنتح، فتعتمد النباتات للحد من فقد المياه، والمحافظة على جهد الامتلاء داخل الخلايا النباتية إلى تقليل درجة انفتاح المسامات، فتزداد تبعاً لذلك المقاومة المسامية r_s Stomatal resistance لأن انتشار CO_2 عبر المسامات خلال المرحلة الغازية.

2- حدوث عملية التنفس الضوئي Photorespiration في الأنواع النباتية ثلاثية الكربون، حيث تُسبب درجة الحرارة المرتفعة، تراجعاً في درجة انحلال كل من غاز الكربون CO_2 والأوكسجين O_2 ، ولكن يكون مقدار التراجع في درجة ذوبان CO_2 في الماء أكبر من O_2 ، ما يؤدي إلى ارتفاع نسبة O_2/CO_2 ، فيتفعل الأنزيم المؤكسد للمستقبل الأولي المركب RuBP، والمُسمى RuBisco oxygenase، ويتثبط الأنزيم RuBisco carboxylase، فتحدث عملية التنفس الضوئي الهذامة. ويتراجع معدل توليد المركب المستقبل الأولي الخماسي الكربون بسبب تشكل جزيء واحد فقط من المركب ثلاثي الكربون (3PGA) خلال عملية التنفس الضوئي، بدلاً من تشكيل جزيئين من هذا المركب خلال عملية التمثيل الضوئي، وهذا يؤدي إلى تراجع كفاءة تفاعل ضم CO_2 إلى المستقبل الأولي، فيتراجع معدل التمثيل الضوئي، وتصنيع المادة الجافة.

3- تخريب الأغشية الداخلية في الصّانعة الخضراء Thylakoid membranes، بفعل تخريب البروتينات والمواد الدهنية الداخلة في

تركيب هذه الأغشية، نتيجة تشكل الجذور الحرة Free radicals ($\text{OH}^\cdot$, $\text{O}_2^\cdot$)، ما يُعطّل حدوث تفاعلات الضوء وإنتاج المركبات الغنية بالطاقة، مثل ATP و NADPH، التي تُستعمل خلال تفاعلات الظلام لإرجاع الكربون المعدني إلى كربون عضوي.

4- تُخرب الحرارة المرتفعة المعقد الأنزيمي المؤكسد للماء (WOE)، فيقل معدل تحرير الإلكترونات اللازمة لتعويض الإلكترون المفقود من النظام الضوئي الثاني PSII، ما يؤثر سلباً في وتيرة انتقال الإلكترونات في سلسلة انتقال الإلكترون (ETC)، فيتراجع معدل تصنيع المركبات الغنية بالطاقة نتيجة غياب التدرج الكهروكيميائي على جانبي الغشاء. حيث لوحظ في الأنواع النباتية ثلاثية الكربون تراجع ملحوظ في غلة الضوء Quantum yield (نسبة عدد المولات المحررة من الأوكسجين على العدد الكلي من الفوتونات الضوئية الممتصة)، وذلك عندما ارتفعت درجة الحرارة من 20 إلى 35°م.

2- تأثير الحرارة المرتفعة في اصطفائية الأغشية السيتوبلاسمية

يتوقف استقرار Stability الأغشية السيتوبلاسمية تحت ظروف إجهاد الحرارة المرتفعة على طبيعة الأحماض الدهنية الداخلة في تركيبها. وكلما ازدادت نسبة الأحماض الدهنية المشبعة Saturated fatty acids إلى الأحماض الدهنية غير المشبعة، ازدادت درجة ثباتية وسلامة الأغشية الخلوية تحت ظروف الحرارة المرتفعة. وتتوقف نسبة الأحماض الدهنية المشبعة (حمض النخيل Palmitic acid، وحمض الستاريك Stearic acid) على نشاط الإنزيم فوسفوليپاز-A₂، Phospholipase-A₂، حيث ينشط هذا الإنزيم تحت ظروف الحرارة المرتفعة، ويعمل على استبدال الأحماض الدهنية غير المشبعة العديدة (PUFA) بنظيراتها المشبعة في المواد الدهنية المفسفرة الداخلة في تركيب الأغشية السيتوبلاسمية فتزداد صلابة الأغشية السيتوبلاسمية، لأن الأحماض الدهنية المشبعة تحتاج إلى درجات حرارة أعلى حتى تتميع وتتخرب بالمقارنة مع الأحماض الدهنية غير المشبعة، فتحافظ الأغشية السيتوبلاسمية على سلامتها، وخاصتها الاصطفائية Selectivity، التي تحافظ بدورها على سلامة وحياة الخلية النباتية. وقد لوحظ فعلاً في الأنواع النباتية المتحملة لإجهاد الحرارة المرتفعة، ازدياد فعالية أنزيم الفوسفوليپاز-A₂، لذلك تُعد كفاءة النبات في المحافظة على استقرار وسلامة الأغشية السيتوبلاسمية Membrane integrity من الصفات الفيزيولوجية المهمة المرتبطة بتحسين تحمل إجهاد الحرارة المرتفعة.

استجابة النباتات لإجهاد الحرارة المرتفعة Plant responses to heat stress

تُمكن آليات تجنب الحرارة المرتفعة النباتات من إبقاء درجة حرارتها أقل بكثير من درجة حرارة الوسط المحيط، وتتمثل هذه الآليات بما يلي:

- 1- زيادة معدل فقد المياه بالنتح، لما لهذه العملية من تأثير مبرد لأجزاء النبات الهوائية.

- 2- تشكيل الترسبات الشمعية Waxy deposits، والزرغ الأبيض، اللتين تعكسان جزءاً من الأشعة الشمسية الواصلة إلى النبات، وتحول دون حدوث التحميل الحراري الزائد، وتُقلل من فرق ضغط بخار الماء بين الأوراق والوسط المحيط (VPD).
- 3- تظليل الأوراق للأنسجة النباتية الحساسة للأشعة الشمسية.
- 4- المحافظة على سلامة الأغشية السيتوبلازمية تحت ظروف إجهاد الحرارة المرتفعة.
- 5- زيادة معدل تصنيع بروتينات الصدمة الحرارية Heat Shock Proteins (HSP's) الفعالة في حماية المكتنفات الخلوية الحساسة من تأثير الحرارة المرتفعة.

بروتينات الصدمة الحرارية: يحدث ارتفاع درجات الحرارة بمقدار 5 – 10 °م أعلى من درجة حرارة النمو الطبيعية، بعض المورثات للتعبير عن ذاتها، وتُسمى المورثات التي تنفعل بتأثير الحرارة المرتفعة مورثات الصدمة الحرارية، ويؤدي تحريضها إلى تصنيع مجموعة جديدة من البروتينات، تُسمى بروتينات الصدمة الحرارية Heat shock proteins. تُصنع النباتات عدداً كبيراً من بروتينات الصدمة الحرارية ذات الوزن الجزيئي الصغير (LMWHSPs)، تتراوح في الوزن بين 15 – 30 كيلودالتون. ويرتبط تصنيع هذه البروتينات وتراكمها بزيادة مقدرة النباتات على تحمل الحرارة المرتفعة، والإجهادات البيئية المميتة الأخرى (الجفاف، والملوحة... إلخ). وتتشكل بشكل عام بروتينات الصدمة الحرارية في الأنسجة النباتية عندما تزيد درجة الحرارة عن 32 – 33 °م، سواء كان ارتفاع الحرارة سريعاً أم بطيئاً. ويمكن أن تتشكل بروتينات الصدمة الحرارية في السيتوبلازم، والـصَّانعات الخضراء، والميتوكوندريّة. وتُصنّف بروتينات الصدمة الحرارية من حيث التصنيع إلى مجموعتين:

- أ- بروتينات الصدمة الحرارية التي تُصنَّع بتأثير الحرارة المرتفعة فقط، ولا تُشاهد في الأنسجة النباتية تحت ظروف النمو الطبيعية Heat shock inducible proteins.
- ب- بروتينات الصدمة الحرارية التي تُصنَّع حتى تحت ظروف النمو الطبيعية، وتُسمى Heat shock proteins cognates (HSC).

التباين الوراثي في المقدرة على تصنيع بروتينات الصدمة الحرارية

بيّنت نتائج الدراسة أن صنف القمح الطري المُسمّى Mustang المقاوم للحرارة المرتفعة استطاع أن يحافظ على سلامة، وحياة نحو 80% من خلايا الأوراق، وذلك عندما عرّضت الأوراق لدرجة حرارة 50°م مدة ساعة واحدة، في حين لم تتجاوز نسبة الخلايا الحية أكثر من 40% في الصنف الحساس للحرارة المرتفعة، المُسمّى Sturdy. وقد بيّنت نتائج التحليل الكمي والنوعي للبروتينات، أن الصنف المقاوم للحرارة المرتفعة قد صنَّع كمية أكبر من بروتينات الصدمة الحرارية بالمقارنة مع صنف القمح الحساس. وكانت أهم البروتينات المصنَّعة: HSP16، HSP17، HSP26 كيلو دالتون. واستطاع طراز الذرة الصفراء ZPBL1304 المتحمل للحرارة المرتفعة أن يُصنَّع بروتيناً جديداً ذا وزن جزيئي HSP24، في حين لم يُشاهد مثل هذا البروتين في طراز الذرة الصفراء الحساس للحرارة المرتفعة، المُسمّى ZPL389. تُشير هذه النتائج إلى أهمية التباين الوراثي في المقدرة على تصنيع بروتينات الصدمة الحرارية استجابةً لظروف الحرارة المرتفعة، وأهمية هذه البروتينات المصنَّعة في زيادة درجة تحمل النباتات لإجهاد الحرارة المرتفعة، وعلاقة الارتباط الطردية بين كمية هذه البروتينات، ودرجة التحمل.

يُسبب إجهاد الحرارة المرتفعة تراجعاً كبيراً في تنفس الميتوكوندريّة، وهذا يؤدي إلى حدوث اضطرابات استقلابية، حتى في حال ارتفاع درجات الحرارة لفترة زمنية وجيزة (2 - 3 ساعات) خلال فترة الظهيرة Noon time، ما قد يؤدي إلى تراجع معدلات نمو النباتات وتطورها وإنتاجيتها. فعلى

سبيل المثال، استطاع نوع الفاصولياء *Phaseolus acutifolius* أن يحافظ على كفاءة عمل الميتوكوندريّة حتى عند درجة حرارة 32°م، في حين فشل النوع *Phaseolus vulgaris* في المحافظة على نشاط الميتوكوندريّة، وتوافق ذلك بتراجع ملموس في النمو. ولوحظ أيضاً وجود علاقة ارتباط مباشرة بين كمية بروتينات الصدمة الحرارية المُصنّعة، وتراكمها في الميتوكوندريّة، وكفاءة هذه البروتينات في المحافظة وبشكل فعّال على نشاط الميتوكوندريّة حتى عند درجة حرارة 42.5°م في بادرات فول الصويا Soybean. تُشير كل هذه الأمثلة بشكل واضح إلى الدور المهم الذي تؤديه هذه البروتينات في حماية تنفس الميتوكوندريّة.

آلية عمل بروتينات الصدمة الحرارية في حماية المكتنفات الخلوية

يعتقد أنّ بروتينات الصدمة الحرارية تمنع تراكم البروتينات المُخرَبة بتأثير الحرارة المرتفعة، أو الإجهادات البيئية الأخرى، حيث تؤدي بروتينات الصدمة الحرارية في نباتات فول الصويا دور الدرع الواقي للبروتينات العادية، وتحول دون تخريبها بفعل الحرارة المرتفعة. وتتوقف درجة الحماية على كمية بروتينات الصدمة الحرارية المُصنّعة، ولا تحتاج عملية الحماية هذه إلى طاقة. ويمكن أن تعمل بروتينات الصدمة الحرارية على إصلاح وإعادة تأهيل البروتينات المُخرَبة بفعل الحرارة المرتفعة، وتزيد هذه العملية من كفاءة الخلايا النباتية في استعادة النمو عند زوال العامل البيئي المحدد للنمو (الحرارة المرتفعة). استطاع على سبيل المثال بروتين الصدمة الحرارية HSP₆₀ في بادرات الشوفان Oats أن يُساعد في إعادة ترتيب والتفاف Refolding بروتينات الفايتركروم المُخرَبة كيميائياً، وأصبحت بفضل هذا البروتين فعّالة وظيفياً خلال ساعة واحدة. ومن أهم بروتينات الصدمة الحرارية التي تستهدف البروتينات المُخرَبة وتعمل على إعادة تأهيلها، اليوبيكويتين Ubiquitins. لوحظ على سبيل المثال، ازدياد كمية هذا البروتين في نباتات القمح الطري (*Triticum aestivum*) تحت ظروف الحرارة المرتفعة. وتعمل بروتينات

الصدمة الحرارية عند المستوى الخلوي على حماية وإصلاح البروتينات التي يمكن أن تتضرر بفعل الحرارة المرتفعة، مثل الأنزيمات والبروتينات الناقلة، وقنوات دخول الشوارد في الأغشية السيتوبلازمية، وأغشية الفجوات... إلخ. يسمح كل ذلك في المحافظة على سير العديد من العمليات الحيوية المهمة داخل الخلية النباتية، بما يضمن استمرار نمو النبات وتطوره. وتؤدي الحرارة المرتفعة (45°م في بادرات فول الصويا) إلى تخريب البروتينات الداخلة في تركيب الأغشية الحيوية، وتعمل على تمييع، وتغيير ترتيب مواقع المواد الدهنية، وهذا يؤدي إلى تخريب الأغشية السيتوبلازمية، وتفقد خاصيتها الاصطفائية، فتخرج العديد من الذائبات المعدنية والعضوية المهمة لحياة الخلية النباتية، مثل، K^+ ، أحماض عضوية، أحماض نووية، سكريات، فيتامينات Vitamins... إلخ، ولكن لوحظ أن تعريض بادرات فول الصويا أولاً لدرجات حرارة مرتفعة غير مميتة Sub-lethal (مُحرّضة) (40°م) مدة ساعتين قبل أن تعرض لدرجات حرارة مميتة (45°م). قد زاد من مقدرتها على تحمل المستويات المميتة من الحرارة، حيث يُساعد التحريض بدرجات حرارة غير مميتة على تشكيل بروتين جديد من بروتينات الصدمة الحرارية، ذي وزن جزيئي 15 كيلو دالتون، قد أدى هذا البروتين دوراً بالغ الأهمية في حماية أغشية الخلية السيتوبلازمية من التخرب، وزاد من استقرارها وثباتها تحت ظروف الحرارة المرتفعة Thermostability. وتُخرب الحرارة المرتفعة البروتينات الداخلة في تركيب الأغشية السيتوبلازمية من خلال إضعاف قوى الروابط الهيدروجينية، وحالة الاتزان الكهربائي Electrostatic بين المجموعات القطبية في البروتينات، ما يؤدي إلى تخريب انتظام هذه البروتينات.

هل يحدث التراجع الحاصل في عملية التمثيل الضوئي نتيجة الحرارة بسبب تخريب الأنزيمات؟

أظهرت نتائج دراسة الأنزيمات المستخلصة من النباتات، أن الأنزيمات المهمة في عملية التمثيل الضوئي، مثل NADP- (PEP case)، glyceraldehyde dehydrogenase، RuBisco

Phosphoenol pyruvate carboxylase، كانت أقل ثباتاً تحت ظروف الحرارة المرتفعة، ولكن درجات الحرارة التي تبدأ عندها هذه الأنزيمات بالتحلل والتخرب Denaturation كانت بشكل واضح أعلى من درجات الحرارة التي تبدأ عندها عملية التمثيل الضوئي بالتراجع. تقترح هذه النتائج أن المراحل الأولى من التأثير الضار للحرارة المرتفعة المتمثلة بتدني مستوى عملية التمثيل الضوئي، ترتبط بشكل أساسي بالتغيرات في مواصفات الأغشية الخلوية، وآلية توليد الطاقة (ATP) نتيجة تدفق الإلكترونات والبروتونات عبر غشاء الصّانعة الخضراء الداخلي (Thylakoid)، وليس مرده إلى التخريب العام للأنزيمات.

نقطة التعويض الحراري Temperature compensation point: هي درجة الحرارة التي تتساوى عندها كمية CO_2 المفقودة بالتنفس مع كمية CO_2 المثبتة أثناء عملية التمثيل الضوئي. ويؤدي ارتفاع درجة الحرارة فوق ذلك الحد إلى زيادة معدل التنفس، وانخفاض معدل التمثيل الضوئي، ما يؤدي إلى حرق/أكسدة كميات كبيرة من المدخرات السكرية. وعادة ما تكون نقطة التعويض الحراري أقل في نباتات الظل بالمقارنة مع نباتات الضوء. ويكون التأثير السلبي لارتفاع درجة الحرارة أكبر في الأنواع النباتية ثلاثية الكربون بالمقارنة مع رباعية الكربون، حيث يزداد في الأولى معدل التنفسين الظلامي والضوئي، ما يؤدي إلى تراجع معدل صافي التمثيل الضوئي (NAR)، في حين لا تتأثر نباتات الأنواع الرباعية الكربون المتكيفة مع الحرارة المرتفعة والسطوع الشمسي العالي، التي لا يحدث فيها التنفس الضوئي، بسبب امتلاكها آلية تركيز الكربون في خلايا الحزم الوعائية.



الفصل التاسع

تأثير إجهاد الحرارة المنخفضة والصقيع في نمو وتطور الأنواع
المحصولية، والصفات المرتبطة بالتحمل

Effect of Chilling and Frost Stress on Growth and Development of Crops and the Stress Associated Traits

يحدث إجهاد الحرارة المنخفضة في الأنواع الحساسة عند درجات حرارة دون الحد الأدنى للنمو الطبيعي للنبات، ولكنها ليست منخفضة إلى حد تشكل الجليد. وعادةً ما يُلاحظ الضرر الناجم عن إجهاد الحرارة المنخفضة في نباتات الأنواع المنتشرة في المناطق المدارية. ومن أهم الأنواع النباتية الحساسة لإجهاد الحرارة المنخفضة (الصقيع)، البندورة Tomato، والخيار Cucumber، والبطاطا الحلوة Sweet Potato، والذرة الصفراء Corn، والقطن Cotton، والفول Faba bean، والرز Rice.

تأثير درجات الحرارة المنخفضة في سلامة الأغشية الخلوية
تبدى أوراق النباتات المتأثرة بإجهاد الحرارة المنخفضة تراجعاً ملحوظاً في معدل التمثيل الضوئي (A)، ونقل الكربوهيدرات، وتراجع معدل التنفس (R)، وتثبيط تصنيع البروتينات، وازدياداً في معدل تحلل وتخريب البروتينات العادية المصنعة. وتعتمد كل هذه التبدلات بشكل أساسي على آلية رئيسة عامة، تتمثل بفقد المواصفات الأساسية للأغشية السيتوبلاسمية. فعلى سبيل المثال، لوحظ ازدياد نسبة تسرب الذائبات Solute leakage عبر الأغشية السيتوبلاسمية في أوراق نبات زهرة الخُب Passion flower (*Passiflora malifomis*) الموجودة في وسط مائي، عند درجة حرارة صفر درجة مئوية، وهو من الأنواع النباتية الحساسة للصقيع، في حين كانت نسبة تسرب الذائبات معنوياً أقل في نباتات الصنف *Passiflora Cearula*.

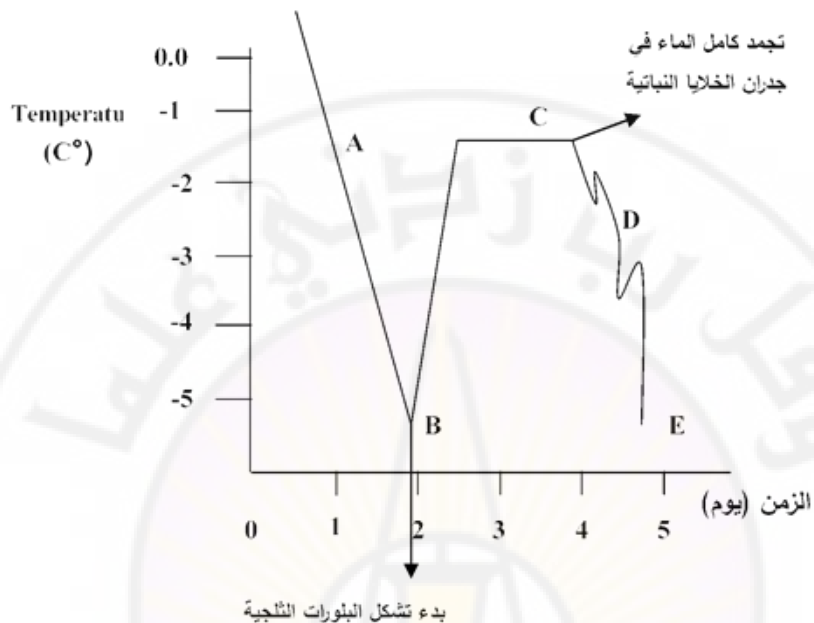
تتوقف درجة ثباتية واستقرار الأغشية السيتوبلاسمية بتأثير الحرارة المنخفضة على طبيعة الأحماض الدهنية المكونة للمواد الدهنية المفسفرة الداخلة في تركيب الأغشية السيتوبلاسمية. وتتكون المواد الدهنية الداخلة في تركيب الأغشية السيتوبلاسمية في الأنواع الحساسة للبرودة من نسبة عالية من الأحماض الدهنية المشبعة، التي تتصلب بسرعة إذا ما انخفضت درجة الحرارة إلى ما فوق الصفر المئوي، وتتحول إلى حالة شبه متبلورة Semi crystalline state، وتفقد بذلك الأغشية الحيوية خاصيتها الاصطفائية، ما يؤثر سلباً في حياة الخلايا النباتية، والمقدرة على استعادة النمو، في حين تكون نسبة الأحماض الدهنية غير المشبعة أكبر في المواد الدهنية التي تدخل في تركيب الأغشية السيتوبلاسمية للأنواع النباتية المقاومة للبرودة، التي تتطلب درجات حرارة أقل حتى تتصلب، وتفقد البروتينات خاصيتها الوظيفية، والأغشية الحيوية خاصيتها الاصطفائية. ويبين الجدول (4) تركيب الأحماض الدهنية في أغشية الميتوكوندريّة في بعض الأنواع النباتية الحساسة، والمقاومة للبرودة. يُلاحظ من الجدول أنّ نسبة الأحماض الدهنية غير المشبعة إلى المشبعة أكبر في الأنواع النباتية المقاومة للبرودة، مثل الزهرة، والبازلاء (2.3، 3.8 على التوالي)، بالمقارنة مع الأنواع النباتية الحساسة للبرودة، مثل البطاطا الحلوة (1.7)، والذرة الصفراء (2.1). يُشير ذلك إلى أهمية طبيعة الأحماض الدهنية الداخلة في تركيب المواد الدهنية في الأغشية السيتوبلاسمية للمحافظة على سلامة الأغشية السيتوبلاسمية واستقرارها.

النوع النباتي	نسبة الأحماض الدهنية الأساسية (%)	نسبة الأحماض الدهنية غير المشبعة إلى المشبعة (%)
برعم نبات الزهرة Cauliflower bud	21.3 (16:0) Palmitic	3.2
	1.9 (18:0) Stearic	
	7 (18:0) Oleic	
	16.4 (18:0) Linoleic	
	49.4 (18:3) Linoleic	
سوق البازلاء Pea stem	12.8	3.8
	2.9	
	3.1	
	61.9	
	13.2	
البطاطا الحلوة Sweet Potato	24.9	1.7
	2.6	
	0.6	

النوع النباتي	نسبة الأحماض الدهنية الأساسية (%)	نسبة الأحماض الدهنية غير المشبعة إلى المشبعة (%)
الذرة الصفراء Corn	50.8	
	10.6	
	28.3	2.1
	1.6	
	4.6	
	54.6	
	6.8	

يقتل التجمد Freezing الخلايا النباتية، بسبب تشكل البلورات الثلجية: ضمن ظروف النمو الطبيعية، عندما تنخفض درجة الحرارة تتشكل البلورات الثلجية أولاً ضمن جدران الخلية النباتية Cell walls، ولكن هذه البلورات غير مميتة، ويمكن للأنسجة النباتية أن تستعيد نشاطها إذا ما ارتفعت درجة حرارة الوسط المحيط، وأذابت هذه البلورات الثلجية. ولكن عندما تتعرض النباتات إلى درجة حرارة التجمد (0°C) لفترة زمنية طويلة، فإن البلورات الثلجية المتشكلة ضمن جدران الخلايا النباتية سوف تنمو وتمتد إلى داخل البروتوبلازم Protoplasm مؤديةً إلى تخريب الخلية النباتية وموتها. وعادةً ما تحد الأنواع النباتية المتحملة للصقيع من نمو البلورات الثلجية، ووصولها إلى بروتوبلاسم الخلية النباتية. وخلال المرحلة الأولى من فقد الحرارة من الأنسجة النباتية، فإن درجات الحرارة تنخفض إلى ما دون درجة التجمد الحقيقي True freezing point في كل من السيتوبلازم والفجوات دون حدوث أي تحول يذكر على حالة الماء، أي لا يتحول الماء من الحالة السائلة إلى الحالة الصلبة (الشكل، 63 المرحلة A). وتكون الحالة السائلة للماء في

كل من السيتوبلازما والفجوات فائقة البرودة Super cooled، ولكن يؤدي استمرار انخفاض درجات الحرارة إلى بدء تشكل البلورات الثلجية أولاً ضمن جدران الخلايا النباتية، ويترافق ذلك مع تحرير للطاقة الحرارية، لأن تحويل الماء من الحالة السائلة إلى الصلبة يترافق مع تحرير للحرارة، بمعدل 80 كالوري لكل غ ماء متحول. لذلك عندما يتشكل الجليد أولاً في جدران الخلية النباتية، يُلاحظ ارتفاع في درجة حرارة الأنسجة النباتية بشكل سريع (الشكل، 63 المرحلة B)، ويستمر الارتفاع في درجة الحرارة إلى أن يتجمد كامل الماء في جدران الخلية النباتية (الشكل، 63 المرحلة C) وعند الوصول إلى هذه المرحلة سيتوقف تحرير الطاقة الحرارية، وتبدأ الحرارة بالانخفاض من جديد. ويمنع تحرير الحرارة خلال تشكل البلورات الثلجية أولاً ضمن جدران الخلية النباتية تشكل البلورات الثلجية في البروتوبلازم، وهذا مهم جداً من الناحية العملية لأن تشكل البلورات الثلجية ضمن جدران الخلية النباتية غير مميت. ويدفع تشكل البلورات الثلجية ضمن جدران الخلية النباتية الماء أو بخار الماء للانتقال من البروتوبلازم إلى جدران الخلية ليزداد نمو البلورات الثلجية وتطورها. ويؤدي التجفيف البطيء للبروتوبلازم إلى ازدياد تركيز الذائبات فيها، وهذا ما يؤدي إلى تخفيض درجة التجمد بمقدار $1-2^{\circ}\text{C}$. وعندما تستمر درجة الحرارة بالانخفاض يبدأ تشكل البلورات الثلجية في البروتوبلازم (الشكل، 63 المرحلة D-E)، ويترافق هذا مع فقد الخلية النباتية لحيويتها. عموماً، يحتاج تشكل البلورات الثلجية في جدران الخلية النباتية، أو البروتوبلازم إلى وجود تراكيب تسمى نقاط نويات الجليد Ice nucleation points، التي تنمو عليها البلورات الثلجية. عموماً، تفتقر بروتوبلازم الأنواع النباتية المحتملة للبرودة لمثل هذه النويات، ما يسمح لها بالتبريد العميق Deep super cooling إلى درجات حرارة أقل من درجة التجمد دون أن يحدث تشكل للبلورات الثلجية.



الشكل رقم (6.3): يبين العلاقة بين درجات الحرارة المنخفضة والزمن اللازم لتشكل البلورات الثلجية.

الفصل العاشر

التعبير المورثي وتصنيع البروتينات الدفاعية في النباتات المجهدة

Gene Expression and Protein Synthesis under Stressful Conditions

تُعدّ الإجهادات اللاأحيائية من التحديات الرئيسة التي تحول دون تحقيق إنتاج عالٍ بشكل دائم. وإنّ تفاعلات النباتات مع الإجهادات اللاأحيائية معقدة، وتتضمن العديد من الاستجابات الفيزيولوجية والبيوكيميائية. وتتجلى أهمية مثل هذه الاستجابات في تمكين النباتات المُعرّضة للإجهاد البيئي من تحمل أو تخفيف التأثيرات الضارة الناجمة عنه. وتتوقف حساسية أو تحمل النباتات لإجهاد بيئي ما على المقدرة الوراثية والحيوية للنوع النباتي. وتُسبب الإجهادات اللاأحيائية المختلفة تحورات مهمة في التعبير الوراثي في النباتات (Vierling, 1991)، يمكن أن تقود مثل هذه التحورات إلى تراكم أو استنفاد نواتج استقلاب معينة، وتبدلات في سلوك العديد من الأنزيمات، وتصنيع مجموعة جديدة من البروتينات الخاصة بكل نوع من أنواع الإجهادات اللاأحيائية Abiotic stresses (الجفاف، الملوحة، الصقيع، والحرارة المرتفعة... إلخ) (Jacobsen et al., 1986). وبيّنت العديد من البحوث، أنّ الإجهادات اللاأحيائية يمكن أن تحث تصنيع بروتينات جديدة في النباتات يمكن أن تكون ذات أهمية كبيرة في تحسين مقدرة النباتات على البقاء حية تحت الظروف البيئية السيئة. ويحدث تصنيع مثل هذه البروتينات تحت ظروف الإجهاد الملحي Salinity stress، والإجهاد الحلولي Osmotic stress، وإجهاد الصدمة الحرارية Heat shock، وإجهاد البرودة Chilling stress، وإجهاد الظروف اللاهوائية Hypoxia، والإجهادات الأحيائية (الإصابة بالبكتيريا والفيروسات والفطريات). لا تتشكل البروتينات المُصنّعة بتأثير الإجهاد Stress induced Proteins فقط في النباتات، ولكن يمكن أن تُصنّع حتى في الكائنات الحية الدقيقة والأنواع الحيوانية.

تحت ظروف نقص الأوكسجين Anaerobic stress، فإن البيبتيدات العديدة التي تُصنَّع سيكون لها وظائف معينة، وتتبع طائفة الأنزيمات Enzymes التي تقوم باستقلاب السكريات المفسفرة (Ricard et al., 1991). ويمكن أن تُساعد بروتينات الصدمة الحرارية التي تُصنَّع تحت ظروف إجهاد الحرارة المرتفعة في لف Protein folding وإعادة تأهيل البروتينات المخربة، وتفاعلات البروتينات مع بعضها، ونقل البروتينات عبر المكونات الخلوية المختلفة. يتضح مما تقدم، أن بروتينات الصدمة الحرارية Heat shock proteins يمكن أن تؤدي دوراً مهماً في وقاية الكائن الحي من إجهاد الحرارة المرتفعة (Vierling, 1991). ويُقترح أنه تحت ظروف الإجهاد الملحي، فإن البروتينات الجديدة المُصنَّعة، مع الأحماض الأمينية والمركبات الأزوتية الذوابة تعمل كمكونات في آلية تحمل الملوحة، ويمكن أن تكون وظيفتها كذائبات سيتوبلازمية عضوية توافقية Cytoplasmic compatible solutes في ضبط الجهد الحلولي Osmotic potential لتحقيق التوازن بين الجهد الحلولي في السيتوبلازما مع نظيره في الفجوات عندما تتعرض النباتات للإجهاد الملحي. عموماً، تُعدّ الإجهادات اللاأحيائية من العوامل المحددة لنمو النبات، وتؤثر سلباً في استقلاب (أيض) النباتات، وتُسبب اختلالاً في مستوى البروتينات من خلال تأثيرها في معدل تصنيع البروتينات وتحللها (Dubey and Rani, 1990).

يتراجع محتوى البروتين في الأجزاء النباتية المُعرَّضة للإجهادين الملحي والمائي، بسبب تراجع معدل تصنيع البروتينات، وازدياد معدل تحللها Proteolysis. يُلاحظ في حالة البذور المنبتة في الأوساط الملحية المُعرَّضة للإجهاد الحلولي، ارتفاع في مستوى البروتين. ويمكن أن يُفسَّر ذلك على أساس أن الإجهاد الملحي يُسبب تراجعاً في معدل تحلل البروتينات في البذور أثناء الإنبات، ما يُسبب تباطؤاً في تحلل البروتينات المدخرة واستفادها. ويتمثل ذلك بارتفاع مستوى البروتين في الأندوسبرم (السويداء) تحت ظروف الإجهاد، ولكن ليس نتيجة ازدياد معدل تصنيع البروتينات (Dubey, 1982).

تتوقف درجة تحمل الإجهاد على الخصائص الوراثية والبيوكيميائية للأنواع النباتية. وبناءً على ما تقدم، فقد أجريت العديد من البحوث لغربلة الطرز النباتية الحساسة للإجهادات اللاأحيائية عن نظيراتها المتحملة على أساس مستويات البروتينات الذوابة في البذور المنبتة والأجزاء النباتية المزروعة. وأشارت نتائج هذه البحوث إلى وجود مستويات مختلفة من البروتينات الذوابة والأنزيمات المحللة Proteolytic enzymes لها في مجموعتين من الطرز الوراثية المتباينة في درجة تحملها (Duby, 1982). وبيّنت الدراسات المنفذة أنّ الإجهادات اللاأحيائية تؤثر بشكل كبير في استقلاب النبات، ويتم خلال فترة التعرض للإجهادات تصنيع مجموعة جديدة من البروتينات الخاصة بكل إجهاد بيئي، ويختلف مستوى البروتينات الكلية والذوابة في الطرز المتحملة عنها في الحساسة في الأنواع النباتية المختلفة، وضمن كل من الظروف البيئية المجهددة والطبيعية.

البيئات المجهددة وتصنيع البروتينات

تتمثل الأشكال الرئيسة من الإجهادات اللاأحيائية، التي غالباً ما تتعرض لها النباتات بإجهاد الملوحة، والجفاف، والغرق، والحرارة المرتفعة، والبرودة، ونقص الأوكسجين، بالإضافة إلى الإجهادات الأحيائية Biotic stresses (الإصابة بالمرضات Pathogens). ويتوقف تأثير الإجهاد على المرحلة من عمر النبات، وطول فترة الإجهاد وشدته.

الإجهاد الملحي Salinity stress: تؤثر الملوحة في إنبات البذور، ونمو النبات، وامتصاص العناصر المعدنية المغذية واستقلاب النبات، بسبب التثبيط الحلولي الناجم عن قلة الماء المتاح للنبات، والتأثيرات السامة لشوارد الأملاح Ionic toxicity، واختلال التوازن الغذائي الناجم عن التأثير التضادي فيما بين الشوارد المعدنية. وخلال كامل دورة حياة النبات، تُعد كل من مرحلة الإنبات Germination واسترساء البادرة Seedling establishment، والإزهار Anthesis من المراحل الحرجة للضرر الناجم عن الملوحة. ويتأثر أيضاً إلى حد كبير استقلاب البروتينات في النباتات المزروعة في البيئات

المجهدة ملحيًا. وتُشجّع الملوحة تصنيع البروتينات المتخصصة بالإجهاد الملحي Salt stress specific proteins، حيث تُسبب إما تناقصاً أو ازدياداً في مستويات البروتينات الكلية أو الذوّابة حسب الأجزاء النباتية المدروسة، مؤديةً إلى ازدياد تصنيع ونشاط العديد من الأنزيمات.

الملوحة وتصنيع البروتينات Salt-induced protein synthesis:

تُبدي النباتات المزروعة في البيئات المتملحة تبدلات واضحة في أنموذج تصنيع البروتينات وتراكمها. وقد نُفذت معظم التجارب الهادفة إلى دراسة تأثير الملوحة في تصنيع بعض البروتينات في مزارع الخلايا النباتية، حيث أثبتت التجارب أن مزارع الخلايا النباتية أكثر فائدة من النبات الكامل في مثل هذا النوع من الدراسات، حيث يمكن التحكم بدقة أكبر بالموشرات البيئية، ويمكن انتخاب السلالات من الخلايا النباتية المحتملة للملوحة وتقويمها، ودراسة البروتينات الجديدة المُصنّعة بالطرق البيوكيميائية التقليدية. ويُن بين العديد من الباحثين حدوث تصنيع بروتينات جديدة في الخلايا النباتية المُعرّضة للإجهاد الملحي (Singh et al., 1987). وتتباين مستويات البروتينات في الطرز المحتملة للملوحة عنها في الطرز الحساسة عندما تتعرّض للإجهاد الملحي. ويبدو أن مثل هذه البروتينات المُصنّعة بتأثير الإجهاد الملحي لها دور في زيادة مقدرة النباتات على تحمل الملوحة، ولكن مازالت الآلية التي تُساعد من خلالها هذه البروتينات في زيادة تحمل الملوحة غير معروفة. ولكي نفهم آلية تحمل الملوحة في خلايا التبغ المزروعة في الأوساط المغذية. اختبرت نماذج البروتينات المُصنّعة في كل من خلايا التبغ المتكيفة، وغير المتكيفة للملوحة (NaCl). وأشارت نتائج البحوث إلى أن الخلايا المتكيفة للوسط المحتوي على المحلول الملحي قد أظهرت وجود حزميتين من البروتينات، أحدهما بوزن جزيئي 32 والثانية 20 كيلو دالتون، بكمية أكبر في الخلايا المتكيفة عنها في الخلايا غير المتكيفة مع الإجهاد الملحي، وبالإضافة إلى ذلك فقد أظهرت الخلايا النباتية المتكيفة مع الإجهاد الملحي وجود بروتين ذي وزن جزيئي 26 كيلو دالتون لم يكن موجوداً في الخلايا غير المتكيفة مع الإجهاد الملحي (الحساسة)، ولا حتى في الخلايا

المزروعة في الأوساط الخالية من الملح (الشاهد). كل ذلك، دفع هؤلاء الباحثين إلى اقتراح وجود دور أساسي لهذه البروتينات في زيادة مقدرة الخلايا التكيفية. وتتضمن عملية التأقلم الخلوي في خلايا التبغ لكل من الإجهاد الحلوي والإجهاد الملحي تعديل محدد في التعبير الوراثي للخلايا المتكيفة للإجهاد الملحي، مؤدياً إلى تصنيع العديد من البروتينات المهمة بما في ذلك البروتين الأساسي ذي الوزن الجزيئي 26KD. وبما أن هذا البروتين يُصنَّع ويتراكم بشكل خاص في الخلايا التي يتم فيها التعديل الحلوي للإجهاد الملحي أو الإجهاد الحلوي، فيُسمَّى تبعاً لذلك هذا البروتين باسم أوسموتين Osmotin (Singh et al., 1986). ومن المهم بمكان معرفة أن هذا البروتين لا يُصنَّع عندما تتعرض الخلايا لصدمة حلوية Osmotic shock، أو عند التعرض بشكل مباشر لمستوى مميت من الإجهاد اللاأحيائي، بل يُصنَّع فقط في الخلايا التي تتعرض أولاً إلى مستوى غير مميت (محرّض) من الإجهاد، أي عندما تكون الخلايا قد تكيفت مع الإجهاد الملحي (NaCl)، أو الحلوي (PEG6000). يُشكل الأسموتين في الخلايا المتكيفة للإجهاد الملحي قرابة 12-15% من بروتينات الخلية الكلية (Singh et al., 1987). ويتمثل دور الأوسموتين في مساعدة الخلية على التنظيم الحلوي، وذلك إما عن طريق تسهيل عملية تراكم الذائبات، أو عن طريق تسهيل حدوث بعض التغيرات الاستقلابية في الخلية، التي يمكن أن تُسهّم في حدوث التعديل الحلوي Osmotic adjustment. ولوحظ أيضاً تصنيع البروتينات المحرّضة بفعل الملوحة في الكتلة الخلوية غير المتميزة Callus في الذرة الصفراء Corn، وفي جذور الشعير. بيّنت نتائج البحوث أنه في بعض الأنواع النباتية، مثل الرز (*Oryza sativa* L.)، فإن كل من الطرز الوراثية المتحملة للملوحة ونظيراتها الحساسة تشتمل على نماذج مختلفة من القطاعات البروتينية سواء نمت بوجود الأملاح (NaCl) أو غيابها، حيث تمتلك طرز الرز المتحملة للملوحة البروتين ذي الوزن الجزيئي 28 KD في الأوراق، ولم يلاحظ مثل هذا البروتين في الطرز الحساسة للملوحة. وازداد مستوى هذا البروتين أكثر عندما عُرضت بادرار الرز إلى مستويات متزايدة من الملوحة في وسط النمو

(Rani, 1988). يبين ذلك أن وجود مثل هذا البروتين (28 KD) الإضافي عادةً ما يكون مرتبطاً مع زيادة مقدرة النباتات على تحمل الملوحة، أما في طرز الرز الحساسة للملوحة، فقد اختفت بعض البروتينات الرئيسة الموجودة سابقاً وظهرت بروتينات جديدة مع زيادة تركيز الأملاح.

