للتحمل. وقد قدرت درجة توريث الصفة كما يلى:

طريقة حساب درجة التوريث	اختبار التسرب الأيونى	اختبار اختزال النترازوليم
١- انحدار الآباء ونسلهم Parent-offspring regression and correlation	٠,٣٢-٠,٣٨ (منخفضة نسبيًا)	٠,٥٠-٠,٦٥ (متوسطة)
٢- درجة التوريث المتحققة Realized heritability على أساس ١٥٪ شدة انتخاب	٠,٢٧-٠,٤٧ (منخفضة إلى متوسطة)	٠,٤٩-٠,٦٤ (متوسطة إلى عالية)

يتبين مما تقدم إمكان الاستعانة باختبار اختزال النترات فى تحقيق تقدم ملموس فى الانتخاب لصفة التحمل، وربما كان من المفيد زيادة عدد المكررات أثناء الانتخاب عند الاستعانة باختبار التسرب الأيونى لأجل الحد من التأثيرات البيئية على الصفة (Ibrahim & Quick ٢٠٠١).

جهود التربية لتحمل الحرارة العالية

لقد وجدت اختلافات وراثية فى القدرة على تحمل الحرارة العالية بين أصناف عديد من المحاصيل، منها: السورجم، والذرة، وفول الصويا، والشوفان، وغيرها. وكان التقييم فى معظم الحالات يرتبط بالقدرة الإنتاجية العالية تحت ظروف الحرارة العالية، وهو الهدف النهائى من التربية فى هذا المجال. ولكن تحقيق تقدم مستمر فى هذا الأمر يتطلب دراسة الأساس الفسيولوجى لتحمل الحرارة العالية، ليمكن الجمع بين مصادر الصفة — التى تختلف فى أساسها الفسيولوجى — فى تركيب وراثى واحد.

ونستعرض — فيما يلى — الجهود التى أجريت فى مجال التربية لتحمل الحرارة المرتفعة — فى عدد من المحاصيل الزراعية — سواء ما يتعلق منها بطرق التقييم المستخدمة، أم بالأساس الفسيولوجى للصفة، أم بمصادرها، أم بوراثتها. ونقدم هذا العرض — كما سبق أن قدمناه بالنسبة لجهود التربية لتحمل الحرارة المنخفضة — فى المجالات الثلاثة لهذا الموضوع، وهى: إنبات البذور، ونمو النباتات، وعقد الثمار.

إنبات البذور والنمو النباتى

تربية الطماطم

تختلف أصناف وسلالات الطماطم فى قدرة بذورها على الإنبات فى درجات الحرارة المرتفعة؛ كما يوجد ارتباط بين القدرة على الإنبات فى كل من درجات الحرارة المرتفعة والمنخفضة. وتتضح هاتان الحقيقتان فى جدول (٥-٢)، الذى يبين استجابة ١١ صنفًا وسلالة من الطماطم لمعاملة الإنبات على حرارة ٣٥°م لمدة خمسة أيام. علمًا بأن ثمانى من هذه السلالات كانت تعرف سلفًا — بقدرتها على الإنبات فى الحرارة المنخفضة. ويتضح من نتائج الدراسة أن سبعًا من هذه السلالات كانت — كذلك — قادرة على الإنبات فى درجة الحرارة المرتفعة (Berry ١٩٦٩). ويمكن أن يضاف إلى هذه القائمة السلالة P.I. 341984 التى تتميز بالقدرة على الإنبات فى درجات الحرارة المنخفضة والمرتفعة على حد سواء (عن Kaname وآخرين ١٩٦٩).

جدول (٥-٢): تأثير معاملة استنبات البذور لمدة خمسة أيام على حرارة ٣٥°م على إنبات بذور بعض أنواع وسلالات الطماطم، التى تتفاوت فى قدرتها على الإنبات فى درجات الحرارة المنخفضة.

الصنف أو السلالة(أ)	الإنبات (%)(ب)
U.A.I. 67-17-1(*)	٨٥ أ
U.A.I. 67-15-1(*)	٦٨ ب
U.A.I. 67-26-1(*)	٥٤ ب
Fireball	٤٨ ب
P.I. 174261 (*)	٤٦ ب جـ
U.A.I. 67-18-1(*)	٤٦ ب جـ
Cold Set (*)	٤٥ ب جـ
P.I. 263713 (*)	٣٣ د
Heinz 1350 (*)	صفر هـ
Campbell	صفر هـ
Early Fireball	صفر هـ

(أ) تعرف السلالات المميزة بعلامة (*) بقدرتها على الإنبات فى درجة الحرارة المنخفضة.

(ب) السلالات التى تشترك فى أحد الحروف الأبجدية لا تختلف عن بعضها - جوهريًا - فى نسبة الإنبات.

وفى دراسة أخرى على ١١ صنفًا وسلالة من الطماطم .. درس Coons وآخرون (١٩٨٩) تأثير معاملة استنبات البذور على درجة حرارة ثابتة مقدارها ٢٥، أو ٣٠، أو ٣٥، أو ٤٠°م، أو درجة حرارة متغيرة كل ١٢ ساعة بنظام حرارى ٢٥/٤٠، أو ٣٠/٤٠، أو ٣٥/٤٠°م. وقد وجد الباحثون أن أفضل إنبات على حرارة ثابتة مقدارها ٤٠°م كان فى السلالات Nema 1200، و P28693، و UC-28-L، بينما كان أفضل إنبات على حرارة متغيرة بنظام ٣٥/٤٠°م فى السلالات P28693، و P28793، و UC 28-L. وقد تحسن إنبات بذور مختلف السلالات كثيرًا لمجرد خفض الحرارة بمقدار ١٠ أو ١٥°م لمدة ١٢ ساعة كل ٢٤ ساعة، مقارنة بالإنبات على حرارة ثابتة مقدارها ٤٠°م.

تربية الفلفل

تتفاوت أصناف الفلفل التجارية التابعة للنوع *C. annuum* فى قدرة بذورها على الإنبات فى درجات الحرارة المرتفعة؛ فقد وجد Coons وآخرون (١٩٨٩) أن أصناف الفلفل تتباين فى هذه الخاصية عندما يكون الإنبات على حرارة ثابتة مقدارها ٣٥°م، وكان أكثرها قدرة على الإنبات عند هذه الدرجة الصنفين Mercury، و Yolo Wonder B، وبالمقارنة .. فإن إنبات جميع الأصناف كان جيدًا على درجتى الحرارة ٢٥، و ٣٥°م، وسيئًا عند ٤٠°م، بينما كان إنبات جميع الأصناف وسطًا عند حرارة متغيرة مقدارها ٢٥/٤٠°م (نهارًا/ليلاً)، وانخفض — تدريجيًا — بارتفاع حرارة الليل إلى ٣٠ و ٣٥°م. وقد أوضحت اختبارات التترازوليم Tetrazolium Tests أن نسبة عالية من البذور التى لم تنبت فى الحرارة العالية (٤٠°م) كانت حيويتها مازالت عالية بعد انتهاء الاختبار.

تربية الخس

تُعد الحرارة القصوى التى يتوقف بعدها إنبات بذور الخس صفة وراثية، وهى تتأثر بالعوامل البيئية، مثل درجة الحرارة والفترة الضوئية خلال فترة نضج البذور والفترة

الضوئية عند الإنبات. ويتطلب حدوث تثبيط حرارى للإنبات thermoinhibition وجود الإندوسبرم المحيط بالجنين كاملاً، ولا يشترط لذلك وجود الغلاف الخارجى للبذرة أو البيريكارب.

ومن الناحية الفسيولوجية فإنه يبدو أن الحرارة القصوى لإنبات بذور الخس تتحدد أساسًا من خلال تفاعلات بين الجبريللينات وحامض الأبسيسك، وتنظيم تمثيلها وتحللها بواسطة الفيتوكروم. ونجد أن بذور الطفرتين aba1، و aba3 من *Arabidopsis thaliana* اللتان ينقصهما حامض الأبسيسك — تنبت بذورهما فى حرارة أعلى بكثير من الحرارة المثلى للإنبات؛ مما يؤيد وجود دور رئيسى لحامض الأبسيسك فى آلية تثبيط الإنبات الحرارى.

ونجد فى الخس أن محتوى البذور من حامض الأبسيسك يرتفع ويبقى عاليًا عند تشرب البذور بالماء فى الحرارة العالية، ولكنه ينخفض سريعًا حينما يكون التشرب بالماء فى حرارة مثلى للإنبات. ومن المعروف أن الجبريللينات تُحفِّز هدم حامض الأبسيسك؛ وبذا فهى تزيد من الحرارة القصوى التى يمكن أن يحدث معها الإنبات. كذلك فإن المعاملة بالإثيلين تحفز إنبات البذور فى الحرارة العالية، كما يكون إنتاج الإثيلين داخليًا أعلى فى البذور القادرة على الإنبات فى الحرارة العالية (عن Argyris وآخرين ٢٠١١).