كمية البروتينات في النباتات المجهدة ملحيًا: يتأثر بشكل كبير تصنيع البروتينات في النباتات المزروعة في البيئات الملحية، وتُسبب الملوحة خللاً في تصنيع البروتينات وتحللها في البذور المنبتة والمراحل اللاحقة من نمو النباتات وتطورها. ولتقويم وطأة الضرر الناجم عن الملوحة في نمو النباتات واستقلابها، فقد حاول العديد من الباحثين دراسة الحالة العامة للبروتينات الكلية والبروتينات الذوابة، وأنموذج تصنيع البروتينات في الأجزاء المختلفة من النباتات النامية تحت ظروف الإجهاد الملحي. وتخفض الملوحة في معظم الحالات مستوى البروتين في أجزاء النباتات المجهدة ملحيًا نتيجة تراجع معدل تصنيع البروتينات وازدياد نشاط الأنزيمات المحللة للبروتينات Protein hydrolyzing enzymes. ويلاحظ في بعض الحالات ازدياد مستوى البروتينات في النباتات المعرضة للملوحة، وذلك نتيجة ازدياد معدل تصنيع البروتينات المعرضة ملحيًا أو تراجع فعالية الأنزيمات المحللة للبروتينات. وأظهرت نتائج البحوث أن عملية تصنيع البروتينات حساسة للملوحة، حيث لوحظ تحت الظروف المخبرية أن جهاز تصنيع البروتينات المستخلصة من القمح كان أكثر حساسية للملوحة (Na^+ , K^+ , Cl^-) بالمقارنة مع الظروف الحقلية، وذلك من خلال البيانات المتعلقة باندماج الأحماض الأمينية. ويمكن لبعض الأنواع النباتية المتحملة للملوحة مثل النوع *S. maritima* أن تحافظ على معدل نمو أمثل عند مستويات عالية من الملوحة (500 mM NaCl)، في حين عادةً ما تكون الأنزيمات المستخلصة من هذه النباتات حساسة لمستويات متدنية من الملوحة (170 mM)، ما يشير إلى أن الأنزيمات الذوابة وكذلك أنزيمات جهاز تصنيع البروتينات نسبياً أقل حساسية للملوحة تحت الظروف الحقلية من الأنزيمات المعزولة والمدرسة تحت الظروف المخبرية. ويُعزى تراجع كمية البروتينات في العديد من

الأنواع المحصولية المعرضة للإجهاد الملحي إلى تراجع وتيرة تصنيع البروتينات، وقلة إتاحة الأحماض الأمينية والبروتينات. أمّا بالنسبة لمحصول الحمص Chickpea (*Cicer arietinum* L.)، فقد سببت معاملة الملوحة (100 mM NaCl) في المحلول المغذي انخفاضاً ملحوظاً في مستوى البروتينات في البذور المتطورة عندما زرعت ونمت النباتات في المزارع الرملية. وبالرغم من حقيقة أنّ الملوحة تُسبب تراجعاً في وتيرة تصنيع البروتينات وازدياداً في معدل تحللها في العديد من الأنواع النباتية، إلا أنه يُلاحظ أحياناً ازدياد في مستويات البروتين تحت ظروف الملوحة في البذور المنبتة، والبادرات النامية والأجزاء النباتية المتطورة. ففي البذور المنبتة غالباً ما يُنبت تحلل البروتينات في السويداء تحت ظروف الإجهاد الملحي. فعندما تمّ تنبيت بذور الرز من أصناف متباينة في تحملها للإجهاد الملحي عند مستويات متزايدة من الملوحة (NaCl) فقد ثبتت معاملة الملوحة استنزاف البروتينات من السويداء في جميع الأصناف، ولكن كان التثبيط الأكبر في الأصناف الحساسة للملوحة بالمقارنة مع الطرز المتحملة. ويُفسّر ذلك على أساس تراجع معدل تحلل البروتينات بسبب الملوحة المرتفعة، ما يُقلّل من معدل استهلاك مدخرات السويداء البروتينية من قبل الجنين النامي، وليس بسبب ازدياد معدل تصنيع البروتينات. تُسبب الملوحة (NaCl) تأخراً في تحطم بروتينات السويداء وتُثبّط نقل نواتج تحلل البروتينات من السويداء إلى المحور الجنيني النامي. ويُفسّر تبعاً لذلك تباطؤ نمو البادات تحت ظروف الإجهاد الملحي نتيجة بقاء نقل البروتينات المُدخّرة من السويداء، لأنّ عملية تحلل البروتينات المعقّدة فيها تُعد خطوة أساسية من أجل تصنيع بروتينات جديدة ضرورية لنمو البادات وتطورها.

مستويات الأنزيمات في النباتات المجهدة ملحيّاً: تُسبب الملوحة تبدلات في فعالية Activity الأنزيمات المحللة للبروتينات، والأنزيمات المحللة للأميلوز والأميلوبكتين، وأنزيمات الأحماض النووية Nucleolytic، وأنزيمات الأكسدة Oxidative enzymes في البذور المنبتة وأجزاء النباتات النامية (Mittal and Dubey, 1991). وتُسبب الملوحة إمّا زيادة أو تراجعاً في

نشاط وفعالية الأنزيمات، وذلك بحسب طبيعة الأنزيمات والجزء النباتي المدروس، ومقدرة الطراز النباتي على تحمل الملوحة. تُسبب الملوحة تراجعاً في فعالية أنزيمات الحلمة Hydrolytic enzymes، مثل α -amylase، في سويداء البذور قيد الإنبات. ويكون مقدار التراجع في نشاط الأنزيمات أكبر في الطرز الحساسة للملوحة بالمقارنة مع الطرز المتحملة. وسبب الملوحة زيادة في نشاط أنزيمات Nucleases في أوراق النباتات أو البادرات المزروعة والأنزيمات المحللة للبروتينات، والأنزيمات المفككة للبيبتيدات Peptidases (Dubey and Rani, 1990)، وأنزيمات Phosphatases، وأنزيمات الأكسدة (Mittal and Dubey, 1991).

الإجهاد المائي Water stress

تُعد إتاحة المياه أحد أهم العوامل البيئية المؤثرة في إنتاجية المحاصيل الحقلية. وغالباً ما تتعرض نباتات المحاصيل الحقلية للإجهاد المائي خلال دورة حياتها. وتُعد بعض المراحل من حياة النباتات، مثل الإنبات، ومرحلة البادرة الفتية، والإزهار من أكثر المراحل حساسية للإجهاد المائي. ويؤثر الإجهاد المائي خلال تلك المراحل بشكل كبير في غلة المحصول الاقتصادية، حيث يُقلل الإجهاد المائي من معدل نمو النباتات، ويحدث العديد من التحولات الشكلية والبيوكيميائية في النباتات، ويُسبب بالنتيجة تراجعاً هائلاً في الغلة. ويُسبب الإجهاد المائي تراجعاً في العديد من العمليات الأساسية في النباتات، مثل تصنيع البروتينات، والتمثيل الضوئي Photosynthesis، والتنفس Respiration، وتصنيع الأحماض النووية. ويثبط الإجهاد المائي تصنيع بروتينات النمو الطبيعية، ويُشجع تصنيع مجاميع صغيرة من البروتينات المُصنعة بتأثير الإجهاد، ويُحفز الإجهاد المائي حدوث تعديل في التعبير

الوراثي، ينتج عنه تشجيع وتنشيط في فعاليات العديد من الأنزيمات. ويقود إلى إحداث تغيرات في التركيب الدقيق للأنسجة النباتية.

البروتينات المُصنَّعة بفعل الإجهاد المائي: يُسبب الإجهاد المائي في العديد من الأنواع المحصولية تعديلاً في التعبير الوراثي على مستوى النسيج النباتي أو العضو النباتي ككل، ينتج عنه تبدلات في طرز تصنيع البروتينات في الخلايا النباتية. وتبدي الخلايا أو النباتات النامية في النباتات المجهدّة مائياً تراجعاً أو ازدياداً في مجموعات البروتينات الخلوية الصغيرة. وقد تمّ استخلاص وتوصيف بعض هذه البروتينات التي تتشكل تحت ظروف الإجهاد المائي. يُقلل الإجهاد المائي الخفيف إلى المتوسط الشدّة كفاءة تصنيع البروتينات في النباتات، ولكن مثل هذه النباتات يمكن أن تستعيد نموها ويعود تصنيع البروتينات إلى وضعه الطبيعي وذلك عندما تُروى بكمية كافية من المياه. ويغيّر تطبيق الإجهاد المائي حالة المعقد الريبوزومي المصنّع للبروتينات في الأنسجة الخلوية. وإنّ معدل تصنيع البروتينات لا يحدث بوتيرة واحدة في كل الأعضاء النباتية المختلفة، ولكن تصنّع البروتينات في مناطق معينة من النباتات بكميات أكبر من مواطن أخرى. فعلى سبيل المثال، فإنّ أنزيم التمثيل الضوئي المُسمّى RuBisco يوجد بكميات أكبر في المناطق القمية Apical regions من الأوراق بالمقارنة مع الأجزاء الأخرى، ومع هذا يُسبب الإجهاد المائي تراجعاً في تصنيع البروتينات في جميع الخلايا النباتية من عضو نباتي ما، وبذلك يحدث انخفاضاً عاماً في وتيرة تصنيع البروتينات تحت ظروف الجفاف. وإنّ تراجع تصنيع البروتينات تحت ظروف الإجهاد المائي لا يكون مقتصرأ على بروتين محدد وإنما يشمل كل البروتينات، ولكن بدرجات متباينة. وبيّن العديد من الباحثين تصنيع بروتينات جديدة خاصة بالإجهاد المائي في العديد من المحاصيل الحقلية. لاحظ الباحثان (1984) Dasgupta and Bewley ظهور بروتين جديد (60KD) في أوراق بادرات الشعير النامية تحت الظروف المجهدّة مائياً. وقد لوحظ أنّ البروتين المُسمّى أسموتين Osmotin ذي الوزن الجزيئي 26KD يُصنّع في الخلايا النباتية التي تقوم بعملية التعديل الحلولي استجابةً للإجهاد الملحي (NaCl)، والإجهاد الحلولي

المحدث بواسطة سكر البولي إيثيلين جلايول (PEG). ومن المعروف أن حمض الأبسيسيك (ABA) يحرّض آلية التعديل الحلولي في الخلية النباتية، ويُحفز أيضاً تصنيع الأسموتين. يُضبط تصنيع الأسموتين بواسطة حمض الأبسيسيك (ABA)، ولكن تتوقف كميته على شدة الإجهاد المائي، وقدرة الخلايا على التكيف استجابةً للإجهاد، أي تزداد كمية الأسموتين المُصنَّعة بازدياد مقدرة الخلايا على التعديل الحلولي تحت ظروف الإجهاد. ويُعد الأسموتين من أكثر البروتينات التي تُصنَّع وتتراكم تحت ظروف الإجهادين المائي والملحي في العديد من الأنواع النباتية.

مستوى البروتين في النباتات المجهد مائياً: غالباً ما تتبدل مستويات كل من البروتينات الكلية، والبروتينات الذوّابة في النباتات النامية ضمن البيئات المجهد بالمقارنة مع النباتات النامية في البيئات غير المجهد. وقد لاحظ العديد من الباحثين إما انخفاضاً أو ازدياداً في مستويات البروتينات الكلية أو الذوّابة في أعضاء نباتية مختلفة معرّضة للإجهاد المائي. ويتوقف معدل ازدياد أو انخفاض البروتينات على العضو النباتي المدروس وشدة الإجهاد المائي. ولوحظت كميات قليلة من البروتينات الكلية والذوّابة في أوراق نباتات محصول الشوندر السكري (*Beta Vulgaris* L.) عندما عرّضت النباتات لمستويات متزايدة من الإجهاد المائي. ولوحظ أيضاً أن استجابة النباتات للإجهاد المائي كانت سريعة، ويمكن أن تُعكس Reverse بإعادة ري النباتات. يُشير ذلك إلى أن تأثيرات الإجهاد المائي قابلة للعكس Reversible إلى حد ما ويبدو أن تراجع مستوى البروتينات الكلية والبروتينات الذوّابة في الأنسجة النباتية المجهد مائياً، نتيجة تخرب وتحلل Degradation البروتينات المُصنَّعة، وكذلك تثبيط تصنيع البروتينات تحت ظروف الإجهاد المائي، حيث لوحظ أن أجزاء النباتات المعرّضة للإجهاد المائي تبدي نشاطاً أعلى لأنزيم Protease بالمقارنة مع النباتات غير المجهد مائياً. ويبدو أن ازدياد فعالية أنزيم Protease في النباتات المعرّضة للإجهاد المائي ذو قيمة تكيفية مهمة، لأنه يؤدي إلى تراكم الأحماض الأمينية الحرة نتيجة تحلل البروتينات. ويفيد ازدياد تراكم الأحماض الأمينية الحرة، والأحماض العضوية، ومركبات

الأمونيوم في آلية التعديل الحلولي كذائبات سيتوبلازمية توافقية للحفاظ على التوازن الحلولي بين السيتوبلازم والفجوات تحت ظروف الإجهاد المائي. تُظهر بادرات طرز Mung bean المتحملة للإجهاد المائي محتوى بروتين أعلى في خلايا المحور الجنيني والفلقات Cotyledones بالمقارنة مع الطرز الحساسة للجفاف، وذلك عندما زرعت عند مستوى إجهاد مائي 10.0- باراً (Kumar and Singh, 1991). وتظهر أيضاً أصناف الذرة الصفراء المتحملة للجفاف نشاطاً عالٍ لأنزيم Protease عند المستويات المرتفعة للإجهاد المائي، في حين لوحظ تثبيط في فعالية هذا الأنزيم في الأصناف الحساسة. ولاحظ بعض الباحثين ازدياداً في مستويات البروتين في النباتات المعرضة للإجهاد المائي (Kumar and Singh, 1991). فعندما زرعت أصناف الحمص المتباينة في تحملها للإجهاد المائي ضمن مستويات متزايدة من الإجهاد الحلولي، أظهرت ازدياداً في محتوى الأوراق من البروتين بالمقارنة مع النباتات غير المجهد مائياً، وأبدى صنف الحمص المتحمل للإجهاد المائي المسمى C-214 زيادة مقدارها 60% في البروتين بالمقارنة مع النباتات الشاهد عند جهد حلولي يُعادل 3 ضغط جوي، في حين أبدى الصنف الحساس G-130 زيادة مقدارها 15% فقط بالمقارنة مع الشاهد تحت ظروف الإجهاد المائي نفسها. وبشكل مشابه، عندما زرع صنف الذرة الصفراء المتحمل للجفاف (Ageti-76) تحت ظروف متزايدة من الإجهاد المائي ضمن المجال من 1- إلى 10- ضغط جوي، لوحظ ازدياداً في محتوى البروتين وصل إلى 190% بالمقارنة مع الشاهد.

مستوى الأنزيمات في النباتات المجهد مائياً: يتأثر الاستقلاب الطبيعي في النباتات النامية تحت ظروف الإجهاد المائي بشكل سيئ مترافقاً مع اختلال في تصنيع الأنزيمات في النباتات، حيث يُقلل الإجهاد المائي مستويات العديد من الأنزيمات في الأنسجة النباتية. ويمكن أن يزداد نشاط بعض الأنزيمات تحت ظروف الإجهاد المائي. وغالباً ما يتراجع معدل تمثيل الأزوت وكفاءة التمثيل الضوئي تحت ظروف الإجهاد المائي بسبب تراجع فعالية الأنزيمات المهمة Key enzymes في تلك العمليات، فمثلاً غالباً ما يُثبّط أنزيم Nitrate

Reductase الأنزيم الأساسي في تمثيل الأزوت بتأثير الإجهاد المائي، ويرتبط نشاط هذا الأنزيم بشكل مباشر مع تصنيع البروتين، ونمو النبات (Goyal and Kochhar, 1988). Plant growth وتتأثر هاتان العمليتان بشكل كبير تحت ظروف الإجهاد المائي. وتعد أيضاً الصّانعات الخضراء وعملية التمثيل الضوئي حساسة جداً للإجهاد المائي بسبب التأثير المباشر للإجهاد المائي في الأنزيمات الداخلة في تفاعلات ضم CO_2 إلى المستقبل الأولي المركب خماسي الكربون RUBP. وتراجع فعالية الأنزيمات PEP Carboxylase و $RuBisCo$ Carboxylase في أوراق النباتات المعرضة للإجهاد المائي. وتراجع أيضاً فعالية أنزيمات الأكسدة Oxidative enzymes مثل، Catalase، IAA Oxidase، Peroxidase في نباتات الرز تحت ظروف الإجهاد المائي (Goyal and Kochhar, 1988). ويمكن أن تزداد كمية العديد من الأنزيمات تحت ظروف الجفاف المتوسط إلى الشديد. تبدي العديد من أنزيمات الحلمة Hydrolytic enzymes ازدياداً في فعاليتها في الأنسجة النباتية المجهدة مائياً. فقد ازدادت فعالية أنزيم α -amylase تحت ظروف الإجهاد المائي، الذي كان مسؤولاً عن ازدياد معدل تحلل النشاء، مؤدياً إلى ازدياد مستويات السكريات، وتراجع محتوى النشاء في الأنسجة النباتية المجهدة مائياً. وازدادت فعالية الأنزيم Ribonuclease في الأنسجة النباتية المعرضة للإجهاد المائي، وكان ذلك بسبب تحول الريبوزومات من الشكل العديد Polymeric إلى الشكل الأحادي Monomeric.

إجهاد الحرارة المرتفعة Heat stress

يؤثر إجهاد الحرارة المرتفعة بشكل سلبي في نمو و غلة النباتات في العديد من بقاع العالم. ويمكن لبعض الأنواع النباتية أن تبقى حية حتى عندما تزيد درجة الحرارة عن $20^{\circ}C$ فوق درجة حرارة الوسط المحيط، في حين يؤدي ارتفاع درجة الحرارة إلى $40^{\circ}C$ العديد من نباتات المحاصيل الحقلية،

حيث يخفض بشكل كبير معذل التمثيل الضوئي، ويُغير استقلاب البروتينات نتيجة تحلل البروتينات وتخليقها، وتنشيط فعالية الأنزيمات.

عندما تُعرض النباتات إلى معاملات حرارية أعلى من درجات الحرارة المثلى للنمو سوف يثبط تصنيع البروتينات الطبيعية، ويزداد معدل تصنيع مجموعة صغيرة من البروتينات تُعرف ببروتينات الصدمة الحرارية Heat Shock Proteins (HSP's). ويعتقد أن تحمل النباتات لإجهاد الحرارة المرتفعة مرتبط بتصنيع بروتينات الصدمة الحرارية، التي تحمي النباتات من درجات الحرارة المميتة، وتزود النباتات بجهاز حماية داخلي لتحمل الحرارة المرتفعة. ويحدث تصنيع بروتينات الصدمة الحرارية في طيف واسع من الأنواع النباتية عندما تتعرض لدرجات حرارة تزيد بمقدار 10 - 15°م عن درجات الحرارة المناسبة للنمو. تبدأ نباتات الأنواع المحصولية مثل الذرة الصفراء، وفول الصويا، واللوبياء والقمح بتصنيع بروتينات الصدمة الحرارية في الأنسجة النباتية عندما ترتفع درجة حرارتها أكثر من 32-33°م (Vierling, 1991).

تصنيع بروتينات الصدمة الحرارية Synthesis of heat shock proteins: يحدث تصنيع بروتينات الصدمة الحرارية في الخلايا النباتية الكاملة المعرضة لإجهاد الحرارة المرتفعة (Vierling, 1991). وقد بينت العديد من البحوث أنه ليس فقط إجهاد الحرارة المرتفعة، وإنما أيضاً المعاملة بالآرسينيت Arsenite، والعناصر الثقيلة، والكحول الإيثيلي، وحمض الأبسيسيك، والإجهاد المائي، وجرح أجزاء النبات Wounding يمكن أن تحث بعض Hsp mRNAs وتقود إلى حدوث التعبير الوراثي وتصنيع بروتينات الصدمة الحرارية في النباتات. يبين ذلك أن تصنيع بروتينات الصدمة الحرارية يمكن أن يحدث حتى في غياب إجهاد الحرارة المرتفعة، وتكتسب النباتات الوقاية ضد إجهاد الحرارة المرتفعة حتى قبل التعرض لها. تُصنع النباتات العديد من البروتينات الدفاعية، ذات الوزن الجزيئي الصغير،

التي يتراوح وزنها الجزيئي بين 15 - 30 KD. ويرتبط تصنيع هذه البروتينات وتراكمها بزيادة مقدرة النباتات على تحمل الحرارة المرتفعة، والإجهادات البيئية المميتة الأخرى، وهناك مجموعتين من بروتينات الصدمة الحرارية:

1. بروتينات الصدمة الحرارية التي تُصنَّع بتأثير الحرارة المرتفعة فقط، ولا تُشاهد في الأنسجة النباتية تحت ظروف النمو الطَّب مثل HSP₂₀، HSP₇₀، HSP₈₁، HSP₈₂، HSP₁₀₁، HSP₉₀، HSP₁₀₄.
2. بروتينات الصدمة الحرارية التي تُصنَّع تحت ظروف النمو الطبيعية، وتُسمى Heat shock proteins cognates مثل HSP₈₀، Ubiquitin، SP₅₃₋₆₂، HSP₆₃₋₇₉ (AL-Ouda، 1999).

ويُشير التوزيع السيتوبلازمي والتوضع تحت الخلوي Sub cellular localization لبروتينات الصدمة الحرارية بأنها تبقى إما مرتبطة بشكل محدد ببعض المكونات الخلوية، مثل النواة، والصَّانعات الخضراء، والميتوكوندريّة، والأغشية السيتوبلازمية، أو بشكل تجمعات سيتوبلازمية مميزة عن الحبيبات الريبوزومية. تكتسب النباتات المقدرة على تحمل الحرارة المرتفعة بمجرد تصنيع بروتينات الصدمة الحرارية. وقد لوحظ أن درجة تحمل الحرارة المرتفعة توازي معدل تصنيع بروتينات الصدمة الحرارية (HSP's)، ولكن كيف تُكسب هذه البروتينات النباتات المقدرة على تحمل الحرارة المرتفعة؟ مسألة لم تزل غير واضحة، ولكن تبعاً لبعض الباحثين يمكن أن تؤدي HSP's دوراً في لف Folding، واستقرار Stabilization البروتينات، ونقل البروتينات عبر الأغشية، وتجميع البروتينات Assembly of proteins (Vierling, 1991). ولاحظ (Key et al., 1981) أنه عندما عُرِضت بادرات فول الصويا لصدمة حرارية، أظهرت 10 حزم جديدة من بروتينات الصدمة الحرارية. وعندما وصلت درجات الحرارة في نباتات القطن المزروعة في الحقل إلى 40° م لعدة أسابيع، تم تصنيع ثمانية بروتينات مميزة ذات أوزان جزيئية 100، 94، 89، 75، 60، 58، 37، 21 كيلودالتون

(Burke et al., 1985). ويمكن أن تتراكم مثل هذه البروتينات في نباتات المناطق الجافة عندما تصل درجة حرارة أوراق النباتات إلى 40°م، ولم تظهر في النباتات المزروعة التي لا تتجاوز درجة حرارة أوراقها 30°م. تقترح مثل هذه النتائج أن المحاصيل المزروعة في الأراضي الجافة تُصنع بروتينات الصدمة الحرارية بكميات كبيرة استجابة للحرارة المرتفعة. وبيّنت نتائج التحليل الكمي لبروتينات الصدمة الحرارية في بادرات هجينين من زهرة الشمس، وجود تباين وراثي في معدل تصنيع بروتينات الصدمة الحرارية ذات الوزن الجزيئي الكبير (HSP₉₀، HSP₁₀₄). وتمكن الهجين المتحمل للحرارة المرتفعة (IHM-381) من تصنيع كمية أكبر بشكل معنوي من بروتينات الصدمة الحرارية بالمقارنة مع الهجين الحساس (IHM-321) عند كل من مستوى البادرة الفتية والنبات الكامل. وارتبطت الزيادة في كمية البروتينات المصنّعة مع تحسين المقدرة على استعادة النمو، والمحافظة على سلامة الأغشية السيتوبلاسمية الخلوية (AL-Ouda، 1999).

إجهاد الحرارة المنخفضة Chilling stress

يُعد إجهاد الحرارة المنخفضة أحد العوامل المهمة المحددة لإنتاجية المحاصيل الحقلية. وتُسبب درجات الحرارة المنخفضة أذى للنباتات يتمثل في فقد سلامة الأغشية السيتوبلاسمية، وفقد بروتينات الخلية النباتية بشكل غير عكوس، وموت الخلية النباتية في النهاية. ويؤدي التجفاف الحاصل في الخلية النباتية نتيجة تشكل البلورات الثلجية إلى تكتل وتجمع البروتينات نتيجة تشكل الروابط ثنائية الكبريت disulfide، ونتيجة تخرب البروتينات الذوابة. ولاحظ العديد من الباحثين تراجع مستوى البروتينات في نباتات المحاصيل الحقلية، بسبب أذى التجمد Freezing injury. وقد لوحظ فقد بروتينات الأغشية السيتوبلاسمية في القمح بتأثير الحرارة المنخفضة. ويؤدي العديد من الأنزيمات حساسية مفرطة لانخفاض درجة الحرارة، فمثلاً الأنزيم الأساسي في عملية التمثيل الضوئي في النباتات ثلاثية الكربون المُسمى RuBisco، الذي يُشكل

قاربة 40% من البروتينات الذوابة الكلية في الأوراق، يخضع لتبدلات في التركيب والفعالية والمواصفات عند درجات الحرارة المنخفضة. وبشكل مماثل يفقد الأنزيم reductase Glutathion الغني بمجموعة السلفوهيدريل (SH) فعاليته بشكل جزئي بتأثير التجمد. ولوحظ ازدياد مستوى الغلوتاثيون (GSH)، والغلوتاثيون ريدكتاز Glutathion reductase تحت ظروف إجهاد الحرارة المنخفضة. ويُعتقد أن هذه المركبات تمنع أكسدة مجموعة السلفدريهيل (SH) في البروتينات، ولكن بيّن Stuver et al., (1988) أن الغلوتاثيون ليس له دور مباشر في حماية البروتينات الذوابة من التخرّب بتأثير الحرارة المنخفضة.

التأقلم للبرودة Cold acclimation: عندما تتعرض النباتات إلى درجات حرارة منخفضة ولكن أعلى من درجة التجمد Non chilling temperatures لعدة ساعات أو أيام سوف يتم تصنيع مجاميع محددة وجديدة من البروتينات، وتحمل هذه النباتات نتيجة ذلك درجات الحرارة المنخفضة جداً Chilling temperatures. تُسمى هذه الآلية من التكيف: التأقلم للبرودة Cold Acclimation (CA). ويؤدي هذا التأقلم إلى تغيير التعبير الوراثي وتصنيع البروتينات المسؤولة عن اكتساب التحمل لدرجات الحرارة المنخفضة. وتختلف النباتات في مقدرتها على تحمل الحرارة المنخفضة. ويمكن زيادة مقدرة النباتات على تحمل درجات الحرارة المنخفضة المميّنة من خلال تعريضها بشكل مسبق إلى درجات حرارة منخفضة غير مميّنة، كما لوحظ أيضاً أن إضافة حمض الأبسيسيك (ABA) يمكن أن تُحدث تقسية ضد البرودة Cold hardiness في العديد من الأنواع النباتية (Tseng and Li, 1991). عموماً، تمتلك النباتات المتحملة للحرارة المنخفضة بروتينات جديدة غير موجودة في النباتات المزروعة تحت ظروف نمو طبيعية أو غير المتكيفة لظروف الحرارة المنخفضة.

لوحظ عند دراسة تأقلم بادرات الشيلم الشتوي (*Secale cereal*) للحرارة المنخفضة اختفاء أكثر من 40 بروتيناً من الأغشية السيتوبلازمية

خلال عملية الأقامة، وازداد تركيز أكثر من 11 بروتيناً، في حين تمّ تصنيع نحو 26 بروتيناً جديداً. ويُشير تشكّل مثل هذه البروتينات الجديدة إلى الدور الذي يمكن أن تؤديه هذه البروتينات في زيادة تحمل النباتات لإجهاد الحرارة المنخفضة. وفي نباتات الرز الحساسة للحرارة المنخفضة، أدّى التأقلم للبرودة إلى تثبيط وتشجيع التعبير الوراثي، ما أدّى إلى تراجع مستوى بعض البروتينات وازدياد بالمقابل مستوى بروتينات أخرى، وكذلك الأمر بالنسبة لـ mRNAs المقابل لتلك البروتينات. واكتشف الباحثان أيضاً في أوراق الرز المتكيف مع الحرارة المنخفضة العديد من البروتينات الجديدة ذات الأوزان الجزيئية 95، 75، 25، 21 KD، التي صُنعت خلال 1-7 ساعات من تعريض النباتات لدرجة حرارة 6°م. وكانت هذه البروتينات خاصة بالبرودة Cold specific proteins. ولم تتمكن الإجهادات الأخرى، مثل الجفاف، والملوحة، والحموضة من دفع النباتات على تصنيع مثل هذه البروتينات.

إجهاد نقص الأوكسجين Anaerobic stress

يحدث إجهاد نقص الأوكسجين Anoxia في الأراضي الغدقة، أو عند حدوث الفيضانات. ويؤثر بشكل سيئ في نمو النباتات، ويحد الإنتاجية. ويؤثر نقص الأوكسجين في استقلاب النباتات نتيجة نقص تركيز الأوكسجين في منطقة انتشار الجذور Rooting medium، وتتحول النباتات المتكيف مع ظروف نقص الأوكسجين من استقلاب الكربوهيدرات التأكسدي إلى استقلاب الكربوهيدرات التخميري (Ricard et al., 1991). ويثبط تصنيع بروتينات النمو الطبيعية تحت ظروف إجهاد نقص الأوكسجين، ويتغير التعبير الوراثي مؤدياً إلى تصنيع مجموعة محددة من البروتينات الجديدة، التي تُعرّف بشكل شائع بالبروتينات اللاهوائية Anaerobic Polypeptides (ANPs).

تُسبب الاستجابة لإجهاد نقص الأوكسجين تصنيع نحو 20 بروتيناً لا هوائياً في الذرة الصفراء. ويحدث تحت ظروف نقص الأوكسجين تصنيع سريع للبروتين اللاهوائي ذي الوزن الجزيئي 33KD، ولكن يُصنع بعد مرور 90 دقيقة على ظروف نقص الأوكسجين 20 بروتيناً آخر إضافياً، وتشكّل هذه

نحو 70% من إجمالي البروتينات المُصنَّعة خلال فترة نقص الأوكسجين (التنفس اللاهوائي) Anaerobiosis. وقد لوحظ في بادرات الذرة الصفراء أنَّ معاملة البادرات بحمض الأبسيسيك يزيد من تحملها لظروف نقص الهواء. وتُعزى هذه الزيادة في المقدرة على التحمل جزئياً إلى تصنيع بروتينات جديدة.

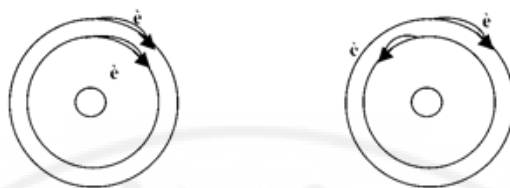


الفصل الحادي عشر

تأثير الإجهاد التأكسدي في العمليات الفيزيولوجية المهمة والآليات المرتبطة بالتحمل

Effect of Oxidative Stress on Physiological Process and Tolerance Associated Mechanisms

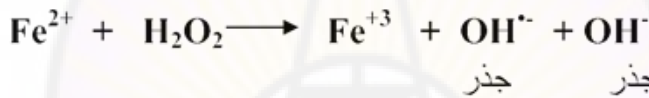
يُعد الأوكسجين (O_2) من الغازات المهمة للحياة الهوائية، فهو ضروري لاستقلاب الطاقة والتنفس Respiration في جميع الكائنات الحية الأرضية والمائية. ولكن يُسبب الأوكسجين المختزل بشكل جزئي Partially reduced form of O_2 العديد من الاختلالات المرضية التي تُصيب الإنسان، مثل الشيوخوخة، ومرض التهاب المفاصل Arthritis والسرطان. ويتميز الأوكسجين الجوي عن غيره من الغازات بأنه عنصر ثنائي الشاردة (O^{2-})، أي لديه زوج من الإلكترونات التي تدور في الاتجاه نفسه، ما يُضعف قدرته على التفاعل مع المركبات العضوية Organic molecules، ولكي تتمكن الجزيئات العضوية من التفاعل مع الأوكسجين يجب أن يكون لديها زوج من الإلكترونات التي تدور باتجاه معاكس لاتجاه دوران إلكتروني الأوكسجين، وهذا شيء نادر الحدوث، لأن معظم الجزيئات العضوية تمتلك زوجاً من الإلكترونات التي تدور باتجاهين متعاكسين. ولا بد من اختزال (إرجاع) أحد إلكترونيه أو عكس اتجاه دوران أحد هذين الإلكترونين حتى يتمكن الأوكسجين من التفاعل مع الجزيئات العضوية. ويمكن تحقيق ذلك من خلال امتصاص كمية كافية من الطاقة لتغيير اتجاه دوران أحد هذين الإلكترونين. وتُعد عملية تحريض الأوكسجين Activation of oxygen أهم من عملية إرجاع أحد إلكترونيه من وجهة نظر كفاءة الأوكسجين التفاعلية مع الجزيئات العضوية، حيث يُساعد ذلك في إنتاج الأوكسجين المفرد Singlet oxygen، ومن ثم إمكانية مشاركة الأوكسجين في تفاعلات تتضمن نقل إلكترونين (اختزال ثنائي الشاردة) لأن معظم الجزيئات العضوية تمتلك زوج من الإلكترونات التي تدور باتجاهين متعاكسين.



جزء عضوي Organic molecule O₂ الأوكسجين

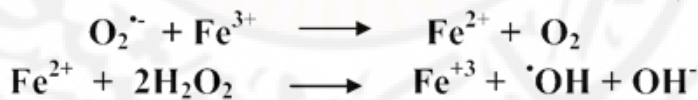
عندما يتم تحريض الأوكسجين بامتصاص كمية كافية من الطاقة المحرّضة (22 kal mol) سوف يتهيج الإلكترون وينتقل إلى المدار الأعلى، فيتغير اتجاه دورانه، ويتشكل جذر الأوكسجين المفرد Singlet oxygen، ويتحول الأوكسجين المفرد بوجود إلكترون وكمية من الطاقة المحرّضة (7.6 kal) إلى جذر السوبر أوكسيد O[•]-O₂⁻، ويتحول الأخير بوجود الهيدروجين (بروتون H⁺)، إلى جذر المئات الأولي O[•]-O:H Prehydroxyl radical. يلاحظ أنّ المرحلتين الأوليتين تمتص طاقة حرارية، فتسمى اصطلاحاً Endothermic. ويمكن لجذر السوبر أوكسيد أن يؤدي دوراً مؤكسداً Oxidant، ومرجعاً Reductant، حيث يستطيع أن يؤكسد الكبريت، وحمض الاسكوربيك (الليمون)، والمركب الغني بالطاقة NADPH، في حين يستطيع أن يرجع معقد الساييتوكروم - C، والشوارد المعدنية. ويُعد جذر السوبر أوكسيد بشكله المهدرج (جذر المئات الأولي O[•]-O:H) مؤكسداً قوياً أيضاً ولكنه ذو أهمية قليلة، لأنّ تركيزه عادةً ما يكون قليلاً جداً عند درجة حموضة الخلية. ويمكن أن يتحول جذر السوبر أوكسيد بوجود إلكترون (e⁻)، وبروتونين (2H⁺) إلى جذر الماء الأوكسجيني H₂O₂ H:O-O:H، وينتج عن هذا التفاعل طاقة حرارية تقدر بنحو 21.7 كالوري لكل مول، ويُسمى هذا النوع من التفاعلات اصطلاحاً Exothermic. عموماً، لا يُعد الماء الأوكسجيني من الجذور الحرة الضّارة، لأنّه يمتلك زوجين من الإلكترونات التي تدور بشكل متوازٍ Parallel لبعضهما، ما يحول

دون إمكانية تفاعله مع الجزيئات العضوية. وهذا يتناقض مع تعريف علم الكيمياء للجذر الحر الفعّال: ذلك الجزيء أو الذرة ذات الإلكترون غير المزدوج، ولكن تكمن أهمية وخطورة الماء الأوكسجيني في إمكانية إختراقه لأغشية الخلايا السيتوبلازمية، ولا يمكن احتجازه ضمن الفجوات Compartmentation للحد من تأثيره الضار. وحتى يتحول الماء الأوكسجيني إلى جذر المئات الحر الخطير $\text{OH}^{\cdot}$ فهو يحتاج إلى وجود مرجع معدني Metal reductant. وقد وصف الباحث Fenton في أواخر القرن التاسع عشر القدرة التأكسدية لجذر المئات الحر، ثم وبعد مضي أربعين عاماً، تمكن كل من Haber and Weiss من تحديد وتعريف جذر المئات من خلال التفاعل الآتي، وبوجود أملاح الحديدوز:



المئات العادي المئات الحر الحديدك

ويتوقف تشكل جذر المئات الحر في الأنظمة الحيوية على توافر أملاح الحديدك وأي مُرجع Reducing agent مهما كان. ويُعد السوبر أوكسيد $\text{O}_2^{\cdot-}$ من عوامل الإرجاع التي تُساعد في إرجاع الحديدك (Fe^{3+}) إلى حديدوز (Fe^{2+}) وفق التفاعلات الآتية:



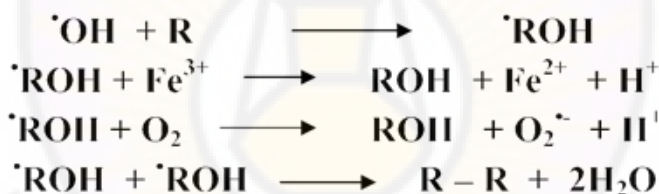
أي يمكن أن يتفاعل جذر السوبر أوكسيد مع الماء الأوكسجين لتشكيل جذر المئات الحر.