ولقد أمكن التعرف على جين رئيسى لتحمل الإنبات فى الحرارة العالية، أُعطى الرمز Htg6.1، يعمل بالتوافق مع الجين LsNCED4 المنظم الرئيسى فى مسار تمثيل حامض الأبسيسك، ووجد أن تعبير هذا الجين الأخير ومحتوى البذور من حامض الأبسيسك يرتبطان عكسيًا مع الحرارة القصوى التى يمكن أن تنبت عندها البذور.

ومن تلقيح بين الصنف Salinas من *Lactuca sativa* والسلالة UC96US23 من *L. serriola* أمكن وضع خريطة كروموسومية لجينات تشفر لبروتينات ذى علاقة بالإنبات أو السكون، كان منها مناطق كروموسومية تحتوى على QTLs تُصاحب الاحتياجات

الحرارية والضوئية للإنبات، وخاصة الجين LsNCED4 المنظم للحرارة فى مسار تمثيل حامض الأبسيسك (المثبط للإنبات)، الذى وجد أنه يقع فى مركز الـ QTLs للقدرة على الإنبات فى الحرارة العالية Htg6.1، والذى حصل عليه من UC96US23. ويستفاد من الدراسة أن LsNCED4 هو الجين المسئول عن الشكل الظاهرى للجين Htg6.1، وأن نقص تمثيل حامض الأبسيسك فى الحرارة العالية أثناء تشرب البذور بالماء هو عامل رئيسى مسئول عن تحمل الحرارة العالية للإنبات فى بذور UC96US23 (Argyris وآخرون ٢٠١١).

تربية البطاطس

قيم Reynolds & Ewing (١٩٨٩) ١١٩ سلالة — تنتمى إلى ٥٩ نوعًا تكون درنات من الجنس *Solanum* لتحمل الحرارة العالية. درست فى البداية قدرة السلالات على تكوين نمو خضرى قوى فى حرارة ٣٠–٤٠°م مع تعريضها لفترة ضوئية طويلة مدتها ١٨ ساعة يوميًا لمنع تكوين الدرنات. وتلا ذلك اختبار السلالات التى أعطت نموًا خضريًا قويًا تحت هذه الظروف للقدرة على إنتاج الدرنات فى نفس ظروف الحرارة العالية (٣٠–٤٠°م)، ولكن مع تعريضها لفترة إضاءة قصيرة. وبرغم تباين السلالات فى إنتاجها للدرنات تحت هذه الظروف .. فإن عددًا قليلاً منها — ينتمى لأنواع قليلة — أنتج درنات بانتظام فى حرارة ٣٠–٤٠°م.

تربية الكرنب

قورن ثبات الأغشية البروتوبلازمية والكلوروفيل والبناء الضوئى فى الحرارة العالية فى صنفى الكرنب: المتحمل للحرارة Sousyu والحساس YR Kinshun، ووجد أن الحرارة العالية (٥٠°م) أحدثت أضرارًا أكبر نسبيًا وانخفاضًا فى قيم فلورة الكلوروفيل فى الصنف الحساس عما فى الصنف المتحمل، خاصة عندما لم تُعرَّض النباتات لمعاملة تقسية لمدة ٢٤ ساعة قبل إجراء القياسات. ولقد أدت التقسية على ٣٠–٣٥°م إلى تحسين الثبات الحرارى للأغشية البروتوبلازمية وفلورة الكلوروفيل، وانقصت المحتوى الكلوروفيلى —

ومن ثم معدل البناء الضوئى — فى الصنف YR Kinshun. هذا بينما كان تأثر المحتوى الكلوروفيلى وفلورة الكلوروفيل لكل من معاملة الأقلمة ومعاملة الشدّ الحرارى فى الصنف المتحمل Sousyu أقل نسبيًّا مما حدث فى الصنف الحساس. وعلى الرغم من تأثر معدل البناء الضوئى سلبيًّا بمعاملة الشدّ الحرارى (٥٠°م) فى كلا الصنفين، فإن Sousyu كان أقل تأثرًا. وكل هذه العوامل — درجة الثبات الأكبر لكل من الأغشية البروتوبلازمية وفلورة الكلوروفيل والمعدل الأعلى للبناء الضوئى، خاصة فى ظروف عدم التقسية — يجعل الصنف Sousyu أكثر قدرة على تحمل الحرارة العالية عن الصنف YR Kinshun (Chauhan & Senboku ١٩٩٦).

تربية الكرنب الصينى

يقصد بالقدرة على تحمل درجات الحرارة المرتفعة فى الكرنب الصنيى إمكان إنتاج رؤوس مندمجة فى ظروف لا يقل فيها متوسط الحرارة الشهرى عن ٢٥°م. وقد أوضحت الدراسات الوراثية أن القدرة على تحمل درجات الحرارة العالية — فى الكرنب الصينى — صفة مندلية بسيطة ومتنحية (Opena & Lo ١٩٧٩). كما وجد ارتباط بين القدرة على تحمل الحرارة العالية والقابلية للتعرض للإزهار المبكر (Ryder ١٩٧٩).

إن تكوين الرؤوس يبدأ بين مرحلتى نمو الورقتين الحقيقيتين الثامنة والعاشرة إذا كانت الحرارة منخفضة (أقل من ٢٥°م)، أو إذا كانت الأصناف مقاومة للحرارة. وتتكون الرؤوس نتيجة للاستمرار فى تكوين أوراق جديدة. ويعد احتفاظ الأوراق بنضارتها وامتلاء خلاياها بالرطوبة (leaf turgidity) شرطًا أساسيًّا لتكوين الرؤوس. وبينما يفقد هذا الشرط فى الأصناف الحساسة للحرارة العالية .. فإن الأصناف المقاومة تبقى أوراقها نضرة تحت تلك الظروف؛ ويرجع ذلك إلى تميز تلك الأصناف بما يلى:

١- زيادة امتصاصها للماء عند بداية تكوينها للرؤوس.

٢- زيادة سمك أوراقها.

٣- زيادة درجة التوصيل الكهربائى لعصيرها الخلوى بالأوراق.

٤- زيادة محتوى أوراقها من الكلوروفيل.
٥- نقص عدد الثغور بأوراقها.

ويبدو أن العوامل السابقة تزيد من توصيل الماء إلى الأوراق واحتفاظها به فى الحرارة العالية (Kuo وآخرون ١٩٨٨).

تربية البروكولى

أمكن بالتربية تحسين إنتاج ونوعية البروكولى فى ظروف الحرارة العالية صيفًا بولاية كارولينا الجنوبية الأمريكية (Farnham & Bjorkman ٢٠١١).

تربية الفاكهة المتساقطة الأوراق

تعد احتياجات البرودة فى الفاكهة المتساقطة الأوراق من أهم الصفات فى المناطق ذات الشتاء المعتدل البرودة؛ لأنها الفترة التى يجب أن تتعرض لها النباتات لدرجة حرارة أقل من حد معين لكى تتهيأ براعمها للنمو الطبيعى بعد فترة الراحة شتاء. ويتحدد ذلك — عادة — بعدد الساعات التى يجب أن تتعرض لها الأشجار فى حرارة أقل من ٤٥°ف (٧,٢°م) خلال الفترة من أول نوفمبر إلى منتصف فبراير. ويختلف التحديد الدقيق لتلك الفترة باختلاف منطقة الزراعة.

ويؤدى عدم حصول النباتات على حاجتها من البرودة إلى ما يلى:

١- تأخير ظهور الأوراق، وظهورها بشكل غير منتظم.
٢- تشوه وعقم الأزهار، وسقوط البراعم الزهرية.
٣- نقص المحصول، وضعف نمو الأشجار إذا تأخر التوريق كثيرًا.

وتتأثر استجابة النباتات لفترة التعرض للحرارة المنخفضة بعديد من العوامل، منها ما يلى:

١- تناوب فترات من الحرارة المرتفعة مع الحرارة المنخفضة؛ الأمر الذى يضعف تأثير الحرارة المنخفضة.

٢- شدة الضوء والفترة الضوئية:

فتحتاج البراعم — التى تتكون على الأفرخ التى تنمو متأخرة فى الخريف — إلى قدر أكبر من البرودة لكسر سكونها عن تلك التى تتكون على الأفرخ التى يكتمل تكوينها عند بداية فترة التعرض للبرودة.

وقد أُنتجت أصنافًا من الفاكهة ذات احتياجات منخفضة من البرودة (low chilling requirements)، وذلك كما فى التفاح والخوخ والبلوبرى. ومن الأمثلة على ذلك أصناف التفاح Maayan، و Michal، و Shlomit التى تتراوح احتياجاتها من البرودة بين ٢٠٠، و ٣٠٠ ساعة تحت ٧°م. وقد تعددت أصناف الخوخ عالية الجودة ذات الاحتياجات المنخفضة من البرودة، وهى الصفة التى حُصِلَ عيها — أصلاً — من صنفى الخوخ Honey، و Peento اللذان يوجدان فى جنوب الصين. وقد أوضحت الدراسات الوراثية أن تلك الصفة كمية. وفى البلوبرى أمكن تربية أصنافًا تجارية ذات احتياجات منخفضة من البرودة بالتهجين بين النوع الثنائى التضاعف دائم الخضرة ذات الاحتياجات المنخفضة من البرودة *Vaccinium darrowi* والنوع السداسى التضاعف *V. ashei*، ثم التهجين مع الطرز الرباعية الشجيرية العالية highbush، أو بالتهجين — مباشرة — بين *V. darrowi* والطرز الرباعية (Stushnoff & Quamme ١٩٨٣).