ويمكن أيضاً للمعادن الأخرى، مثل النحاس (Cu) أن تسهم في تفاعلات نقل الإلكترونات، وذلك بالتحول من الحالة المؤكسدة Cu^{1+} (النحاسيك) إلى الحالة المرجعة Cu^{2+} (النحاسوز).

آلية تأثير جذر المئات الحر في المركبات العضوية: تتم أكسدة المركبات العضوية بواسطة جذر المئات الحر ($\text{OH}^\bullet$) بإحدى الطريقتين الآتيتين:

1- إضافة جذر المئات الحر إلى المركبات العضوية: تؤدي إضافة جذر المئات الحر إلى المركب العضوي إلى تشكيل معقد يرمز له بالرمز $\text{ROH}^\bullet$ ، الذي يمكن أن يؤكسد لاحقاً بواسطة شوارد الحديد، أو الأوكسجين، أو عوامل أخرى إلى حين تشكيل ناتج أكسدة ثابت ومستقر. أو يمكن لمثل هذه المعقدات أن تتفاعل مع بعضها البعض لتشكيل مركبات جديدة قد يكون لها تأثير سلبي في حياة الخلية النباتية.



2- نزع ذرة هيدروجين من المركبات العضوية: يعمل في مثل هذه التفاعلات جذر المئات الحر على أكسدة المادة العضوية ليشكل الماء والجذر العضوي.

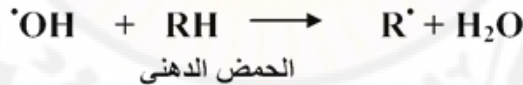


يلاحظ تشكل الجذر العضوي الحر $\text{R}^\bullet$ الذي يمتلك إلكترونات مفرداً، ومن ثم ستكون لديه القدرة على التفاعل مع الأوكسجين العادي، ويمكن للمركب الناتج $\text{ROO}^\bullet$ أن ينزع وبسهولة ذرة هيدروجين من مركب عضوي آخر، وهذا ما يؤدي إلى تشكيل جذر كربوني حر $\text{R}^\bullet$ جديد. تفسر هذه

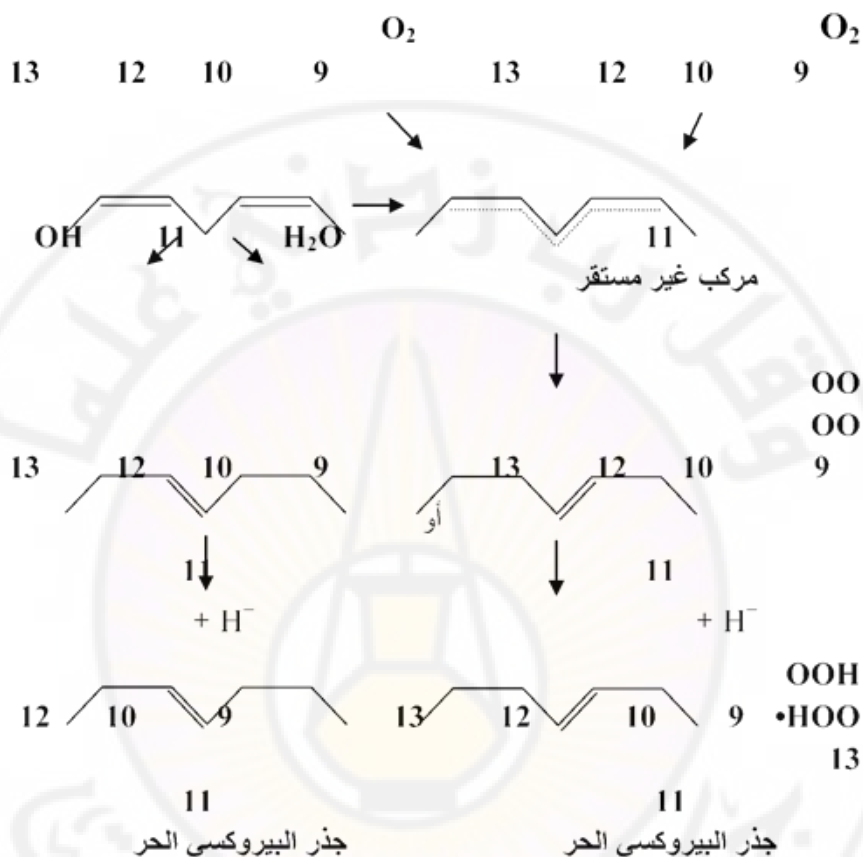
التفاعلات حجم الضرر الكبير الذي يمكن أن يسببه تشكل الجذور الحرة بالمقارنة مع التركيز الأولي لها، التي تشبه مجازاً بالشرارة التي توقد النار في الهشيم.

تأثير جذور الأوكسجين الحرة في المواد الدهنية: يؤدي تفاعل جذور الأوكسجين الحرة Reactive Oxygen Species (ROS) مع الأحماض الدهنية غير المشبعة عديدة Poly unsaturated fatty acids إلى تخزينها أو إعطاء طعم ورائحة غير مرغوبة. وتتكون الأغشية الحيوية في الخلايا النباتية من طبقة مضاعفة من خليط من المواد الدهنية المفسفرة Phospholipids، والدهون السكرية Glycolipids، التي تمتلك سلاسل من الحموض الدهنية المرتبطة مع ذرة الكربون رقم 1، 2 في مركب الجليسرول بواسطة روابط إستيرية. وتعمل جذور الأوكسجين الحرة على تخريب Peroxidation هذه الدهون وتتضمن آلية التخريب المراحل الثلاث الآتية:

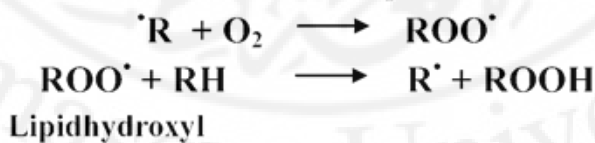
1- بداية التفاعل Initiation بين جذر الهيدروكسيل الحر OH^* والحمض الدهني غير المشبع (مثال: حمض اللينولينيك الشائع الوجود في الخلية النباتية). ويتم خلاله نزع هيدروجين من مجموعة الميثيل فينيل Methyl vinyl على الحمض الدهني:



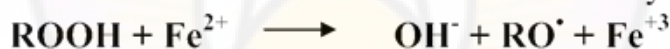
وإذا كان الحمض الدهني غير المشبع هو اللينولييك ($C_{18}H_{32}O_2$) يقوم جذر الهيدروكسيل الحر بنزع ذرة H^+ من ذرة الكربون 11 أو 13: يقوم جذر الهيدروكسيل *OH الحر بنزع ذرة هيدروجين من الحمض الدهني عند ذرة الكربون رقم 11، لينتج الماء ويشكل مركباً غير مستقر. ويستطيع المركب غير المستقر الأخير أن يتفاعل مع الأوكسجين عند ذرة الكربون رقم 9 أو 13 ليشكل جذر البيروكسي الحر ROO. ويقوم هذا المركب بنزع ذرة هيدروجين أخرى من الحمض الدهني اللينولييك، ... وهكذا.



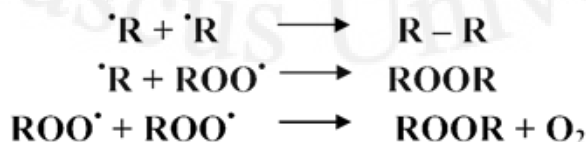
ويُسمى هذا التفاعل تبعاً لذلك بتفاعل التكاثر (Propagation reaction) ويتمثل باختصار على النحو الآتي:



إنَّ مركب الليبيدهيدروكسيل Lipidhydroxyl المتشكل إمّا أن يكون من الشكل $^9\text{ROOH}$ عندما يتفاعل الأوكسجين الجزيئي مع ذرة الكربون رقم 9، أو من الشكل $^{13}\text{ROOH}$ عندما يتفاعل الأوكسجين الجزيئي مع ذرة الكربون رقم 13. ويُلاحظ أنَّ جذر الكربون الحر الناتج ($\text{R}^\bullet$) يمكن أن يُسهم في نزع ذرة هيدروجين أخرى من حمض دهني غير مشبع آخر. لذلك ما إن يتشكل جذر المئات الحر ($\text{OH}^\bullet$) ذو القدرة التفاعلية العالية، حتى يؤدي إلى تشكيل وبشكل مستمر جذر كربوني حر قادر على التفاعل مع الأوكسجين الجزيئي في سلسلة من التفاعلات تؤدي إلى تخريب جميع الأحماض الدهنية الداخلة في تركيب المواد الدهنية المشكّلة للأغشية السيتوبلاسمية الخلوية، وهذا ما يؤدي إلى فقدانها لخاصيتها الاصطفائية وموت الخلية النباتية، لذلك يشبه جذر الهيدروكسيل الحر ($\text{OH}^\bullet$) بالشرارة التي تبدأ النار. ويُعد مركب Lipid hydroperoxide غير مستقر بوجود الحديد، أو أي عامل مشجع معدني آخر Metal catalyst، حيث يُشارك المركب ROOH في تفاعل Fenton، ما يؤدي إلى تشكيل جذور الالكوكسي ذات القدرة التفاعلية العالية Reactive alkoxy radicals:



ومن أهم نواتج تحلل المركب ROOH تشكّل الألدهيدات، مثل مركب المالوندي ألدهيد Malondy aldehyde، ومركبات هيدروكربونية، مثل الإيثان، والإيثيلين. وعادةً ما يُقدّر تركيز مثل هذه المركبات للتعبير عن درجة تحلل وتخرب المواد الدهنية بفعل جذور الأوكسجين الحرة. وتتمثل المرحلة النهائية Termination من تحلل وأكسدة المواد الدهنية في الأغشية السيتوبلاسمية، باتحاد جذور الكربون الحرة $\text{R}^\bullet$ ، أو جذور البيروكسي $\text{ROO}^\bullet$ بعضها مع بعض لتشكل معقدات جديدة، كما هو مبين في التفاعلات الآتية:



تأثير جذور الأوكسجين الحرة في البروتينات: تؤثر جذور الأوكسجين الحرة سلباً في البروتينات من خلال:

- 1- تحويل تركيب بعض الأحماض الأمينية ضمن سلاسل الببتيدات.
- 2- تغيير الشحنة الكهربائية للأحماض الأمينية الداخلة في تركيب البروتينات.

3- تجزيء Fragmentation سلاسل الببتيدات.

4- زيادة حساسية البروتينات للتحلل والتخريب.

وعامةً، تُعد الأحماض الأمينية الحاوية على الكبريت، ومجموعات الثيول (S-S) Thiol أكثر حساسية لجذور الأوكسجين الحرة. وتستطيع على سبيل المثال جذور الأوكسجين الحرة أن تنتزع ذرة هيدروجين من الحمض الأميني Cysteine لتشكل جذور الثايل الحرة Thiyl radicals، التي يمكن أن ترتبط بعضها مع بعض Cross-link لتعطى جذور ثنائية الكبرية، وتستطيع أيضاً جذور الأوكسجين الحرة أن تتفاعل مع الحمض الأميني الميثيونين Methionin لتشكل مركبات الميثيونين سلفوكسيد Methionin sulphoxide. ولكن لا تعتبر مثل هذه الحالات خطيرة جداً، لأن فعالية ونشاط مثل هذه البروتينات يمكن استعادتها إذا ما تم إرجاعها بفضل بعض الأنزيمات، مثل الثيوريدوكسين والثيوريدوكسين ريدكتاز Thioredoxine reductase. ولكن يمكن أن يكون تأثير جذور الأوكسجين الحرة في بعض البروتينات أحياناً غير عكوس Irreversible، وتفقد البروتينات وظيفتها إلى الأبد، فمثلاً تؤدي أكسدة مراكز الحديد والكبريت في البروتينات بواسطة جذر السوبر أوكسيد ($O_2^{\bullet-}$) إلى تدمير الوظيفة الأنزيمية لهذه البروتينات. وتُعاني الكثير من الأحماض الأمينية تبدلات غير عكوسة إذا ما أُكسدت البروتينات بواسطة جذور الأوكسجين الحرة. فعلى سبيل المثال، يتحد الحمض الأميني التربتوفان مباشرةً مع مثيله ليشكل مركباً جديداً يُسمى Bityrosine. وتشكل أيضاً الأحماض الأمينية مثل البرولين Proline والأرجنين Arginine والسيرين Syrine مجموعات كاربونيل C=O إثر أكسدة البروتينات، وكذلك الحال بالنسبة للأحماض الأمينية، مثل الهيستيدين Histidine، واللايسين

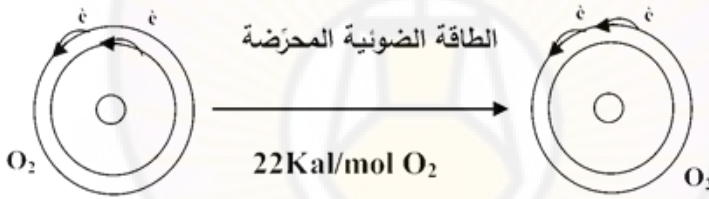
Lysine. ويتفاقم التأثير المخرب لجذور الأوكسجين الحرة في حال وجود مرافقات معدنية، مثل الحديد، حيث يتحد في هذه الحالة المعدن مع الكاتيونات (الشرجات) ثنائية الشحنة المرتبطة مع البروتينات، وعندئذ يتفاعل المعدن مع الماء الأوكسجين (H_2O_2) في تفاعل Fenton ليعطي جذور المائات الحرة $OH^\bullet$ ذات القدرة التفاعلية المدمرة، حيث تعمل على أكسدة الأحماض الأمينية في أو قرب الموقع الذي ترتبط به الكاتيونات مع البروتينات، وهذا ما يؤثر سلباً في فاعلية هذه الأنزيمات، ويدمر موقع ارتباط الكاتيون مع البروتين، أي يخرب البروتين نفسه.

مواقع إنتاج الأوكسجين المحرّض عند مستوى المكتنفات الخلوية

أ- الصّانعات الخضراء Chloroplasts: يوجد في الصّانعات الخضراء على الأقل أربعة مواقع يمكن أن تحرّض الأوكسجين: أولاً: يمكن للنظام الضوئي الأول (PSI) أن يختزل الأوكسجين بواسطة تفاعل مهلر Mehler reaction. ويحدث ذلك في حال عدم توافر المستقبل النهائي للإلكترونات في النظام الضوئي الأول ضمن سلسلة نقل الإلكترونات، وهو المركب $NADP^+$. عموماً، عندما تقل كفاءة النبات التمثيلية، أو يتراجع معدل تثبيت الكربون خلال تفاعلات الظلام باستخدام المركبات الغنية بالطاقة، مثل ATP، و NADPH في حلقة إرجاع الكربون الثلاثية C_3 فسيفل المستقبل النهائي للإلكترونات ($NADP^+$) ويقوم تبعاً لذلك الأوكسجين الجزئي بتلقف هذا الإلكترون، وتشكيل جذر السوبر أوكسيد الحر $O_2^\bullet$.

ثانياً: تقوم عادةً جزيئات اليخضور Chlorophyll بامتصاص الفوتونات الضوئية، وتنقل الفوتونات الضوئية الممتصة (الطاقة الضوئية المحرّضة) بين جزيئات اليخضور لتصل إلى معقد حصد الطاقة الضوئية في النظام الضوئي الثاني (LHCII)، ويقوم الأخير بنقل الطاقة الضوئية المحرّضة المحصودة إلى مركز التفاعل Reaction center في النظام

الضوئي الثاني، وتقوم هذه الطاقة الضوئية بتحرير النظام الضوئي الثاني ودفعه للتخلي عن إلكترونه. ولكن عندما تتعرض النباتات للإجهادات اللاأحيائية، سوف تتراجع كفاءة النبات التمثيلية، أي تتراجع كفاءة استعمال الضوء (RUE)، نتيجة تراكم المركبات الغنية بالطاقة، وعدم استهلاكها في تثبيت الكربون خلال تفاعلات الظلام، ما يؤدي إلى تراكم البلاستوكينون (QA ، QB) بصورة مرجعة، وتصبح عاجزة عن استقبال أي إلكترون إضافي، وهنا سوف يعجز النبات عن الاستفادة من كامل الطاقة الضوئية المحرّضة الممتصة Excitation energy، فتعمل الطاقة المحرّضة الزائدة على تحرير الأوكسجين الجزيئي، فيتهيج أحد إلكترون الأوكسجين، وينتقل إلى المدار الأعلى مغيراً اتجاه دورانه، ما يؤدي إلى إنتاج الأوكسجين المفرد O_2^* .



ويحدث ذلك عموماً عند تراجع معدل التمثيل الضوئي ضمن ظروف الإجهادات البيئية (الملوحة، والجفاف، والحرارة المرتفعة) نتيجة:

1- الانغلاق التام للمسامات: حيث يؤدي الانغلاق التام للمسامات إلى توقف عملية التبادل الغازي Gas exchange، ويتراجع معدل صافي انتشار غاز الفحم (CO_2) عبر المسامات Stomata، وهذا يؤثر سلباً في كمية غاز الفحم المتاح في مراكز التثبيت ضمن الصّانعة الخضراء، مسبباً تراجعاً في معدل التمثيل الضوئي، وكفاءة استعمال الضوء، نتيجة تراجع معدل استهلاك المركبات الغنية بالطاقة (NADPH, ATP)، فيقل معدل توليد المستقبل

النهائي للإلكترونات (NADP^+) ضمن سلسلة إنتقال الإلكترونات، ما يؤدي إلى تراكم البلاستوكينون بصورةٍ مرجعة.

2- تخريب أغشية الصّانعات الخضراء الداخلية membrane Thylakoid التي يحدث ضمنها انتقال الإلكترونات، وتفاعلات الضوء، وهذا ما يؤثر سلباً في وتيرة انتقال الإلكترونات.

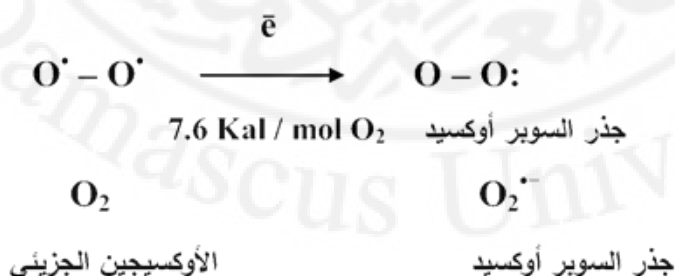
3- نقص العناصر المعدنية المغذية، وخاصة الحديد، والكبريت، والمنغنيز، والكلور الداخلة في تركيب نواقل الإلكترونات في سلسلة نقل الإلكترونات.

4- قيام بعض المواد الكيميائية والملوثات بالاتحاد مع بعض مستقبلات الإلكترونات، وتعمل على تعطيلها.

ثالثاً: تنتقل الإلكترونات ضمن سلسلة نقل الإلكترونات من المعطي الأولي للإلكترونات (H_2O) إلى المستقبل النهائي للإلكترونات (NADP^+). ويعمل معقد أكسدة الماء (WOE) Water oxidizing enzyme المرتبط بالنظام الضوئي الثاني على أكسدة الماء ضوئياً لإنتاج الإلكترونات اللازمة لتعويض الإلكترون المفقود من النظام الضوئي الثاني:



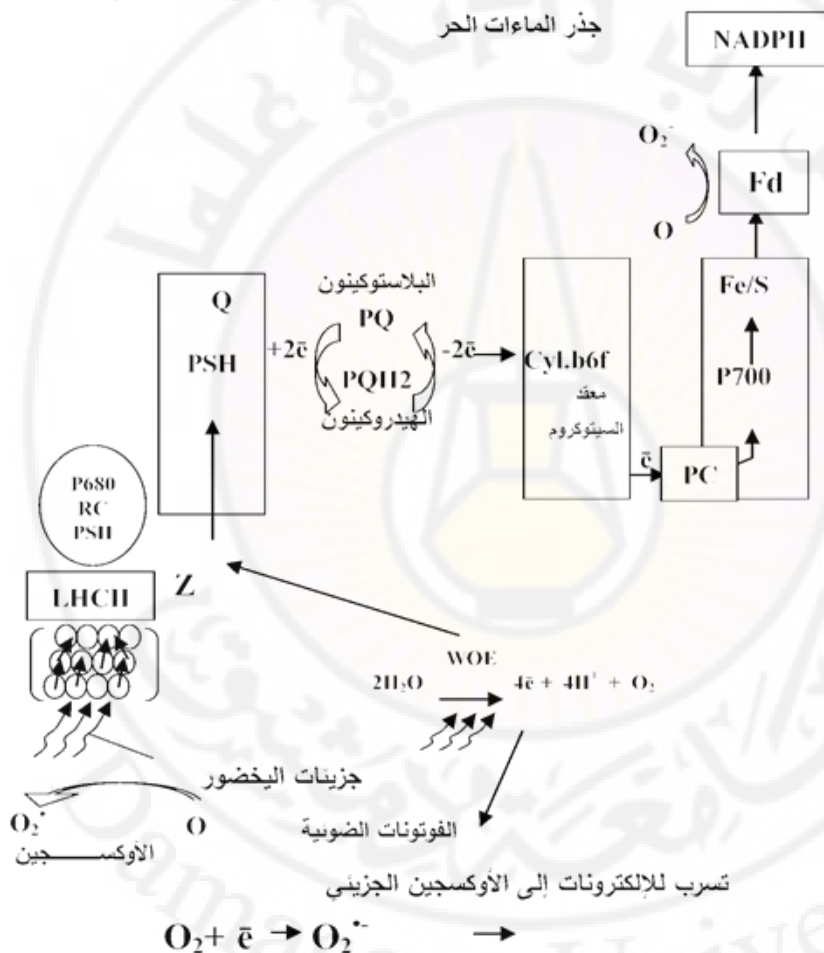
ويمكن أن يحدث أحياناً تسرب لبعض الإلكترونات إلى الأوكسجين الجزيئي، وتعمل على إرجاعه، وإنتاج جذر السوبر أوكسيد الحر $\text{O}_2^{\cdot-}$ ولكن لمثل هذه الآلية دوراً محدوداً في إنتاج الجذور الحرة.



رابعاً: يتشكل أثناء حدوث التنفس الضوئي Photorespiration الماء الأوكسجيني H_2O_2 الذي ما إن يتفاعل مع جذر السوبر أوكسيد، حتى يُشكل جذر المئات الحر $OH^\bullet$ ذو القدرة التفاعلية الهدامة الكبيرة (الشكل، 64).

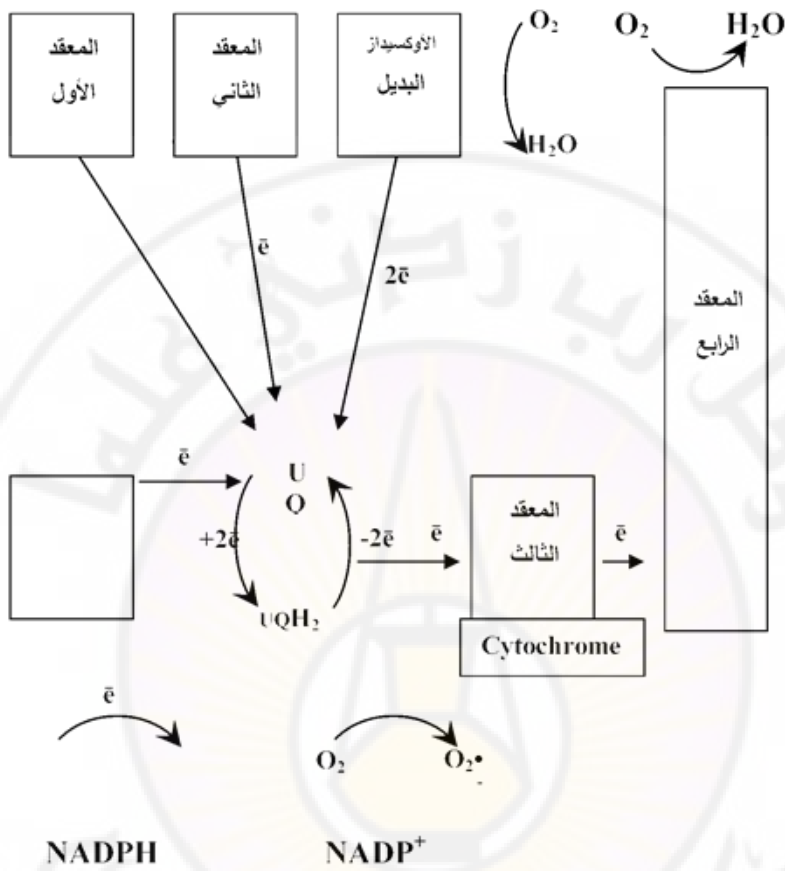


جذر المئات الحر



الشكل رقم (64): تعطل إعادة توليد المستقبل النهائي للإلكترونات، وتسرب الإلكترونات إلى الأوكسجين.

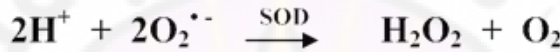
الميتوكوندرية: يُستهلك معظم الأوكسجين بواسطة أنزيم Cytochrome oxidase في نظام انتقال الإلكترون في الميتوكوندرية. ويتضمن ذلك انتقال تنابعي لأربعة إلكترونات إلى الأوكسجين ما يؤدي إلى تحرير الماء (H_2O). ويوجد في الميتوكوندرية النباتية موقع بديل إضافي لاختزال الأوكسجين بواسطة Alternative oxidase من خلال مقاومته للسيانيد السام. وقد وجد أنّ استخدام المركب Antimycin-A الذي يعمل على تعطيل خط الإلكترونات من اليوبيكينون (UQ) إلى المعقد الثالث Complex III، أو إلى الموقع الإضافي لإرجاع الأوكسجين (Alternative oxidase)، سيؤدي ذلك إلى زيادة فرص إرجاع الأوكسجين بهذا الإلكترون الذي لا يجد الطريقة المناسبة لإنتاج الماء. وتُساعد أيضاً كل الظروف الأخرى التي تعمل على إرجاع اليوبيكينون على إرجاع الأوكسجين في موقع Ubiquinol-Cytochrome-b من السلسلة (الشكل، 65).



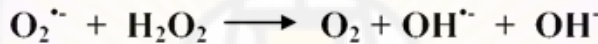
الشكل (65): الموقع الإضافي البديل لاختزال الأوكسجين في الميتوكوندريّة النباتيّة.

آليات الدفاع ضد الجذور الحرة Defence Mechanisms

1- أنزيم السوبر أوكسيد ديسميوتاز Super Oxide Dismutase (SOD): يتمثل دور هذا الأنزيم في تفكيك Dismutation جذر السوبر أوكسيد الحر ($O_2^{\bullet-}$) إلى ماء أوكسجيني (H_2O_2) وأوكسجين جزيئي O_2 على النحو الآتي:

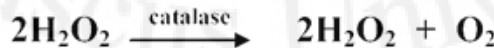


يُقلل بذلك هذا الأنزيم من تركيز جذور السوبر أوكسيد ($O_2^{\bullet-}$)، التي ما إن تتحد مع الماء الأوكسجيني حتى تشكل جذر المئات الحر $OH^{\bullet}$ ، وفق تفاعل Habber and Weiss (1934):



ويتواجد هذا الأنزيم لدى الكائنات الحية الهوائية، وفي معظم المكونات الخلوية التي يمكن أن تحرر وتشكل جذور السوبر أوكسيد الحرة. وتزداد فعالية هذا الأنزيم استجابةً للعديد من الإجهادات البيئية، مثل الشدة الضوئية العالية، وتغدق التربة Soil waterlogging، والجفاف. وتتوقف درجة تحمل الأنواع النباتية أو الطرز الوراثية للإجهاد التأكسدي على كمية وفعالية هذا الأنزيم.

2- أنزيم الكاتالاز Catalase: يعمل هذا الأنزيم على تفكيك الماء الأوكسجيني (H_2O_2) إلى ماء وأوكسجين على النحو الآتي:

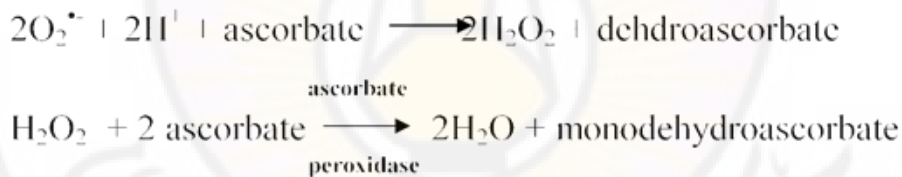


ويُساعد ذلك في تقليل تركيز الماء الأوكسجيني، ويحول دون تفاعله مع جذر السوبر أوكسيد الحر، ما يُعطل تشكيل جذر المئات الحر ($OH^{\bullet}$) ذي القدرة

التفاعلية الكبيرة. ويعمل أيضاً هذا الأنزيم على تفكيك الماء الأوكسجيني المتشكل في البيروكسوزوم Peroxisome أثناء حدوث عملية التنفس الضوئي في الأنواع النباتية ثلاثية الكربون. وعامةً، فإنَّ الإجهادات اللاأحيائية (الملوحة، والحرارة المرتفعة، والصقيع) التي تؤثر سلباً في معدل تصنيع البروتينات Protein turnover، سوف تُسبِّب تراجعاً في كمية مثل هذه الأنزيمات، ما يزيد حساسية النباتات للإجهاد التأكسدي، ويزداد مقدار الضرر الحاصل نتيجة تشكل كمية أكبر من جذور المئات الحرة.

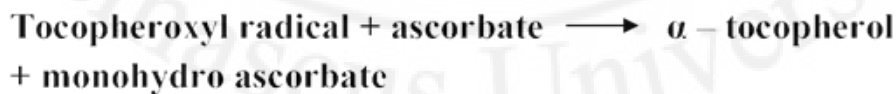
3- حمض الليمون Ascorbic Acid: يُعد فيتامين (C) Vitamine C من أهم الفيتامينات في غذاء الإنسان. ويؤدي دوراً مرجعاً للجذور الحرة المتشكلة، مقللاً بذلك من حجم الأذى الناجم عن الإجهاد التأكسدي Oxidative stress. ويمكن لهذا الفيتامين أن يتخلص من الجذور الحرة بطريقتين، دون الحاجة إلى وجود وسيط أنزيمي:

1- بشكل مباشر:



ولكن يحتاج تفاعل تفكيك الماء الأوكسجيني بواسطة حمض الأسكوربيك إلى وجود أنزيم Ascorbate peroxidase.

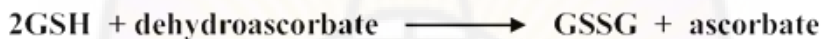
2- بشكل غير مباشر: من خلال إعادة تأهيل التوكوفيرول، وتحويلها إلى الشكل المرجع الفعال.



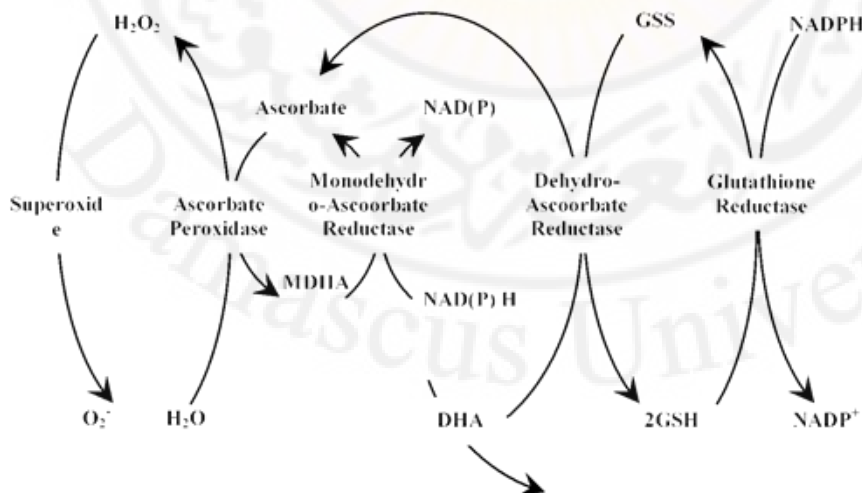
يمكن إعادة توليد، وتشكيل حمض الأسكوربيك من خلال إرجاع المركب monohydroascorbate باستخدام المركب الغني بالطاقة NADPH على النحو الآتي:



ويمكن أن يتحول المركب 2Monodehydroascorbate إلى حمض الاسكوربيك ومركب dehydroascorbate، ولكن عادةً ما يكون الأخير غير مستقر عند درجة حموضة أكبر من (6 = pH)، ويمكن أن يتفكك متحولاً إلى طرطرات واوكسالات. ويشكل ذلك ضياعاً غير مرغوب به لهذه المادة. لذلك وللحد من فقد هذا المركب المهم ضمن الخلية النباتية، فعادةً ما يتم اختزاله إلى حمض الاسكوربيك بمساعدة الأنزيم Dehydroascorbate reductase، بوجود عامل مرجع مثل مركب الجلوتاثيون (GSH):



عموماً، يتواجد حمض الأسكوربيك في كل من الصنّاعة الخضراء، والسيتوبلاسم والفجوات. ويتركز نحو 20 - 40% منه في الصنّاعات الخضراء، التي تحتوي بدورها على كل الأنزيمات اللازمة لإعادة توليد هذا الفيتامين كما مرّ آنفاً. وتتلخص آلية التخلص من الجذور الحرة المتشكلة، وفق المخطط الآتي المقترح من قبل (Halliwell-Asada 1992):



تكمُن أهمية المخطط السابق في أمرين اثنين:

1- تحويل جذور السوبر أوكسيد $O_2^{\bullet-}$ إلى ماء أوكسجيني H_2O_2 ، وتفكيك المركب الأخير إلى ماء وأوكسجين جزيئي (O_2)، وبالتالي الحيلولة دون تفاعل جذور $O_2^{\bullet-}$ مع H_2O_2 لتشكيل جذر المئات الحر ($OH^{\bullet}$) الخطير.

2- استهلاك المركب الغني بالطاقة NADPH، وإعادة توليد المستقبل النهائي للإلكترون المركب $NADP^+$ ، وبالتالي الحيلولة دون إرجاع الأوكسجين إلى جذر السوبر أوكسيد الحر.

4- الجلوتاثيون (GSH): الجلوتاثيون عبارة عن ببتيد، يتكون من الأحماض الأمينية التالية: الجلايسين، والسيستين، والغلوتامين. ويتمثل دوره الفعّال كمضاد أكسدة في مجموعة السلفهيدريل (SH) في الحمض الأميني Cysteine. لوحظ وجود الجلوتاثيون في معظم المكونات الخلوية في أنسجة وخلايا النباتات الراقية. ويتراجع محتوى الخلايا النباتية منه بتقدم العمر، ويختلف تركيزه باختلاف ظروف النمو، حيث يوجد بكميات أكبر تحت ظروف الإضاءة بالمقارنة مع الظلام. أما على مستوى المكونات الخلوية، ف لوحظت أعلى كمية له ضمن الصّانعات الخضراء، ويتراوح فيها من 1 – 4 ميللي مولر، ويوجد أيضاً بكميات لا بأس بها في السيتوبلازم. وعادةً ما يوجد بشكله المختزل (المرجع) GSH. يؤدي الجلوتاثيون دوراً فعالاً كمضاد أكسدة وفق الطرق الآتية:

1- يمكن أن يتفاعل كيميائياً مع الأوكسجين المفرد، أو جذر السوبر أوكسيد، أو مع جذور الهيدروكسيل الحرة ($OH^{\bullet}$)، ويمنع تأثيرها الضار.

2- يمكن أن يحافظ على اتزان واستقرار تركيب الأغشية الخلوية التي تعرّضت لهجوم الجذور الحرة ($OH^{\bullet}$)، التي تخرب المواد الدهنية الداخلة في تركيبها، وذلك من خلال إزالة مركبات Acyl peroxides المتشكلة.

3- يُعد الجلوتاثيون بمنزلة العامل المرجع Reducing agent، الذي يعمل على إرجاع حمض الاسكوربيك المؤكسد إلى صورته المرجعة بوجود الأنزيم dehydroascorbate reductase، فيعيد تأهيل وفعالية حمض الأسكوربيك في تحويل الماء الأوكسجيني (H_2O_2) إلى ماء وأوكسجين غير ضارين.

ويمكن أيضاً لمركب الجلوتاثيون أن يرجع مركب Dehydroascorbate بدون وسيط أنزيمي، وذلك عندما تكون درجة حموضة المكون الخلوي أكبر من 7 وعندما يكون تركيزه (GSH) بحدود 1 ميللي مولر. وتُعد هذه الطريقة مهمة جداً في الصّانعات الخضراء، عندما تصبح درجة حموضة الجزء الخارجي لغشاء الثايلاكويد Stroma بحدود 8 نتيجة استنزاف شوارد الهيدروجين، فيصبح عندئذ تركيز الجلوتاثيون بحدود 5 ميللي مولر.

5- فيتامين E أو التوكوفيرول Tocopherol: تؤدي مركبات التوكوفيرول، وخاصة α -Tocopherol دوراً مهماً كمضادات أكسدة، حيث تعمل على كنس Scavenging جذور الأوكسجين الحر المتشكلة Reactive (ROS) oxygen species، وجذور Lipid peroxy، والأوكسجين المفرد. ويُساعد مركب α -Tocopherol على استقرار Stability غشاء الصّانعة الخضراء نتيجة قدرته على تشكيل معقد مع الأحماض الدهنية الحرة التي تفكك الأغشية الحيوية، وتسبب بعثرة الطبقة المضاعفة فيها، ما يؤدي إلى عدم انتظام مكونات الغشاء، فتفقد بذلك الأغشية خاصتها الوظيفية. ولكن يمنع الارتباط بين مجموعة الكربوكسيل COOH في الحمض الدهني الحر مع حلقة البنزوكينون في مركب α -Tocopherol من تأثيرها الضار في الأغشية الحيوية. ويُصنّف أيضاً كمضاد أكسدة نتيجة قدرته على تثبيط، وإخماد Quenching كلاً من الأوكسجين المفرد، ومركبات البيروكسيد. ويتمثل دوره

في اصطیاد جذور البیروکسی $\text{ROO}^\bullet$ الحرة وتعطيلها، ما یحد من حدة الضرر الحاصل:



جذر التوکوفیرول

ویمکن لجذر التوکوفیرول أن یتقر من خلال حلقة البنزوکینون المشبعة.