وقد أمكن إنتاج أصناف من الخوخ ذات احتياجات منخفضة من البرودة، وتصلح للزراعة فى المناطق الاستوائية، وشبه الاستوائية، ومن أمثلتها: Early Amber، و Flordasun، و Flordabelle، و Flordawon، و Red Cylon، و Saharanbur (الحمادى ١٩٧٣).

وتظهر صفة احتياجات البرودة فى الجيل الأول فى حالة وسطية بين الآباء، ويكون لها توزيع مستمر فى الجيل الثانى، تظهر فيه كل الأشكال المظهرية (احتياجات البرودة)، بما فى ذلك الأشكال المظهرية للأبوين (Bowen ١٩٧١).

عقد الثمار

إن العمليات الضرورية لعقد الثمار هى:

١- إنتاج حبوب لقاح خصبة.

٢- انتقال حبوب اللقاح إلى الميسم.

٣- إنبات حبة اللقاح، ونمو الأنبوبة اللقاحية فى قلم الزهرة.

٤- إندماج نواة ذكرية مع بويضة خصبة.

ولا يعنى الإخصاب تأمين بقاء الزهرة الحديثة العقد من السقوط؛ فلو استمرت الحرارة عالية لفترة تكفى لحدوث حالة عدم توازن فى الكربوهيدرات فى الثمرة العاقدة حديثًا لأدى ذلك إلى سقوطها، ومع ذلك .. فإن أكثر مراحل العقد تأثرًا بالحرارة العالية هى إنتاج حبوب اللقاح الخصبة، وانتقالها إلى الميسم.

تأثير الحرارة العالية على عقد الثمار

تُعد أعضاء التكاثر النباتية أكثر حساسية للارتفاع فى درجة الحرارة — ولو لفترات قصيرة — خلال المراحل المبكرة للإزهار. ومن بين المحاصيل الحساسة للحرارة العالية فى عقد ثمارها: الفلفل الحلو، والفاصوليا، والذرة، والقطن، واللوبيا، والفول السودانى، وفول الصويا، والطماطم، وغيرها. ومن المعروف أن الحرارة العالية أثناء الإزهار تؤثر فى إنبات حبوب اللقاح، ونمو الأنابيب اللقاحية، والإخصاب، وعقد الثمار، واستمرارها دون سقوط. كما عُرفت مرحلتان من تطور تكوين حبوب اللقاح حسّاستان بشدة للحرارة العالية، هما: مرحلة الانقسام الاختزالى للأبواغ الجرثومية الأمية الصغيرة microspore mother cells، والأبواغ الجرثومية المكتملة التكوين عند تفتح الأزهار. ولقد لوحظت فى الفلفل والفاصوليا بعض التشوهات فى حبوب اللقاح تظهر لدى التعرض للحرارة العالية (٣٣°م+)، منها الكرمشة واللقاح الفارغ، وعدم وجود جدار خارجى واضح (Reddy & Rakani ٢٠٠٧).

تعرّف الصفات النباتية المؤثرة فى عقد الثمار

عندما تكون صفة تحمل الحرارة العالية معقدة فى وراثتها وذات درجة توريث

منخفضة يكون من المفضل إرجاع تلك الصفة إلى مكوناتها الأصلية ودراسة كل منها منفردة، مثلما حدث فى كل من اللوبيا والطماطم.

ففى اللوبيا تتضمن صفة القدرة على تحمل الحرارة العالية الصفات التالية: إنتاج أول البراعم الزهرية عند عقدة مناسبة من الساق (يعكس ذلك مدى التبكير)، وعدم انهيار البراعم الزهرية أثناء تكوينها، وزيادة عدد القرون بالعنقود، وغياب ظاهرة تدهور الجنين، وكذلك غياب ظاهرتى التواء الفلقتين، وتلون الغلاف البذرى باللون البنى.

وفى الطماطم تشمل صفة القدرة على الإثمار فى الحرارة العالية صفات: عدم انهيار البراعم الزهرية أثناء تكوينها، وظاهرة بروز المياسم من المخروط السدائى، وظاهرة تشقق المخروط السدائى، وزيادة عدد الثمار بالعنقود، وعدد البذور بالثمرة. ويكون من المرغوب فيه — كذلك — تجنب الارتباطات غير المرغوب فيها التى قد توجد بين مكونات المحصول، مثل: بين عدد الثمار بالعنقود وحجم الثمرة، وكثافة الإثمار والفترة الإجمالية للإثمار (عن Hall ١٩٩٢).

المراحل التكاثرية التى تتأثر بالحرارة العالية

تتعرض جميع العمليات الحيوية النباتية لأضرار دائمة بفعل الحرارة إذا ما كانت عالية بالقدر الكافى لإحداث الضرر، واستمرت لفترة كافية من الوقت. ومن المهم تعرف مراحل التطور النباتى والعمليات الحيوية الأكثر حساسية للحرارة، وما إذا كانت حرارة النهار، أم حرارة الليل هى الأكثر إحداثًا للضرر. ومن المعروف أن عديدًا من الأنواع النباتية تزداد حساسيتها للحرارة خلال مراحل الإزهار وعقد الثمار ونموها، ومن ثم يتأثر فيها بشدة إنتاج البذور والثمار، وتقل إنتاجيتها منها فى ظروف الحرارة العالية. ويشمل التأثر بالحرارة خلال فترة التكاثر تلك عدة مراحل، منها: تطور تكوين البراعم الزهرية، وعقد البذور والثمار، وتطوير تكوين الأجنة والبذور والثمار.

تطور تكوين البراعم الزهرية:

نجد فى محصول مثل اللوبيا أن الحساسية للحرارة خلال مرحلة تطور تكوين

البراعم الزهرية تعتمد على الفترة الضوئية. ففى ظروف النهار الطويل الحار يمكن لبعض التراكيب الوراثية أن تبدأ فى تكوين البراعم الزهرية، ولكن تلك البراعم إما أن تفشل فى إكمال نموها، أو يثبط تطورها؛ ومن ثم لا تتكون أزهارًا. وفى البيئات التى تم التحكم فيها بنهار ١٤ ساعة وحرارة ٣٣°م نهارًا، تسببت حرارة ليل معتدلة الارتفاع مقدارها ٢٤°م فى منع تكوين البراعم الزهرية كلية، بينما كان تكوينها طبيعى فى حرارة ٢٠°م. هذه الاستجابة لم تحدث إلا فى النهار الطويل، وقد بدا من دراسات استخدمت فيها الأشعة الحمراء وتحت الحمراء ليلاً أن تلك الاستجابة ربما تحدث من خلال نظام الفيتوكروم.

ولوحظ — كذلك — أن البراعم الزهرية للفاصوليا تفشل فى إكمال نموها وتسقط فى ظروف النهار الحار الطويل، وأن المرحلة الحرجة لذلك هى قبل تفتح الأزهار بأسبوع إلى أسبوعين (عن Hall ١٩٩٢).

عقد البذور والثمار

نجد فى اللوبيا أن عقد البذور والثمار ينخفضان — بشدة — عند ارتفاع الحرارة ليلاً، ويرافق ذلك (فى حرارة ٣٣/٣٠°م نهارًا/ليلاً) انخفاضًا فى حيوية حبوب اللقاح وفى انتثارها من المتوك، بينما لا تتأثر حيوية المتاع. هذا .. ويكون التأثر بالحرارة العالية كبيرًا إذا ما حدث الارتفاع قبل تفتح الأزهار بمدة ٩–٧ أيام، وهى الفترة التى تأتى مباشرة — بعد الانقسام الاختزالى للخلية الأمية لحبة اللقاح، وهى المرحلة التى يؤدى فيها — كذلك — التعرض للحرارة العالية إلى تدهور النسيج المغذى. ويصاحب ذلك — عادة — تثبيطًا فى تراكم البرولين فى حبوب لقاح السلالات الحساسة للحرارة العالية، مع زيادة تراكمه فى جدر المتوك، وربما كان تدهور النسيج المغذى هو المسئول عن ضعف انتقال البرولين من جدر المتوك إلى حبوب اللقاح. وقد وجد فى الطماطم علاقة إيجابية — فى الحرارة العالية — بين إنبات حبوب اللقاح ومحتواها من البرولين. هذا .. وتحتوى حبوب لقاح اللوبيا الخصبة على حوالى ٣٪–٤٪ برولين على أساس الوزن

الطازج؛ الأمر الذى يُعتقد بحمايته لحبوب اللقاح من الشدِّ الحرارى أثناء إنباتها، وفى إسهامه فى تمثيل البروتين خلال مرحلة استطالة الأنبوبة اللقاحية.

وتتشابه الفاصوليا مع اللوبيا فى تأثر عقد القرون فيها — سلبيًّا — بشدة — فى حرارة الليل العالية (٢٧°م)، بينما لا يكون لحرارة النهار العالية (٣٢°م) سوى تأثير محدود. كذلك كان التأثر بالحرارة العالية فى الفاصوليا خلال الفترة التى تسبق تفتح الأزهار بنحو ١٠ أيام، حيث أدت الحرارة العالية خلالها إلى فشل حبوب اللقاح فى الانتثار من المتوك، وأحدثت انخفاضًا فى حيويتها، بينما لم تتأثر البويضات. ويتأثر عقد القرون فى الفاصوليا بفعل الحرارة العالية إذا حدث التعرض لها قبل ٤–٦ أيام من تفتح الأزهار، حيث تُضار حبوب اللقاح.

وتعد حرارة الليل هى العامل الأساسى فى عقد ثمار الطماطم الذى يكون مثاليًّا فى حرارة ليل مقدارها ١٥–٢٠°م. وتُعد الأسدية — خاصة — حساسة للحرارة العالية قبل ٩–٤ أيام من تفتح الأزهار، وهى الفترة التى تواكب مراحل الانقسام الاختزالى وبعده مباشرة عند تحرر الأنواع الجرثومية من الخلية الرباعية tetrad. وقد يكون عدم قدرة حبوب اللقاح على الانتثار من المتوك عاملاً أساسيًّا فى انخفاض عقد الثمار فى بعض التراكيب الوراثية؛ الأمر الذى يكون مرافقًا بانعدام لتكوين الـ endothecium فى المتك. ومن الاستجابات الرئيسية للحرارة العالية التى تمنع العقد الطبيعى استطالة قلم الزهرة وبروز الميسم من المخروط السدائى (Hall ١٩٩٢).

تطور الأجنة والبذور والثمار

تنتج قرون اللوبيا من مختلف التراكيب الوراثية حوالى ٩–٢٠ بويضة، والكثير منها تنتج ١٥ بويضة، ولكنها نادرًا ما تنتج هذا العدد من البذور بالقرن. وتحت الظروف المثلى قد تُنتج ثلثا البويضات بذورًا، ولكن فى ظروف الحرارة العالية — ليلاً أو نهارًا — يُنتج عدد أقل من البذور بالقرن، ويبدو أن حرارة النهار العالية تؤدى إلى فشل الجنين فى إكمال نموه، وتكون أكثر البويضات تأثرًا هى تلك التى توجد عند الطرف

الزهرى للقرن.

وفى الفاصوليا يقل امتلاء القرون فى الحرارة العالية؛ الأمر الذى قد يكون مرده إلى ضعف الإخصاب أو زيادة إجهاض الأجنة. وتؤدى الحرارة العالية فى الفاصوليا — مثل اللوبيا — إلى خفض عدد البذور بالقرن، ولكن على خلاف اللوبيا فإن أفضل البويضات فى احتمال تكوينها للبذور فى الفاصوليا هى تلك التى تكون أقرب إلى الطرف الزهرى للقرن.

وفى الطماطم أدت الحرارة العالية بعد تفتح الأزهار بيوم واحد إلى يومين إلى عدم عقد البذور بسبب انهيار البويضات أو تدهور الإندوسبرم أو تثبيط نمو وتطور الـ proembryo.

وفى اللوبيا يمكن للبذور المنتجة فى ظروف الحرارة الشديدة الارتفاع أن تصبح فلقاتها ملتوية، وقد تتلون أغلفتها البذرية باللون البنى. يحدث التواء الفلقات — خاصة — فى حرارة النهار المرتفعة، بينما يحدث تلون الغلاف البذرى فى حرارة الليل العالية. وهذا التلون لا يؤثر على حيوية البذور، ولكنه يؤثر على صلاحيتها للتسويق.

ونجد فى اللوبيا أن الفترة التى تمر بين تفتح الزهرة واكتمال نمو القرن تتناسب عكسيًّا مع حرارة الليل، فبينما تكمل القرون نموها فى ٢١ يومًا فى حرارة ليل ١٦°م، فإنها تتطلب ١٤ يومًا — فقط — لإكمال نموها فى حرارة ليل ٢٦°م. ويعنى ذلك أن كمية الغذاء المجهز التى تكون متاحة للتخزين فى البذور تكون أقل فى حرارة الليل العالية، خاصة مع زيادة المستهلك منها فى التنفس فى تلك الظروف؛ مما يؤدى إلى صغر حجم البذور ونقص المحصول (عن Hall ١٩٩٢).

ومن أهم المحاصيل التى أجريت عليها دراسات التربية للقدرة على عقد الثمار فى الحرارة العالية ما يلى:

تربية الطماطم

حظيت التربية لتحسين العقد فى درجات الحرارة المرتفعة باهتمام كبير من قبل مربى الطماطم ولكن — على خلاف التربية لتحسين العقد فى درجات الحرارة المنخفضة

– فإن معظم الجهود محصورة داخل نوع الطماطم *L. esculentum*. ونعرض فيما يلى لأبرز تلك الجهود.

درس Schaible (١٩٦٢) الاختلافات بين أصناف الطماطم فى قدرتها على العقد فى ظروف الحرارة المرتفعة، بلغت فيها درجة الحرارة ليلاً ٢٧°م، ووجد أن أكثر الأصناف تحملاً هى: Porter، و Narcarlang. وأوضح Doolittle وآخرون (١٩٦١) أن الأصناف ذات الثمار الصغيرة الحجم تعد أكثر قدرة على العقد فى الجو الحار. وذكروا من أمثلتها Summer Set، و Hot Set، و Summer Prolific، و Porter.

وبالرجوع إلى Minges (١٩٧٢) .. أمكن استخلاص القائمة التالية من أصناف الطماطم التى ذكرت عنها القدرة على العقد فى الحرارة العالية كواحدة من أبرز صفاتها:

Early Summer Sunrise	Golden Marglobe
Lousiana All–Seasons	Mozark
Ohio WR Brookston	Pearl Harbor
Red Cloud	Red Global
Sioux	Spartan Red 8
State Fair	Summer Sunrise
Summer Sunset	Summer Prolific
Texto NO.1	VF14

وفى اختبار شمل سبعة أصناف .. كان الصنف Hot Set أكثرها قدرة على تحمل الحرارة العالية؛ حيث بلغت نسبة عقد الثمار به ٧٧٪ تحت هذه الظروف (Levy وآخرون ١٩٧٨). كما أوضحت دراسات Shelby وآخرين.(١٩٧٨) قدرة الأصناف AU 165، و Nagcarlang، و Porter، و Saladette الجيدة على العقد فى الحرارة العالية.

وفى الهند .. أجرى تقييم تحت الظروف الطبيعية شمل ٤٢ صنفًا، وتبين منه أن

أكثر الأصناف قدرة على العقد فى الجو الحار هى: Avalanche، و Tropic Punjab، و Marzano P4 (Nandpuri وآخرون ١٩٧٥).

وقد أوضحت دراسات Rudich وآخرين (١٩٧٧) أن نسبة العقد فى ظروف ٢٢/٣٩°م (نهار/ليل) بلغت ٥٦٪–٦٠٪ فى الصنف سالاديت Saladette، بينما تراوحت من صفر إلى ٢٢٪ فى الأصناف الحساسة للحرارة العالية. يتميز هذا الصنف — الذى أنتجه P. W. Leeper فى تكساس — بنموه الخضرى المحدود، وثماره الصغيرة القليلة البذور.

وفى لويزيانا .. اختبرت ستة أصناف وسلالات من الطماطم (هى: L401، و S6916، و BL6807، و Saladette، و Chico III، و P.I. 262934، و Floradel)، ووجد أن نسبة العقد تراوحت — تحت ظروف الحرارة المرتفعة — من ١٪ فى السلالة L401 إلى ٥٠٪ فى السلالة BL 6807؛ أما فى الجو المعتدل أثناء الربيع .. فقد بلغت نسبة العقد ٧٨٪، و ٩٣٪ فى نفس هاتين السلالتين على التوالى (Hanna & Hernadez ١٩٨٢).

وفى مصر .. قيمت ١٠٥ من سلالات وأصناف الطماطم تحت ظروف درجات الحرارة المرتفعة صيفًا (خلال شهرى يونيو ويوليو فى الجيزة والقليوبية)، ووجد أن أكثر الأصناف إنتاجية وقدرة على العقد فى هذه الظروف هى: Peto 81، و UC82، و Punjab Chuhara، و Peto 86، كما كانت سلالتا التربية W37-S-1 78، و S-78-296-2، والصنف Saladette من أفضل المصادر الوراثية لصفة القدرة على العقد فى هذه الظروف (Radwan وآخرون ١٩٨٦أ).