الفصل الثاني عشر

السبل الفيزيولوجية لتحسين غلة محاصيل الحبوب الصغيرة تحت ظروف
الزراعة المروية

Physiological Approaches for Improving Wheat Grain Yield under Irrigated Conditions

يجب المحافظة على التقدم الوراثي في غلة محصول القمح الحبية Grain yield والعمل على زيادة وتيرة التحسين الوراثي في الغلة الحبية، لتلبية الاحتياجات الغذائية المتزايدة، نتيجة التزايد السكاني، الذي يتوقع أن يصل إلى قرابة 9 بليون في نهاية عام 2025 م. ويُعزى النجاح في زيادة الطاقة الإنتاجية في الماضي بشكل أساسي إلى عمليات الانتخاب التطبيقية لصفة الغلة الحبية فقط. وأدت عمليات التحسين المستمرة إلى اقتراب الغلة الحبية الفعلية من الطاقة الحبية الكامنة، وأصبح من العسير جداً تحقيق تقدم وراثي ملموس في غلة محصول القمح الحبية. ويتركز الجدل الدائر حالياً حول إمكانية ضمان زيادة الغلة الحبية من خلال اعتماد السبل الفيزيولوجية، والجزئية، وذلك من خلال استهداف الصفات الفيزيولوجية المرتبطة وراثياً بالغلة الحبية، التي تضمن بلوغ كامل الطاقة الوراثية الإنتاجية الكامنة Potential yield، وتُساعد في استكمال برامج التربية التقليدية وتُسرع وتيرة تحسين الغلة الحبية.

ازدادت غلة محصول القمح الحبية بشكل ملحوظ منذ عام 1950. ويُعزى قرابة 50% من هذه الزيادة إلى عمليات التحسين الوراثي في غلة الحبوب، في حين يعود النصف الآخر إلى اعتماد حزمة الممارسات الزراعية الحديثة المحسنة، المناسبة لكل صنف ومنطقة بيئية. ويمكن أن يُعزى التحسين الوراثي في غلة محصول القمح الحبية إلى انتخاب الطرز الوراثية ذات الطاقة الإنتاجية العالية High yielding genotypes، أو المتحملة بشكل كبير للإجهادات اللاأحيائية (Abiotic Stress) Slafer et al., 1993; Simmons, 1987). وتتمثل العمليات التي يمكن أن يكون لها تأثير معنوي في نمو

محصول القمح وتطوره وغلته بكفاءة امتصاص واستقلاب العناصر المعدنية المغذية، وعمليات التمثيل الضوئي والتنفس، وكفاءة توزيع Partitioning، ونقل Translocation نواتج التمثيل الضوئي بين أجزاء النبات المختلفة، وشيخوخة الأوراق، وعلاقات النبات المائية. وتُساعد عملية فهم آلية تفاعل هذه العمليات، ومدى ارتباطها ببعض، والتبدلات التي يمكن أن تطرأ عليها نتيجة تغير الظروف المناخية، أو الممارسات الزراعية المطبقة، في استنباط الأصناف ذات الكفاءة الإنتاجية العالية تحت نظم بيئية زراعية معينة. وتسمح عملية فهم المؤشرات الفيزيولوجية المرتبطة وراثياً بالغلة الحبية بشكل جيد في تحقيق تقدم وراثي Genetic advance في غلة محصول القمح الحبية إذا ما كانت تلك المؤشرات هدفاً للانتخاب في برامج التربية والتحسين الوراثي، حيث يُساعد ذلك في تحديد الآباء المناسبة وانتخاب النسل الناتج بشكل فعال خلال الأجيال المبكرة (Austin, 1993). ولا تزال القواعد الفيزيولوجية الناضجة للربح الوراثي Genetic gain في غلة المحصول الحبية، التي تُعد بمنزلة صفات مفتاحية/مهمة Key traits للطاقة الإنتاجية الكامنة غير معروفة، لذلك تُعد مسألة تحديد هذه الصفات، وآلية تأثيرها في تنظيم الإنتاجية من القضايا المهمة لتطوير وانتخاب Selection أصناف عالية الإنتاجية (Fredrick and Bauer, 2000).

عموماً، إذا أردنا أن تكون برامج التربية لزيادة غلة محصول القمح الحبية فعالة فلا بد من:

- 1 - تحديد المؤشرات/الصفات المفتاحية المساهمة في تحسين الغلة الحبية.
 - 2 - تطوير تقنية غربلة Screening tool مناسبة.
- تُعد صفة غلة محصول القمح الحبية من الصفات المعقدة، وتتأثر بالعديد من العوامل الوراثية والبيئية، وتبعاً لذلك، فإن الانتخاب لمكونات الغلة سيكون أسهل وأكثر فعالية لتحسين غلة محصول القمح الحبية. وتُعد تبعاً لذلك عملية تجزئ غلة الحبوب (GY) إلى مكوناتها البسيطة، من أهم سبل تعريف الصفات المهمة في تحديد الغلة الحبية النهائية. ويمكن تجزئ غلة الحبوب إلى

مكوناتٍ عديدةٍ Numerical components، ومكونات فيزيولوجية Physiological components. وتُعطى مكونات الغلة الحبية العددية بالمعادلة الآتية (Gifford et al., 1984):

$$GY=NG\times IGWt. \text{ ----1}$$

حيث:

NG: عدد الحبوب في وحدة المساحة من الأرض.

IGWt: متوسط وزن الحبة الواحدة.

وتُعطى بالمقابل مكونات الغلة الحبية الفيزيولوجية بالمعادلة الآتية (Gifford et al., 1984):

$$GY=BY\times CPP \text{ ----2}$$

حيث: BY: كمية الكتلة الحية عند النضج: وتمثل بشكل عام، الكتلة الحية للأجزاء الهوائية فقط.

CPP: Carbon Partitioning Percentage: نسبة المادة الجافة من تلك الكتلة الحية المسخرة للحبوب، وتُسمى اصطلاحاً معامل الحصاد (HI) Harvest Index. وتكتب تبعاً لذلك المعادلة رقم 2 على النحو الآتي:

$$GY= BY\times HI \text{ ----- 3}$$

وتتحدد كمية الكتلة الحية عند النضج بدورها بكمية الإشعاع الشمسي الواصلة خلال موسم النمو (Q)، حيث يُستقبل جزءٌ منه من قبل الأجزاء الخضراء في النبات، ويُستعمل في عملية التمثيل الضوئي، ويُرمز له بالرمز Intercepted light (I). وتتحدد أيضاً بكفاءة المحصول المزروع في تحويل الطاقة الضوئية إلى طاقة كيميائية مخزونة في روابط المركبات العضوية المصنعة (السكريات)، أي كفاءة استعمال الأشعة الضوئية الفعالة في

عملية التمثيل الضوئي، ويُرمز له بالرمز (RUE) Radiation Use Efficiency. فتصبح تبعاً لذلك المعادلة رقم (3) على النحو الآتي:

$$GY = Q \times I \times RUE \times HI \text{ ----- } 4$$

معامل الحصاد Harvest Index (HI): يُعزى جلُّ التحسين الوراثي الحاصل في غلة محصول القمح الحبية خلال كامل حقبة العمل التربوي السابقة إلى زيادة قيمة معامل الحصاد. وقد أثار ذلك سؤالين مهمين: الأول: هل زيادة الغلة الحبية مرهونة حصراً بزيادة قيمة معامل الحصاد؟ والثاني: هل يمكن تحقيق زيادة لاحقة في غلة محصول القمح الحبية من خلال زيادة قيمة معامل الحصاد؟ حقيقةً، يمكن زيادة غلة محصول القمح الحبية من خلال زيادة قيمة معامل الحصاد (HI)، عندما تكون قيمة معامل الحصاد في منطقة زراعة معينة لاتزال منخفضة وأقل بكثير من العتبة الحرجة. وتُقدَّر العتبة الحرجة لمعامل الحصاد بنحو 60%، لأنَّ النباتات تستعمل جزءاً من الكتلة الحية المُصنَّعة في العمليات الأيضية المختلفة في النبات، ولتأمين الدعم الفيزيائي Physical support لتراكيب الأجزاء الثمرية (أغلفة ثمرية، قنابع، عصفاف.. الخ). وتتراوح القيم الحالية لمعامل الحصاد في أغلب مناطق زراعة القمح في العالم بين 50-55%. وهذا يُشير إلى أنَّ فرص زيادة الغلة الحبية من خلال زيادة قيمة معامل الحصاد أصبحت ضئيلة جداً في جميع مناطق زراعة القمح في العالم، ما لم يترافق موسم النمو بحدوث الجفاف المتزامن مع الحرارة المرتفعة خلال المراحل الأخيرة Terminal stages من حياة النبات (Passioura, 1983).

$$GY = T_E \times WUE \times HI \text{ ----- } 5$$

حيث: T_E : معدل فقد الماء بالتبخّر النتح.

WUE : كفاءة استعمال الماء.

زيادة الكتلة الحية Improving Biological Yield: إذا كانت قيمة معامل الحصاد في أصناف القمح الحديثة قريبة من العتبة الحرجة (60%)، فعندئذ لابد من أجل تحسين الغلة الحبية من زيادة الكتلة الحية. ويمكن تحقيق ذلك من خلال انتخاب النباتات الطويلة ذات الهندسة الورقية المناسبة لضمان توزيع الضوء Light distribution بشكل أفضل ضمن أجزاء النبات الهوائية. ولكن يمكن أن يؤدي ذلك إلى إنتاج أصناف ذات غلة حبية متدنية، ويعود ذلك إلى سببين رئيسيين:

1. غالباً ما تترافق زيادة طول النبات مع تراجع قيمة معامل الحصاد.
2. غالباً ما يترافق الانتخاب لصفة الطول مع زيادة حساسية النباتات للرقاد Lodging.

يتبين مما سبق، عند محاولة زيادة الغلة الحبية في محصول القمح عن طريق زيادة الكتلة الحية عند النضج، لابد من المحافظة على طول النبات ضمن الحدود المثلى (70 – 100 سم). ويجب أن يترافق ذلك مع زيادة كمية الأشعة الضوئية الفعالة في عملية التمثيل الضوئي (PAR) الممتصة من قبل المسطح الورقي الأخضر وزيادة كفاءة الأنسجة التمثيلية في استعمال الطاقة الضوئية، وتحويلها إلى طاقة كيميائية مخزونة في روابط المركبات العضوية (سكريات).

تحسين كفاءة استعمال الأشعة الضوئية Improving radiation use efficiency: تتأثر غلة محصول القمح تحت ظروف الزراعة المناسبة بشكل أقل بالتبدلات البيئية والممارسات الزراعية خلال المراحل التطورية المبكرة من حياة النبات، وتزداد حساسية الغلة كلما اقترب تطور نباتات المحصول من فترة الإزهار (Savin and Slafer, 1991). وتبعاً لذلك، فإن زيادة النمو، وخاصة دليل المساحة الورقية (LAI) خلال الفترة التي تسبق الإزهار (2-3 أسابيع قبل الإزهار)، يمكن أن تزيد من كمية الطاقة الضوئية الممتصة من قبل نباتات المحصول، حيث يُمتص نحو 95% من الطاقة

الضوئية الواصلة خلال هذه الفترة، حيث يُساعد ذلك في الحصول على كتلة حية أكبر قبل بدء مرحلة الإزهار (مرحلة الطلب الأعظمي على نواتج عملية التمثيل الضوئي). ولكن ما الصفات الفيزيولوجية التي يجب أن تؤخذ بعين الاعتبار لزيادة كفاءة استعمال الطاقة الضوئية خلال هذه الفترة الحرجة من حياة النبات؟ لقد ركزت البحوث في هذا الصدد على مستويين اثنين:

(1) معدل التمثيل الضوئي $Assimilation\ rate$ ، والتنفس $Respiration$ في الأوراق.

(2) الهندسة الورقية $Canopy\ architecture$.

تحسين التمثيل الضوئي Improving leaf photosynthesis: اقترح الباحث Austin (1992) ضرورة زيادة معدل التمثيل الضوئي ("A") في الأوراق، بهدف زيادة كمية المادة الجافة المُصنَّعة، وبالتالي غلة المحصول الحبية. ويمكن زيادة معدل التمثيل الضوئي، إما عن طريق زيادة الناقلية المسامية $Stomatal\ conductance (g_s)$ ، أو عن طريق زيادة كفاءة خلايا النسيج المتوسط التمثيلية (g_m) وإما كليهما معاً. يتطلب زيادة غلة محصول القمح الحبية ضرورة البحث عن طرز وراثية تجمع بين معدلات التمثيل الضوئي العالية والمسطح الورقي الكبير، لاعتمادها مصدراً جيداً للمادة الوراثية في برامج تربية القمح التجارية. وقد بينت الدراسات الحديثة بما لا يقبل الشك وجود علاقة ارتباط قوية بين زيادة معدل التمثيل الضوئي في الأوراق وغلة محصول القمح في برامج تربية القمح. وعُزيت هذه الزيادة إلى زيادة كفاءة النبات التمثيلية (Watanabe et al., 1994)، وزيادة الناقلية المسامية (g_s) (Rees et al., 1993; Reynolds et al., 1994)، حيث يسمح ذلك بزيادة كمية غاز الفحم (CO_2) الواصلة إلى مراكز التثبيت في الصَّانعة الخضراء $Chloroplast$. ويمكن قياس الناقلية المسامية في الأوراق باستخدام جهاز محمول يُسمى $Steady-state\ Porometer$ أو $Air-flow\ Porometer$ ، حيث تستغرق عملية القياس للورقة الواحدة 30 ثانية فقط، ما يُسهل إمكانية غربلة عدد كبير جداً من المجتمعات النباتية. وذكر (1999)

Pajevic et al., أن معدل التمثيل الضوئي من أهم العوامل المحددة لطاقة طرز القمح الوراثية الإنتاجية تحت ظروف الزراعة الحقلية. ولم يلاحظوا وجود ارتباط معنوي بين معدل التمثيل الضوئي في وحدة المساحة الورقية والغلة الحبية، في حين كان الارتباط قوياً بين كفاءة النبات التمثيلية والغلة الحبية. واستنتجوا أن إنتاجية نباتات القمح تتحدد بقدرة النبات على المحافظة على معدل تمثيل ضوئي عالٍ لفترة زمنية أطول، وخاصةً خلال مرحلة ما بعد الإزهار Post-anthesis.

تحسين كفاءة التنفس Improving respiration efficiency: تُعد هذه الطريقة من الوسائل البديلة لزيادة معدل صافي التمثيل الضوئي (NAR) في الأوراق، من خلال تقليل معدلات التنفس. يُساعد تقليل الكمية النسبية من نواتج الاستقلاب الثانوية metabolites Secondary، التي غالباً ما تكون غنية بالأزوت، وذات قيمة حرورية عالية، في توفير كمية أكبر من السكريز والأزوت التي يمكن أن تُستعمل في تحقيق معدلات نمو أكبر من الكتلة الحية.

تحسين توزيع الإشعاع الضوئي ضمن نباتات المحصول: يمكن زيادة كفاءة استعمال الطاقة الضوئية (RUE) من خلال تحسين توزيع الطاقة الضوئية ضمن أجزاء النبات الهوائية، أي زيادة نسبة الأشعة الضوئية الواصلة إلى الأوراق السفلية. ويمكن تحقيق ذلك عن طريق:

1. تغيير زاوية توزيع الأوراق على الساق الرئيسية: أعطت طرز القمح الوراثية التي تكون الأوراق العلوية فيها منتصبه Erect (تشكل زاوية حادة مع الساق الرئيسية) غلة حبية أكبر بالمقارنة مع الطرز التي تكون الأوراق العلوية فيها أفقية (تشكل زاوية قائمة مع الساق الرئيسية)، حيث تعمل مثل هذه الأوراق على حجب الضوء عن الأوراق السفلية، ما يؤثر سلباً في كفاءة تلك الأوراق التمثيلية وتقل كفاءة استعمال المياه فيها. ويمكن من خلال برامج التربية أن نحوّر في هندسة النبات الورقية لزيادة كفاءة استعمال الضوء.

2. تقليل مساحة الورقة العلمية: إنَّ تخفيض مساحة الورقة العلمية Flag leaf area وراثياً يمكن أن يُحسِّن توزيع الطاقة الضوئية ضمن نباتات المحصول (Richards, 1996b). وبَيَّنَت الدراسات وجود تباين وراثي كبير في أبعاد الورقة العلمية في محصول القمح. ويوجد العديد من أصناف القمح التي تكون فيها الورقة العلمية صغيرة. يسمح تقليل مساحة الورقة العلمية في تحسين غلة محصول القمح الحبية للأسباب الآتية:

(1) تحسين توزيع الطاقة الضوئية، وحصول كامل أوراق النبات على كمية من الطاقة الضوئية كافية لإقلاع عملية التمثيل الضوئي، ما يزيد من كفاءة النبات التمثيلية وإنتاج المادة الجافة اللازمة لنمو النبات وتطوره.

(2) زيادة كفاءة استعمال الماء (WUE)، حيث يمكن أن تكون درجة حرارة الأوراق العلمية ذات المساحة الأقل أدنى بكثير من درجة حرارة الأوراق العلمية ذات المساحة الأكبر، بسبب قلة المسطح الورقي المعرض بشكل مباشر للأشعة الشمسية، ما يُقلل من فرص الارتفاع الزائد في درجة حرارة الورقة، وزيادة فرق التدرج في ضغط بخار الماء بين الأوراق والوسط المحيط، وهذا يحدُّ من معدل فقد المياه بالنتح Transpiration، والشيخوخة المبكرة للأوراق، وذلك عندما تتعرض نباتات المحصول للحرارة المرتفعة، وظروف شح المياه مع تقدم مراحل النمو.

(3) زيادة فرص تشكّل الزهيرات الخصبة، وعدد الحبوب في السنبلّة: يتزامن توقيت استطالة الأوراق العلمية مع تشكّل الزهيرات في السنبلّة، وبالتالي يُساعد تشكّل أوراق علمية أصغر في زيادة فرص بقاء البداءات الزهرية Floret primordia على قيد الحياة، وتزداد فرص تشكّل الزهيرات الخصبة فيزداد بذلك عدد الحبوب المتكونة في السنبلّة، حيث يعمل تشكّل أوراق علمية ذات مساحة أكبر على

استنزاف نواتج التمثيل الضوئي ويحول دون وصول كمية كافية من المادة الجافة لنمو وتطور الزهيرات في السنبل.

تحسين صفة عدد الحبوب Improving number of grains: تتجلى أهمية الانتخاب لصفة عدد الحبوب في وحدة المساحة في كون هذه الصفة ذات قابلية توريث عالية Heritability بالمقارنة مع صفة غلة الحبوب. وتحدد صفة عدد الحبوب في النبات الواحد بعدد السنابل، وعدد السنبيلات في السنبل. عموماً، لم يتوج الانتخاب لمثل هذه المكونات بالنجاح، بسبب وجود علاقة ارتباط سلبية بين هذه المكونات. وتتمثل المرحلة الحرجة التي يتحدد فيها عدد الحبوب النهائي في وحدة المساحة، خلال 20-30 يوماً قبل الإزهار مباشرة. وتموت خلال هذه المرحلة بعض الإسطوانات والبداءات الزهرية بسبب عدم وجود كمية كافية من نواتج التمثيل الضوئي لتلبية احتياجات النمو الكامل لجميع الأعضاء المتشكلة نظراً لاستمرار نمو العقد الساقية الطرفية (حامل السنبل Peduncle)، والأوراق العلمية، والسنابل بشكل فعال، فتزداد حدة المنافسة على نواتج التمثيل الضوئي المحدودة. عموماً، تتوقف حياة البداءات الزهرية في السنبل على كفاءة السنبل في المنافسة على نواتج التمثيل الضوئي، وتوجد علاقة ارتباط موجبة وعالية جداً بين الوزن الجاف للسنبل وقت الإزهار وعدد الحبوب في وحدة المساحة من الأرض (Savin and Slafer, 1991). ويتوقف بناءً على ما تقدم تحقيق زيادة مستقبلية في عدد الحبوب في وحدة المساحة على انتخاب الطرز الوراثية التي تُسَخَّر جزءاً أكبر من نواتج التمثيل الضوئي لنمو السنابل وتطورها خلال الفترة التي تسبق الإزهار مباشرة. ويمكن تحقيق ذلك من خلال توجيهين اثنين:

- زيادة كمية نواتج التمثيل الضوئي المتاحة للسنابل من خلال تقليل كفاءة السوق التنافسية.
- تقليل حدة المنافسة على نواتج التمثيل الضوئي بين السنابل والسوق النباتية النامية من خلال زيادة كمية نواتج التمثيل الضوئي المُصنَّعة

والمتاحة خلال تلك المرحلة الحرجة من حياة النبات. ويمكن تحقيق ذلك عن طريق:

(1) **تقليل معدل نمو بعض الأعضاء غير المهمة خلال تلك الفترة الحرجة من حياة النبات:** يُساعد تقليل طول السلامة الساقية الطرفية الأخيرة (حامل السنبلة)، دون الحاجة إلى تقصير السلامة الساقية الأخرى في المحافظة على ارتفاع النبات ضمن الحدود المثلى، دون أن يؤثر ذلك سلباً في عدد الأوراق المتشكلة ومساحتها، ويُقلل بشكل معنوي حدة المنافسة على نواتج التمثيل الضوئي بين السنبلة والساق المتطاولَة حدة (Elongating stem (Richards, 1996b)). وتتميز السلامة الساقية الطرفية (حامل السنبلة)، بسرعة النمو، وتتشكل قبل الإزهار تماماً خلال مرحلة استطالة الورقة العلمية وتشكل السنايل.

(2) **تقليل مساحة الورقة العلمية:** يمكن أن يؤدي ذلك إلى زيادة عدد الحبوب في السنبلة، لأنَّ الورقة العلمية هي الورقة الأخيرة المتكونة، وتتشكل خلال مرحلة تشكل السنايل (20-30 يوماً قبل الإزهار)، حيث يؤدي تقليص معدل نمو الورقة العلمية واستطالتها إلى توفير جزء من نواتج التمثيل الضوئي الذي يمكن أن يُستعمل من قبل السنبلة النامية (Richards, 1996b)، ويمكن أن يكون ذلك مفيداً فقط عندما تكون هندسة النبات الورقية مصممة بشكلٍ تتمكن فيه كل أوراق النبات من الحصول على كمية من الإشعاع الضوئي كافية لحدوث عملية التمثيل الضوئي. ويُساعد أيضاً تراجع مساحة الورقة العلمية في تحسين توزيع الإشعاع الضوئي وزيادة كفاءة استعمال الضوء (RUE).

(3) **يمكن زيادة كمية المادة الجافة المتاحة لنمو السنايل Spikes وتطورها، عن طريق تقليل عدد الإشطاعات Tillers المتشكلة (Richards, 1996b):** عموماً، تستطيع فقط الإشطاعات المتشكلة بوقتٍ مبكر، وذلك عندما يكون عدد الأوراق الحقيقية المتشكلة على الساق الرئيسة لا يتجاوز 4 - 6 أوراق، على إعطاء إشطاعات مثمرة، وإنتاج سنايل خصبة Fertile spikes. وعندما يتشكل عدد أقل من الإشطاعات،

ستكون كمية المادة الجافة المتاحة للإشطاءات المثمرة أكبر، ما يسمح لها بالنمو، وإعطاء سنابل تحتوي على عدد أكبر من الحبوب. ويمكن تحقيق ذلك بسهولة عن طريق نقل مورث وحيد مسؤول عن تثبيط تشكل الإشطاءات في القمح (tin) (Richards, 1988). وبيّنت نتائج الأبحاث أنّ حجم السنابل في طرز القمح المحتوية على المورث المثبط للإشطاءات (tin) كان أكبر، ما أدى إلى زيادة عدد الحبوب المتشكلة في السنبل وتحسين غلة المحصول الحبية.

زيادة الوزن النهائي للحبوب Increase the final grain weight: تؤدي زيادة عدد الحبوب في وحدة المساحة إلى زيادة غلة المحصول الحبية ما لم يتراجع وزن الحبة الواحدة. تشير الدراسات المرجعية إلى وجود علاقة ارتباط سلبية بين زيادة عدد الحبوب، ووزن الحبوب الناتجة. والسؤال الذي يطرح نفسه في هذا الصدد هو: هل يتحدد وزن الحبة الواحدة بكمية نواتج التمثيل الضوئي المتاحة؟ إنَّ النظرية الأبسط والأكثر شيوعاً بالنسبة للعلاقة السلبية بين عدد الحبوب ووزن الحبة هي أنّه كلما ازداد عدد الحبوب في وحدة المساحة، تقل كمية نواتج التمثيل الضوئي المتوافرة للحبة الواحدة، ما يؤدي إلى تراجع وزن الحبة الواحدة النهائي نتيجة المنافسة Competition بين الحبوب على المصادر المتاحة بشكل محدود. ولكن بالرغم من العلاقة السلبية بين هذين المكونين للغلة إلا أنه يوجد دليل مادي قوي يقترح أنّ نمو الحبوب في القمح يتحدد بحجم المصب Sink size وليس بحجم المصدر Source size (Savin and Slafer, 1991). بمعنى آخر، إنّ كفاءة النبات التمثيلية في محصول القمح خلال فترة ما بعد الإزهار Post-anthesis كافية، بل وأحياناً تزيد عما هو مطلوب لإنتاج كمية من نواتج التمثيل الضوئي كافية لملء كل الحبوب المتشكلة بشكل كامل (Richards, 1996b). وتفسّر العلاقة السلبية بين عدد الحبوب في وحدة المساحة، ومتوسط وزن الحبة الواحدة، في أنّ زيادة عدد الحبوب في السنبل يعني تشكل نسبة أكبر من الحبوب من زهيرات بعيدة عن مركز السنبل، وستكون مثل هذه الحبوب ذات كفاءة أقل في اجتذاب كمية أكبر من نواتج التمثيل الضوئي وغالباً ما يكون حجم هذه الحبوب

أصغر، وبالتالي ستؤدي زيادة عدد مثل هذه الحبوب إلى تراجع متوسط وزن الحبة الواحدة، وإن كانت كمية نواتج التمثيل الضوئي Photo-assimilates خلال فترة امتلاء الحبوب تفوق حاجة النبات لماء جميع الحبوب المتشكلة مهما كان عددها (Richards, 1996b; Slafer, 1996). ولاحظ الباحثة (Kumar et al., 1991) وجود علاقة ارتباط موجبة بين صفتي عدد الحبوب، ووزن الألف حبة وبين الإنتاج الحبي في 15 صنفاً من القمح تحت ظروف الزراعة المروية، بيد أنهم لاحظوا وجود علاقة ارتباط سالبة ومعنوية بين عدد الحبوب ومتوسط وزن الحبة الواحدة.

هل يمكن زيادة عدد الحبوب ووزن الحبوب معاً؟

يعتمد زيادة متوسط وزن الحبة على البحث عن السبل التي تزيد كفاءة الحبوب المتشكلة بعيداً عن مركز السنبل، وفي الإسطوانات الثانوية في استجرار كمية أكبر من نواتج التمثيل الضوئي، أي البحث عن العوامل المحددة لنمو الحبة، والتأكد فيما إذا كانت هذه العوامل قابلة للتعديل الوراثي والتوريث؟ وتتمثل العوامل التي من شأنها أن تزيد معدل نمو الحبة الواحدة بما يلي:

1. المشاكل التشريحية Structural problems: مثل عدم وجود قنوات وعائية Vascular linkages كافية لنقل كمية أكبر من نواتج التمثيل الضوئي خلال وحدة الزمن، وخاصة في الزهيرات الطرفية (Na'trova` and Na`tr, 1993).
2. زيادة عدد خلايا الاندوسبرم في الحبوب، لأن عدد خلايا الاندوسبرم من أهم العوامل المحددة لوزن الحبة النهائي، وكلما زاد عدد خلايا الاندوسبرم Endosperm ازداد الطلب على نواتج التمثيل الضوئي، وازدادت قوة المصب، أي كفاءة الحبة على استجرار كمية أكبر من نواتج التمثيل الضوئي من المصدر.
3. زيادة طول فترة نمو الحبوب الطرفية.
4. زيادة طول فترة امتلاء الحبوب، لضمان وصول كمية كافية من نواتج التمثيل الضوئي إلى الحبوب الطرفية.

الفصل الثالث عشر

دور الأحياء الدقيقة في تحسين استجابة الأنواع المحصولية للإجهادات اللاأحيائية

The Role of Soil Microorganisms in Improving Crops Response to Abiotic Stresses

تتفاعل الأحياء الدقيقة الموجودة في التربة مع النباتات بطرق مختلفة، فبعضها يُحسن وبعضها الآخر يُقلل من نمو النباتات، وقسم آخر قد يكون عديم التأثير. وتعدّ الجذور المكان الرئيس الذي يتم فيه أي نوع من التفاعل بين أحياء التربة الدقيقة والنباتات، الأمر الذي قد يؤدي إلى حدوث تغيرات في بنية الجذور وتفرعها، الأمر الذي سيكون له تأثير مباشر في امتصاص الماء والعناصر المعدنية من التربة.

تُشكّل الجذور مصدراً مهماً للكربون والطاقة للعديد من أحياء التربة الدقيقة، التي قد يكون بعضها ممرضاً للنبات، في حين يدخل بعضها الآخر في علاقة تبادلية تكافلية (تعايشية) *Symbiotic relation* مفيدة لكلا الطرفين تؤدي إلى تحسين النمو في كل منهما. وهناك أمثلة عديدة على العلاقات التكافلية، مثل تلك التي بين بكتيريا *Frankia* المثبتة للأزوت الجوي وبعض الأنواع النباتية اللابقولية، والعلاقة بين بكتيريا الرايزوبيا *Rhizobia* وجذور البقوليات، والتكافل بين بكتيريا الرايزوبيا وجذور بعض الأنواع اللابقولية كما في نبات البراسونيا *Parasponia*، والعلاقة التكافلية بين فطر الميكورايزا *Mycorrhizal fungi* وجذور النباتات المنتشرة في البيئات الجافة وشبه الجافة، وغيرها.

لن يتم في هذا الفصل مناقشة تأثير الأحياء الدقيقة الممرضة للجذور *Root pathogens*، أو الموجودة في التربة بشكل حر، وإنما سيتم التركيز على العلاقات التكافلية المفيدة للنبات، وبشكل خاص العلاقة مع كل من فطر الميكورايزا والعلاقة التكافلية بين بكتيريا الرايزوبيا المثبتة للأزوت الجوي

ونباتات العائلة البقولية، نظراً لأهميتها من وجهة نظر تحسين إنتاجية الأنواع المحصولية المزروعة في البيئات المجهدة.

تثبيت الأزوت الجوي Nitrogen Fixation

يتواجد الأزوت الحر (N_2) في الجو بكميات كبيرة تقدر بنحو 78%، ولكن لا يمكن لأغلب الكائنات الحية استعمال الأزوت بهذه الصورة، وللاستفادة منه فإنه يجب كسر الرابطة الثلاثية المثبتة بين ذرتي جزيء الأزوت، وذلك يتطلب درجة حرارة وضغط عاليين جداً (200 °م، و 200 باراً)، حيث يرتبط عندها N_2 مع الهيدروجين ليتشكل الأمونيا (NH_3)، أو النترات (NO_3)، وتُسمى هذه التفاعلات بتفاعلات تثبيت الأزوت Nitrogen fixation، التي يمكن أن تتم صناعياً أيضاً ضمن الظروف السابقة، أو طبيعياً خلال حدوث البرق Lightning، الذي يؤدي إلى تثبيت 8% من الأزوت الجوي، أو من خلال تفاعلات كيميائية ضوئية Photochemical reactions بين أول أكسيد النترريك (NO) والأوزون (O_3) الذي يعطي حمض النترريك (HNO_3)، ويتم بواسطتها تثبيت نحو 2% من الأزوت الجوي. أما 90% من الأزوت المثبت طبيعياً فيتم حيويًا بواسطة بعض أنواع من البكتيريا، أو بواسطة الطحالب الخضراء المزرقة المُسمّاة Blue-green algae (Cyanobacteria) القادرة على تكسير الروابط الكيميائية عند درجات الحرارة والضغط العاديين. وتُشير التقديرات إلى أن كمية الأزوت الجوي المثبت حيويًا أكبر بكثير مما تنتجه مصانع الأسمدة الأزوتية حالياً. ويمكن تثبيت الأزوت الجوي بواسطة بكتيريا التربة بطريقتين، إما تكافلياً عن طريق التعايش مع النباتات، حيث تزود الأخيرة البكتيريا بالطاقة (السكريات) اللازمة لها، أو بشكل حر، حيث تعتمد البكتيريا على نفسها في الحصول على مصدر الطاقة، كما هو مبين في الجدول الآتي:

Symbiotic

Host plant

Leguminous: legumes, *Parasponia*

Azorhizobium, *Bradyrhizobium*, *Photorhizobium*, *Rhizobium*,
Sinorhizobium

Actinorhizal: alder (tree),

Ceanothus (shrub),

Frankia Casuarina (tree),

Datisca (shrub)

Gunnera

Nostoc

Azolla (water fern)

Anabaena

Sugarcane

Acetobacter

Free-living nitrogen fixation

Cyanobacteria (blue-green algae)

Anabaena, *Calothrix*, *Nostoc*

Other bacteria

Aerobic

Azospirillum, *Azotobacter*, *Beijerinckia*, *Dexia*

Facultative

Bacillus,

Klebsiella

Anaerobic

Nonphotosynthetic

Clostridium,

Methanococcus (archaeobacterium)

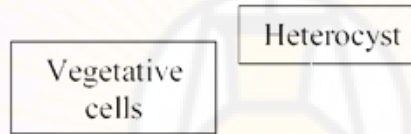
Photosynthetic

Chromatium,

Rhodospirillum

التثبيت الحيوي للأزوت الجوي Biological nitrogen fixation

تتطلب عملية تثبيت الأزوت حيوياً ظروفًا لاهوائية conditions Anaerobic، وذلك لأن الأكسجين يتفاعل بشكل غير عكوس مع أنزيم النيتروجيناز Nitrogenase، الأنزيم المسؤول عن تثبيت الأزوت، مثبطاً عمله، ولذلك فإن جميع الأنواع الأحيائية المثبتة للأزوت إما أنها تعمل بشكل طبيعي تحت الظروف اللاهوائية، أو أنها تُخلق أو تصطنع هذه الظروف بوجود الأكسجين بطرق مختلفة (الجدول، 5). تصطنع السيانوبكتيريا، على سبيل المثال، الظروف اللاهوائية ضمن خلايا متخصصة يُطلق عليها اسم Heterocyst (الشكل، 66)، التي هي عبارة عن خلايا متميزة سمكية الجدران تفقر للنظام الضوئي الثاني PSII المسؤول عن تحرير الأكسجين الناجم عن الأكسدة الضوئية للماء.



الشكل رقم (66): خلايا Heterocyst في خيط من خيوط سيانوبكتيريا المثبتة للأزوت الجوي.

ولا تتمكن أنواع السيانوبكتيريا التي لا تحتوي خلايا Heterocyst من تثبيت الأزوت الجوي إلا تحت الظروف اللاهوائية، وفي مناطق عديدة من قارة آسيا، تشكل السيانوبكتيريا سواء المحتوية على خلايا Heterocyst أو غير المحتوية عليها، مصدراً مهماً للأزوت في حقول الرز، حيث تقوم بتثبيت

الأزوت عندما تكون الحقول مغمورة بالماء وتموت هذه البكتيريا عندما تجف الحقول محررةً بذلك كميات كبيرة من الأزوت في التربة. كما يرتبط السرخس المائي *Azolla* مع السيانوبكتيريا *Anabaena* في حقول الرز المغمورة، ويتم نتيجة ذلك تثبيت قرابة 0.5 كغ N. هكتار⁻¹. يوم⁻¹، ويُعد هذا معدلاً كافٍ من التسميد الأزوتي للحفاظ على غلة متوسطة نوعاً ما من محصول الرز (*Oryza sativa* L.).

تندرج البكتيريا الحرة المثبتة للأزوت الجوي ضمن ثلاثة أنواع، فإما أن تكون هوائية *Aerobic*، أو اختيارية *Facultative* (تستطيع النمو تحت الظروف الهوائية أو اللاهوائية)، أو لاهوائية *Anaerobic*، وفي الأخيرة، لا يكون الأوكسجين عائقاً أمام تثبيت الأزوت الجوي. وتتمكن الأولى البكتيريا الهوائية، كبكتيريا الأزوتوباكتر *Azotobacter* من تثبيت الأزوت الجوي من خلال الحفاظ على ظروف الأكسجين المرجع *Reduced oxygen conditions* عبر معدلات التنفس السريعة لديها، وأنواع أخرى كبكتيريا *Gloeotheca*، تقوم بتثبيت الأزوت الجوي خلال الليل فقط.

تثبيت الأزوت التكافلي *Symbiotic nitrogen fixation*

يتم تثبيت الأزوت الجوي في تراكيب أو خلايا متخصصة تُدعى *Nodules* (العقد البكتيرية) (وهي عبارة عن خلايا من النبات العائل تنغلق على البكتيريا المثبتة للأزوت الجوي)، وفي حالة نبات *Gunnera* تُشكل العقد الساقية الموجودة أصلاً على النبات المكان الذي تتواجد فيه البكتيريا المثبتة للأزوت الجوي. أما بالنسبة للعلاقة التعايشية في البقوليات وفي الأنواع النباتية *Actinorhizal*، فإن البكتيريا المثبتة للأزوت تقوم بتحريض تشكيل هذه العقد على الجذور. وتقوم هذه الأنواع النباتية بتنظيم التبادل الغازي في العقد الجذرية بحيث تُحافظ على مستوى من الأوكسجين كافٍ لاستمرار عملية التنفس في خلايا العقد، ولكن يكون في الوقت نفسه منخفضاً بحيث لا يؤدي إلى تثبيط عمل أنزيم النيتروجيناز في البكتيريا. وتستطيع بعض الأعشاب *Grasses* أن تشكل علاقة تكافلية مع البكتيريا المثبتة للأزوت ولكن ليس

ضمن العقد الجذرية، وإنما إما أن تستعمر هذه البكتيريا الخلايا النباتية، أو تثبت نفسها على سطح الجذور وبشكل خاص حول الشعيرات الجذرية المتطاولة. تتواجد بكتيريا *Acetobacter diazotrophicus* على سبيل المثال في الجذر الخلوية للبشرة والقشرة Apoplast في سوق نبات قصب السكر Sugar cane، وتقوم بتثبيت الأزوت بكميات تكون كافية لتأمين احتياجات النبات.