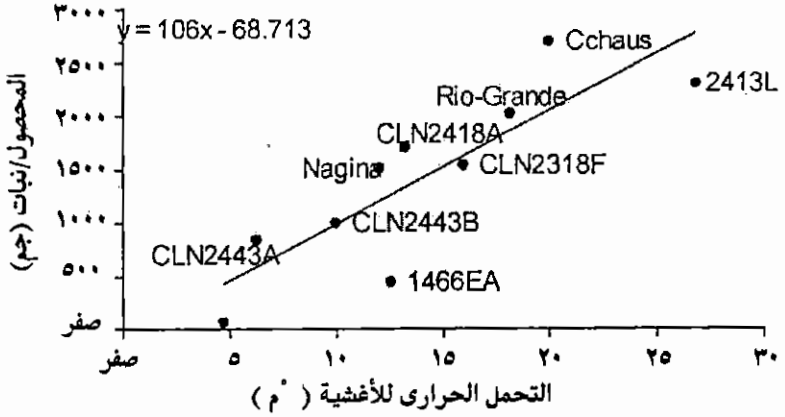
هذا .. وقد أجريت أكبر دراسة على تقييم الطماطم للعقد فى الحرارة المرتفعة فى المركز الأسيوى لبحوث وتطوير الخضر (AVRDC). وقد قيم فى هذه الدراسة ٤٠٥٠ صنفًا وسلالة من الطماطم والأنواع الأخرى القريبة من الجنس *Lycopersicon*، ووجد أن ٢٨ سلالة فقط (أى أقل من ١٪ من السلالات المختبرة) كانت ذات قدرة على العقد فى الحرارة العالية، واشتملت على ٣٠ سلالة من نوع الطماطم *L. esculentum*، و ٧ سلالات من النوع *L. pimpinellifolium*، وسلالة واحدة من الهجين النوعى بينهما.

كانت جميع هذه السلالات ذات ثمار صغيرة أو متوسطة الحجم، ويرجع موطنها إلى ١٥ بلدًا مختلفًا، أى إنها تختلف فى المنشأ.

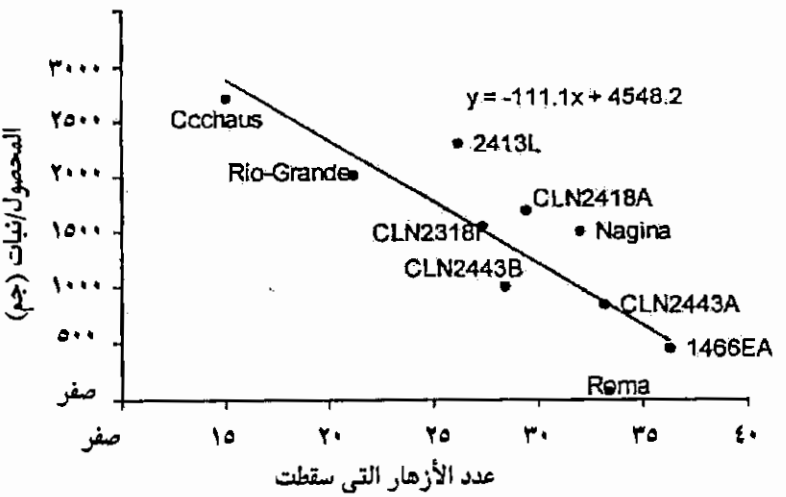
وقد أُرجعت الاختلافات الوراثية فى عدد الثمار بالعنقود إلى اختلافات فى صفات: السقوط المبكر للبراعم الزهرية، وبروز المياسم، وتشقق المخروط السدائى، وعقم حبوب اللقاح (Villareal وآخرون ١٩٧٨، و Villareal & Lai ١٩٧٩).

وقد طور مركز بحوث وتطوير الخضر الآسيوى أصنافًا عالية الجودة متحملة للحرارة العالية من كل من الطماطم والكرنب الصينى. وكانت بداية الاعتماد — بالنسبة للطماطم — على بعض سلالات التربية والسلالات المحلية من كل من المكسيك (مثل: VC 11-3-1-8، و VC 11-2-5، و Divisoria-2)، والولايات المتحدة (مثل: Tamu Chico III، و PI289309). وقد أظهرت إحدى سلالات المركز الآسيوى — وهى CL 5915 — مستوى عالٍ من تحمل الحرارة فى جنوب شرق آسيا والمحيط الهادى. وأظهرت الدراسات الوراثية على هذه السلالة أن تحملها للحرارة — معبرًا عنه بعقد الثمار وبعدد الثمار فى العنقود — يتحكم فيه تأثيرات إضافية وتأثيرات سيادة، وكان متوسط درجة توريث الصفة ٠,٢٦ (de la Pena & Hughes ٢٠٠٧).

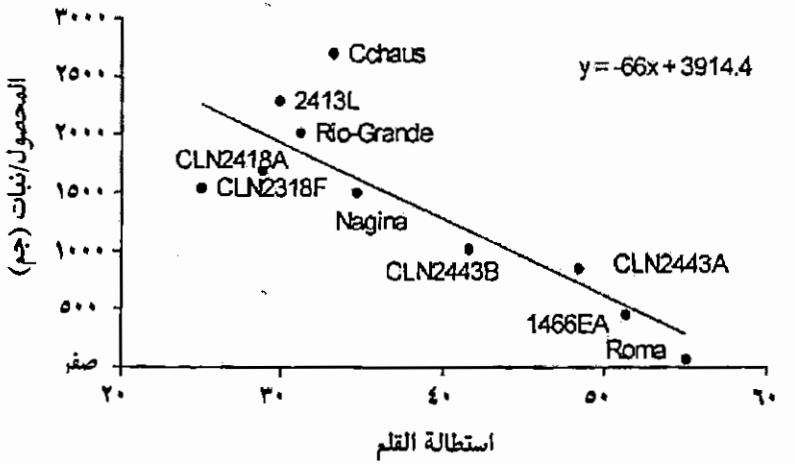
وأضحت دراسة أجريت على تقييم ١٠ أصناف وسلالات من الطماطم للقدرة على العقد فى الحرارة العالية أن أكثرها تحملاً كان الصنف Cchaus، وتلاه التركيب الوراثى 2413L، وهما اللذان أظهرا أعلى قدر من تحمل الأغشية الخلوية للحرارة العالية، وأقل عدد من الأزهار التى سقطت، وأعلى محصول. وتبين وجود علاقة موجبة بين محصول الثمار وثبات الأغشية الخلوية (شكل ٥-٢) وأخرى سالبة بين المحصول وكل من عدد الأزهار التى سقطت (شكل ٥-٣)، واستطالة الميسم (شكل ٥-٤)، وانشقاق وانفصال المخروط السدائى. وفى هذه الدراسة كان الصنف روما أقلها فى ثبات الأغشية البروتوبلازمية وأكثرها حساسية للحرارة العالية (Saeed وآخرون ٢٠٠٧).



شكل (٥-٢): العلاقة بين محصول ثمار أصناف الطماطم وتحمل أغشيتها البروتوبلازمية للحرارة العالية.



شكل (٥-٣): العلاقة بين محصول ثمار وأصناف الطماطم وسقوط الأزهار فى الحرارة العالية.



شكل (٥-٤): العلاقة بين محصول ثمار أصناف الطماطم واستطالة أقلام أزهارها فى الحرارة العالية.

وفيما يتعلق بالوسائل التى اتبعها الباحثون لتقييم القدرة على العقد فى الحرارة العالية .. تمكن Stoner & Otto (١٩٧٥) من انتخاب النباتات المرغوبة فى صوبات تراوحت فيها درجة الحرارة العظمى من ٢٦-٣٧°م خلال فترة الاختبار، مقارنة بأصناف تتوفر بها تلك الصفة. ففى هذه الظروف .. لم تتعد نسبة العقد ١٠٪ فى الأصناف الحساسة، بينما بلغت ٣٢٪ فى الصنف Red Rock، و ٦١٪ فى C28، و ٧٤٪ فى Merit، و ٩٢٪ فى Chico III، وهى الأصناف التى استخدمت للمقارنة.

أما Tarakanov وآخرون (١٩٧٨) .. فيذكرون أن جمع حبوب اللقاح وتعريضها لحرارة ٤٠-٤٥°م لمدة ٦ ساعات كان كفيلاً بقتل حبوب اللقاح الحساسة. وقد أدى استخدام حبوب اللقاح التى عرضت لهذه المعاملة فى التهجينات إلى تحسين نسبة العقد فى النسل.

وقد قدر Weaver & Timm (١٩٨٩) نسبة عقد الثمار، ونسبة حبوب اللقاح ونموها فى عدة أصناف وسلالات منتخبة من الطماطم بعد تعريضها لحرارة ٤٠°م لمدة ٦٠ دقيقة، ووجدا أن كلا من إنبات حبوب اللقاح ونمو الأنابيب اللقاحية يرتبط إيجابيًا — بصورة

جوهرية — جدًّا بنسبة عقد الثمار، وكان معامل الارتباط (r) هو ٠,٩٨٨، و ٠,٨١٥ للصفتين على التوالى.

وقد أمكنهما — برفع درجة الحرارة التى عرضت لها الأزهار من ٤٠ إلى ٤٨°م — زيادة القدرة على التمييز بين التراكيب الوراثية الحساسة والمقاومة لزيادة الفارق بينهما فى حيوية حبوب اللقاح تحت هذه الظروف.

تعزى القدرة على العقد — فى الحرارة العالية — إلى أسباب كثيرة متباينة فى مختلف السلالات، منها ما يلى (عن Rudich وآخرين ١٩٧٧، و Levy وآخرين ١٩٧٨، و Kuo وآخرين ١٩٧٩، و Stevens & Rick ١٩٨٦):

١- نقص مستوى المواد الكربوهيدراتية فى النبات؛ لضعف البناء الضوئى بسبب تأثر إنزيم RuBPcase؛ وتتوفر المقاومة لتلك الحالة فى الصنف Saladette.

٢- عدم انتقال المواد الكربوهيدراتية بكفاءة فى النبات؛ بسبب امتلاء الأنابيب الغربالية بالكالوس؛ وتتوفر المقاومة لتلك الحالة فى الصنف Saladette أيضًا.

٣- قلة تكوين الأزهار؛ بسبب سوء توزيع التمثيل البنائى؛ وتتوفر المقاومة لتلك الحالة فى السلالة BL6807.

٤- ضعف إنتاج حبوب اللقاح واختلال عملية تكوينها.

٥- عدم انتثار حبوب اللقاح بسبب عدم انشقاق المتوك؛ وتتوفر المقاومة لتلك الحالة فى الصنف Saladette.

٦- ضعف حيوية وإنبات حبوب اللقاح، وتتوفر المقاومة لتلك الحالة فى الصنف Nagcarlan.

٧- ضعف حيوية البويضات؛ وتتوفر المقاومة لتلك الحالة فى الصنف Malintka 101.

٨- بروز الميسم من الأنبوبة السدائية؛ وتتوفر المقاومة لتلك الحالة فى الصنفين Saladette، و VF36.

٩- جفاف المياسم، وتلونها باللون البنى.

ولمزيد من التفاصيل عن فسيولوجيا العقد فى الطماطم فى الحرارة العالية .. يراجع حسن (١٩٩٨).

وفى محاولة لتقييم سلالات من بعض أنواع الجنس *Capsicum* لتحمل الحرارة العالية من خلال إنبات حبوب اللقاح ونمو الأنابيب اللقاحية فى البيئات الصناعية .. جُمعت حبوب اللقاح من سبعة تراكيب وراثية تنتمى لخمسة أنواع متأقلمة على النمو فى مناطق مختلفة من العالم، وذلك بعد زراعتها فى الحقل. وعُرِّضت حبوب اللقاح التى تم جمعها من تلك التراكيب الوراثية — وهى فى بيئة إنبات صناعية — لحرارة متدرجة بمقدار ٥ درجات بين ١٥، و ٥٠°م، وقدرت نسبة الإنبات وطول الأنابيب اللقاحية بعد ٢٤ ساعة من التحضين، حيث ظهرت تباينات كبيرة بينها، وأوضحت النتائج ما يلى:

شدة التحمل	النوع	الصنف	الموطن	رقم الـ PI
متحمل	*C. annuum*	Mex Serrano	المكسيك	380521
متوسط التحمل	*C. chacoense*	1312	الأرجنتين	260426
	Capsicum spp.	Cobanero	جواتيمالا	555627
حساس	*C. frutescens*	Early Spring Giant	الصين	419039
	C. annuum	Long Green	كوريا الجنوبية	508433
	Capsicum spp.	NM89C130	جواتيمالا	555613
	C. pubescens	90002	جواتيمالا	593619

(Reddy & Kakani ٢٠٠٧).

ونالت وراثة القدرة على العقد فى الحرارة العالية حظًا وافرًا من الدراسة، إلا أن نتائج هذه الدراسات كانت متباينة، وهو ما قد يمكن إرجاعه إلى اختلاف الأصناف المستخدمة فى تلك الدراسة، وبالتالى اختلاف الصفات المسئولة عن القدرة على تحمل الحرارة العالية فى كل منها. كما أن لطريقة الاختبار ذاتها أثرها البالغ فى النتائج.

ونعرض — فيما يلى — لبعض هذه الدراسات:

أوضحت الدراسات الوراثية على سلالة الطماطم AU160 ذات القدرة على العقد فى

الحرارة العالية — والصنف Floradel — الذى لا يعقد فى هذه الظروف — أن تلك الصفة سائدة جزئيًا، وذات درجة توريث منخفضة قدرت بنحو ٥٤٪ على النطاق العريض، وبنحو ٨٪ على النطاق الضيق (Shelby وآخرون ١٩٧٥، ١٩٧٨). وتوصل Villareal & Lai (١٩٧٩) إلى أن تلك الصفة معقدة. وقد بدا أن الجينات المسئولة عنها تتأثر بشدة بالعوامل البيئية (Asian Veg. Res. Dev. Center ١٩٧٦).

وقد أجرى El-Ahmadi & Stevens (١٩٧٩) دراسة موسعة تضمنت تلقيحات دايالين كامل بين ستة أصناف وسلالات من الطماطم. منها صنف حساس للحرارة المرتفعة وخمسة ذات قدرة على العقد فى الحرارة العالية لأسباب متباينة (أى إنها تختلف فى طبيعة قدرتها على العقد تحت تلك الظروف)، هى: عدد الأزهار فى العنقود، ونسبة العقد، وعدد البذور فى الثمرة، ومدى بروز ميسم الزهرة من المخروط السدائى. وقد توصل الباحثان إلى النتائج التالية:

١- فى درجات الحرارة المعتدلة والعالية .. كانت صفة عدد الأزهار بالعنقود مرتبطة بجينات متنحية، وكانت درجة توريث هذه الصفة مرتفعة؛ حيث قدرت بنحو ٧٦٪.

٢- فى الحرارة العالية .. تتحكم فى صفة عقد الثمار جينات ذات تأثير إضافى أساسًا، وكانت درجة توريث هذه الصفة متوسطة؛ حيث قدرت بنحو ٥٢٪.

٣- فى الحرارة المعتدلة والعالية .. تحددت صفة عقد البذور (معبرًا عنها بعدد البذور فى الثمرة، وهى مقياس لخصوبة الجاميطات) بتفاعلات بين جينات غير آليلية، وكانت مكونات التباين الوراثى سائدة أساسًا، ودرجة توريث الصفة منخفضة؛ حيث قدرت بنحو ٣٠٪.

٤- فى الحرارة العالية .. تتحكم فى صفة بروز الميسم من المخروط السدائى جينات سائدة جزئيًا وذات تأثير إضافى، وكانت درجة توريث الصفة مرتفعة؛ حيث قدرت بنحو ٧٩٪.

وفى دراسة أخرى شملت تلقيحات نصف دايالين بين سبعة أصناف وسلالات من الطماطم، وجد ما يلى (Hanna وآخرون ١٩٨٢):

١- كانت أفضل السلالات فى القدرة على التآلف لصفة العقد الجيد فى الحرارة

العالية هى S6916، وتلتها السلالة BL 6807، بينما كانت السلالة L401 أقلها فى هذه الصفة.

٢- كان الفعل الإضافى للجينات أكثر أهمية من الفعل غير الإضافى فى التأثير على صفة العقد الجيد فى الحرارة العالية.

وفى مصر .. وُجد — عندما أجريت دراسة وراثية تحت ظروف الحرارة المرتفعة صيفًا (خلال شهرى يونيو ويوليو فى الجيزة والقليوبية) — أن صفات العقد والمحصول المبكر والكلى كانت كمية، كما لم يظهر تأثير سيادة للجينات الخاصة بالقدرة على العقد فى هذه الظروف. وقد أظهر الهجين Saladette x Cal Ace VF قوة هجين لصفة المحصول تحت هذه الظروف. وكانت درجات توريث صفات نسبة العقد والمحصول المبكر والمحصول الكلى منخفضة جدًا فى جميع التلقيحات؛ مما يدل على شدة تأثر هذه الصفات بالعوامل البيئية (Ibrahim ١٩٨٤).

هذا .. وتشير الأدلة على أن صفتى القدرة على العقد فى درجات الحرارة المرتفعة والمنخفضة مرتبطتان ببعضيهما، بحيث يكون الصنف القادر على العقد فى الحرارة المرتفعة قادرًا — كذلك — على العقد فى الحرارة المنخفضة، وربما تتحكم نفس الجينات فى الصفتين (Asian Veg. Res. Dev. Center ١٩٧٦). وكمثال على ذلك .. تميز الصنفان UC82، و Peto 86 — فى مصر — بالعقد والإنتاجية العالية تحت الظروف الطبيعية صيفًا (يونيو ويوليو) وشتاء (ديسمبر ويناير) (Ibrahim ١٩٨٤).

ويذكر Nuez وآخرون (١٩٨٥) أن أصناف وسلالات الطماطم — التى أنتجت أصلاً للقدرة على العقد فى الحرارة المنخفضة — كانت كذلك ذات قدرة جيدة على العقد فى الحرارة المرتفعة. ومن أمثلة تلك الأصناف Farthest North، و Severianin، و Sub Arctic Plenty، و BL 6807. كما أنهم وجدوا أن سلالة الطماطم 0-1-29-0-0-1104 — التى انتخبت فى المركز الآسيوى لبحوث وتطوير الخضر لمقاومة الحرارة العالية — كانت كذلك مقاومة للبرودة.