تشكل العقد الجذرية في البقوليات Nodule formation in legumes
يوجد أمثلة عديدة عن العلاقة التكافلية بين الأنواع النباتية وأنواع مختلفة من البكتيريا المثبتة للأزوت الجوي (الجدول، 5)، ولكن النوع الأكثر شيوعاً للعلاقة التكافلية هو ذلك الذي يتم بين نباتات العائلة البقولية وبكتيريا التربة من الأجناس التالية: *Bradyrhizobium*, *Azorhizobium*, *Rhizobium*, *Sinorhizobium*, *Photorhizobium*، التي يُطلق عليها بمجموعها رايزوبيا Rhizobia. تدخل بكتيريا الرايزوبيا في علاقة تكافلية Symbiosis مع نباتات العائلة البقولية، حيث يقوم النبات العائل بتزويد البكتيريا بالطاقة اللازمة، وتقوم البكتيريا بدورها بتزويد النبات العائل بالأزوت، ولكن هذه العلاقة ليست إجبارية حيث أنه يمكن للنباتات أن تنمو بدون هذه العلاقة، كما يمكن البكتيريا أن تتواجد بشكل حر في التربة، ولكن تحت ظروف نقص الأزوت في التربة يسعى الطرفان لإنشاء هذه العلاقة التبادلية، وذلك يبدأ عبر مجموعة من الإشارات Signals المحرصة المتبادلة بينهما. إن عملية تشكل العقد الجذرية تتطلب وجود مورثات متخصصة في كل من النبات العائل والبكتيريا، تدعى Nod genes (Nodulin)، وتدعى المورثات المسؤولة عن التعقد في البكتيريا بـ Nod genes (Nodulation). ويمكن أن تقسم هذه المورثات إلى مجموعتين: المجموعة الأولى تكون موجودة في كافة السلالات البكتيرية، وتسمى مورثات التعقد العامة Common nod genes، في حين تكون المجموعة الثانية من المورثات متخصصة Specific nod genes، تختلف بين أنواع الرايزوبيا وهي المسؤولة عن تحديد النباتات العائلة للبكتيريا Host range. ويمكن تلخيص

المراحل المؤدية إلى تشكل العقد الجذرية وبدء عملية تثبيت الأزوت بالخطوات الآتية (الشكل، 67):

1- يبدأ تكوين العقد البكتيرية مع تكوين الأوراق الأولى للنبات، حيث تفرز جذور النبات مواد كيميائية محرصة أو جاذبة Chemical attractions (بشكل خاص فلافونيدات وبيتينات)، تؤدي إلى هجرة البكتيريا وتجمعها في منطقة الجذور.

2- تفرز البكتيريا الملتصقة بالشعيرات الجذرية مادة منشطة للنمو مثل اندول حمض الخليك (IAA)، التي تُسبب نمو الشعيرة الجذرية والتوائها، وتتجمع البكتيريا في منطقة مغلقة نتيجة التفاف الشعيرات الجذرية، وتغزو البكتيريا الشعيرة الجذرية من منطقة الانحناء وذلك بإفراز مواد تعمل على إذابة الجدار الخلوي للشعيرة وتنمو الخلايا البكتيرية داخل الشعيرة مكونة خيط العدوى Infection thread، وهو عبارة عن أنبوبة داخلية متطاولة من الأغشية البلاسمية داخلها البكتيريا.

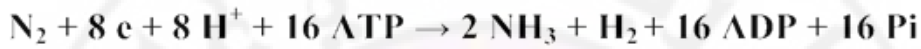
3- ويستمر خيط العدوى في نموه في الشعيرة الجذرية حتى يصل إلى خلايا القشرة في الجذر فيخترقها ثم يختفي الخيط وتتجمع الخلايا البكتيرية الجديدة حول النوى في خلايا قشرة الجذر. وتبدأ الخلايا بالانقسام وتتمايز لتشكل بداءة العقد Nodule primordium التي تتكون منها العقد الجذرية فيما بعد.

4- في البداية تستمر البكتيريا في الانقسام، وتزداد مساحة الغشاء المحيط بها ليتسع للعدد المتزايد من البكتيريا، وبعد فترة قصيرة تصل إشارة من النبات فيتوقف انقسام البكتيريا، ويكبر حجمها لتتمايز كأعضاء مثبتة للأزوت الجوي تُسمى Bacteroid. وتطور العقد نظام من الأوعية الناقلة Vascular system لتبادل الأزوت المثبت من قبل البكتيريا، والمواد المغذية من النبات كما تشكل طبقة من الخلايا لاستبعاد الأوكسجين من الوسط الداخلي للعقد الجذرية.

الشكل رقم (67): مراحل تشكل العقد الجذرية.

الشكل رقم (68): العقد الجذرية على جذور نبات فول الصويا.

عموماً، فإن عدد العقد البكتيرية على جذور النبات (الشكل، 68) يحددها العلاقة بين بكتيريا الريزوبيا والنبات العائل، ومدى التنافس بين العقد على نواتج التمثيل الضوئي، ومدى انتشار وتوزيع هرمونات النبات. ويوجد عدة أشكال للعقد كالشكل الكروي أو البيضوي أو المستطيل أو المفصص. ويتم تكوين العقدة في مدة لا تقل عن 15 يوماً من بدء الإصابة، ثم يتم ارجاع الأزوت الجوي حيويًا ضمن البكتيريا ليشكل الأمونيا وفقاً للمعادلة الآتية:



يتوسط التفاعل معقد أنزيم النيتروجيناز Nitrogenase enzyme complex، ويتطلب هذا التفاعل كمية كبيرة من الطاقة لكسر الرابطة الثلاثية القوية لجزيء الأزوت، وبالرغم من أن كمية الطاقة الحرة اللازمة غير معروفة بالتحديد، إلا أنه بالاعتماد على استقلاب الكربون، فقد أشارت الحسابات إلى أن النبات يصرف حوالي 12 غ من الكربون العضوي لكل غ من الأزوت المثبت Fixwd nitrogen، ويمكن بالاعتماد على المعادلة السابقة تقدير التغير في الطاقة الحرة اللازمة للتفاعل الكلي لارجاع الأزوت بنحو $\Delta G^0' = -200 \text{ kJ mol}^{-1}$ (الشكل، 69).

يُعد تنظيم تركيز الأوكسيجين داخل العقد الجذرية من الأمور المهمة جداً، لأن عمل أنزيم النيتروجيناز يتثبط بشكل غير عكسي بوجود الأوكسجين، ويقوم البروتين حامل الأوكسيجين Leghemoglobin الذي يتم إنتاجه في النبات البقولي داخل العقد الجذرية بهذه المهمة، بحيث يحافظ على تركيز منخفض للأوكسيجين داخل العقد الجذرية دون المستوى الذي يمكن أن يؤثر في عمل الأنزيم نيتروجيناز، ولكن يؤمن في الوقت نفسه الأوكسيجين اللازم لتنفس خلايا العقد الجذرية.

تشكل الأمونيا نتيجة ارجاع الأزوت الجوي ضمن العقد الجذرية، ولكن بسبب سمية الأمونيا، فلا بد من تحويلها بشكل سريع إلى مركبات عضوية في العقد الجذرية قبل أن يتم نقلها عبر الأوعية الخشبية إلى المجموع

الخضري للنبات. وتقسم الأنواع النباتية البقولية تبعاً لنوع هذه المركبات إلى مصدرات الأميدات Amide exporters، ومصدرات اليوريدات Ureide exporters. ويعتبر الأسبارجين Asparagine والغلوتامين Glutamine من أهم الأميدات المصنعة والمنتقلة عبر النسيج الخشبي في الأنواع البقولية المنتشرة في المناطق المعتدلة كالبازلاء، والفاصولياء، والعدس، والبرسيم وغيرها. أما البقوليات ذات المنشأ الاستوائي كفول الصويا، والفاصولياء فتعتبر اليوريدات كالسيتروولين Citrullin، وAllantoin، وAllantoic acid المصادر الأساسية للمركبات العضوية الأزوتية في هذه الأنواع.

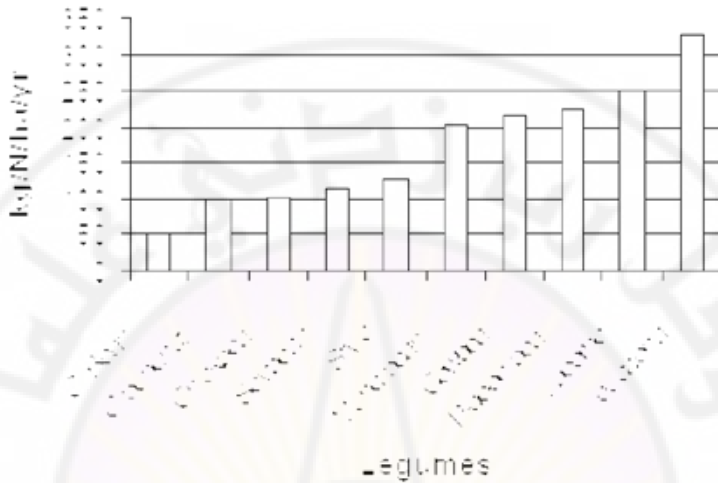


الشكل رقم (69): بنية معقد أنزيم النيتروجيناز (Nitrogenase enzyme complex) وآلية

عمله (Dixon and Wheeler, 1986; Buchanan *et al.*, 2000).

تؤدي عملية تثبيت الحيوي للأزوت الجوي عند البقوليات دوراً مهماً في المحافظة على استدامة الإنتاج، وتحسين خصوبة التربة، وتختلف كمية الأزوت المثبتة حيويًا بشكل كبير باختلاف العوامل المؤثرة فيها، كنوع العائل

البقولي وكفاءة بكتيريا الرايزوبيوم، وخصائص التربة الفيزيائية والكيميائية والحيوية والظروف البيئية المحيطة (الشكل، 70).



الشكل رقم (70):متوسط كمية الأزوت المثبتة سنوياً لدى بعض الأنواع البقولية.

ومع تزايد الاهتمام بتطبيق الممارسات الهادفة إلى استدامة نظم الإنتاج الزراعي، يُعد التوسع بزراعة المحاصيل البقولية وزيادة إنتاجيتها من أولى الخطوات الواجب تطبيقها، وترتبط إنتاجية هذه المحاصيل بشكل كبير بكفاءة عملية تثبيت التكافلي للأزوت الجوي، التي تعتبر بدورها من العمليات الحيوية الحساسة للإجهادات الأحيائية واللاأحيائية، وبالتالي فإن غلة هذه المحاصيل (بالإضافة إلى تأثيرها بشكل مباشر بهذه الإجهادات) ستتأثر بشكل غير مباشر من خلال تأثيرها في عملية تثبيت الأزوت الجوي، لذلك فإنه من أجل تحسين إنتاجية هذه المحاصيل تحت ظروف الإجهادات المختلفة، يجب العمل على تحسين تحمل وإنتاجية المحصول بالتوازي مع اختيار السلالات البكتيرية الأكثر ملائمة للنوع البقولي والأكثر تحملاً لهذه الظروف، بالإضافة إلى تطبيق الممارسات الزراعية التي من شأنها أن تُخفف من حدة هذه الإجهادات وتُحسن من نمو المحصول والبكتيريا المثبتة على حدٍ سواء.

تُعد عملية التلقيح البكتيري Inoculation بالسلالة البكتيرية الملائمة أو بمجموعة من السلالات البكتيرية، من الممارسات المهمة التي من شأنها أن تزيد من عدد العقد الجذرية وكمية الأزوت المثبتة، ومن ثم نمو المحصول البقولي وإنتاجيته وكمية الأزوت المتبقية في التربة التي تزيد من خصوبتها، وتقلل من كميات الأسمدة الأزوتية المضافة للمحصول اللاحق، ما يسهم في تقليل تكاليف الإنتاج الزراعي، وزيادة دخل المزارع وتحسين مستوى معيشته.

تأثير العوامل اللاأحيائية في عملية تثبيت الأزوت التكافلي

تؤثر معظم العوامل البيئية المجهددة في كافة العمليات الفيزيولوجية في النبات، كما تؤثر في كافة العمليات المتعلقة بتثبيت الأزوت التكافلي (SNF)، حيث يمكن أن يكون التأثير في قدرة بكتيريا الرايزوبيوم على البقاء، أو على مدى تنوع البكتيريا في التربة، أو على فعالية أنزيم النيتروجيناز. وأهم الاجتهادات المؤثرة تكون إما إجهادات لأحيائية (الجفاف، والغرق، وملوحة التربة، وحموضتها، والحرارة، ونقص العناصر المعدنية المغذية، وخاصة الفوسفور)، أو أحيائية Biotic (الإصابات الحشرية والمرضية). ولكن السؤال المطروح هنا هو هل سيكون هذا التأثير غير مباشر من خلال التأثير في العمليات الحيوية في النبات التي بدورها ستؤثر في عملية تثبيت الأزوت، أم أن هذا التأثير سيكون مباشراً في عملية تثبيت الأزوت؟ يسهم الفهم الفيزيولوجي للعمليات الأكثر حساسية للإجهادات في وضع الاستراتيجية الملائمة لتحسين الإنتاجية المحصولية، وتطوير الدور الذي تؤديه عملية التثبيت التكافلي للأزوت الجوي في النظم الزراعية. فعلى سبيل المثال، فقد وجدت دراسات عديدة أن عملية تثبيت الأزوت الجوي كانت أكثر حساسية للإجهاد المائي بالمقارنة مع كل من معدل عملية التبادل الغازي في الأوراق، ومعدل تصنيع النترات، وتراكم المادة الجافة في النبات في بعض الأنواع البقولية. وإن وجود التباين الوراثي في درجة التحمل لمعظم الاجتهادات اللاأحيائية لدى النبات البقولي العائل، ولدى بكتيريا الرايزوبيوم المرافقة،

سيؤدي ولو بشكل جزئي إلى تخفيف التأثير السلبي للإجهاد في عملية تثبيت الأزوت الجوي.

تأثير درجة حرارة التربة Effect of soil temperature

إنَّ لحرارة التربة تأثير مباشر في مقدرة بكتيريا الرايزوبيوم على البقاء وقيامها بوظائفها، وفي التنوع الحيوي لهذه البكتيريا. وتتراوح درجة الحرارة المثلى لنمو معظم أنواع هذه البكتيريا بين 25-30 °م، والعديد من هذه الأنواع غير قادر على النمو عند درجة حرارة 37 °م وما فوق. وتختلف البكتيريا في مدى تكيفها مع درجات الحرارة المرتفعة باختلاف البيئة التي تنمو فيها، فعلى سبيل المثال، فقد بينَ Eaglesham و Ayanaba (1984) أنَّ 90% من البكتيريا المعزولة من نباتات اللوبياء Cowpea النامية في المناطق الحارة والجافة للسافانا في النيجر، كانت قادرة على النمو عند درجة حرارة 40 °م، في حين لم تتمكن العزلات المأخوذة من البينات الرطبة الأقل حرارة من النمو عند هذه الدرجة. كما أشار Eaglesham وزملاؤه (1981) إلى أنَّ بعض السلالات البكتيرية المنتشرة في البينات الحارة والجافة تتمكن من النمو عند درجة حرارة 40 °م أو أكثر. و تنمو العزلات البكتيرية المأخوذة من فول الصويا بشكل ضعيف عند درجة حرارة 40 °م، بينما العزلات المأخوذة من الفاصولياء (*P. vulgaris*) تستطيع أن تبقى حية عند درجة حرارة 47 °م، ولكن تنخفض كفاءتها بشكل كبير. ويُعزى تحمل البكتيريا لدرجات الحرارة المرتفعة بشكل أساسي إلى قدرتها على تصنيع بروتينات خاصة تُسمى ببروتينات الصدمة الحرارية Heat Shock Proteins، التي تقسم إلى نوعين أساسيين من البروتينات وهما Chaperones و Proteases، حيث يقوم النوع الأول بشكل أساسي بإعادة لف البروتينات وإصلاح البروتينات المخربة، أما النوع الثاني فيقوم بتفكيك وهضم البروتينات المخربة. كما تؤثر درجات الحرارة المنخفضة في بكتيريا الرايزوبيا، حيث تؤدي بشكل أساسي إلى زيادة لزوجة السيتوبلازم وصلابة الأغشية الخلوية وتؤثر في ثباتية

RNA/DNA. وفي السلالات المتحملة لدرجات الحرارة المنخفضة تتشكل مجموعة من البروتينات تُسمى بروتينات الصدمة الباردة Cold Shock Proteins (CSPs)، وكذلك الأمر تتألف من نوعين من البروتينات هما Chaperones، و Proteases. يؤثر ارتفاع درجات الحرارة في تشكّل العقد الجذرية، حيث تؤثر في التصاق البكتيريا على الشعيرات الجذرية، وعلى تشكّل خيط العدوى، وتؤثر كذلك في وظيفة هذه العقد، حيث يتناقص كلاً من تصنيع Leghaemoglobin، وفعالية أنزيم النيتروجيناز، والأنزيمات التي تدخل في تصنيع المركبات الأزوتية. وبالمقابل، تؤثر درجات الحرارة المنخفضة في تشكّل العقد الجذرية، حيث تؤخر تشكّلها أو حتى تمنع تشكّلها بشكل نهائي، فعلى سبيل المثال، أشارت دراسات عديدة على فول الصويا إلى أنّ تشكّل العقد الجذرية وعملية تثبيت الأزوت، تراجعت بشكل كبير بانخفاض درجات الحرارة من 25 إلى 15 °م. ويُعد تشكّل خيط العدوى أكثر حساسية لدرجات الحرارة المنخفضة من المراحل اللاحقة التي تتطور فيها العقد الجذرية. ويؤثر إجهاد الحرارة المرتفعة والمنخفضة في نمو النبات العائل، وهذا يؤثر بدوره بشكل غير مباشر في كفاءة تثبيت الأزوت. وبشكل عام، يبدو أنّ هناك درجة حرارة مثلى للعلاقة التعايشية المشتركة للنبات العائل والبكتيريا المرافقة، وهذه الحرارة هي 30 °م للبرسيم، ونحو 35-40 °م لفول الصويا والفول السوداني واللوبياء، وبين 25-30 °م لدى نبات البازلاء.

تأثير محتوى التربة المائي Effect of soil water content

يُعد جفاف التربة من أكثر الإجهادات التي تؤثر في أحياء التربة الدقيقة، حيث يؤدي إلى انكماش الخلايا البكتيرية، وزيادة تركيز الأملاح فيها، وتخریب الأغشية الخلوية، وتُخرب جذور الأكسجين الحرة المتشكلة (ROS) البروتينات والحمض النووي الريبسي منقوص الأكسجين (DNA). تتباين السلالات البكتيرية في درجة تحملها للجفاف، وقد تتمكن بكتيريا الرايزوبيا من البقاء على قيد الحياة تحت ظروف الجفاف لعدة سنوات. ويزداد تحمل البكتيريا

للجفاف بازدياد قدرتها على تجميع الذائبات العضوية التوافقية Compatible organic solutes، التي تؤدي دوراً مهماً في عملية التعديل الحلولي، بين الخلايا البكتيرية والوسط الخارجي، وأهم الذائبات التوافقية المستخدمة هي الأحماض الأمينية، كالبرولين، والبيتين، والسكريات مثل Trehalose. لا تتمكن غالباً بكتيريا الرايزوبيا من تصنيع الذائبات العضوية بنفسها وإنما تمتصها من البيئة المحيطة، ولكن تبين أن هذه البكتيريا قادرة فقط على تصنيع سكر Trehalose والسكروروز بنفسها. تتراجع عملية تثبيت الآزوت الجوي في البكتيريا بشكل كبير بتأثير الجفاف، حيث يُعد وجود كمية كافية من الماء ضرورياً لنقل نواتج تثبيت الآزوت للنبات، وفي النباتات المجردة مائياً، ينخفض معدل النتج، وبالتالي تقل حركة الماء أو انتقال الماء من العقد الجذرية، وبالتالي تقل كمية نواتج تثبيت الآزوت المنقولة إلى النبات وتتراكم داخل العقد الجذرية، الأمر الذي يؤثر بشكل سلبي في كفاءة أنزيم النيتروجيناز الذي يمكن أن يثبط نتيجة تراكم المنتج النهائي. كما ينخفض محتوى العقد الجذرية من Leghaemoglobin ومن البروتينات بشكل عام بتأثير الجفاف وذلك يؤثر أيضاً بشكل كبير في مدى فعالية أنزيم النيتروجيناز وكمية الآزوت المثبتة. بالإضافة إلى تراجع عملية تثبيت الآزوت الجوي بتأثير الجفاف، فإن العمليات الفيزيولوجية في النبات تتأثر أيضاً، ولكن تتباين درجة الحساسية بين هذه العمليات الحيوية باختلاف المحصول العائل ودرجة تحمله للجفاف أيضاً. فقد أشارت دراسات عديدة على فول الصويا واللوبياء إلى أن عملية تثبيت الآزوت الجوي في البكتيريا كانت أكثر حساسية للجفاف من كل من معدل فقد المياه بالنتج، ومعدل التمثيل الضوئي في النبات، بينما على العكس من ذلك كانت عملية تثبيت الآزوت الجوي أقل حساسية للجفاف من معدل النتج في بقية البقوليات الحبية. ويرتبط تحمل الجفاف بالنسبة لعملية تثبيت الآزوت الجوي بنوع المركبات العضوية الآزوتية المصنعة في العقد، والمنقولة عبر النسيج الخشبي إلى الأجزاء الخضرية في النبات. وقد لوحظ زيادة درجة التحمل في حال كانت الأميدات (Amides) هي النواقل المستخدمة، في حين تزداد درجة الحساسية للجفاف في حال كانت اليوريدات (Ureides) هي المستخدمة،

ويمكن من خلال هذه الصفة معرفة مدى حساسية عملية تثبيت الأزوت الجوي N_2 - fixation بين الأصناف البقولية المزروعة من خلال قياس تركيز اليوريدات في العقد الجذرية وفي أجزاء النبات الخضرية. عموماً، تُزرع البقوليات الأكثر تحملاً للجفاف، أو التي تتجنب الجفاف في المناطق الجافة وشبه الجافة، ويفضل استعمال الأصناف التي تتميز بامتلاكها لمجموع جذري متعمق في التربة قادر على الوصول إلى المياه في الطبقات الأعمق من التربة، كما ينصح بالقيام بعملية التلقيح البكتيري بالسلالات البكتيرية الملائمة التي تتميز بتحملها لظروف الجفاف.

تؤثر ظروف تغدق التربة Soil waterlogging بشكل سلبي أيضاً في نمو النباتات البقولية التي تُعد بأغلبيتها حساسة لظروف الغدق، وفي عملية تثبيت الأزوت الجوي، حيث يكون التأثير الأكبر في تطور العقد الجذرية ووظيفتها وليس في البكتيريا بحد ذاتها، ولكن يؤثر ذلك بشكل كبير في فعالية أنزيم النيتروجيناز الذي يتشبث تحت هذه الظروف بدرجة أكبر حتى من تلك المشاهدة تحت ظروف الجفاف، حيث يُسبب عدم وصول الأكسجين إلى داخل العقد الجذرية، عدم مقدرة خلايا هذه العقد على التنفس، وبالتالي تفقد القدرة على القيام بوظيفتها وتتوقف تبعاً لذلك عملية تثبيت الأزوت الجوي. ولكن قدرة البكتيريا على استعمال المؤكسدات الأزوتية Nitrogenous oxides كمستقبلات للالكترونات يُساعد في البقاء حية تحت هذه الظروف غير المناسبة.

تأثير ملوحة التربة Effect of soil salinity

تؤثر الملوحة في كل من مقدرة بكتيريا الرايزوبيا على البقاء، وفي مقدرتها على القيام بوظائفها، بالإضافة إلى تأثيرها المباشر في نمو النبات البقولي العائل Host. يحدث الضرر في الأحياء الدقيقة تحت المستويات الملحية العالية نتيجة حدوث الإجهاد الحلولي Osmotic stress، والسمية

الأيونية للصوديوم والكلور. وأشارت دراسات عديدة إلى أنه في معظم أنواع الرايزوبيا *Rhizobium* تكون درجة التحمل للمستويات الملحية العالية أكبر من تلك لدى النبات البقولي العائل (Singleton et al., 1982). وتختلف سلالات الرايزوبيا في ما بينها بدرجة التحمل، فقد تتحمل بعض السلالات مستويات من الملوحة قد تصل إلى 300-700 ميلي مول NaCl، ولكن لا تتحمل معظم السلالات البكتيرية المستويات المرتفعة من الملوحة. عادةً ما تكون البكتيريا السريعة النمو Fast growing rhizobial strain أكثر تحملاً للملوحة من السلالات البطيئة النمو، وتُعد عملية تشكل العقد الجذرية أكثر العمليات حساسية للتراكيز المرتفعة من الملوحة. وتزداد حساسية الرايزوبيا للملوحة بزيادة كمية الأملاح المتراكمة في العقد الجذرية، وتكون كمية الأملاح المتراكمة في العقد أكبر من كمية الأملاح المتراكمة في أجزاء النبات الخضرية، وهذا يؤكد على أهمية إبعاد الأملاح عن المجموع الخضري الفعّال في عملية التمثيل الضوئي كأحد آليات تجنب الملوحة التي تزيد من مقدرة النبات على التحمل. وتختلف كمية الأملاح المتراكمة في العقد الجذرية باختلاف النبات البقولي، فعلى سبيل المثال تكون كمية الأملاح الموجودة في العقد الجذرية لنبات الفاصولياء أكبر من تلك الموجودة في العقد الجذرية لنباتات فول الصويا والفصة. عموماً، يمكن استغلال التباين الوراثي الموجود بين أنواع البقوليات وبين الأصناف ضمن النوع الواحد، والتباين الموجود بين أنواع وسلالات الرايزوبيا في درجة تحملها للملوحة، في إيجاد العلاقة التعايشية الأمثل التي تلائم الزراعة في البيئات المملحة.

تأثير درجة حموضة التربة pH Effect of soil

تؤثر حموضة وقلوية التربة بشكل كبير في مقدرة بكتيريا الرايزوبيا على البقاء والنمو، وعلى مقدرتها الوظيفية، ومن ثم في عملية تثبيت الأزوت التكافلي (SNF) مع النبات البقولي العائل. لكل نوع بكتيري درجة حموضة مثالية لنموه. وبالرغم من أن الحموضة المعتدلة ملائمة لمعظم أنواع

الرايزوبيا، إلا أن كل نوع يبدي درجات مختلفة من التحمل لدرجة حموضة التربة. تعيق الترب الحامضية عملية تثبيت الأزوت نتيجة ارتفاع تركيز شوارد الهيدروجين، ووجود الألمنيوم (Al) والمنغنيز (Mn) بتركيز سامة في التربة، وبالمقابل تُعاني الترب الحامضية من نقص في الكالسيوم (Ca)، والفوسفور (P)، والموليبيديوم (Mo). وتكون بكتيريا الرايزوبيا أكثر حساسية للترب الحامضية من النبات البقولي العائل، ولكن تستطيع بعض السلالات أن تنمو ضمن مدى واسع من درجات الحموضة، فعلى سبيل المثال تستطيع بعض السلالات الطافرة من *R. leguminosarum* من النمو عند درجة حموضة تصل حتى pH=4.5، وتتمكن بكتيريا *S. fredii* من النمو عند pH بين 4-9.5. وبالرغم من انتقاء سلالات بكتيرية تتحمل حموضة التربة، إلا أن آلية التحمل غير واضحة، ولكن يوجد مورثات معينة تكون ضرورية حتى تتمكن البكتيريا من النمو في الترب الحامضية يُطلق عليها اصطلاحاً *act genes (acid tolerance)*، أي مورثات تحمل الحموضة. ويُفضل عند زراعة البقوليات في الترب الحامضية القيام بعملية التلقيح البكتيري باختيار السلالات البكتيرية المتحملة (بالرغم من عدم وضوح الآلية)، ويجب إضافة الكلس إلى التربة الذي يعمل على تعديل الحموضة وتقليل سمية الألمنيوم، كما يُفضل إضافة كميات محدودة من الأسمدة الفوسفورية والإبقاء على بقايا المحصول البقولي، الأمر الذي يزيد من محتوى التربة من المادة العضوية، وبالتالي محتواها من الأزوت والفوسفور.

تأثير محتوى التربة من العناصر المغذية **Effect of nutrient availability**

تتطلب العلاقة التعايشية بين بكتيريا الرايزوبيا والنبات البقولي توافر كمية أكبر من العناصر المعدنية من تلك اللازمة لنمو النبات لوحده، وتتأثر عملية تثبيت الأزوت التكافلي بشكل كبير بمدى إتاحة هذه العناصر. فمثلاً، يتطلب تشكل العقد الجذرية وعملها توافر الفوسفور بكميات كافية في التربة، حيث أن الفوسفور يدخل في العديد من العمليات البيوكيميائية، وبشكل خاص

من أجل الحصول على الطاقة، وإنَّ أي نقص في هذا العنصر سيؤدي إلى تراجع كفاءة عملية تثبيت الأزوت الجوي، وبالتالي ستؤدي إضافة الأسمدة الفوسفورية إلى زيادة كل من عدد العقد الجذرية وكتلتها الحية، وفعالية أنزيم النيتروجيناز وبالتالي فعالية أو كفاءة تثبيت الأزوت للنبات الواحد. كما يُعد الكالسيوم والبورون من العناصر المهمة جداً لتشكيل العقد الجذرية وعملية تثبيت الأزوت الجوي، حيث أنَّ الكالسيوم أكثر أهمية في المراحل الأولى من تشكل العقد الجذرية، والبورون أكثر أهمية لنضج هذه العقد. ويدخل الحديد (Fe) في تركيب عدة أنزيمات في معقد النيتروجيناز الأنزيمي، وهو ضروري جداً لتشكيل الهيموغلوبين Hemoglobin، ويدخل الموليبدوم (Mo) في تركيب أنزيم النيتروجيناز، ويدخل عنصر الكوبالت (Co) في تصنيع Leghemoglobin. ويُقلل نقص هذه العناصر بشكل كبير عملية تثبيت الأزوت الجوي التعايشية. أما بالنسبة لعنصر الأزوت، فإنَّ وجوده بكميات كبيرة في التربة يثبط عملية تثبيت الأزوت التكافلية، ويختلف التأثير باختلاف الأنواع البقولية والأصناف ضمن النوع، والسلالات البكتيرية الموجودة، ومحتوى التربة من النترات. فعلى سبيل المثال، تراجعت نسبة العقد الجذرية المتشكلة على جذور الحمص بنسبة 14%، وكمية الأزوت المثبتة بنسبة 63% عندما كان تركيز النيتروجين في التربة قبل الزراعة يعادل 30 جزء بالمليون، وتمَّ تثبيط عملية تثبيت الأزوت الجوي في اللوبياء عند التركيز 66 جزء بالمليون من الأزوت.

العلاقة التكافلية بين فطور الميكورايزا Mycorrhizal fungi وجذور النباتات

تُشكّل الفطريات الجذرية Mycorrhizal fungi نوعاً من أنواع التعايش بين جذور معظم النباتات والكثير من فطريات التربة، وهذه العلاقة مهمة جداً لتغذية النبات المضيف، ويمكن تلخيص أهم خصائص هذه العلاقة التعايشية بالنقاط الآتية:

1- تُحسن من امتصاص الماء والعناصر المعدنية، حيث أن الهيفات الفطرية Hyphae أو الخيوط الفطرية للميكوريزا أصغر بكثير من الجذور أو الشعيرات الجذرية، ما يجعلها تصل لمناطق أكثر في التربة يصعب وصول الجذور إليها، وبالتالي تزيد من السطح الامتصاصي للجذور، بالإضافة إلى ذلك، فإن التركيب الكيميائي للأغشية في الفطر مختلفة عن تلك في النبات، التي تتميز بسهولة تبادل الأيونات عبرها. ويتحسن بشكل خاص انتقال العناصر قليلة الحركة كالفسفور والنحاس والزنك، وقد سجل زيادة في كفاءة امتصاص الفوسفات بما يعادل 300% في النباتات المصابة بالميكوريزا.

2- تُسهم في امتصاص الأزوت العضوي والمعدني، حيث يمكن أن يُمتص بشكل أمونيوم (NH_4^+) أو نترات (NO_3^-)، أو حمض أميني، ولكن يفضل الفطر NH_4^+ ، كما يُسهم الفطر في تحلل المادة العضوية Organic matter، ما يزيد من الأزوت متاح للنبات (الشكل، 71).

3- تُسهم في حماية الجذور من العوامل الممرضة، حيث يمكن أن تفرز بعض المضادات الحيوية، وتتنافس مع الأحياء الممرضة على الغذاء والمواقع المتاحة للإصابة على الجذور.

4- تُسهم في تحسين خصائص التربة الفيزيائية والكيميائية، وتقلل من تعرضها للتعرية، حيث تفرز الفطور مادة عضوية غروية تُسمى بالجلومالين Glomalin تُساعد على ربط حبيبات التربة وتزيد من قدرتها على الاحتفاظ بالماء والعناصر السماذية، كما تُشكل هيفات الفطر شبكة كثيفة في التربة تزيد من تماسك حبيبات التربة وتقلل من تعرضها للتعرية المائية والريحية أيضاً.

5- تُحسن من تحمل النباتات للإجهادات اللاأحيائية (الجفاف، والملوحة، والتلوث بالعناصر الثقيلة)، كما تشجع تشكيل العقد الجذرية على جذور البقوليات.

6- تسهم في احتجاز الكربون في التربة، حيث تعد مخزن مهم للكربون التربة، وتشكل 20-30% من الكتلة الحيوية لجميع الأحياء الدقيقة في التربة.

الشكل رقم (71): مخطط توضيحي للعلاقة التبادلية التعايشية بين فطر الميكوريزا وجذور النبات، يبين انتقال العناصر المغذية عبر الميكوريزا إلى جذور النبات، وبالعكس انتقال السكريات من الجذور إلى فطر الميكوريزا.

يوجد أنواع عديدة من فطور الميكوريزا، لكن أهمها:

1- الميكوريزا الخارجية **Ectomycorrhizae**: تتعايش هذه الأنواع مع جذور نحو 10% من الأنواع النباتية، التي بمعظمها جذور الأنواع الحراجية، وتشكل هذه الفطريات طبقة كثيفة تشبه الغلاف (Mantle) تحيط بقمم جذور النبات العائل، وتتغلغل هيفات الفطر لتشكل شبكة تحيط بخلايا القشرة في الجذر Cortex cells ولا تخترقها، وتسمى Hartig net (الشكل، 72).

2- الميكوريزا الداخلية **Endomycorrhizae**: وهو النوع الأكثر انتشاراً، حيث ينتشر في أكثر من 85% من الأنواع النباتية، وتخترق فيه هيفات الفطر الخلايا الجذرية وتشكل شبكة ضمنها.

وتتضمن الميكوريزا الداخلية عدة أنواع أهمها *Arbuscular*،
Arbuscular mycorrhiza أما *Orchid*، و *Ericoid*،
(AM) أو المعروفة سابقاً *Vesicular arbuscular*
mycorrhiza (VAM) فإن هيفات الفطر تخترق الخلايا
الجذرية وتشكل إما تراكيب حويصلية تشبه البالون تدعى
Vesicular، أو تتفرع بشكل شجري، وتدعى هذه التفرعات
Arbuscular، وتدعى هذه بالميكوريزا الحويصلية الشجرية
(الشكل، 72).

Endomycorrhizae

Ectomycorrhizae

الشكل رقم (72): شكل الإصابة بفطور الميكوريزا الخارجية *Ectomycorrhiza* والداخلية *Endomycorrhiza* والفرق بينهما.

لا تتمكن أبواغ الميكروبيز من النمو وتشكيل هيفات لوحدها، أو قد تتشكل هيفات محدودة جداً، وهذا يعني أنه لكي تنمو هيفات الفطر فلا بد من أن تفرز جذور النبات المضيف مواد محرّضة، تُحرّض نمو هيفات الفطر ومن ثم اختراقها الخلايا الجذرية وبدء العلاقة التعايشية بينهما. وقد أشارت دراسات حديثة إلى أن AM تحتوي مستقبلات للمركبات الفلافونيدية وبشكل خاص ايزوفلافونيد Flavonoid/isoflavonoid compounds، ومنها Biochanin A، الذي يُحرّض نمو الهيفات الفطرية (الشكل، 73). ولكن ربما لا يمكن تعميم ذلك على جميع الأنواع النباتية، فقد تختلف طبيعة المركبات المُحرّضة لنمو الفطر باختلاف الأنواع النباتية، حيث تمكنت على سبيل المثال نباتات الذرة الصفراء الطافرة التي لا تحتوي على الفلافونيدات من تشكيل علاقة تعايشية مع الميكوريزا. وتُعد قمم الجذور Root caps مصدراً مهماً للغذاء والطاقة لنمو البكتيريا وتكاثرها حول الجذور، ويُسهّم وجود هذه البكتيريا وتحللها فيما بعد في الحصول على مستويات مرتفعة من CO_2 بشكل دوري حول الجذور، الأمر الذي يُسهّم بشكل كبير في تحريض نمو فطور الميكوريزا.

الشكل رقم (73): مستقبلات للمركبات الفلافونيدية التي تحرض نمو الهيفات الفطرية.

تختلف نسبة وجود الميكوريزا على جذور النباتات باختلاف النوع النباتي ومنطقة الزراعة للنوع نفسه، وباختلاف مرحلة النمو، ومحتوى التربة من الرطوبة والعناصر المعدنية، ونوع الميكوريزا. ويوجد فرضيات عديدة لتفسير هذا التباين ومن هذه الفرضيات، الاختلافات البنيوية والفيزيولوجية بين الأنواع النباتية فتتميز جذور بعض النباتات بوجود خلايا قشرية ذات ترسبات سيللوزية سميكة تحول دون اختراق الخيوط الفطرية لها، وكمثال على ذلك، تكون نسبة الإصابة بالميكوريزا منخفضة في القمح والشعير، بسبب أن خلايا قشرة الجذور فيها تحتوي طبقة سميكة من السيللوز، والخلايا فيها مستطيلة الشكل ومتراصة، بينما تكون هذه النسبة مرتفعة في نبات الفول، حيث أن خلايا قشرة الجذور تحيط بها طبقة رقيقة جداً من السيللوز. كما أن لجذور بعض النباتات القدرة على افراز مواد محللة لخيوط الفطر كرد فعل على اختراق طبقة القشرة الجذرية، أو أن بعض النباتات لها القدرة على افراز مواد مضادة لنمو الفطور والجراثيم، كما في نبات الثوم الذي يفرز الأليسين Allicine، والهندباء البرية التي تفرز مادة الإنتينين Intybin المضادة للفطور والجراثيم (الأشقر وعلي، 2007). كما تختلف درجة الإصابة بالميكوريزا باختلاف مرحلة النمو وعمر النبات، وكلما كان معدل التمثيل الضوئي أكبر، كانت كمية الكربوهيدرات المتاحة للفطريات أكبر وبالتالي تزداد نسبة الإصابة، وكلما كان عمر الجذور أكبر، كانت الخلايا هشة وضعيفة وأكثر قابلية للإصابة بالفطريات الجذرية. أشارت العديد من الدراسات إلى أن بعض الفصائل النباتية مثل الفصيلة الملفوفية/الصليبية Brassicaceae، ومنها اللفت الزيتي، والملفوف، والفصيلة الوزية Chenopodaceae، ومنها الشوندر السكري، تكون فيها العلاقة التعايشية مع الميكوريزا نادرة أو معدومة، ويعتقد أن ذلك يعود لافراز الجذور لبعض المواد السامة، أو لافرازها مواد دفاعية بشكل كبير يعيق أي إصابة للجذور سواء كانت ضارة أو نافعة. وبشكل عام، يعتقد أن تربية النباتات لمقاومة الأمراض أو الإصابات الجذرية، قد أدت إلى خفض نسبة حدوث الإصابة بالميكوريزا.