ولمزيد من التفاصيل عن التربية لعقد ثمار الطماطم فى الحرارة العالية فى الدراسات المبكرة .. يُراجع Chandler (١٩٨٣).

ويُستدل من بعض الدراسات أن الحساسية للحرارة التى تعود إلى بروز الميسم صفة يتحكم فيها عدد محدود من الجينات السائدة، وكانت درجة توريثها عالية.

كما ذكر أن صفة القدرة على العقد ربما يتحكم فيها عدد من الجينات السائدة مع درجة توريث متوسطة على النطاق العريض (٥٤٪)، ولكن منخفضة جدًّا على النطاق الضيق (٨٪). كما أوضحت دراسة أخرى أن تلك الصفة كمية وذات درجة توريث منخفضة (٥٪-١٩٪). وتبين من دراسة ثالثة أن صفة تحمل الحرارة يمكن أن يتحكم فيها عدد قليل من الجينات الرئيسية المتنحية. وترجع تلك التباينات فى نتائج الدراسات الوراثية إلى اختلاف الآباء المستخدمة فى التلقيحات مع وجود تأثير قوى للعوامل البيئية (عن Hall ١٩٩٢).

تربية الفاصوليا

تؤدى الحرارة الأعلى من ٣٠°م نهارًا، أو الأعلى من ٢٠°م ليلاً، أو كلاهما إلى تقليل محصول الفاصوليا الخضراء وخفض جودته. وتتسبب الفترات القصيرة من الحرارة العالية فى إحداث ما يُعرف بالعقد المجزأ split sets فى حقول الفاصوليا الخضراء؛ بسبب سقوط أعضاء التكاثر دون عقد تحت تأثير فترات الحرارة العالية. هذا .. ويكون تأثر حبوب اللقاح بالحرارة العالية أشد من تأثر أعضاء التأنيث.

وتؤثر الحرارة العالية سلبيًّا على أوجه أخرى من مراحل التكاثر الجنسى، مثل انتشار حبوب اللقاح من المتوك، وإنبات حبوب اللقاح، ونمو الأنابيب اللقاحية. ولقد حدث الفشل فى انتشار حبوب اللقاح عندما كانت معاملة الحرارة العالية خلال مرحلة تكوين الجاميطات sporogensis (١٣-١٨ يومًا قبل تفتح الأزهار) فى كل من الأصناف المتحملة والأصناف الحساسة للحرارة. كما لوحظ أن عدد الأنابيب اللقاحية التى تخترق الميسم يقل عندما تسود حرارة عالية من قبل تفتح الأزهار بسبعة أيام حتى يوم تفتحها، ولكن عدد

حبوب اللقاح التى يمكنها اختراق الميسم يظل أكثر من عدد البويضات التى يمكن تلقيحها. وفى ظل ظروف الشدّ الحرارى فإن فرصة البويضات لاستكمال نموها تزداد بالنسبة للبويضات الأقرب للطرف الزهرى للمبيض؛ الأمر الذى قد يكون مرده إلى إعاقة الحرارة العالية لنمو الأنابيب اللقاحية، أو لحساسية عضو التأنيث للحرارة العالية عند تفتح الزهرة، أو لكلا العاملين. كذلك فإن الحرارة العالية عند تفتح الزهرة تعوق الإخصاب ونمو المبيض؛ مما يؤدى إلى إنتاج قرون مشوهة (عن Rainey & Griffiths ٢٠٠٥).

وتبعًا لـ Schaff وآخرين (١٩٨٧) .. فإن سلالات وأصناف الفاصوليا التالية تعد مقاومة للحرارة العالية: P.I.16516، و P.I.281711، و P.I.271997، و P.I.271998، و P.I.285695، و P.I.313241، و P.I.324607، و P.I.324616، و Provider، و Bush Blue Lake.

وقد تمكن Dickson & Petzodt (١٩٨٨، ١٩٨٩) من الانتخاب للقدرة الجيدة على العقد فى الحرارة العالية؛ بتعريض نباتات الجيل الأول — أثناء الإزهار — لحرارة عالية، وكان تقديرهما لدرجة توريث هذه الصفة — على النطاق العريض — من ١٩٪–٧٩٪ وعلى النطاق الضيق من صفر٪–٢٤٪.

هذا .. ويؤثر التفاعل بين الحرارة والفترة الضوئية فى موعد الإزهار فى الفاصوليا. وقد لوحظت اختلافات وراثية بين أصناف وسلالات الفاصوليا فى تحمل الحرارة العالية خلال مراحل التكاثر الجنسى فى كل من ظروف النهار القصير والنهار الطويل. وقدرت درجة التوريث على النطاق الضيق لصفة عقد القرون فى الفاصوليا الخضراء بنحو صفر إلى ١٤٪، مع بعض السيادة لصفة تحمل الحرارة. وفى دراسة أخرى استنتج أن تحمل الحرارة — معبرًا عنها بإنتاج القرون — ربما تكون صفة بسيطة يتحكم فيها جين واحد أو جينين، ولكن مع بعض التفوق والسيادة. أما فى الفاصوليا الجافة فإنه يُستدل من الدراسات الوراثية أن تحمل الحرارة خلال مرحلة تكوين البراعم الزهرية وعقد البذور صفة معقدة يظهر فيها الكثير من تأثيرات الإضافة، مع بعض التفوق والسيادة، وتأثيرات قوية للعوامل البيئية. وقد قدرت درجات التوريث المحققة بنحو ٣٦٪ لتكوين البراعم الزهرية، و ٢٢٪ لعقد البذور (عنHall ١٩٩٢).

وقد اختبرت عشرة أصناف من الفاصوليا الخضراء لتباينها فى تحمل الشدِّ الحرارى وشدًا لبرودة، واستخدمت كآباء فى نظام تزاوج دايالیل كامل complete diallel. وأعقب إنتاج هجن الجيل الأول (٤٥ هجين شاملة الهجن العكسية) تعريضها والآباء لحرارة ٣٢ °م نهارًا مع ٢٨ °م ليلاً — وفى تجربة أخرى — لحرارة ٣٦ °م نهارًا مع ١٠ °م ليلاً خلال مراحل الإزهار والعقد، وذلك فى مكررات تحت ظروف متحكم فيها، وكانت النتائج كما يلى:

١- لوحظت اختلافات فى المحصول — فى كل من معاملتى الحرارة — بين الآباء والهجن، مع تفوق بعض الهجن على آبائها.

٢- كانت القدرة العامة على التآلف جوهرية — وكذلك القدرة الخاصة على التآلف — فى صفات مكونات المحصول، متضمنة عدد القرون، وعدد البذور بالقرن.

٣- وجدت أدلة على أن صفتى عدد القرون بالنبات وعدد البذور بالقرن تحت ظروف الشدِّ لحرارى (الحرارة العالية والحرارة المنخفضة) مستقلتان فى وراثتهما.

٤- لم تكن التأثيرات الأمية وقوة الهجين جوهريتين فى هاتين الصفتين.

٥- أظهرت سلالة التربية Cornell 502 أعلى قدرة عامة على التآلف فى ظروف شدِّ الحرارة العالية، والصنف Brio أعلى قدرة عامة على التآلف فى ظروف شدِّ البرودة.

٦- كان الهجين Brio x Venture عالى المحصول فى ظروف شدِّ الحرارة وشدِّ البرودة.

٧- كانت صفتا تحمل الحرارة وتحمل البرودة متصاحبتين فى بعض الآباء والهجن، إلاّ أن الصفتين لم يكونا — عمومًا — مرتبطتين؛ بما يعنى ضرورة الانتخاب المنفرد لكل منهما (Rainey & Griffiths ٢٠٠٥).

تربية اللوبيا

طُوِّرت طريقة لتربية اللوبيا لتحمل الحرارة العالية خلال مرحلة إنتاج القرون،

واستخدمت فى تربية صنف اللوبيا California Blackeye No.27 (اختصارًا: CB27). يتميز هذا الصنف بالقدرة على تحمل الحرارة العالية خلال مرحلة إنتاج القرون والقدرة على إنتاج محصول عالٍ من البذور — أعلى عن غيره من الأصناف — تحت ظروف الحرارة العالية فى الحقل. ولأجل الانتخاب لتلك الصفة كانت النباتات تقيم تحت ظروف حرارة الليل العالية والنهار الطويل فى الصوبات أو فى الحقل المكشوف صيفًا. وترجع أهمية النهار الطويل فى تأمينه التعرض لأضرار الحرارة العالية عما يمكن أن يتحقق فى نهار قصير. ونظرًا لأن صفة التحمل تلك بسيطة ومتنحية فإن انتخاب أى نبات فى الجيل الثانى يعنى ثبات تلك الصفة فى الأجيال التالية.