في نهاية هذا الفصل، يجب التأكيد على أن أحياء التربة الدقيقة، ومنها بكتيريا الرايزوبيا، وفطور الميكوريزا تشكل الأساس لتربة صحية، قليلة التلوث، أكثر خصوبة، وأقل عرضة للتعرية، ويعتبر ذلك من أهم الأسس التي تدعم الاستدامة في نظم الانتاج الزراعي. لذا يجب الأخذ بعين الاعتبار عند تطبيق حزمة الممارسات الزراعية لزيادة الإنتاجية المحصولية، الحفاظ على أحياء التربة الدقيقة، وإجراء التلقيح الحيوي في الترب الفقيرة بها، وإدخال البقوليات بشكل دائم ضمن الدورات الزراعية لزيادة خصوبة التربة. ويسهم تطبيق نظام الزراعة الحافظة في الحفاظ على التوازن الحيوي في التربة، حيث تسهم عدم فلاحه الأرض في الحفاظ على أحياء التربة، وبشكل خاص فطور الميكوريزا التي تشكل شبكة كثيفة من الخيوط الفطرية التي تتأثر بشكل كبير بالفلاحات المتكررة في نظم الزراعة التقليدية، كما يساعد ترك البقايا النباتية فوق سطح التربة في هذا النظام في تأمين الغذاء اللازم لحياة وتكاثر الكائنات الحية في التربة بشكل عام.

الفصل الرابع عشر

تأثير الإجهادات اللاأحيائية في منظمات النمو

Effect of Abiotic Stresses on Growth Regulators

تُعرف منظمات النمو بأنها مركبات عضوية مختلفة، تعمل بكميات صغيرة جداً على تنظيم نمو النبات من خلال تشجيع Promot، أو تثبيط Inhibit، أو تعديل Modify العمليات الفيزيولوجية في النبات، ويتم إنتاجها طبيعياً داخل النبات Endogenous، تُسمى أيضاً بالهرمونات النباتية Plant hormones، حيث يتم إنتاجها ضمن أنسجة معينة في النبات، ثم تنقل من مواقع التصنيع إلى مواقع التأثير، وتختلف الهرمونات النباتية بصفات معينة عن الهرمونات الحيوانية، لذا يُفضل تسميتها بمنظمات النمو، ويمكن أن تُنتج صناعياً، وتتم إضافتها خارجياً على النبات. وتُصنّف منظمات النمو ضمن المجموعات الرئيسة الآتية: الأوكسينات، والسيبتوكينينات، والجبريلينات، وحمض الأبسيسيك، والإثيلين (الشكل، 74). ويمكن أن تُقسّم هذه المجموعات تبعاً إلى طبيعة تأثيرها إلى قسمين أساسيين هما: مشجعات النمو، وتضم الأوكسينات، والجبريلينات، والسيبتوكينينات، ومثبطات النمو، وتضم حمض الأبسيسيك (ABA)، والإثيلين (C_2H_4)، بالإضافة إلى الفينولات.

الأوكسينات Auxins

تُعد الأوكسينات من أول الهرمونات النباتية التي تم اكتشافها، حيث لاحظ الباحث العالم Charles Darwin وابنه Francis في ثمانينيات القرن التاسع عشر أنّ تطاول الخلايا كان بتأثير مادة منتقلة، تبين فيما بعد أنّها الأوكسين، حيث وجدوا أنّ نباتات عشبة الكناري (*Phalaris canariensis*) تنمو باتجاه الضوء Phototropism، ووجدوا أنّ القمة الميرستيمية للسويقة الجنينية Coleoptile tip تستشعر الضوء، ولكن يتم النمو أو الانحناء باتجاه

الضوء في المنطقة الواقعة أسفل هذه القمة. والأمر نفسه وجده العالم Went (1926) على نبات الشوفان (*Avena sativa*).

الشكل رقم (74): التركيب الكيميائي لأهم منظمات النباتية.

ولاحظ هؤلاء العلماء، أنه في حال تغطية القمة أو قطعها، فقد توقف النمو باتجاه الضوء، وعلى العكس من ذلك، عندما تمت تغطية المنطقة أسفل القمة (وليس القمة)، فقد استمر نموها باتجاه الضوء (الشكل، 75). وبين العالم Boysen-Jensen (1913) أن هذه المادة المحرّضة هي مادة ذوّابة في الماء، حيث وضع في تجربته قطعة من الأجار تحت القمة، ولاحظ انتقال هذه المادة عبر الأجار إلى المنطقة السفلية. وقام العالم Went (1926) بنقل هذه المادة إلى الأجار بعد وضع قمة السويقة الجنينية عليها مدة ساعة، ثم بعد ذلك قام باستبعاد القمة ووضع قطع الأجار عوضاً عنها، ولاحظ أن نمو المنطقة تحت القمة باتجاه الضوء قد استمر (الشكل، 75)، وهو الذي سمى هذه المادة المُحرّضة بالأوكسين Auxin، وهي كلمة يونانية الأصل تعني ينمو To grow.

الشكل رقم (75): أهمية الأوكسين في تحريض النمو باتجاه الضوء Phototropism.

في دراسة Darwin and Darwin (1880) لظاهرة النمو تبين أن المادة المحرصة للنمو تتواجد في قمة السويقة الجنينية، وتنتقل إلى منطقة النمو الواقعة أسفل هذه القمة. وبين Boysen-Jensen (1913) أن هذه المادة ذوابة بالماء وتنتقل عبر الأجار ولا تنتقل عبر مادة الميكا العازلة (الشكل، 76).

يُعد Indole 3- Acetic Acid (IAA) الأوكسين الأساسي في النباتات الراقية والأكثر تواجداً بالمقارنة مع مركبات الأوكسين الأخرى التي ينتجها النبات (Indole 3- Butyric Acid (IBA, Phenylacetic Acid (PAA, 4 Chlorindole 3- Acetic Acid (4 Cl, IAA). وتُعد الأنسجة الجنينية (الميرستيمية) في القمم الطرفية للسوق، والأوراق الحديثة النمو المصدر الرئيس لإنتاج الأوكسينات، كما تُعد الأجنة Embryos مصدراً آخر لهذه الأوكسينات. تنتقل الأوكسينات المصنعة في النبات بالنقل الفعال Active transport عبر الأنسجة البرانشيمية الملاصقة للأنسجة الناقلة وبشكل قطبي من الأعلى باتجاه الأسفل Polar movement، أي نحو القاعدة في المجموع الخضري، ونحو قمم الجذور Root tips في الجذور، كما يمكن أن تنتقل بشكل جانبي إلى الخلايا الطرفية في مواقع التأثير.



Figure 1

Figure 1: A small, dark, elongated structure, possibly a root or a young shoot, emerging from a plant stem.

1

2

الشكل رقم (76): نقل الأوكسين إلى الأجار بعد وضع قمة السوقية الجنينية عليها مدة ساعة، سبب استمرار نمو المنطقة تحت القمة باتجاه الضوء.

إنّ للأوكسينات تأثير كبير في نمو النباتات وتطورها، ويمكن تلخيص أهم التأثيرات الناتجة عن الأوكسينات من خلال النقاط الآتية:

1- استطالة الخلايا النباتية: تؤدي الأوكسينات دوراً أساسياً في زيادة استطالة الخلايا النباتية Cell elengation التي تحدد معدل النمو، حيث يُعبر عن معدل النمو بالمعادلة الآتية: $Gr = m (\psi_p - y)$

حيث: Gr معدل النمو Growth rate، ψ_p ضغط الامتلاء، m مطاطية جدران الخلية النباتية، y الحد الأدنى الجرج من جهد الامتلاء الذي تبدأ عنده استطالة الخلية النباتية. ووفقاً للمعادلة، يزداد معدل النمو بزيادة كل من ضغط الامتلاء، ومعامل المطاطية، أو تقليل العتبة الحرجة لجهد الامتلاء اللازم لحدوث الاستطالة، وتعمل الأوكسينات بشكل أساسي على زيادة معامل مطاطية الجدر الخلوية، ويمكن أن يفسر ذلك من خلال مقدرة هذا الهرمون على إزالة بكتات الكالسيوم والمواد المعدنية المسؤولة عن صلابة الجدار الخلوي، وتحلل بعض المواد العضوية كالسيللوز والهيميسيللوز والبكتين المسؤولة عن صلابة الجدر الخلوية وذلك من خلال تنشيط الأنزيمات المسؤولة عن تحلل هذه المواد. وقد لوحظ وجود البروتينات المقللة لصلابة الجدر الخلوية Wall loosening proteins، التي تُسمى اصطلاحاً

Expansins، التي تنشط عندما تنخفض درجة حموضة الجدر الخلوية، وتعمل على زيادة مطاطية الجدر الخلوية من خلال اضعاف الروابط الهيدروجينية الموجودة بين السكريات العديدة Polysaccharide الداخلة في تركيب الجدر الخلوية. وتسهم الأوكسينات في زيادة سرعة نفاذية الأغشية الخلوية، وخاصةً في طبقة المواد الدهنية المفسفرة، ما يجعل مرور المواد العضوية والمعدنية إلى داخل الخلية النباتية أكبر، وذلك يسهم في خفض الجهد الحلولي داخل الخلايا، وبالتالي ينتقل الماء من الخلايا والأنسجة المجاورة فيزداد ضغط الامتلاء داخل الخلايا، ومن ثم تزداد استطالة هذه الخلايا. وتسهم لأوكسينات في زيادة سرعة الانقسام الخلوي Cell division، حيث تُحرض على تشكيل بعض المركبات العضوية اللازمة لتشكيل الجدر الخلوية الجديدة الناتجة عن الانقسام المستمر للخلايا، وأهم هذه المركبات البكتينات والسيللوز والهيميسيللوز الذائبة، كما تشجع الأوكسينات على تشكيل الأحماض النووية، وبشكل خاص الحمض النووي الريبسي منقوص الأوكسجين (RNA)، الأمر الذي يسهم في زيادة تشكيل البروتينات البنائية اللازمة لاحتياجات نمو النبات في مراحل مختلفة.

2- ظاهرة النمو أو الانتحاء الضوئي Phototropism، التي سبق ذكرها في بداية هذا الفصل.

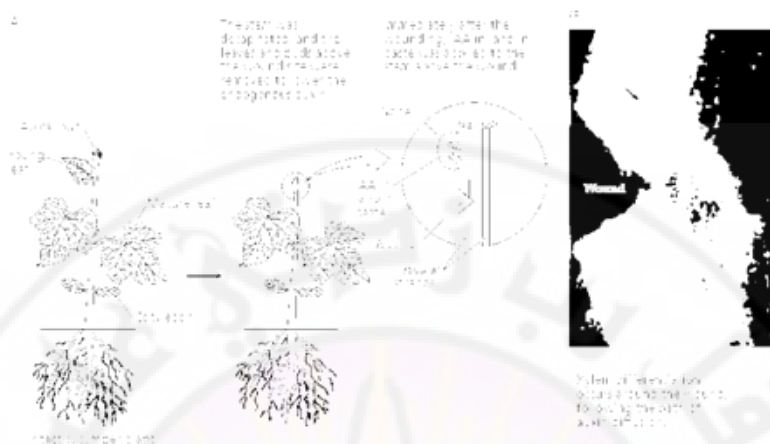
3- ظاهرة السيادة القمية Apical dominance، حيث تبين أن الأوكسينات مسؤولة أيضاً عن هذه الظاهرة التي ينتج عنها تثبيط نمو البراعم الجانبية، وفي حال إزالة البراعم القمية تصبح كمية الأوكسين المنتجة في البراعم الجانبية أكبر، ما يُحرّض نمو البراعم الجانبية. فعلى سبيل المثال، أشار العالم Gocal وزملاؤه (1991) في تجربته على نبات الفاصولياء، إلى أن تركيز IAA تضاعف خمس مرات بعد 4 ساعات من إزالة البرعم القمي.

4- تأخير تساقط الأوراق Delay of leaf abscission، حيث يؤخر التركيز العالي من الأوكسينات تساقط الأوراق في النبات، حيث تنتج الأوراق النامية IAA، ولكن تحت ظروف الإجهاد وفي الأوراق القديمة

يقبل انتاج هذا الأوكسين، ويزيد نتيجة لذلك تركيز الإيثيلين عند قاعدة الأوراق، الأمر الذي يضعف الخلايا في منطقة الانفصال وبالنسبة لتساقط الأوراق، ويمكن الاستفادة من التأثير الإيجابي للأوكسينات في منع أو تأخير تشكل طبقة الانفصال من الناحية الانتاجية، حيث يتم رش أشجار التفاح والبرتقال بالأوكسينات الصناعية لمنع تساقط الثمار قبل نضجها.

5- تشكيل الجذور العرضية **Lateral roots**، ونمو الجذور الجانبية من خلايا غير جذرية **Adventitious roots**، بالرغم من أن التركيز العالي للأوكسين يثبط نمو الجذر الرئيس في النبات، إلا أن التركيز العالي للأوكسين دور مهم في تشجيع نمو الجذور العرضية من خلايا غير جذرية كذلك التي في السوق والأوراق، ويمكن الاستفادة من هذه الميزة في تجذير العقل الخضرية، حيث تؤدي إزالة الأوراق من العقل أو الفروع النباتية، إلى تراكم الأوكسين في مكان إزالة الأوراق (مكان الجرح **Wound site**)، ويؤدي التركيز العالي للأوكسين، وخاصة في غياب هرمونات السيبتوكينين التي يتم إنتاجها عادة في الجذور، إلى ظهور الجذور من مكان الجرح.

6- تمايز وتشكل الأنسجة الناقلة **Vascular differentiation** الخشبية منها واللحائية، حيث تتمايز هذه الأنسجة تحت البراعم النامية والأوراق الحديثة النمو، وينظم تركيز الأوكسينات نسبة تشكل كل منها، حيث يشجع التركيز المرتفع للأوكسين تشكل الأنسجة الخشبية، في حين يؤدي التركيز المنخفض إلى تشكل الأنسجة اللحائية. وعند حدوث قطع أو جرح في النبات، تؤدي الأوكسينات المنتجة في الأوراق فوق الجرح مباشرة إلى تشكل الأوعية الناقلة في منطقة القطع، حيث بينت التجارب أن الأوعية الناقلة تتشكل في المنطقة حول القطع تبعاً لحركة انتشار **IAA** فيها، وقد توقف تشكل الأنسجة الناقلة في حال تمت إزالة الأوراق والبراعم القمية فوق منطقة الجرح، ولكن أدت إضافة **IAA** فوق منطقة القطع إلى تشكل الأوعية الناقلة حول منطقة الجرح (الشكل، 77).



الشكل رقم (77): تأثير IAA في تشكيل الأوعية الخشبية في منطقة الجرح

على ساق نبات الخيار.

7- تشجع نمو وتطور الثمار، حيث تُنتج الأكسينات في حبوب اللقاح، وفي الإندوسبيرم، وفي الجنين ضمن البذور بعد عملية التلقيح. وعندما تتشكل أنبوبة اللقاح، تُعرض الأكسينات نمو البويضة Ovule growth الذي يؤدي إلى تشكل الثمار وعقدتها Fruit set، وبعد أن يتم الاخصاب Fertilization فإن تطور الثمار يعتمد بشكل أساسي على الأكسين المنتج في البذور أثناء تشكلها، حيث يشكل الإندوسبيرم المصدر الأساسي للأكسين في المراحل الأولى من تطور الثمار، في حين يُعد الجنين المصدر الرئيس للأكسين خلال المراحل الأخيرة من تطور هذه الثمار. وبسبب التركيب البسيط نسبياً لـ IAA، فقد تم تصنيع العديد من المركبات المشابهة له، وأهم هذه المركبات Indolebutyric acid (IBA) و 2, 4, 5 dichlorophenoxyacetic acid (2, 4, 5 T) و trichlorophenoxyacetic acid (2, 4, 5 T) و Picloram. وقد استخدمت هذه المركبات تجارياً بشكل كبير، حيث استخدمت في تأخير تساقط الثمار والأوراق، وفي تجذير العقل الساقية، وكذلك في إنتاج الثمار عديمة

البذور Parthenocarpic fruits، حيث يُعرض رش الأزهار غير الملقحة بالأوكسين على شكل الثمار، وهذا بحد ذاته يُعرض تشكيل الأوكسينات المُصنَّعة داخلياً، ما يُسهم في اتمام تطور الثمار، ولا بد من الإشارة إلى أنَّ للإيثلين دوراً مهماً أيضاً في تشكيل الثمار وتطورها، حيث أنَّ جزءاً من تأثير الأوكسين في تطور الثمار يعود إلى تحريض تصنيع الإثيلين. ومن الراجح حالياً استعمال مركب 2,4D و Dicamba كمبيدات أعشاب تخصصية لمكافحة النباتات عريضة الأوراق في حقول النجيليات، حيث تؤدي الأوكسينات الصناعية إلى زيادة نمو الخلايا وتطاورها، ولكن تكون التراكيز المرتفعة منها سامة، وهذه الأوكسينات على عكس الأوكسينات الطبيعية تنتقل ببطء في النبات، ولكن تتمكن النباتات وحيدة الفلقة من تثبيط عمل هذه الأوكسينات عبر الاقتران بها Conjugation وتشكيل مركبات غير فعالة، في حين لا تتمكن النباتات ثنائية الفلقة من ذلك.

الجبريلين Gibberellins

لم يُعرف التركيب الكيميائي للمجموعة الثانية من الهرمونات النباتية، التي تُسمَّى الجبريلينات حتى خمسينيات القرن العشرين، ولكن عرف تأثيرها منذ عام 1930، وذلك عند دراسة العالم الياباني Kurosawa وزملاؤه لمرض Bakane أو (Foolish seedling) على نباتات الرز، حيث كان هذا المرض يُسبب تطاولاً لنباتات الرز بشكل كبير لكن دون أن تحمل سنابل، ويُدعى المُسبب لهذا المرض فطر *Gibberella fujicuroi*، وتمكّن العلماء فيما بعد من عزل المركب المسؤول عن تطاول الخلايا وأطلق عليه اسم جبريلين Gibberellin، وبعد فترة وجيزة اكتشفت مركبات شبيهة بهذا المركب في عدة أنواع نباتية، أطلق عليها اسم الجبريلينات. وهي مجموعة كبيرة من المركبات، وعرف منها أكثر من 125 مركباً حتى الآن (ما بين الفطور والبكتيريا والنباتات الراقية). ويتم تصنيعها في النبات بكميات صغيرة جداً تتراوح من 1-10 ppb في الأنسجة الخضرية إلى 1 ppm في البذور.

يُسمى كل مركب باسم Gibberellin Ax أو GAx، حيث تشير x إلى رقم يدل على تسلسل اكتشاف هذا المركب. وبالرغم من وجود عدد كبير من مركبات الجبريلين في النبات، إلا أن عدد محدود منها فعال حيوياً كهرمون، وبقية المركبات إما أن تكون بصورة غير فعالة، أو تشكل مادة أولية Precursors لتشكيل مواد أخرى في النبات. يُنتج هذا المركب بشكل رئيس في الأجزاء النباتية النامية كالأوراق حديثة النمو، والبراعم القمية، كما يوجد بكميات كبيرة في البذور غير الناضجة والثمار المتشكلة، كما يُنتج بكميات بسيطة في الجذور، وينتقل في النبات عبر الأوعية اللحاءية. تؤثر هذه المركبات بشكل كبير في العمليات الفيزيولوجية والمراحل التطورية للنبات، وقد تعددت البحوث التي تناولت تأثيراتها المختلفة في النبات، كما تم استعمالها بكثرة بشكل تجاري لتحسين كمية المنتجات الزراعية ونوعيتها في العديد من الأنواع النباتية، وفي ما يلي تلخيص لأهم تأثيراتها واستعمالاتها المختلفة:

1- تطاول الخلايا وانقسامها Cell elongation and division: تُعد الجبريلينات الهرمونات الأساسية المنظمة لطول النبات، وخاصة في النباتات المزهرة Flowering plants، ويعود هذا التأثير إلى زيادة كل من عدد الخلايا النباتية وطولها في المنطقة الواقعة بين العقد الساقية Internodes، ولوحظ حدوث زيادة واضحة في معدل الانقسام في هذه المنطقة عند إضافة الجبريلينات إليها، كما أن طول الخلايا كان أكبر بالمقارنة مع النباتات التي لم تتم معاملة الجبريلينات. وإن آلية تأثير الجبريلينات في تطاول الخلايا غير واضحة تماماً، ولم يُسجل تأثير للجبريلينات بمعزل عن الأوكسينات، ولكن تختلف طريقة التأثير، ويُعتقد أن الجبريلينات تؤدي إلى زيادة مطاطية الجدر الخلوية من خلال خلخلة Loosening هذه الجدر، حيث لوحظ على سبيل المثال أن الجبريلينات تُحرض الأنزيم المُسمى Xyloglucan endotransglycosylase (XET) الذي يسمح بدخول بعض البروتينات Expansins إلى الجدار الخلوي، وتضعف الروابط الهيدروجينية بين السكريات المتعددة polysaccharides في الجدار وتسبب خلخلته، فتصبح الجدر الخلوية أكثر مرونة، وتستطيع بسهولة تحت تأثير ضغط الامتلاء.

2- تطاول سوق النباتات، حيث تبين أن إضافة الجبريلين تؤدي إلى تطاول المنطقة الواقعة بين العقد الساقية في مجموعة كبيرة من الأنواع النباتية، ولكن يظهر التأثير بشكل واضح في النباتات القزمة والأنواع المزهرة Rosette، وبعض أنواع الأعشاب (الشكل، 78). وعادةً ما يترافق تطاول السوق مع تقليل ثخانة، وتقليل حجم الأوراق وتصبح بلون أخضر باهت. ومن الاستعمالات الشائعة للجبريلينات في هذا المجال زيادة الغلة الاقتصادية في محصول قصب السكر Sugar cane، حيث يتم رش النباتات بالجبريلينات ما يزيد طول السلاسل بين العقدية المكان الذي يتم فيه تخزين السكر في الفجوات ضمن الخلايا البرانشيمية. ولكن، لا يكون تطاول السوق بشكل زائد أمراً مرغوباً دائماً، بل على العكس قد يفضل صفة قصر السوق، وخاصةً في النباتات الحساسة للرقاد كالنجيليات (القمح، والشعير)، عند زراعتها في المناطق الرطبة والباردة، تحت ظروف الري والتسميد. ويزيد تقصير السوق من مقاومتها للرقاد، ولضبط ذلك تتم إضافة مثبطات تصنيع الجبريلينات مثل مركب Ancymidol (المعروف تجارياً باسم A-Rest)، ومركب Paclobutrazol (المعروف تجارياً باسم Bonzi). وقد تمكن العلماء من معرفة المورثات المسؤولة عن تصنيع أو تثبيط تصنيع الجبريلينات، وتمكنوا بواسطة تقانات الهندسة الوراثية من تعديل معدل تصنيع الجبريلينات في النبات وبذلك تمكنوا من التحكم في طول النبات والحصول على نباتات قصيرة كما في محصول القمح.

B

A



الشكل رقم (78) A: يبين تأثير إضافة الجبريلين في نبات الملفوف (نباتات النهار الطويل، ويبقى قصيراً في مرحلة النمو الخضري تحت ظروف النهار القصير)، الذي يؤدي لتطاول الساق بشكل كبير ودخول النبات في مرحلة الأزهار (الشمرة). B: تأثير إضافة الجبريلين في زيادة طول حامل الثمرة في العنب عديم البذور.

3- تنظم الجبريلينات انتقال النبات من مرحلة النمو الخضري إلى مرحلة النمو الثمري، وكمثال على ذلك يُستعمل $GA7 + GA4$ على المخروطيات لتحريضها على دخول المرحلة التكاثرية.

4- تشجع الجبريلينات إنبات البذور: تُسهم الجبريلينات في تسريع إنبات البذور أو كسر طور السكون في بعض الأنواع النباتية، وبخاصة في الأنواع البرية، وذلك من خلال حث الجنين على النمو الخضري، أو إضعاف طبقة الاندوسبيرم المحيطة بالجنين، وحلمهة المدخرات الغذائية في الاندوسبيرم ونقلها إلى المحور الجنيني النامي. وأشار العلماء إلى أن وجود الجبريلينات في البذور يعتبر أمراً ضرورياً لإنبات البذور، حيث أدى على سبيل المثال، نقص الجبريلينات في بذور نبات البندورة، ونبات *Arabidopsis thaliana* إلى منع إنبات البذور بشكل تام. وتبين أن إضافة الجبريلينات تُحرض تشكيل عدد كبير من أنزيمات الحلمهة، كإنزيم α -amylase في طبقة الأليرون المحيطة

في الجنين في حبوب النجيليات. وتمت الاستفادة من هذه الميزة تجارياً في صناعة البيرة أثناء تنبيت حبوب الشعير (مالت Malt)، حيث يتم تنبيت حبوب الشعير على درجة حرارة مثالية لتشجيع تشكل أنزيمات الحلمهة في طبقة الأليرون، وتسهم إضافة الجبريلينات في تسريع هذه العملية.

5- تسهم الجبريلينات في تحريض الأزهار، وفي تحديد جنس الأزهار: بينت العديد من البحوث أن إضافة الجبريلين تُحرض بعض نباتات النهار الطويل على تطاول سوقها وإزهارها تحت ظروف النهار القصير. ويسرع حدوث ظاهرة الشمرخة في بعض الأنواع النباتية كالمفوف والشوندر السكري، ويمكن الاستفادة من تلك الظاهرة في عمليات التربية لهذه الأنواع، حيث تسهم في تسريع الحصول على البذور منها. ويمكن أن تؤدي الجبريلينات الدور نفسه الذي يؤديه النهار الطويل أو البرودة في تحريض عملية الإزهار. عادةً في النباتات ثنائية الجنس، يُضبط جنس الزهرة وراثياً، ولكن قد يتأثر ذلك بالعوامل البيئية كالفترة الضوئية ومدى وفرة العناصر المعدنية، وتتوسط الجبريلينات تأثير هذه العوامل البيئية. فعلى سبيل المثال، في نبات الذرة الصفراء، تتواجد الأزهار المذكرة في النورة المذكرة في قمة النبات، بينما ينحصر تواجد الأزهار المؤنثة في العرنوس فقط في أباط الأوراق، ولكن يؤدي تعرض النباتات لعدة أيام قصيرة الفترة الضوئية، وعدة ليالي باردة، إلى زيادة تركيز الجبريلين الطبيعي في النورة المذكرة إلى 100 ضعف، الأمر الذي يؤدي إلى تحول الأزهار في النورة المذكرة إلى أزهار مؤنثة *Feminization of tassel flowers*، وتؤدي إضافة الجبريلينات من مصادر خارجية إلى حدوث مثل هذا التحول أيضاً. ولكن على العكس من ذلك، تؤدي إضافة الجبريلينات في أنواع نباتية أخرى كالخيار، والقنب، والسبانخ إلى تحريض تشكيل الأزهار المذكرة، في حين تؤدي إضافة مواد مثبطة لتصنيع الجبريلينات إلى تشكل الأزهار المؤنثة.

6- تشجع الجبريلينات عقد الثمار وزيادة إنتاجها، حيث تبين أن إضافة الجبريلينات يؤدي إلى تسريع عقد الثمار كما في التفاح مثلاً. ومن الاستخدامات الأكثر شيوعاً للجبريلينات هو استعمالها لزيادة طول حامل الثمرة

في العنب عديم البذور، حيث أن قصر طول حامل الثمرة يؤدي إلى جعل عنقود العنب مكتظاً بشكل كبير، وزيادة طول الحامل تفسح المجال لنمو ثمار العنب بشكل أكبر، ما يؤدي إلى زيادة حجم العنقود بشكل واضح (الشكل، 78) كما يُستعمل مزيج من السيتوكينين Benzyladenine و GA4 + GA7 لزيادة طول ثمار التفاح وتحسين شكلها. عموماً، لا بد من الإشارة إلى أن تصنيع الجبريلينات الطبيعية في النبات يُنظم من خلال تنشيط أو تثبيط عملية نسخ المورثات المسؤولة عن تصنيع الأنزيمات المصنعة أو المحللة للجبريلينات، ولكن تصنيعها يتأثر بالعوامل المناخية كطول الفترة الضوئية والحرارة، بالإضافة إلى تركيز الأوكسينات في المنطقة القمية للساق.

السيتوكينينات Cytokinin

وهي الهرمونات المسؤولة بشكل أساسي عن انقسام الخلايا Cell division، اكتشفت أثناء البحث الحثيث للعلماء عن مواد تؤدي لاستمرار الانقسام في خلايا ساقية مزروعة في أوساط بيئية، ولوحظ أن استخدام السائل الاندوسبيرمي لجوز الهند، الذي يُسمى بحليب جوز الهند Coconut milk في وسط الزراعة (زراعة الأنسجة) أعطى أفضل النتائج. وتبين أن الوسط البيئي لفيليب وايت المحتوي على 10% أوكسين و 20% حليب جوز الهند، أدى لاستمرار انقسام الخلايا من مختلف الأنسجة النباتية ولمختلف الأنواع النباتية، والحصول منه على الكالوس (Caplin and Steward, 1948). وتبين بعد عدة سنوات أن حليب جوز الهند يحتوي على مركب او هرمون السيتوكينين المعروف بالزياتين Zeatin. ولكن كان مركب الكينتين Kinetin أول مركبات السيتوكينين التي تم اكتشافها، ولكن هذا المركب لا يحدث طبيعياً في النبات، إنما يمكن الحصول عليه صناعياً. ويعتبر هرمون Zeatin أكثر هرمونات السيتوكينين الطبيعية انتشاراً في معظم الأنواع النباتية، وقد استخلص هذا المركب لأول مرة من الاندوسبيرم غير الناضج لحبوب الذرة الصفراء (Zea mays L.) (Letham, 1973)، ولكن توجد مركبات أخرى تحتوي مركبات Aminopurines تكون فعالة كسيتوكينينات.

وتوجد هرمونات السيٲوكينين إما بشكل حر في عدة أنواع من النباتات والبكتيريا، ويعتبر الزياتين الهرمون الأكثر تواجداً بهذا الشكل، ولكن هناك مركبات أخرى مثل *dihydrozeatin (DZ)* و *isopentenyl adenine (iP)* تعتبر شائعة أيضاً في النباتات الراقية والبكتيريا، كما يمكن أن تتواجد السيٲوكينينات بصورة مرتبطة، ولكن لا يكون هرمون السيٲوكينين فعالاً إلا في حال وجد بصيغة حرة.

تعتبر القمم الميرستيمية للجذور المكان الرئيس الذي يتم فيه تصنيع السيٲوكينينات، وتنتقل عبر النسيج الناقل الخشبي إلى المجموع الخضري، وينخفض معدل تصنيع السيٲوكينينات في حال تراجعت وظيفة الجذور بتأثير الظروف البيئية، مثل الجفاف على سبيل المثال. ولكن تبين أنه يتم تصنيع السيٲوكينينات في أجزاء أخرى في النبات أيضاً، كالأجنة الحديثة في الذرة، والأوراق حديثة النمو، والثمار حديثة النمو وغيرها، وتنتقل منها عبر النسيج اللحائي والخلايا البرانشيمية المرافقة، وربما يختلف التأثير الناتج عنها عن تلك السيٲوكينينات التي يتم إنتاجها في الجذور. حقيقةً، هناك حاجة للقيام بالمزيد من الدراسات لتوضيح أو تمييز الدور الذي تقوم به السيٲوكينينات المنتقلة من الجذور وتلك المنتقلة من الأجزاء الخضرية.

إن الخلايا النباتية الناضجة والمتميزة لا تنقسم، ولكن يمكن أن يُحرّض انقسام الخلايا في حال تعرّض النبات لجروح Wounds نتيجة ضرر ميكانيكي أو إصابة حشرية أو غيرها، وكذلك أيضاً فإن بعض أنواع البكتيريا والفطور المترافقة مع النباتات الراقية يمكن أن تفرز كميات كبيرة من السيٲوكينين أو تحت الخلايا النباتية على إفراز السيٲوكينينات، وبالتالي تحت الخلايا النباتية على الانقسام. ويمكن نتيجة ذلك أن تتشكل تراكيب خاصة تستقر فيها هذه الأحياء الدقيقة، كما في العلاقة مع فطور الميكوريزا. كما أنه في حال تعرض النبات للجروح، فإن الخلايا تبدأ في الانقسام مكان الجرح وتستمر لفترة بسيطة حتى تتشكل طبقة من الخلايا تعتبر طبقة دفاعية في الحالات الطبيعية، ولكن في حال أصيب مكان الجرح ببكتيريا

Agrobacterium tumefaciens، فإنّ هذه البكتيريا تفرز السيتوكينينات بكميات كبيرة مسببة انقسام الخلايا بشكل مستمر طوال حياة النبات، ما يؤدي إلى ظهور ما يشبه الكتل السرطانية في مكان الجرح، ويُسمى هذا المرض بمرض Crown gall. كما توجد أمثلة عديدة على تأثير البكتيريا الممرضة التي تشجع انقسام الخلايا النباتية ومنها بكتيريا *Corynebacterium fascians* التي تُفرز سيتوكينينات تحرض نمو البراعم الجانبية التي تكون عادة ساكنة، وتنمو هذه البراعم بشكل غير طبيعي لتعطي نموات بشكل تفرعات تشبه المكنسة ولذلك يُدعى هذا المرض بمرض مكنسة الساحرة. Witche's broom.

أهم الوظائف الحيوية للسيتوكينينات

للسيتوكينينات دور مهم في العديد من العمليات الفيزيولوجية، والاستقلابية، والبيوكيميائية، والتطورية التي تتم في النبات، وفيما يلي تلخيص لأهم الوظائف التي تقوم بها السيتوكسينينات في النبات، أو في أوساط النمو المخبرية:

1- تنظم السيتوكينينات انقسام الخلايا في المجموع الخضري والجذري: إنّ للسيتوكينينات دوراً مهماً جداً في تنشيط واستمرار انقسام الخلايا في نظم زراعة الأنسجة، ولكن طبعاً بوجود المستوى المناسب من الأكسينات. وبشكل طبيعي لها الدور نفسه في النبات، وكمثال على تأكيد دورها في النبات، فإنّ التعبير الفائق لبعض مورثات *Arabidopsis* المؤكسدة للسيتوكينينات *Oxidase cytokinin genes* في نباتات التبغ، أدّى إلى تراجع في مستويات السيتوكينين الطبيعية في النبات، الأمر الذي أدّى إلى تراجع معدل انقسام الخلايا في المجموع الخضري، والحصول على نباتات صغيرة الحجم، ولكن على العكس من ذلك، فقد ازداد معدل نمو وحجم المجموع الجذري لهذه النباتات من خلال زيادة معدل الانقسام في الخلايا الميرستيمية في قمة الجذر. تُشير هذه النتيجة إلى أنّ آلية عمل السيتوكينينات في تأثيرها على انقسام الخلايا قد يكون متعاكس بين النسيج الميرستيمي الخضري والنسيج الميرستيمي للجذور. ولا بدّ من الإشارة إلى أنّ لنسبة الأوكسينات إلى

السيٲوكينينات أهمية في تحديد منحى تمايز الكالوس في بينات النمو؁ فالقيمة العالية لنسبة Auxin:cytokinin تؤدي إلى تشجيع نمو الجذور؁ بينما يؤدي انخفاض هذه النسبة إلى تشجيع تشكـل التفرعات الخضرية؁ والقيم المتوسطة لهذه النسبة تؤدي إلى تشكـل كتلة من الخلايا غير المتمايز Callus.

2- تؤثر السيٲوكينينات في السيادة القمية وتشجع نمو البراعم الجانبية: من المعروف أن الأوكسينات هي المنظم الأساسي لظاهرة السيادة القمية في النبات؁ ولكن تبين أن السيٲوكينينات تشجع نمو البراعم الجانبية؁ ويؤكد ذلك العديد من التجارب التي أشارت إلى نمو البراعم الجانبية عند إضافة السيٲوكينينات خارجياً على هذه البراعم. وبشكل عام؁ فإن النباتات التي تفرز كميات كبيرة من السيٲوكينين تكون شجيرية الشكل أو كثيرة التفرع.

3- تؤخر السيٲوكينينات شيخوخة الأوراق: إن شيخوخة الأوراق عملية مبرمجة تؤدي إلى موت الأوراق عند دخولها هذه المرحلة؁ وقد وجد أن معاملة النباتات بالسيٲوكينينات تؤخر اصفرار الأوراق وشيخوختها؁ حيث تبين أن معاملة ورقة واحدة فقط تؤدي إلى بقاء هذه الورقة خضراء في الوقت الذي تكون فيه بقية الأوراق قد اصفررت وسقطت عن النبات؁ حتى لو تم رش بقعة صغيرة على الورقة بالسيٲوكينين؁ فإنها تبقى خضراء بينما تصفر بقية الأنسجة على الورقة. على عكس الأوراق الحديثة؁ تنتج الأوراق القديمة كميات قليلة جداً من السيٲوكينينات؁ وفي هذه الحالة تعتمد الأوراق على السيٲوكينينات المنتجة في الجذور والمنتقلة إليها لتأخير تساقطها. يبدأ تساقط الأوراق في نبات فول الصويا على سبيل المثال؁ عندما تنضج البذور؁ وذلك من خلال تأثيرها في مستوى السيٲوكينين المنقول من الجذور إلى الأوراق؁ ويمكن تأخير تساقط الأوراق من خلال إزالة البذور.

4- تحرض السيٲوكينينات انتقال العناصر المغذية: تبين أن للسيٲوكينينات دوراً في حركة العناصر المعدنية المغذية إلى الأوراق من أجزاء النبات الأخرى؁ وتسمى هذه الحركة بالحركة المحرصة بالسيٲوكينينات Cytokinin-induced nutrient mobilization؁ وعرف هذا التأثير من خلال استخدام معلمات مشعة مثل ^{14}C أو ^3H لتعليم المواد المغذية؁

(سكريات، أحماض أمينية، وغيرها) ومراقبة تحركها في النبات بعد معاملة أحد الأوراق بالسيتوكينينات. وقد لوحظ توجه وتراكم للمواد المغذية في الأوراق المعاملة بالسيتوكينين بشكل أكبر من بقية أجزاء النبات. ويمكن أن يُفسر ذلك بأن الهرمون يغير من العلاقة بين المصدر والمصب أو العلاقة بين مكان الانتاج ومكان الاستعمال، حيث أن معدل الاستقلاب في المنطقة المعاملة يزداد بتأثير الهرمون ما يعني ازدياد قوة المصب، وبالتالي يتحرض ويزداد انتقال المواد المغذية إليها.

5- تحرض السيتوكينينات تطور الصّانعات الخضراء: تستطيع بعض أنواع البذور أن تنبت دون الحاجة إلى الضوء، وطبيعة الإنبات فيها تختلف عن تلك البذور التي تحتاج للضوء، حيث في الأولى تتطاول السويقة بشكل أكبر (Etiolated)، ولكن لا تتطاول الفلقات ولا تتضج الصّانعات فيها قبل وصول البادرات للضوء، وتبين أن إضافة السيتوكينينات تؤدي إلى نضج واكتمال تشكل الصّانعات دون التعرض للإضاءة، وتكون ذات محتوى مرتفع من الغرانا وأصبغة الكلوروفيل، وأنزيمات التمثيل الضوئي. ويمكن الاستفادة من هذه الخاصية في البذور التي تنبت في الظلام عبر ايجاد طفرات تؤدي إلى تصنيع كمية أكبر من السيتوكينينات، فتتشكل الصّانعات الخضراء بشكل أبكر، وتبدأ بالتالي عملية التمثيل الضوئي بشكل أبكر.

6- تحرض السيتوكينينات استطالة الخلايا في الفلقات والأوراق الفلقية: يظهر تأثير السيتوكينينات في زيادة تطاول الخلايا بشكل خاص في تأثيره في الفلقات Cotyledons والأوراق الفلقية Leafy cotyledons للنباتات ثنائية الفلقة، وتؤدي المعاملة بالسيتوكينينات إلى زيادة تطاول الخلايا سواء تعرضت البادرات الفتية للضوء أو لم تتعرض له. وتبين أن تأثير السيتوكينينات في تطاول هذه الخلايا ناتج من تأثيرها في مطاطية الجدر الخلوية، ولا يوجد تأثير للأوكسينات أو الجبريلينات في استطالة الخلايا الفلقية.

7- تنظم السيتوكينينات نمو السوق والجذور: إن وجود السيتوكينينات في النبات ضروري للنمو الطبيعي للخلايا، ولكن تبين أن إضافة السيتوكينينات

خارجياً على النباتات، أو في النباتات الطافرة Mutated plants المنتجة لكميات كبيرة من السيتوكينينات يؤدي إلى تثبيط استطالة الخلايا في السوق والجذور، ويمكن أن يفسر هذا التأثير للتركيز المرتفع للسيتوكينينات في استطالة الخلايا من خلال تأثيرها في إنتاج هرمون الايثلين المثبط لاستطالة الخلايا، وهذا يبين أن تأثير الهرمونات غالباً يكون متداخل، وفي حالات كثيرة يعتمد تأثير هرمون معين أو تصنيع هرمون معين على مدى وفرة أو تصنيع هرمونات أخرى في النبات. ومن جهة ثانية، هناك دراسات تشير إلى أن السيتوكينينات المنتجة في النبات ضمن الحدود الطبيعية يؤدي إلى تقصير طول الجذور، حيث وجد في النباتات الطافرة Mutated plants التي يقل فيها إنتاج السيتوكينينات يكون فيها طول الجذور أكبر من قريناتها غير الطافرة (Inoue et al., 2001; Sakai et al., 2001)، وفي نباتات التبغ المعدلة وراثياً التي تنتج كميات أقل من السيتوكينين، كانت الجذور فيها أطول من قريناتها في النباتات البرية، وهذا يقترح أن السيتوكينينات المنتجة طبيعياً في النبات يكون تأثيرها سلبي في نمو الجذور. وبشكل عام، يمكن تحديد الدور الذي تؤديه السيتوكينينات من خلال معرفة صفات النباتات الطافرة أو المعدلة وراثياً المنتجة لكميات كبيرة من السيتوكينينات Cytokinin-overproducing plants، التي تتميز بالصفات التالية: تعطي عدداً أكبر من الأوراق، وتحتوي الأوراق كمية أكبر من الكلوروفيل وتكون أكثر اخضراراً، وتتأخر فيها شيخوخة الأوراق، وتنخفض ظاهرة السيادة القمية ويكون النبات أكثر تفرعاً، وفي الحالات القصوى يكون النبات متقزماً، وتنخفض نسبة تجذير العقل الخضرية ونمو الجذور بشكل عام. عموماً، يمكن الاستفادة من خصائص السيتوكينينات في مجال تحسين الإنتاج الزراعي، حيث يمكن على سبيل المثال إضافة السيتوكينينات الصناعية لتأخير شيخوخة الأوراق، واستمرار عملية التمثيل الضوئي وتصنيع المادة الجافة في النبات لفترة زمنية أطول. كما وتمت الإشارة إلى الأهمية البالغة لهذا الهرمون في الأوساط البيئية لزراعة الأنسجة النباتية والمعروفة بأهميتها الكبيرة في مجال التحسين الوراثي للنباتات وبخاصة في عملية نقل المورثات، بالإضافة إلى أهميتها كوسيلة للاكثار

والحصول على عدد كبير من النباتات ذات المواصفات المرغوبة وغيرها من الميزات الكثيرة.

الإيثيلين (الهرمون الغازي) Ethylene: the gaseous hormone

بقيت أهمية الإيثيلين Ethylene كهرمون نباتي منظم للنمو غير واضحة تماماً حتى عام 1959، وذلك بعد استعماله في جهاز الكروماتوغرافيا الغازية Gas chromatography (Burg and Thimann, 1959). ويتم إنتاج الإيثيلين في معظم أجزاء النبات، ولكن يختلف معدل إنتاجه باختلاف النسيج النباتي وباختلاف مرحلة النمو. وبشكل عام، تُعتبر الخلايا الجنينية (المريستيمية) المكان الأكثر فعالية في إنتاج الإيثيلين، ولكن يزداد إنتاج الإيثيلين عند تساقط الأوراق ونضج الثمار، كما أن تعرض النباتات للإصابة بجروح، أو عند التعرض للإجهادات الأحيائية أو اللاأحيائية، فإن إنتاج الإيثيلين يصبح بكميات أكبر. يُعتبر مركب 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC) المركب المباشر الذي يعطي الإيثيلين، ويحتاج تحوله لإيثيلين إلى وجود الأوكسجين حتى يتم التفاعل، وقد لوحظ أنه عند إضافة مركب ACC من مصدر خارجي على النبات، فإن إنتاج الإيثيلين يزداد بشكل كبير. وعادةً ما يختلف إنتاج الإيثيلين بين الليل والنهار، حيث يزداد إنتاجه أثناء النهار، وينخفض أثناء الليل.

بالإضافة إلى تأثير العوامل والإجهادات البيئية في تصنيع الإيثيلين، فإن للأوكسينات دوراً كبيراً في تصنيع هذا الهرمون، حيث تزيد الأوكسينات فعالية أنزيم ACC synthase، ومن ثم يزداد تصنيع الإيثيلين. وقد لوحظ وجود تأثير متشابه للأوكسينات ولإيثيلين في النبات، كتحريض الإزهار في الأناناس Pineapple، وتثبيط تطاول السوق. وفي الواقع، يعتقد أن بعض الاستجابات التي عزيت سابقاً للتأثير المباشر للأوكسينات، قد تكون ناتجة عن التأثير المباشر للإيثيلين المُحرض لتصنيعه بواسطة الأوكسينات، أي يكون تأثير

الأوكسين هنا غير مباشر. وتسهم السيٲوكينينات أيضاً في زيادة تصنيع الإيثيلين في بعض الخلايا النباتية، فعلى سبيل المثال، تُحرّض إضافة السيٲوكينينات من مصدر خارجي على بادرات البازلاء الفتية (بعمر 6 أيام) تصنيع الإيثيلين فيها. ويمكن أن يٲتبط تصنيع الإيثيلين أو فعله بتأثير مركبات معينة، وتكون هذه المثبطات مفيدة بشكل خاص في تمييز التأثير الناتج عن هرمون معين في حال تشابه التأثير بين أكثر من هرمون، أو في حال أن تصنيع هذا الهرمون يعتمد على هرمون آخر. كما يمكن الاستفادة منها في مجالات إنتاجية، فعلى سبيل المثال، يُستعمل التركيز المرتفع من غاز ثاني أكسيد الكربون لتأخير نضج الثمار أثناء تخزينها، بسبب تأثيره المثبط لفعل الإيثيلين.

أهم الوظائف الحيوية للإيثيلين

1- يشجع الإيثيلين نضج بعض أنواع الثمار: يمكن أن يُعرّف مصطلح نضج الثمار بأنه التغيرات التي تحدث على الثمار لتصبح صالحة للأكل، ومن هذه التغيرات طراوة الثمار من خلال هدم الجدر الخلوية أنزيمياً، وحلمهة النشاء وتراكم السكريات، واختفاء الأحماض العضوية والمركبات الفينولية ومنها التانينات. وإن دور الإيثيلين في تحريض نضج الثمار معروف، وقد بيّنت تجارب أجريت على نبات البندورة، أن استعمال مثبطات تصنيع الإيثيلين أدّى الى تأخير أو حتى منع نضج الثمار نهائياً. وبشكل عام، فإن إضافة الإيثيلين من مصدر خارجي تُسرّع نضج بعض أنواع الثمار بشكل واضح. وهناك اختلاف في طبيعة نضج الثمار بين الأنواع النباتية، حيث يوجد بعض الأنواع، كالتفاح والموز والأفوكادو والتين والزيتون، يحدث فيها زيادة في معدل إنتاج الإيثيلين يليه تزايد في معدل التنفس مباشرة قبل دخول مرحلة النضج، ويدعى هذا النوع من الثمار Climacteric، وهذا النوع يستجيب لمعاملة الثمار غير الناضجة بالإيثيلين، وتنتج الثمار المزيد من الإيثيلين نتيجة لذلك، ويدعى هذا الفعل للإيثيلين Autocatalytic. وهناك أنواع من الثمار كالحمضيات والعنب والكرز والأناناس لا تبدي زيادة في إنتاج الإيثيلين أو زيادة في معدل التنفس عند دخول مرحلة نضج الثمار، ويدعى هذا النوع من

الثمار Non-climacteric، وتؤدي معاملة الثمار غير الناضجة بالإيثيلين إلى زيادة معدل التنفس، ولكن لا يُحرض ذلك بدء نضج الثمار ولا يسرعه.

2- كسر سكون البذور والبراعم لبعض الأنواع النباتية: تؤدي معاملة البذور بالإيثيلين إلى كسر طور السكون Seed dormancy وبدء الإنبات في بعض الأنواع النباتية كالنجيليات Cereals، كما ويؤدي إلى تسريع الإنبات Germination في بعض الأنواع كما في الفول السوداني Peanut (*Arachis hypogaea*). ويؤدي استعمال الإيثيلين أيضاً إلى كسر طور السكون في البراعم، وقد استعمل لتشجيع نمو البراعم في البطاطا وغيرها من الأنواع الدرنية.

3- تطاول السوق في الأنواع النباتية المغمورة: بالرغم من أن الإيثيلين معروف كهرمون مثبط لتطاول السوق، فقد تبين أنه يشجع تطاول السوق في الأنواع النباتية المغمورة أو نصف المغمورة، ومنها محصول الرز Rice. يُسهم الإيثيلين بتحريض تطاول السوق في الرز من خلال تشجيع تصنيع حمض الجبرلين وزيادة الحساسية له في الخلايا. وبالرغم من أن تصنيع الإيثيلين يتثبط عند نقص الأوكسجين في ظروف الغمر، إلا أن وجود نسيج برانشيمي هوائي في الأجزاء المغمورة يوفر كمية كافية من الأوكسجين للنمو ولإنتاج الإيثيلين في هذه الأجزاء.

4- يشجع الإيثيلين نمو الجذور والشعيرات الجذرية: أشارت الدراسات إلى أن الإيثيلين يُشجع تشكل الجذور الجانبية من خلايا غير جذرية Adventitious root كالسوق والأوراق وحتى من جذور أخرى، كما أن للإيثيلين دور مهم في تنظيم تشكل الشعيرات الجذرية في عدة أنواع نباتية كالأرابيدوبسيس.

5- يشجع الإيثيلين إزهار نباتات بعض الأنواع النباتية: بالرغم من أن الإيثيلين يثبط الإزهار في أنواع نباتية مختلفة، إلا أنه يُحرض الإزهار في نباتات الأناناس وأقاربها، وبالفعل يُستعمل الإيثيلين تجارياً من أجل مزامنة تشكل الثمار في الأناناس، وكذلك الأمر في نبات المانجو، وربما يغير

الإيثيلين نوع جنس الأزهار فيما إذا كانت الأزهار منفصلة الجنس، كما في نباتات الخيار.

6- **يُعرض الإيثيلين شيخوخة الأوراق:** على عكس السيتوكينينات، يُعرض الإيثيلين شيخوخة الأوراق وتساقط الأزهار، حيث يترافق تزايد إنتاج الإيثيلين مع تفكك الكلوروفيل واصفرار لون الأوراق. ويعتبر الإيثيلين المنظم الأساسي لعملية انفصال الأوراق والأزهار والثمار Absission ضمن ما يُسمى بطبقة الانفصال أو التساقط التي تتميز خلال تطور أعضاء النبات. إن انخفاض تركيز الأوكسين في الأوراق يجعل طبقة الانفصال حساسة للإيثيلين الذي يُعرض تشكيل أنزيم Cellulase وغيره من الأنزيمات المحللة للجدر الخلوية، ما يُضعف هذه الخلايا وبالتالي يسقط العضو النباتي. وإن استعمال مثبطات تصنيع الإيثيلين يؤخر تساقط الأوراق أو الأزهار أو الثمار. بشكل عام، يُعد الإيثيلين من أكثر الهرمونات النباتية استعمالاً في المجال الزراعي، حيث غالباً ما يُستعمل الأوكسين و ACC لتشجيع التصنيع الطبيعي للإيثيلين في النبات. لكن من الصعب جداً استعمال الإيثيلين كغاز يُضاف في الحقل لأنه سريع الانتشار، وعوضاً عن ذلك يمكن استعمال مواد كيميائية أخرى تُحرر الإيثيلين، كمادة Ethephon التي ترش على النباتات وتحرر الإيثيلين بشكل بطيء، ويُستعمل Ethephon لتشجيع نضج الثمار في بعض النباتات كالتفاح والبندورة وغيرها، ولمزامنة تشكل الثمار في الأناناس، كما يُستعمل لتخفيف عدد الثمار على النبات كما في القطن والكرز والجوز. ويستعمل Ethephon أيضاً في محاصيل الحبوب الصغيرة لزيادة مقاومتها للرقاد (الضجعان) Lodging. وعند تخزين الثمار في المخازن يتم خفض درجة الحرارة وخفض نسبة الأوكسجين في المخزن من أجل تثبيط تصنيع الإيثيلين، ويؤدي التركيز المرتفع من ثاني أكسيد الكربون إلى تثبيط فعل الإيثيلين، كما أن تفريغ المخزن من الأوكسجين والإيثيلين يقلل من تأثيره في تسريع نضج الثمار، ويمكن بذلك تخزين الثمار كالتفاح والإجاص والبندورة لفترات زمنية طويلة تحت هذه الظروف. وتُستعمل مثبطات تصنيع الإيثيلين كالفضة (Ag^+) بشكل كبير لإطالة عمر الأزهار على سبيل المثال.

حمض الأبسيسيك (ABA) Absisic acid

ساد الاعتقاد بأن هذا الهرمون هو المسؤول عن تساقط الأعضاء النباتية عن النبات Abscission، وبخاصة في الدراسات التي تمت على تساقط ثمار القطن، ومن هنا جاءت تسميته Abscisin II، ومن ثم أعيدت تسميته ليصبح Absisic acid، ولكن تبين فيما بعد أن الإيثيلين هو الهرمون المسؤول عن تشكل طبقة الانفصال أو التساقط، ودور حمض الأبسيسيك في تساقط ثمار القطن هو من خلال قدرته على تشجيع تصنيع هرمون الإيثيلين. و حالياً أصبح الدور الذي يؤديه حمض الأبسيسيك كهرمون نباتي أكثر وضوحاً، فهو الهرمون الذي يُثبّط نمو النبات ويتحكم بإغلاق المسامات، وينظم نضج البذور وسكون البذور والبراعم.

يُصنع حمض الأبسيسيك تقريباً في كافة الخلايا المحتوية على Plastids (مكان تصنيع أو تخزين مركبات كيميائية تستخدم في الخلية) وينتقل عبر الأنسجة الناقلة الخشبية من الجذور إلى الأوراق وعبر الأنسجة الناقلة اللحاءية من الأوراق إلى أماكن التأثير الأخرى في النبات، ويتأثر تركيزه في النبات بشكل كبير بالعوامل البيئية المحيطة والمراحل التطورية للنبات.

أهم الوظائف الحيوية لحمض الأبسيسيك

1- يُحسّن حمض الأبسيسيك تحمل الجنين للجفاف: حيث أنه خلال المراحل الأخيرة من تشكل البذور ونضجها، يتراكم mRNAs، وبخاصة في الفترة التي يرتفع فيها تركيز حمض الأبسيسيك، التي تعمل على تفسير بروتينات معينة تُسمى Late-embryogenesis-abundant proteins (LEA)، التي لها دور أساسي في زيادة تحمل أجنة البذور للجفاف، المتمثل بتراجع محتوى البذور المائي بشكل كبير عند النضج. ويمكن أن يتحرض ويزداد تصنيع هذه البروتينات عند إضافة حمض الأبسيسيك في المراحل الأولى

لتشكل الجنين أو في مرحلة النمو الخضري، الأمر الذي يُشير إلى أنّ تصنيع معظم بروتينات LEA proteins يخضع لتأثير حمض الأبسيسيك.

2- **يحث حمض الأبسيسيك تراكم البروتينات في البذور، ودخولها في طور السكون:** يؤثر ABA خلال المراحل الأخيرة من تطور الجنين في تصنيع ونقل المواد التخزينية، وبشكل خاص البروتينات التخزينية. وإنّ إضافة ABA من مصدر خارجي يؤدي إلى تشجيع تراكم البروتينات. بالإضافة إلى ذلك فإنّ حمض الأبسيسيك يحافظ على الأجنة الناضجة في حالة سكون حتى توافر الظروف البيئية الملائمة للنمو، ويعتبر سكون البذور أحد آليات التكيف المهمة تحت الظروف البيئية غير الملائمة. وبالرغم من أنّ حمض الأبسيسيك هو المسؤول الرئيس عن سكون البذور، إلا أنّ الهرمونات الأخرى تسهم في ذلك أيضاً، مثل حمض الجبريلين GA و IAA، فبينما يحرض GA تصنيع أنزيمات الحلمة الضرورية لتفكيك المواد المعقدة المخزونة في البذور، مثل α -amylase، يثبط ABA تصنيع هذه الأنزيمات. وفي الواقع يعتبر التوازن بين الهرمونات النباتية، وبخاصة نسبة ABA إلى GA هو العامل المحدد لسكون البذور وليس القيمة المطلقة لتركيز هذه الهرمونات.

3- **يتراكم حمض الأبسيسيك في البراعم الساكنة:** في الأنواع النباتية الشجرية، يعتبر الدخول في طور السكون أحد أهم الآليات للتكيف مع درجات الحرارة المنخفضة، حيث تنغلق قشور البراعم حول النسيج الميرستيمي لتحميه وتوقف نموه لفترة حتى ترتفع درجات الحرارة مرة أخرى. وقد لوحظ أنّ ABA يتراكم في هذه البراعم أثناء فترة سكونها، ولكن بينت التجارب أنّه ليس الهرمون الوحيد المسؤول عن سكون هذه البراعم، حيث وجد أنّ زيادة تركيز ABA في البراعم لم يؤدّ دوماً إلى إطالة طول فترة السكون، وإنّ نسبة الهرمونات الأخرى المشجعة للنمو كالجبريلين والسيتوكينين مهمة في تحديد طول فترة السكون.

4- **تنغلق المسامات بتأثير حمض الأبسيسيك تحت ظروف الإجهاد المائي:** يزداد تركيز ABA في الأوراق إلى نحو 50 ضعفاً تحت ظروف الجفاف، وهذا يؤدي إلى انغلاق المسامات لتقليل كمية المياه المفقودة بالنتح، ويزداد

تركيزه في مواقع التأثير (السطح الخارجي لأغشية الخلايا الحارسة السيتوبلازمية) نتيجة تحرر ABA بسرعة كبيرة من خلايا النسيج المتوسط إلى Apoplast، كما يمكن أن يُنقل حمض الأبسيسيك من الجذور مع تيار ماء النتج إلى الأوراق، ومن ثم إلى المسامات Stomata. وإن تعرض عدد قليل جداً من الجذور الموجودة في طبقة التربة السطحية إلى الجفاف، يمكن أن يدفعها إلى تصنيع ABA وتكون الكمية المصنعة كافية لدفع المسامات على الانغلاق، رغم عدم حدوث تراجع ملحوظ في جهد الأوراق المائي. وقد تبين أن تصنيع ABA وازدياد قلوية النسغ الناقص المنتقل عبر النسيج الخشبي، يعتبران إشارتان كيميائيتان من الجذور إلى المجموع الخضري تحت ظروف الجفاف، وذلك يؤدي إلى تحرض انتقال كمية أكبر من ABA في الأوراق إلى المسامات عبر تيار النتج. وفي الواقع، فقد أشارت التجارب إلى أن النباتات الطافرة غير القادرة على تصنيع ABA تعرّضت للذبول الدائم Permanent wilting تحت ظروف الجفاف نتيجة عدم قدرتها على إغلاق المسامات. وتبين إضافة ABA خارجياً على الأوراق أدت إلى انغلاق المسامات، واستعادة الخلايا النباتية لجهد الامتلاء.

5- بحث ABA نمو الجذور ويثبط نمو المجموع الخضري تحت ظروف الجفاف: بيّنت التجارب تحت ظروف الجفاف (انخفاض الجهد المائي)، إلى أن التركيز المرتفع من ABA يؤدي إلى ازدياد نمو المجموع الجذري نتيجة تثبيط إنتاج الإيثيلين فيه، وإلى تراجع نمو المجموع الخضري، والنتيجة لذلك تكون ازدياد في نسبة المجموع الجذري إلى المجموع الخضري، ما يزيد من قدرة الجذور على امتصاص الماء من طبقات التربة العميقة، وفي الوقت نفسه تقل كمية الماء المفقودة بالنتج نتيجة تناقص حجم المجموع الخضري، وذلك يسهم بالإضافة إلى انغلاق المسامات في زيادة تحمل النبات لظروف الجفاف. بشكل عام، يؤثر ABA في مختلف المراحل التطورية في النبات، ويكون تأثيره على المدى البعيد مرتبط بتأثيره في التعبير المورثي، حيث يحرض ABA تشكيل بروتينات معينة خلال تطور البذور، وتحت ظروف الاجهاد المائي، ومن هذه البروتينات، بروتينات LEA، Chaperonins،

Proteases، وقنوات نقل الأيونات والماء، وأنزيمات تصنيع الذائبات العضوية التوافقية، ومضادات الأكسدة. وتُسهم هذه الأنواع من البروتينات في حماية الأغشية الخلوية والبروتينات الأخرى من الضرر الناتج عن نقص الماء، أو تُسهم في إصلاح الضرر الناجم عنه، واستعادة النمو بعدها. ولذلك فإن دور ABA في تحريض تصنيع هذه البروتينات، بالإضافة إلى دوره في إغلاق المسامات وزيادة نمو المجموع الجذري، والدخول في طور السكون يُسهم في زيادة تحمل النبات لظروف الإجهاد المختلفة.

في نهاية هذا الفصل، يجب الإشارة إلى أننا قدمنا جزءاً بسيطاً ومبسّطاً جداً عن آلية عمل وتأثير الهرمونات النباتية في مختلف المراحل التطورية والعمليات الفيزيولوجية والاستقلابية والبيوكيميائية في النبات، ولم يكن هناك مجال لذكر المزيد من التفاصيل التي هي كثيرة جداً ومعقدة. وفي الواقع فإن تأثيرها متداخل وفي كثير من الأحيان يعتمد تصنيع أو تأثير أحد الهرمونات على تصنيع هرمونات أخرى. وإن استعمال منظمات النمو تجارياً في مجال الإنتاج الزراعي لا زال محدوداً، حيث أن كل من IAA والسيتوكينين على سبيل المثال يتحللان بسرعة بواسطة الأحياء الدقيقة عند إضافتهما، وفترة امتصاصهما قصيرة جداً. وقد سبق وتم ذكر أهم الاستخدامات لمنظمات النمو في متن النص، ولا يزال بشكل عام استعمال منظمات النمو على المحاصيل الحقلية محدود جداً، فعلى سبيل المثال، لم يسجل حتى الآن استعمال للجبريلينات على المحاصيل الحقلية كالقمح، والذرة الصفراء، وفول الصويا، والقطن وغيرها من المحاصيل، رغم استعمالها على أنواع نباتية أخرى كالعنب عديم البذور، والتفاح وغيرها. عموماً، تُستعمل منظمات النمو بشكل أكبر على الأشجار المثمرة والخضروات بالمقارنة مع المحاصيل الحقلية.



قائمة الاختصارات والمصطلحات العلمية		
الاختصار	المقابل الإنكليزي	المقابل العربي
ΔEm	Electric potential gradient	التدرج في الجهد الكهربائي
ΔpH	Power of hydrogen gradient	التدرج في الجهد الكيميائي
PSI	Photosystem I	النظام الضوئي الأول
PSII	Photosystem II	النظام الضوئي الثاني
PC	Plastocyanin	البلاستوسيانين
ETC	Electron transport chain	سلسلة نقل الإلكترونات
O [•]	Singlet oxygen	الأوكسجين المفرد
LHCII	Light harvesting complex II	معقد حصد الطاقة الضوئية الثاني
PQ	Plastoquinon	البلاستوكينون
WOE	Water oxidizing enzyme	الأنزيم المؤكسد للماء
C ₃ PCR	C ₃ carbon reduction cycle	حلقة إرجاع الكربون في النباتات ثلاثية الكربون
PCA	Photosynthetic carbon assimilation cycle	حلقة تمثيل الكربون في النباتات رباعية الكربون
PCO	Photosynthetic carbon oxidation cycle	حلقة أكسدة الكربون (خلال التنفس الضوئي)

المركب خماسي الكربون (المستقبل الأولي لغاز الفحم خلال تثبيت الكربون)	Ribulose 1,5 biphosphate	RuBP
الأنزيم روبيسكو المثبت للكربون في حلقة إرجاع الكربون الثلاثية	Ribulose biphosphate carboxylase/oxygenase	RuBiSC O
النباتات العصارية المتكيفة مع البيئات الصحراوية	Crassulacean acid metabolism	CAM
المركب ثلاثي الكربون (المستقبل الأولي للبيكربونات HCO_3^- خلال تمثيل الكربون)	Phosphoenole pyruvate	PEP
الأنزيم المثبت للبيكربونات في الأنواع النباتية رباعية الكربون	Phosphoenole pyruvate carboxylase	PEPase
النتح	Transpiration	T
التبخر	Evaporation	E
التبخر-نتح	Evapo-transpiration	T_E
كفاءة استعمال الماء	Water use efficiency	WUE
معدل التمثيل الضوئي	Assimilation rate	A'
الأشعة الضوئية الفعالة في عملية التمثيل الضوئي	Photosynthetically Active Radiation	PAR
الناقلية المسامية	Stomatal conductance	gs
المقاومة المسامية	Stomatal resistance	rs

كفاءة خلايا النسيج المتوسط التمثيلية	Mesophyll cell efficiency	g_m
تركيز غاز الفحم الداخلي	Intercellular CO ₂ concentration	Ci
تركيز غاز الفحم الخارجي	Ambient CO ₂ concentration	Ca
غلة الضوء	Quantum yield	ϕ
العتبة الحرجة من جهد الامتلاء لتمدد جدران الخلية	Yield threshold	Y
التدرج في الجهد المائي من التربة فالنبات، فالوسط المحيط	Soil-plant-atmosphere water potential gradient	SPAC
حمض الأبسيسيك	Abscetic acid	ABA
الجهد المائي	Water potential	Ψ_w
دليل الحصاد	Harvest index	HI
جهاز قياس التمثيل الضوئي المحمول	Infra-red gas exchange analyzer	IRGA
التمييز ضد الكربون النظير (C ₁₃ /C ₁₂)	Carbon isotope discrimination	Δ
الجهد المائي في الوسط الخارجي	Outside water potential	Ψ_w^o
الجهد المائي ضمن خلايا الأوراق	Inside water potential	Ψ_w^i

الناقلية الكهربائية لمحلول عجينة التربة المشبعة	Electrical conductivity of soil past solution	EC _e
سكر البولي ايثيلين الكحولي	Polyethylene glycol	PEG
محتوى الماء النسبي	Relative water content	RWC
جهد الأوراق المائي	Leaf water potential	Ψ_{leaf}
البروتين الناقل للدهون	Lipid transfer protein	LTP
جذر الأكسجين الحر	Super oxide free radical	O ⁻
الماء الأكسجيني	Hydrogen peroxide	H ₂ O ₂
جذر المئات الحر	Hydroxyl free radical	OH ⁻
بروتينات الصدمة الحرارية	Heat shock proteins	HSP _s
البروتينات المتشكلة خلال المراحل الأخيرة من تطور الجنين في البذور	Late embryogenesis abundant proteins	LEA
عدد الحبوب	Number of grains	NG
متوسط وزن الحبة الواحدة	Individual grain weight	IGWt.
الغلة الحبية	Grain yield	GY
الغلة الحيوية (البيولوجية)	Biological yield	BY
نسبة الكربون المسخرة للحبوب	Carbon partitioning percentage	CPP
الطاقة الضوئية الممتصة	Intercepted light energy	I
كفاءة استخدام الضوء	Radiation use efficiency	RUE

المراجع References

1. Agarwal, P.K. and Sinha, S.K. (1984). Effect of water stress on grain growth and assimilates partitioning in two cultivars of wheat contrasting in their yield stability in a droughted environment. *Annals of Botany*, 53, 329-40.
2. Araus, J.L. (1996). Integrative physiological criteria associated with yield Potential. In Increasing yield potential in wheat: Breaking the barriers (Eds. M. P. Reynolds, S. Rajaram, and A. McNab), pp.150-166.(CIMMYT:Mexico,DF).
3. Araus, J. L., Amaro, T., Voltas, J., Nakkoul, H., and Nachit, M.M. (1998b). Chlorophyll fluorescence as a selection criterion for grain yield in durum wheat under Mediterranean conditions. *Field Crops res.* 55: 209-224.
4. Ashikawa, I.; Kito, M. and Satoh, K. (1987). All p-carotene-5,6-epoxide in thylakoid membranes. *Photochem Photobiol.*, 46:269-275.
5. Austin, R.B., Morgan, C.L., Ford, M.A. and Blackwell, R.D. (1980). Contributions to grain yield

- from pre-anthesis assimilation in tall and dwarf barley phenotypes in two contrasting seasons. *Annals of Botany* 45,309-319.
6. Austin, R.B. (1992). "can we improve on nature?" Abstracts of the international crop science congress, Ames, Iowa.(Eds. D. R. Buxton, R. Shibles, R. Frosberg, B.L. Blad, K.H. Asay, G.M. Paulsen, and R.F. Wilson)(Crop Science Society of America: Madison, WI).
 7. Austin, R.B. (1993). Augmenting yield - based selection. In *Plant Breeding: Principles and Prospects* (Eds. M.D. Hayward, N.O. Bosemark, and I. Romagosa), pp.391-405. (Chapman and Hall: London).
 8. Axelsson, L.; Klockare, B.; Ryberg, H. and Sandelius, A. (1981). The function of carotenoids during development. II. Photostability and organization of early forms of chlorophyll(ide). In: G. J. Lou, ed. *Photosynthesis*. Vol. 5. Philadelphia: Balaban,:285-293.
 9. Baker, D. A. and Hall, J. L. (1988). Introduction and general principles. *Solute Transport in Plant Cells and Tissues* (D. A. Baker and J. L. Hall, eds.), Longman Scientific & Technical. Harlow. England, p. 1.
 10. Bal, A. R. and Dutt, S. K. (1986). Mechanism of salt tolerance in wild rice (*Oryza coarctata* roxb.). *Plant Soil*, 92: 399-404.

11. Barlow, E.W.R.; Munns, R.E. and Brady, C.J. (1980). Drought responses of apical meristems. In *Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress*, ed. N.C. Turner and P.J. Kramer, pp. 191-206. New York: Wiley Inter Science.
12. Ben-Amotz, A. and Avron, M. (1983). Accumulation of metabolites by halo-tolerant algae and its industrial potential. *Annu. Rev. Microbiol.*, 37: 95.
13. Ben-Hayim, G.; Kafkafi, U. and Ganmore-Neumann, R. (1987). Role of internal potassium in maintaining growth of cultured citrus cells on increasing NaCl and CaCl₂ concentration. *Plant Physiol.*, 85: 434.
14. Ben-Hayyim, G.; Vaadia, Y. and Williams, B. G. (1989). Protein associated with salt adaptation in citrus and tomato cells: Involvement of 26 kDa polypeptides. *Physiol. Plant.*, 77: 332.
15. Bernstein, L. (1991). Osmotic adjustment of plants to saline media. I. Steady state. *Am. J. Bot.*, 48: 909-918.
16. Biddington, N. L. and Dearman, A. S. (1982). The effect of abscisic acid on root and shoot growth of cauliflower plant. *Plant Growth Reg.*, 1: 15.
17. Billard, J. P. and Boucaud, J. (1980). Effects of NaCl on the activities of glutamate synthase from a halophyte *Suaeda maritima* and from a glycophyte *Phaseolus vulgaris*. *Phytochemistry*, 19: 1939.
18. Binzel, M. L.; Hasegawa, P. M.; Rhodes, D.; Handa, S.; Handa, A. K. and Bressan, R. A. (1987). Solute

- accumulation in tobacco cells adapted to NaCl. *Plant Physiol.*, 84: 1408.
19. Biswal, B.; Rogers, L.J.; Smith, A.J. and Thomas, H. (1994). Carotenoid composition and its relationship to (phyll and D₁ protein during leaf-development in a normally senescing cultivar and a star-mutant of *Festuca pratensis*. *Phytochemistry* 37:1257-1262.
 20. Biswal, B. (1995). Carotenoid catabolism during leaf senescence and its control by light. *J. Photochem. Biol.*, 30:3-13.
 21. Blackman, P. G. and Davies, W. J. (1985). Root to shoot communication in maize plants and the effect of soil drying. *J. Exp. Bot.*, 36: 39.
 22. Blum, A. (1979). Genetic improvement of drought resistance in crop plants: A case for sorghum. *Stress Physiology in Crop Plants* (H. Mussell and R. C. Staples, eds.). John Wiley and Sons. New York. pp. 429-446.
 23. Blum, A., Golan, G., Mayer, J. (1981). The manifestation of dehydration avoidance in wheat breeding germplasm. *Crop Science*, 21, 495-499.
 24. Blum, A. (1982). Evidence for genetic variability in drought resistance and its implication in plant breeding. In *Drought Resistance in Crops With Emphasis on Rice*. pp. 52-70. Los Banos, Philippines: International Rice Research Institute.

25. Blum, A. (1983). Breeding programs for improving crop resistance to water stress. In *Crop Reactions to Water and Temperature Stresses in Humid, Temperate Climates*, ed. C.D. Raper Jr and P.J. Kramer, pp. 263-76. Boulder, Colorado: West View Press.
26. Blum, A. and Arkin, G.F. (1984). Sorghum root growth and water-use as affected by water supply and growth duration. *Field Crops Research*, 9, 131-42.
27. Blum, A. and Ritchie, J.T. (1984). Effect of soil surface water content on sorghum root distribution in the soil. *Field Crops Research*, 8, 169-76.
28. Blum, A. (1986). The effect of heat stress on leaf and ear photosynthesis. *Journal of Experimental Botany*, 37, 111-18.
29. Blum, A. and Sullivan, C.Y. (1986). The comparative drought resistance of landraces of sorghum and millet from dry and humid regions. *Annals of Botany*, 57, 835-46.
30. Blum, A. (1988). *Plant Breeding for Stress Environments*, CRC Press, Boca Raton, FL.
31. Bisson, M. A. and Gutknecht, J. (1980). Osmotic regulation in algae. *Plant Membrane Transport: Current Conceptual Issues* (R. M. Spanswick, W. J. Lucas, and J. Dainty, eds.). Elsevier, Amsterdam, p. 131.
32. Boyer, J.S.; Johnson, R. R. and Saupe, S.G. (1980). Afternoon water deficits and grain yields in old and

- new soybean cultivars. *Agronomy Journal*, 72,981-986.
- 33.Bratt, C.E.; Arvidsson, P.O.; Carlsson, M. and Akerlund, H.E. (1995). Regulation of violaxanthin de-epoxidase activity by pH and ascorbate concentration. *Photosynthesis Res.*, 45:169-175.
- 34.Bressan, R. A.; Nelson, D. E.; Iraki, N. M.; LaRosa, P. C.; Singh, N. K. Hasegawa P. M., and Carpita, N. C. (1990). Reduced cell expansion and changes in cell walls of plant cells adapted to NaCl. *Environmental Injury to Plants* (F. Katterman, ed.). Academic Press. San Diego, p.137.
- 35.Buhl, M. B. and Stewart, C. R. (1983). Effects of NaCl on proline synthesis and utilization in excised barley leaves. *Plant Physiol.*, 72: 664.
- 36.Burke, J. J.; Hatfield, J. L.; Klein, R. R. and Mullet, J. E. (1985). Accumulation of heat shock proteins in field-grown cotton. *Plant Physiol.*, 78: 394.
- 37.Ceccarelli, S. (1987). Yield potential and drought tolerance of segregating populations of barley in contrasting environments. *Euphytica*, 36, 265-273.
- 38.Chandra, R. P. S. and Chauhan, C. P. S. (1983). Effect of kind and concentration of salts on the accumulation of free proline in wheat. *Indian J. Agric. Sci.*, 53: 60. 24.

39. Chandra, S. and Chauhan, R. S. (1983). Free proline in barley pearl millet and chickpea grown under soil salinity stress. *Indian J. Gene.*, 43: 457.
40. Chapin, F. S. (1990). Effects of nutrient deficiency on plant growth: Evidence for a centralized stress response system. Importance of Root to Shoot Communication in the Responses to Environmental Stress (W. J. Davies and B. Jeffcoat. eds.). BSPGR Monograph. 21: 135. British Society for Plant Growth Regulation. Bristol.
41. Chapin F. S. (1991). The mineral nutrition of wild plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 11: 233.
42. Chatterton, N.J.; Hanna, W.W.; Powell, J.B. and Lee, D.R. (1975). Photosynthesis and transpiration of the bloom and bloomless sorghum. *Canadian Journal of Plant Science*, 77, 641-3.
43. Chaudhuri, U.N.; Deaton, M.L.; Kanemasu, E.T.; Wall, G.W.; Marcarian, V. and Dobrenz, A.K. (1986). A procedure to select drought-tolerant sorghum and millet genotypes using canopy temperature and vapor pressure deficit. *Agronomy Journal*, 78, 490-494.
44. Chauhan, R. P. S. and Chauhan, C. P. S. (1984). Salt tolerance and free proline accumulation, Recent Investigations in the Zone of Aeration (P. Udluft, B. Merkel and K. H. Prosl, eds.). Technical University of Munich. Germany, p. 713.