أما القدرة على تحمل الحرارة العالية أثناء عقد القرون، فعلى الرغم من كونها صفة بسيطة سائدة فإن درجة توريثها المتحققة realized heritability منخفضة؛ مما يجعل إدخال تلك الصفة فى الأصناف التجارية أمرًا صعبًا. كما يبدو أن تلك الصفة يتحكم فيها — كذلك — بعض الجينات الثانوية. وقد تطلب تثبيت صفة القدرة على تحمل الحرارة العالية أثناء العقد عدة أجيال من الانتخاب بين العائلات ثم انتخاب النباتات الفردية فى تلك العائلات.

وقد وجد أن صفة القدرة على تحمل الحرارة العالية أثناء عقد القرون ترتبط ببطء تسرب الأيونات من الأقراص الورقية عند تعرضها لشدٍّ حرارى؛ بما يعنى أن لصفة عقد القرون فى الحرارة العالية علاقة بالثبات الحرارى للأغشية الخلوية. وقدرت صفة درجة التوريث المتحققة realized heritability للتسرب الأيونى من الأوراق فى ظروف الشدِّالحرارى بنحو ٠,٢٨–٠,٣٤ ولارتباط بين تلك الصفة وعقد القرون تحت نفس الظروف بنحو ٠,٣٦– ويعطى ذلك درجة توريث متحققة غير مباشرة — عند استخدام بطء تسرب الأيونات للانتخاب للعقد — مقدارها ٠,١٠–٠,١٢ فقط، وهى أقل من درجة التوريث المتحققة للانتخاب المباشر لعقد القرون، والتى قدرت بنحو ٠,٢٦ ومن جانب آخر .. فإن التباينات بين التراكيب الوراثية للوبيا فى صفة التسرب الأيونى وجدت فى كل ظروف الاختبارات من حرارة معتدلة ونهار طويل، وحرارة مرتفعة ونهار قصير؛ بما

يعنى إمكان إجراء الانتخاب على مدار العام، وبما يسمح بزراعة أكبر عدد من الأجيال للانتخاب لتحمل الحرارة سنويًا (Hall ٢٠٠٤، و Hall ٢٠١١).

هذا .. وتُقسم أصناف وسلالات اللوبيا من حيث تحملها للحرارة العالية في فترات ضوئية معينة إلى مجموعتين رئيسيتين، هما:

مجموعة ١: تشمل أصناف وسلالات كلاسيكية محايدة للفترة الضوئية؛ لأن العقدة التى يتكون عندها أول البراعم الزهرية لا يتأثر موقعها بالفترة الضوئية. وجميع هذه التراكيب الوراثية مبكرة لأنها تكون أول براعمها الزهرية عند العقدة الأولى إلى السادسة.

مجموعة ٢: تشمل أصناف وسلالات كلاسيكية قصيرة النهار؛ لأن نباتاتها في الفترات الضوئية التى تزيد عن حد حرج إما إنها تبقى خضرية، وإما إنها تكون أول براعمها الزهرية عند عقدة مرتفعة على الساق الرئيسى.

ولقد قسمت سلالات وأصناف المجموعة الأولى إلى ثلاث تحت مجموعات، كما يلى:

تحت مجموعة ١أ: تشمل أصناف وسلالات شديدة التحمل للحرارة العالية، حيث تزهر وتعقد قرونها فى الحرارة العالية سواء أكان النهار قصيرًا أم طويلاً.

تحت مجموعة ١ب: تشمل أصناف وسلالات بها قدرة جزئية على تحمل الحرارة العالية؛ حيث يكون إزهارها شبه طبيعى فى الجو الحار أيًا كانت الفترة الضوئية، إلاّ إنها لا تعقد قرونًا فى الجو الحار مع النهار الطويل، بينما يكون عقد القرون متوسطًا فى الجو الحار مع النهار القصير.

ويستدل من الدراسات الوراثية على أن الفرق فى عقد القرون بين تحت المجموعتين ١أ، و ١ب يتضمن مالا يقل عن جينين متنحيين (p2، و p3) يتحكمان فى تحمل الحرارة خلال الفترات المبكرة لعقد القرون، مع تفاعل مع الفترة الضوئية، وجين سائد (Ha) يتحكم فى تحمل الحرارة خلال الفترات التالية من عقد القرون. وقد كانت

تقديرات درجتي التوريث على النطاق الضيق والمتحققة realized – بالنسبة للصفة الأخيرة – متشابهتين ومنخفضتين (٠,٢٤–٠,٢٩)، على الرغم من أن الانعزالات كانت دالة على وجود جين واحد رئيسى.

تحت مجموعة ١جـ: تشمل أصناف وسلالات يُثبِّط فيها تكوين البراعم الزهرية فى النهار الحار الطويل، ولا تتكون فيها – فى تلك الظروف – أى أزهار متفتحة. ويستدل من الدراسات الوراثية على تحكم جين واحد سائد (Pt1) فى تثبيط تكوين البراعم الزهرية فى الحرارة العالية، مع تأثير مطلق للفترة الضوئية؛ ذلك لأن البراعم الزهرية يكون تكوينها طبيعيًّا فى النهار الحار القصير.

وقد تبين من دراسات الأشعة الحمراء وتحت الحمراء أن مكونات نظام الفيتوكروم هى المسئولة عن حالة كلاسيكية من الحساسية لظروف الفترة الضوئية القصيرة فى أصناف وسلالات كلا من مجموعة ٢، وتحت مجموعة ١ب، وتحت مجموعة ١جـ.

ويتطلب إنتاج أعداد كبيرة من الأزهار والقرون فى النهار الحار الطويل وجود مجموعة من الجينات المتنحية (p1، و p2، و p3) وجين سائد (Ha).

ومن بين سلالات اللوبيا ذات القدرة العالية جدًّا على تحمل الحرارة العالية خلال مرحلتى تكوين البراعم الزهرية وعقد القرون السلالة TVu 4552. هذه السلالة حساسة للحرارة العالية أثناء تكوين البذور، حيث يتغير لون أغلفتها. يتحكم فى هذه الصفة جين سائد (Hbs)، مستقل عن جين Pt1 الذى يتحكم فى الحساسية للحرارة العالية خلال مرحلة تكوين البراعم الزهرية.

وتُظهر أصناف وسلالات المجموعة ٢ حساسية كلاسيكية للفترة الضوئية القصيرة، وهى فى النهار الحار الطويل إما إنها لا تتهيأ فيها البراعم الزهرية للتكوين، وإما أنها تُثبِّط كلية. أما فى النهار القصير فإن تلك الأصناف والسلالات تظهر اختلافات فى العقدة التى يظهر عندها أول البراعم الزهرية، وفى مدى تحمل الحرارة خلال المراحل المبكرة لتكوين البراعم وعقد القرون (Hall ١٩٩٢).

تربية الأرز

وجدت اختلافات وراثية بين أصناف وسلالات الأرز فى القدرة على تحمل الحرارة العالية، كما وجد ارتباط جوهرى عالٍ بين عقد الزهيرات وعدد حبوب اللقاح/ميسم، وكذلك أظهرت السلالات المتحملة للحرارة قدرة أكبر على انتثار حبوب اللقاح تحت الظروف الأفضل عن السلالات الحساسة. وقد قدرت درجة التوريث لصفة تحمل الحرارة بنحو ٧٦٪ على النطاق العريض، و ٧١٪ على النطاق الضيق؛ بما يعنى أن معظم التباين الوراثى إضافى. كذلك تبين أن درجة التوريث على النطاق العريض لصفة عدد حبوب اللقاح/ميسم ٨٤٪، ولصفة نسبة الحبوب المتلئة ٦٩٪، وتلك تقديرات عالية، كما قُدِّر معامل الارتباط المورفولوجى والوراثى بين الصفتين بنحو ٠,٥٨، و ٠,٦٥ على التوالى؛ بما يعنى أن الانتخاب للقدرة العالية لصفة انتثار حبوب اللقاح يمكن أن يكون فعالاً فى زيادة القدرة على تحمل الحرارة العالية فى صورة نسبة الحبوب المتلئة. وقد أظهرت انعزالات الجيل الثانى فى صفة عدد حبوب اللقاح/ميسم أن تلك الخاصية من تحمل الحرارة متنحية ويتحكم فيها عديد من الجينات، ولكن بدا أن هناك جينات أخرى إضافية تتحكم فى صفة نسبة الحبوب المتلئة (Hall ١٩٩٢).

وراثة تحمل الحرارة العالية

تباينت كثيرًا الخصائص التى اتخذت أساسًا لتحمل الحرارة العالية، وتباينت معها وراثة تلك الخصائص فى مختلف المحاصيل، كما يلى:

١- فى الذرة كان الاعتماد على خاصية استعادة الحالة الطبيعية للنبات بعد ٦ ساعات من التعرض لحرارة ٥٢°م، وكانت تلك الصفة سائدة جزئيًا.

٢- فى الطماطم كان الاعتماد على عدد من الصفات تحت ظروف الشدِّ الحرارى، كما يلى:

أ- نسبة عقد الثمار: كانت هذه الصفة كمية مع وجود تأثير إضافى للجين ودرجة توريث متوسطة.