45. Cochrane, M.P., and Duffus, C.M. (1982). Endosperm cell number in cultivars of barley differing in grain weight. *Annals of Applied Biology* 102, 177-181.
46. Cornish, K. and Radin, J. W. (1990). From metabolism to organism: An integrative view of water stress emphasizing abscisic acid. *Environmental Injury in Plants* (F. J. Kattermann, ed.). Academic Press. New York. p. 89.
47. Cossgrove, D. J. (1989). Characterization of long term extension of isolated cell walls from growing cucumber hypocotyls. *Planta*, 177: 121.
48. Cramer, G. R.; Lauchli, A. and Polito, V. S. (1985). The displacement of Ca^{2+} by Na^+ from the Plasmalemma of root cells. A primary response to salt stress? *Plant. Physiol.* 79: 207.
49. Cramer, G. R.; Epstein, E. and Lauchli A. (1988). Kinetics of root elongation of maize in response to short-term exposure to NaCl and elevated calcium concentration, *J. Exp. Bot.*, 39: 1513.
50. Das, N.; Misra, M. and Misra, A. N. (1990). Sodium chloride salt stress induced metabolic changes in callus cultures of pearl millet (*Pennisetum americanum* L. Leeke): Free solute accumulation. *J. Plant Physiol.* 137: 244.
51. Dasgupta, J. and Bewley, D. (1984). Variations in protein synthesis in different regions of greening leave

- of barley seedlings and effects of imposed water stress. J. Exp. Biol., 35: 1450-49.
52. Demers, S.; Roy, S.; Gagnon, R. and Bignon, C. (1991). Rapid light-induced changes in cell fluorescence and in xanthophylls cycle pigments of *Alexandrium excavatum* (Dinophyceae) and *Thalassiosira pseudonana* (Bacillariophyceae) a photo-protection mechanism. Mar Ecol Prog Ser 76:185-193.
53. Demmig, B. and Winter, K. (1986). Sodium, potassium, chloride and proline concentrations of chloroplasts isolated from a halophyte. *Mesembryanthemum crystallinum* L. Planta, 168: 421.
54. Dhindsa, R. S. and Mohapatra, S. S. (1990). cDNA cloning and expression of genes associated with freezing tolerance in alfalfa. Proceedings of International Congress of Plant Physiology. New Delhi, India, pp. 908-915.
55. Dily, F. L.; Billard, J. B. and Boucaud, J. (1991). Polyamine levels in relation to growth and NaCl concentration in normal and habituated sugar beet callus cultures. Plant Cell Environ., 14: 327.
56. Downton, W. J. S.; Loveys, B. R. and Grant, W. R. J. (1988). Non-uniform stomatal closure induced by water stress causes putative non-stomatal inhibition of photosynthesis, New Phytol., 110: 503.

57. Dubey, R. S. (1982). Biochemical changes in germinating rice seeds under saline stress, *Biochem. Physiol. Plant.*, 177: 523.
58. Dubey, R. S. and Rani, M. (1987). Proteases and proteins in germinating rice seeds in relation to salt tolerance. *Plant Physiol. Biochem.*, 12: 9.
59. Dubey, R. S. And Rani, M. (1989). Influence of NaCl salinity on growth and metabolic status of proteins and amino acids in rice seedlings, *J. Agron. Crop Sci.*, 162: 97.
60. Dubey, R. S. and Rani, M. (1989). Salinity induced accumulation of free amino acids in germinating rice seeds differing in salt tolerance. *J. Agron. Crop Sci.*, 163: 236.
61. Dubey, R. S. and Rani, M. (1990). Influence of NaCl salinity on the behavior of protease. ammopepti-dase and carboxy-peptidase in rice seedlings in relation to salt tolerance. *Aust. J. Plant Physiol.*, 17:215.
62. Dubey, R.S. (1997). Photosynthesis in plants under stressful conditions. In: M. Pessarakli, ed. *Han Photosynthesis*. New York: Marcel Dekker,:859-875.
63. Dvorak, J. and Ross, K. (1986). Expression of tolerance of Na, K, Mg, Cl and SO₄ ions and seawater in the amphidiploid of *Triticum aestivum* x *Elytrigia elongata*. *Crop Sci.*, 26: 658-660.

64. Dwyer, L. M. and Stewart, D. W. (1985). Water extraction patterns and development of plant water deficits in corn. *Can. J. Plant. Sci.*, 65: 921.
65. Ehleringer, J. (1980). Leaf morphology and reflectance in relation to water and temperature stress. *Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress* (N. C. Turner and P. J. Kramer. eds.). John Wiley and Sons, New York. p. 295.
66. Epstein, E. and Norlyn, J. D. (1977). Seawater based crop production: A feasibility study, *Science*, 197: 249-251.
67. Epstein E.; Norlyn, J. D.; Rush, D. W.; Kingsbury, R. W.; Kelley, D. W.; Cunningham, G. A. and Wrona, A. F. (1980). Saline culture of crops: A genetic approach, *Science*. 210: 399-404.
68. Evans, D. A.; Sharp, W. R.; Ammirato, P. V. and Yamada, F. (eds.) (1983). *Handbook of Plant Cell Culture, Vol. I. Techniques for Propagation and Breeding*, Macmillan. New York.
69. Ferreira, L. G. R.; de Souza, J. G. and Pnsco, J. T. (1979). Effects of water deficit on proline accumulation and growth of two cotton genotypes of different drought resistances. *Z. Pflanzenphysiol.*, 93: 189.
70. Field, C. B. and Mooney, H. A. (1986). The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants.

- Economy of Plant Form and Function (T. J. Givnish. ed.). Cambridge University Press, Cambridge, p. 25.
71. Fischer, K.S.; Johnson, E.G. and Edmeades, G.O. (1983). Breeding and Selection for Drought Resistance in Tropical Maize. Mexico: International Maize and Wheat Improvement Center.
 72. Fischer, R.A. (1985). Number of kernels in wheat crops and the influence of solar radiation and temperature. *Journal of Agriculture Science* 100,447-561.
 73. Fischer, R.A., and Stockman, Y.M. (1986). Increased kernel number in Norin 10-derived dwarf wheat: Evaluation of the cause. *Australian Journal of Plant Physiology* 13,767-784.
 74. Fitter, A. H. and Hay, R. K. M. (1987). *Environmental Physiology of Plants.* Academic Press. London.
 75. Fogel, R. (1985). Roots as primary producers in below-ground ecosystems. *Ecological Interactions in Soil* (A. H. Fitter, D. Atkinson, D. J. Read, and M. B. Usher, eds.). Blackwell. Oxford.
 76. Fredrick, J. R., and Bauer, P. J. (2000). Physiological and numerical components of wheat yield. In: *Wheat Ecology and Physiology of Yield determination*, Satorre, E. H., and Slafer, G. A. (eds.). Food Product Press. An Imprint of the Haworth Press, Inc. New York. London, Oxford, pp. 45-65.

77. Gaff, D. F. (1980). Protoplasmic tolerance of extreme water stress. Adaptations of Plants to Water and High Temperature Stress (N. C. Turner and P. J. Kramer, eds.), John Wiley and Sons, New York. p. 207.
78. Gale, J. and Zeroni, M. (1985). The cost to plant of different strategies of adaptation to stress and the alleviation of stress by increasing assimilation, Plant Soil, 89: 57-67.
79. Garcia, A. L.; Torrecillas, A.; Leon, A. and Ruiz-Sanchez, M. C. (1987). Biochemical indicators of the water stress in maize seedlings. Biol. Plant., 29: 45.
80. Gifford, R.M., Thorne, J.H., Hitz, W.D., and Giaquinta, R.D. (1984). Crop Productivity and photo-assimilate partitioning. Science 225, 801-808.
81. Gorham, J.; McDonnell, E.; Budrevicz, E. and Wyn Jones, R. G. (1985). Salt tolerance in the Triticeae: Growth and solute accumulation in leaves of *Thinopyrum bessarabicum*. J. Exp. Bot., 36: 1021.
82. Greenway, H. (1973). Salinity, plant growth and metabolism. J. Aust. Inst. Agr. Sci., 39: 24.
83. Greenway, H. and Munns, R. (1980). Mechanisms of salt tolerance in non-halophytes, Annu. Rev. Plant Physiol., 31: 149-180.
84. Goyal, A. and Kochhar, V. K. (1988). Effect of water stress on the activity of peroxidase and LAA oxidase in the etiolated and green seedlings of Amaranthus and winged bean. Indian J. Agric. Biochem., 1: 11.

85. Gupta, S. C. and Srivastava, J. P. (1990). Effect of salt stress on morpho-physiological parameters in wheat (*Triticum aestivum* L.). Indian J. Plant Physiol., 32: 169.
86. Guy, C. L. and Carter, J. V. (1984). Characterization of partially purified glutathione reductase from cold hardened and non-hardened spinach leaf tissue. Cryobiology, 21: 454.
87. Haddad, S. and Coudret, A. (1991). Effets de l'adjonction de KCl ou de CaCl₂ sur la tolérance au NaCl chez deux cultivars de triticales (Clercal et Beagle), Can. J. Bot., 69: 2113.
88. Hall, J. L.; Harvey, D. M. R. and Rowers, T. J. (1978). Evidence for the cytoplasmic localization of betaine in leaf cells of *Suaeda maritima*. Planta, 140: 59.
89. Hanson, P. R., Riggs, T. J., Klose, S. J., and Austin, R. B. (1985). High biomass genotypes in spring barley. Journal of Agricultural Sciences 105, 73-78.
90. Harden, M.L. and Krieg, D.R. (1983). Contribution of pre-anthesis assimilates to grain fill in sorghum. Cereal Foods World, 28, 562-573.
91. Harris, D.S.; Schapaugh, W.T. and Kanemasu, E.T. (1984). Genetic diversity in soybeans for leaf canopy temperature and the association of leaf canopy temperature and yield. Crop Science, 24, 839-842.

92. Hartung, W.; Radin, J. W. and Hendrix, D. L. (1988). Absciscic acid movement into the apoplastic solution of water stressed cotton leaves. Role of apoplastic pH. *Plant Physiol.*, 86: 908.
93. Hartung, W.; Heilmerier, H; Wartinger, A.; Kettemann, I. and Schulze, E. D. (1990). Ionic and abscisic acid relationships of *Anastatica hierochuntica* under arid conditions. *Isr. J. Bot.*, 39: 373.
94. Hartung, W. and Slovik, S. (1991). Physio-chemical properties of plant growth regulators and plant: tissues determine their distribution and redistribution. *New Phytol.*, 119: 361.
95. Harvey, D. M. R.; Hall, J. L.; Flowers, T. J. and Kent, B. (1981). Quantitative ion localization within *Suaeda maritima* leaf mesophyll cells. *Planta*, 151: 555.
96. Hatfield, J.L.; Quisenberry, J.E. and Dilbeck, R.E. (1987). Use of canopy temperature to identify water conservation in cotton germplasm. *Crop Science*, 26,269-273.
97. Havaux, M. and Lannoye, R. (1985). Drought resistance of hard wheat cultivars measured by a rapid chlorophyll fluorescence test. *Journal of Agricultural Science, Cambridge*, 104, 501-504.
98. Hendry, G.A.F.; Houghton, J.D. and Brown, S.B. (1987). The degradation of chlorophyll: a biological enigma. *New Phytol* 107:255-302.

99. Hodgman, C. D. (ed.) (1952). Handbook of Chemistry and Physics, 34th ed.. Chemical Rubber Publ. Co.. Cleveland, OH, p. 2875.
100. Hollenbach, B.; Schreiber, L.; Hartung, W. And Dietz, K.J. (1997). Cadmium leads to stimulated expression of lipid transfer protein (Ltp) in barley: Implications for the involvement of LTP in wax assembly. *Planta* 203:9.
101. Hsiao, T.C. (1973). Plant responses to water stress. *Annual Review of Plant Physiology*, 24,519-570.
102. Hsiao, T.C.; O'Toole, J.C.; Yambao, E.B. and Turner, N.C. (1984). Influence of osmotic adjustment on leaf rolling and tissue death in rice (*Oryza saliva* L.). *Plant Physiology*, 75, 338-341.
103. Hubick, K.T.; Farquhar, G.D. and Shorter, R. (1986). Correlation between water-use efficiency and carbon isotope discrimination in diverse peanut (*Arachis hypogea* L.) germplasm. *Australian Journal of Plant Physiology*, 13, 803-816.
104. Hurkman, J. and Tanaka, C. K. (1987). The effects of salt on the pattern of protein synthesis in barley roots. *Plant Physiol.*, 83: 517.
105. Innes, P., and Blackwell, R. D. (1983). Some effects of leaf posture on the yield and water economy of winter wheat. *Journal of Agricultural Science* 101, 367-376.

106. Iyengar, E.R.R. and Reddy, M.P. (1997). Photosynthesis in high-salt tolerant plants. In: M. Pessarakli. (Ed.) Book of Photosynthesis. New York: Marcel Dekker: 897-909.
107. Jeschke, W. D. and Stelter, W. (1976). Measurement of longitudinal ion profiles in single roots of *Hordeum* and *Atriplex* by use of flameless atomic absorption spectroscopy. *Planta*, 128: 107.
108. Jeschke, W.D.; Peuke, A.D.; Pate, J.S. and Hartung, W. (1997). Transport, synthesis, and catabolism of abscisic acid (ABA) in intact plants of castor bean (*Ricinus communis* L.) under phosphate deficiency and moderate salinity. *J. Exp. Bot.*, 48:1737.
109. Johnson, D.A.; Richards, R.A. and Turner, N.C. (1983). Yield, water relations, gas exchange and surface reflectance of near isogenic wheat lines differing in glaucousness. *Crop Science*, 23, 318-321.
110. Jones, H.G. (1979). Visual estimation of plant water status in cereals. *Journal of Agricultural Science, Cambridge*, 92.
111. Jones, M. M.; Osmond, C. B. and Turner, N. C. (1980). Accumulation of solutes in leaves of sorghum and sunflower in response to water deficit. *Ausi. J. Plant Physiol.* P. 193.
112. Jones, M. M.; Turner, N. C. and Osmond, C. B. (1981). Mechanisms of drought resistance. *Physiology and Biochemistry of Drought Resistance in Plants*

- (L. C. Paleg and D. Aspinall, eds.). Academic Press, Australia, p. 15.
113. Jordan, W.R. and Miller, F.R. (1980). Genetic variability in sorghum root systems: implication for drought tolerance. In *Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress*, ed. N.C. Turner and P.J. Kramer, pp. 383-400. New York: Wiley Inter Science.
114. Jordan, W.R.; Douglas, P.R. Jr and Shouse, P.J. (1983). Strategies for crop improvement for drought-prone regions. *Agricultural Water Management*, 7, 281-299.
115. Joshi, S. S. (1984). Effect of salinity stress on organic and mineral constituents in the leaves of pigeonpea (*Cajanus cajan* L. var. C-II). *Plant Soil*. 82: 69.
116. Joshi, P.N.; Biswal, B. And Biswal, U.C. (1991). Effect of UV-A on aging of wheat leaves and role of phytochrome. *Environ Exp. Bot.* 31:267-276.
117. Jupp, A. P. and Newman, E.I. (1987). Morphological and anatomical effects of severe drought on the roots of *Lolium perenne* L., *New Phytol.*, 105: 393.
118. Katsuhara, M. and Tazawa, M. (1986). Salt tolerance in *Nitellopsis obtusa*. *Protoplasma*. 135: 155.
119. Kirby, E.J.M., (1983). Development of the cereal plant. In D.W. Wright (Editor), *the yield of cereals*. Royal Agriculture Society of England, London, pp. 1- 3.

120. Kishor, P.B.K. (1988). Effect off salt stress on callus cultures of rice (*Oryza sativa* L.) J. Exp. Bot., 39:235.
121. Klein, A. and Itai C. (1989). Is proline involved in stomata regulation of *Commelina communis* plants recovering from salinity stress. *Physiol. Plant*.
122. Krishnamurthy, R.; Anbazhagan, M. and Bhagwat, K. A. (1988). Effect of salinity on the concentration of nitrogenous compounds in rice cultivars. *Oryza*. 25: 34.
123. Kramer, P. J. (1983). *Water Relations of Plants*. Academic Press, Orlando.
124. Kumar, P. K. and Singh, R. A. (1991). Germination and metabolism in susceptible and tolerant mung bean genotypes under moisture stress. *Indian J. Plant Physiol.*, 34: 267.
125. Kumar, D., Sharma, S. C., and Gupta, S. C. (1991). Correlation and path studies in wheat under normal and saline conditions. *Wheat Information service*. 72: 35-41.
126. Kyle, D. J.; Osmond, C. B. and Arntzen, C. J. (1987). *Photoinhibition*, Elsevier, Amsterdam.
127. Langmeier, M.; Ginsburg, S. and Matile, P. (1993). Chlorophyll breakdown in senescent leaves: demonstration of Mg-dechelataase activity. *Physiol. Plant* 89:347-353.
128. Larther, F.; Huq S. M. I.; Gerant-Sauvage, D.. and Imamu-Hug, S. M. (1987). Salt sensitivity in legumes

- during the early stages of development. Coll. INRA, 37: 181.
129. Leipner, J.; Fracheboud, Y. and Stamp, P. (1997). Acclimation by sub optimal growth temperature di-photooxidative damage in maize leaves. *Plant Cell Environ.* 20:366-372.
130. Levitt, J. (1980). Responses of Plants to Environmental Stress. 2nd ed. Academic Press, New York.
131. Levitt, J. (1980). Responses of Plants to Environmental Stresses, Vol. II, Water, Salt and Other Stresses, Academic Press, New York.
132. Lin, C. Y.; Roberts, J. K. and Key, J. L. (1984). Acquisition of thermo tolerance in soybean seedlings. *Plant Physiol.*, 74: 152.
133. Lone, M.I.; Kueh, J. S. H.; Wyn Jones, R. G. and Bright, S. W. J. (1987). Influence of proline and Glycine betaine on salt tolerance cultured barley embryos. *J. Exp. Bot.* 38: 479.
134. Lu, Z. X.; Jing, F. X. and Liu, Z. S. (1989). The influence of NaCl on germination percentages and proline contents of wheat of various salt resistance. *Nanjing Daxue Xuebao Ziron Kexue.* 25: 139.
135. Maathuis, F. J. M. and Prins, H. B. A. (1991). Patch-clamp studies in cells membranes of higher plants. *Acta Bot. NeerL.* 40: 197.

136. Maas, E. V. and Hoffman, G. J. (1977). Crop salt tolerance-current assessment. J. Irrig. Drainage Div., ASCE (IR2): 115-134.
137. Maas, E. V. and Grieve, C. M. (1992). Salt tolerance of plants at different stages of growth . Proc . Int. Conf. on Current Developments of Salinity and Drought Tolerance of Plants . January 7-11. 1990. Tando Jam . Pakistan (In press).
138. Manetas, J.; Petropoulou, J. and Karabourniotis, G. (1986). Compatible solutes and their effects on PEP carboxylase of C₄ halophytes, Plant Cell Environ., 9: 145.
139. Marschner, H.; Kylin, A. and Kuiper, P. J. C. (1981). Differences in salt tolerance of three sugar beet genotypes. Physiol. Plant., 51: 234-238.
140. McCree, K.J.; Kallsen. C.E. and Richardson, S.G. (1984). Carbon balance of sorghum plants during osmotic adjustment to water stress. Plant Physiology, 76,898-902.
141. McCree, K.J. and Richardson, S.G. (1987). Stomatal closure vs. osmotic adjustment: a comparison of stress responses. Crop Science, 27, 539-543.
142. McMichael, B. L. and Elmore, C. D. (1977). Proline accumulation in water stressed cotton leaves. Crop Sci.. 17: 905.

143. McGuire, P. E. and Dvorak, J. (1981). High salt tolerance potential in wheat grasses. *Crop Sci.*, 21:702-705.
144. Meiri, A. (1984). Plant response to salinity: Experimental methodology and application to the field, *Soil Salinity Under Irrigation, Processes and Management, Ecological Studies No. 51* (I. Shainberg and J. Shalhevet, eds.). Springer-Verlag, Berlin, pp. 284-297.
145. Meiri, A. and Plaut, Z. (1985). Crop production and management under saline conditions. *Plant Soil*, 89: 253-271.
146. Mennen, H.; Jacoby, B. and Marschner, H. (1990). Is sodium proton antiporter ubiquitous in plant cells? *J. Plant. Physiol.*, 137: 180.
147. Mittal, R. and Dubey, R. S. (1991). Behavior of peroxidases in rice: Changes in enzyme activity and isoforms in relation to salt tolerance. *Plant Physiol. Biochem.*, 29: 31.
148. Mofiah, A. E. and Michel, B. E. (1987). The effect of sodium chloride on solute potential and proline accumulation in soybean leaves. *Plant Physiol.*, 83: 238.
149. Morgan, J.M. (1983). Osmoregulation as a selection criterion for drought tolerance in wheat. *Australian Journal of Agricultural Research*, 34,607-14.

150. Morgan, J. M. (1984). Osmoregulation and water stress in higher plants. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 35: 299.
151. Morgan, J.M. (1984). Osmoregulation and water stress in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology*, 35, 299-319.
152. Morgan, M.J. and Condon, A.G. (1986). Water-use, grain yield and osmoregulation in wheat. *Australian Journal of Plant Physiology*, 13, 523-32.
153. Murumkar, C. V. and Chavan, P. D. (1986). Influence of salt stress on biochemical processes in chickpea (*Cicer arietinum* L.). *Plant Soil*, 96: 439.
154. Naidu, B. P.; Paleg, L. G.; Aspinall, D.; Jennings, A. C. and Jones, G. P. (1990). Rate of imposition of water stress alters the accumulation of nitrogen containing solutes by wheat seedlings. *Aust. J. Plant Physiol.*, 17: 377.
155. Na'trova', Z., and Na'tr, L.(1993).Limitation of kernel yield by the size of conducting tissue in winter wheat varieties. *Field Crops Research* 31,121-130.
156. Nieman, R. H. and Shannon, M. C. (1976). Screening plants for salinity tolerance, *Plant Adaptation to Mineral Stress in Problem Soils* (M. J. Wright, ed.), Cornell University Press, and Ithaca.
157. Nir, I.; Poljakoff-Mayber, A. and Klein, S. (1971). The effect of water stress on mitochondria of root cells, *Plant Physiol.*, 45: 173.

158. Noble, C. L.; Halloram, G. M. and West, D. W. (1984). Identification and selection for salt tolerance in lucerne (*Medicago saliva* L.). Aust. J. Agric. Res., 35: 239-252.
159. Nobel, P. S. (1992). Achievable productivities of certain CAM plants: Basis for high values compared with C₃ and C₄ plants, New Phytol., 119: 183.
160. Ouzounidou, G.; Moustakas, M. and Strasser, R.J. (1997). Site of action of copper in the photosynthetic apparatus of maize leaves: kinetic analysis of chlorophyll fluorescence, oxygen evolution, absorption changes and thermal dissipation as monitored by photoacoustic signals. Aust. J. Plant Physiol., 24:81-90.
161. Owonubi, J.J. and Kanemasu, E.T. (1982). Water-use efficiency of three height isolines of sorghum. Canadian Journal of Plant Science, 62, 35-41.
162. Pajevic, S., Krstic, B., Merkulov, L., Ivezić, J., Stankovic, Z., Plesnicar, M., and Dencic, S. (1999). Photosynthetic and anatomical characteristics of flag and penultimate leaves of wheat genotypes. Journal of Genetics and Breeding (Italy). 53 (4): 285-291.
163. Pandey, R. and Ganapathy P. S. (1985). The proline enigma: NaCl-tolerant and NaCl-sensitive callus lines of *Cicer arietinum*. Plant Sci., 40: 13.
164. Pandey, U. K. and Srivastava, R. D. L. (1990). Salinity index in relation to nitrate reductase activity

- and proline accumulation in paddy genotypes. Indian J. Plant Physiol.. 32: 175.
165. Parry, A. D. and Horgan, R. (1992). Absciscic acid biosynthesis in roots. I. The identification of potential absciscic acid precursors and other carotenoids. Planta, 187: 185.
166. Passioura, J.B. (1983). Roots and drought resistance. Agricultural Water Management, 1, 265-280.
167. Paul, M. J. and Cockburn, W. (1989). Pinitol, a compatible solute in (*Mesembryanthemum crystallinum* L.). J. Exp. Bot., 40: 1093.
168. Perry, M.W., and D'Antuono, M.F.(1989). Yield improvement and associated characteristics of some Australian spring wheat cultivars introduced between 1860 and 1982. Australian Journal of Agriculture Research 40,457-472.
169. Peuke, A.D.; Jeschke, W.D.; Hartung, W. (1994). The uptake and flow of C, N and ions between roots and shoots in *Ricinus communis* L. III. Long distance transport of absciscic acid depending on nitrogen nutrition and salt stress. J Exp Bot 45:741.
170. Pollak, G. and Waisel, Y. (1970). Salt secretion in *Aeluropus litoralis* (Willd.) Parl., Ann. Bot., 34: 879.
171. Prabha, C. Arora, Y. K. and Wagle, D. S. (1985). Phospholipids of wheat chloroplasts and its membranes under water stress. Plant Sci., 38: 13.

172. Quisenberry, J.E.; Cartwright, G.B. and McMichael, B.L. (1984). Genetic relationship between turgor maintenance and growth in cotton germplasm. *Crop Science*, 24, 479-482.
173. Rabe, E. (1990). Stress physiology: The functional significance of the accumulation of nitrogen-containing compounds. *J. Hon. Sci.*, 65: 231.
174. Radin, J. W. (1984). Stomatal responses to water stress and ABA in phosphorus deficient cotton plants. *Plant Physiol.*, 76: 392.
175. Ramagopal, S. (1986). Protein synthesis in maize callus exposed to NaCl and mannitol. *Plant Cell Rep.*, 5: 430.
176. Rani, M. (1988). Influence of salinity on metabolic status of proteins and amino acids during germination and early seedling stages of rice. Ph.D. thesis submitted to Banaras Hindu University, India, pp. 180-199.
177. Ratner, A. and Jacoby, B. (1976). Effect of K^+ , its counter anion, and pH on sodium efflux from barley root tips. *J. Exp. Bot.*, 27: 843.
178. Rawson, H. M.; Richards, R. A. and Munns, R. (1988). An examination of selection criteria for salt tolerance in wheat, barley, and triticale genotypes. *Aust. J. Agric. Res.*, 39: 759-772.
179. Reed, R. H.; Collins, J. C. and Russek, G. (1981). The effects of salinity upon ion content and ion

- transport of the marine red alga (*Porphyra purpurea*) (Roth) C.Ag., J. Exp. Bot., 32: 347.
180. Rees, D., Sayre, K., Acevedo, E., Nava - Sanchez, T., Lu, Z., Zeiger, E., and Limon, A. (1993). Canopy temperature of wheat: Relationships with yield and potential as a technique for early generation selection. Wheat Special Rep. No. 10. (CIMMYT: Mexico, DF).
181. Reynolds, M.P., Balota, M., Delgado, M.I.B., Amani, I., and Fischer, R.A.(1994). Physiological and morphological traits associated with spring wheat yield under hot, irrigated conditions. Australian Journal of Plant Physiology 21,717-730.
182. Riazi, A.; Matsuda, K. and Arslan, A. (1985). Water stress induced changes in concentration of proline and other solutes in growing regions of young barley leaves. J. Exp. Bot.. 36: 1716.
183. Ricard, B.; Rivoal, J.; Spiteri, A. and Pradet, A. (1991). Anaerobic stress induces the transcription and translation of sucrose synthase in rice. Plant Physiol., 95: 669.
184. Richards, R. A.; Denett C. W.; Qualset, C. O.; Edstein, E.; Norlyn, J. D. and Winslow, M. D. (1987). Variation in yield of grain and biomass in wheat, barley and triticale in a salt-affected field, Field Crops Res., 15: 277.

185. Richards, R.A. (1988). A tiller inhibition gene in wheat and its effect on plant growth. *Australian Journal of Agricultural Research* 39,749-757.
186. Richards, R.A.(1996b). Increasing yield potential in wheat - source and sink limitations. In *Increasing yield potential in wheat: Breaking The Barriers* (Eds. M.P. Reynolds, S. Rajarm, and A. McNab), pp.134 - 149.(CIMMYT : Mexico, DF) .
187. Rosenow, D.T.; Quisenberry. J.E. and Wendt, C.W. (1983). Drought tolerant sorghum and cotton germplasm. *Agricultural Water Management*. 1, 207-222.
188. Rumbaugh, M.D.; Asay, K.H. and Johnson, D.A. (1984). Influence of drought stress on genetic variances of alfalfa and wheatgrass seedlings. *Crop Science*, 24, 297-302.
189. Rush, D. W. and Epstein, E. (1981). Breeding and selection for salt tolerance by the incorporation of wild germplasm into a domestic tomato. *J. Am. Soc. Hon. Sci.*, 106: 699-704.
190. Rush, D. W. and Epstein, E. (1981). Comparative studies on the sodium, potassium and chloride relations of a wild halophytic and a domestic salt-sensitive tomato species. *Plant Physiol.* 68: 1308-1313.
191. Salisbury, F. B. and Ross, C. B. (1992). *Plant Physiology*. 4th ed., Wadsworth. Inc. Belmont, CA, p. 45.

192. Sambo, E. Y. and Ashton, M. J. (1985). Evidence for osmotic adjustment in *Phalaris tuberosa* L. cvv. Australian and Siroso. Aust. J. Plant ysiol., 12: 481-486.
193. Satakopan, V. N. and Rajendran, L. (1989). Changes in proline levels in germinating groundnut seeds under different stress conditions. Current Res., 18: 8.
194. Savin, R., and Slafer, G.A.(1991). Shading effects on the yield of an Argentinian Wheat cultivar. Journal of Agricultural Science 116,1-7.
195. Schachtman, D. P.; Tyerman, S. D. and Terry, B. R. (1991). The K^+/Na^+ selectivity of a cation channel in the plasma membrane of root cells does not differ in salt-tolerant and salt-sensitive wheat species. Plant Physiol. 97: 598.
196. Scholander, P. F.; Hammel, H. I.; Hemmingsen, E. A. and Garey, W. (1962). Salt balance in mangroves. Plant Physiol., 37: 722.
197. Schulze, E. D. (1991). Water and nutrient interactions with plant water stress. Response of Plants to Multiple Stresses (H. A. Mooney, W. E. Winner, and E. J. Pell. eds.). Academic Press. San Diego, p. 89.
198. Schoefs, B. (1994). Etude spectroscopique des complexes protochlorophyllide-proteine et de leurs n iiiijb " mations a la lumiere dans les feuilles a divers stades de leur developpement. PhD dissertation. Oiversite de Liege, Belgium.

199. Shah, S. H.; Wainwright, S. J. and Merrett, M. J. (1990). The interaction of sodium and calcium chlorides and light on growth, potassium nutrition and proline accumulation in callus cultures of (*Medicago saliva* L.). New Phytol., 116: 37.
200. Shannon, M. C. (1984). Breeding, selection, and the genetics of salt tolerance, Salinity Tolerance in Plants: Strategies for Crop Improvement (R. C. Staples and G. H. Toenniessen, eds.), John Wiley and Sons, New York, pp. 231-254.
201. Shannon, M. C. (1985). Principles and strategies in breeding for higher salt tolerance, Plant Soil. 89: 227-241.
202. Sharma, K. D.; Datta, K. S. and Varma, S. K. (1990). Effect of chloride and sulphate types of salinity on some metabolic drifts in chickpea (*Cicer arietinum* L.). Indian J. Exp. Biol., 28: 890.
203. Sharp, R. E.; Silk, W. K. and Hsaio, T. C. (1988). Growth of primary maize roots at low water potential. I. Spatial distribution of expansive growth. Plant Physiol., 87: 50.
204. Sharp, R. E. (1990). Comparative sensitivity of root and shoot growth at low water potential. BSPGR Monogr, 21: 29.
205. Siddique, K.H.M., Kirby, E.J.M., Perry M.W., Kaesehagen D., and stern W.R.(1989). Variation in spikelet initiation and ear development of old and

- modern. Australian wheat varieties. Field Crops Research 20,113-128.
206. Siefermann, D. (1990). Kinetic studies in the xanthophyll cycle of (*Lemna gibba* L.) influence of photosyn-Ehetic oxygen and supplied reductor. In: G. Forti, M. Avron, A. Melandri, eds. Proceedings of the 2nd International Congress on Photosynthetic Research. The Hague: Junk: 629-635.
207. Siefermann-Harms, D. (1990). Chlorophyll, Carotenoids and the activity of the xanthophyll cycle. Pollut. 68:293-303.
208. Singal, H. R.; Sheoran, I. S. and Singh, R. (1985). Effect of water on photosynthesis and in vitro activity of the per cycle enzymes in pigeonpea (*Cajanus cajan* L.). Photosynthetic Res., 7: 69.
209. Simmons, S.R., 1987. Growth, development, and physiology. In E.G. Heyne (Editor), wheat and wheat improvement. Agron. Series No.13, Second Edition, American Society of Agronomy, Madison, WI, pp. 77-113.
210. Singh, N.K.; Bracker, C. A.; Hasegawa, P. M.; Handa, A. K.. S. and Buckel, M. A. (1987). Hermodson, E. Pfankoch. F. E. Regnier. and R. A. Bressan, Characterization of osmotin. a thoumatin-like protein associated with osmotic adaptation in plant cells. Plant Physiol., 85: 529.

211. Slafer, G.A. and Andrade, F.H. (1991). Changes in physiological attributes of the dry matter economy of bread wheat (*Triticum aestivum*) through genetic improvement of grain yield potential at different regions of the world. A review. *Euphytica* 58,37-49.
212. Slafer, G.A. and Miralles, D.J. (1993). Fruiting efficiency in three bread wheat (*Triticum aestivum*) cultivars released at different areas. Number of grains per spike and grain weight. *Journal of Agronomy and Crop Science* 168,191-200.
213. Slafer, G. A., Satorre, E. H., and Andrade, F. H. (1993). Increases in grain yield in bread wheat from breeding and associated physiological changes. In G. A. Slafer (Editor), *Genetic Improvement of Field Crops*. Marcel Dekker, Inc., New York, pp. 1-68.
214. Slafer, G.A. and Rawson, H.M. (1996). Responses to photoperiod change with phenophase and temperature during wheat development. *Field Crops Research*, 46,1-13.
215. Slafer, G.A. (1996). Differences in phasic development rate amongst wheat cultivars independent of responses to photoperiod and vernalization. A viewpoint of the intrinsic earliness hypothesis. *Journal of Agricultural Science* 126,403-419.
216. Slovik, S. and Hartung, W. (1995). Compartmental distribution and redistribution of abscisic acid in intact leaves. *Planta*, 187: 37.

217. Slovik, S.; Daeter, W. and Hartung, W. (1995). Compartmental redistribution and long distance transport of abscisic acid (ABA) in plants as influenced by environmental changes in the rhizosphere. A biomathematical model. J Exp Bot 46:881.
218. Sobrado, M.A. (1987). Leaf rolling-a visual estimate of water deficit in corn (*Zea mays* L.). Maydica. 32, 9-18.
219. Sobrado, M.A. and Turner, N.C. (1983). Influence of water deficits on the water relations characteristics and productivity of wild and cultivated sunflowers. Australian Journal of Plant Physiology, 10, 195-203.
220. Soldatini, G. F. and Giannini, A. (1985). The effect of water and salt stress on the fixation of CO₂ and on amino acid metabolism in seedlings of corn (*Zea mays* L.). Agrochimica, 29: 74.
221. Srivastava, J. P.; Gupta, S. C.; Lal, P. ; Murala, R. N. and Kumar, A. (1988). Effect of salt stress on physiological and biochemical parameters of wheat. Ann. Arid Zone, 2: 197.
222. Stewart, G. R. and Lee, J. A. (1974). The role of Proline accumulation in halophytes. Plania, 120:279.
223. Stewart, C. R. and Voetberg, G. (1985). Relationship between stress induced ABA and proline accumulation and ABA induced proline accumulation in excised barley leaves. Plant Physiol., 79: 24.

224. Storey, R. and Wyn Jones, R. G. (1997). Quaternary ammonium compounds in plants in relation to salt resistance. *Photochemistry*, 16: 447.
225. Tester, M. (1990). Plant ion channels: Whole-cell and single channel studies. *New Phytol.* 114: 305.
226. Thomas, H.; Bortlik, K.; Rentsch, D.; Schellenberg, M. and Matile, P. (1989). Catabolism of chlorophyll in vivo: significance of polar chlorophyll catabolites in a non-yellowing senescence mutant of *Festuca pratensis* Huds. *New Phytol.* 111:3-8.
227. Tipirdamaz, R. and Cakirlar, H. (1990). Effects of water and salinity stresses on relative water content, proline and betaine composition in two varieties of wheat plants (*Triticum aestivum* L.) Cultivated in Turkey. *Doga Biyol. Serisi.* 14: 124.
228. Trejo, C. L. and Davies, W. J. (1991). Drought induced closure of *Phaseolus vulgaris* stomata precedes leaf water deficit and any increase in xylem ABA concentration. *J. Exp. Bot.*, 42: 1507.
229. Varma, S.K. (1980). Specific ion effects on the accumulation of abscisic acid in wheat, *J. Plant. Nutr* 2:537.
230. Vierling, V. C. (1991). The roles of heat shock proteins in plants, *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 42: 579.
231. Waddington, S.R., Ranson, J.K., Osmanzai, M., and Saunders, D.A. (1986). Improvement in the yield

- potential of bread wheat adapted to northwest Mexico. Crop Science 26,698-703.
232. Watanabe, N., Evans, J.R., and Chow, W.S.(1994).Changes in the photosynthetic properties of Australian wheat cultivars over the last century. Australian Journal of Plant Physiology 21,169-183.
233. Weinberg, R.; Lerner, H. R. and Poljakoff-Mayber, A. (1984). Changes in growth and water-soluble solute concentrations in Sorghum bicolor stressed with sodium and potassium salts. Physiol. Plant., 62: 472.
234. Witkowski, E. T. F. and Lament B. B. (1991). Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. Oecologia, 88: 486.
235. Wolf, O.; Jeschke, W. D. and Hartung, W. (1990). Long distance transport of abscisic acid in salt stressed *Lupinus albus* plants. J. Exp. Bot.. 41: 593.
236. Wyn Jones, R. G.; Storey, R.; Leigh, R. A.; Ahmad, N. and Pollard A. (1977). A hypothesis on cytoplasmic osmoregulation. Regulation of Cell Membrane Activities in Plants (E. Marre and O. Ciferri, eds.), Elsevier/North-Holland. Amsterdam, p. 112.
237. Yasseen, B. T.; Shihab, E. M. and Yahya, R. A. (1989). Cytological and physiological studies on the effect of sodium chloride on growth processes and proline accumulation in the germinating seeds of barley. Mesopotamia J. Agric. 21: 237.

238. Yeo, A. R. and Flowers, T. J. (1986). Ion transport in *Suaeda maritima*: Its relation to growth and implications for the pathway of radial transport of ions across the roots. J. Exp. Bot. 37: 143.
239. Zhang, J. and Davies, W. J. (1989). Increased synthesis of ABA in partially dehydrated root tips and ABA transport from root to leaves. J. Exp. Bot., 38: 2015.
240. Zilberstein, M.; Blum. A. and Eyal, Z. (1985). Chemical desiccation as a simulator of post-anthesis speckled leaf blotch stress. Phytopathology, 75, 226-230.

المقومون العلميون

أ.د. حسن عزام أ.د. محمود صبوح أ.د. مخلص شاهرلي

المدقق اللغوي

د. فاتن كوكة

حقوق الطبع والنشر والترجمة محفوظة لمديرية الكتب والمطبوعات
الجامعية.

Damascus University

Faculty of Agriculture

**Physiology of Field Crops
(Theory)**

Prof. Dr. Ayman Shehada AL-Ouda

Dr. Ma'amoon Khaity

Dr. Reema Rabah Nasser

Damascus University

2014 – 2015

