ب- الثبات الحرارى للـ photosystem II.

جـ- سرعة انتقال نواتج البناء الضوئى.

د- حركة مخزون الساق من الغذاء المخزن فيه.

هـ- التنظيم الأسموزى (Singh ١٩٩٣).

إن القدرة على استمرار عملية البناء الضوئى بمعدلات عالية فى ظروف الشدِّ الحرارى ترتبط إيجابيًّا بتحمل الحرارة. وتتأثر تلك القدرة فى القمح — على سبيل المثال — بصفة بقاء الأوراق خضراء حتى مرحلة متأخرة من التطور النباتى (صفة stay-green)، فضلاً عن وجود تباينات واسعة بين أصناف القمح فى المحتوى الكلوروفيلى للأوراق وفى معدل البناء الضوئى فى ظروف الشدِّ الحرارى. وترتبط صفة تحمل الحرارة — كذلك — بدرجة توصيل الثغور فى ورقة العلم. ومن بين الصفات التى ترتبط بتحمل الحرارة درجة ثبات الأغشية البروتوبلازمية تحت ظروف الشدِّ (التى يعبر عنها بدرجة التسرب الأيونى)، وهى التى قيست فى ورقة العلم وقت تفتح الأزهار، والتى وجد أنها ترتبط بدرجة الثبات فى طور البادرة (Reynolds وآخرون ٢٠٠١).

الأساس الفسيولوجى لتحمل الحرارة العالية

تُظهر بعض الأنواع النباتية تحملاً كبيرًا للحرارة العالية من خلال ظواهر فسيولوجية محددة، لعل أبرزها أيض حامض الكراسيولاسيان Crassulacean Acid Metabolism (تكتب اختصارًا: CAM). ففى هذه الحالة (حالة الـ CAM) تغلق الثغور فى أشد ساعات النهار حرارة. كما أن النباتات ذات مسار البناء الضوئى C_4 أكثر تحملاً للحرارة العالية عن النباتات ذى المسار C_3؛ لأن الأولى أكثر كفاءة فى الاستفادة من التركيزات المنخفضة لغاز ثانى أكسيد الكربون فى المسافات البينية للخلايا. كذلك تتوفر بين النباتات الـ C_4 — التى تتباين فى تحملها للحرارة العالية — اختلافات فى مدى ثبات إنزيم RuBP carboxylase فى ظروف الحرارة العالية، وفى كفاءة تمثيل الغذاء المجهز بها، وانتقاله إلى الأعضاء الأكثر تأثرًا بالحرارة

العالية. هذا .. إضافة إلى صفات فسيولوجية أخرى عديدة تلعب دورًا هامًّا فى تحمل النباتات للشدِّ الحرارى.

إن النباتات تستجيب للشدِّ الحرارى بعدد من الآليات التى تتعامل بها مع الحرارة العالية، منها: المحافظة على ثبات الأغشية البروتوبلازمية، والتخلص من الـ ROS، وإنتاج مضادات الأكسدة، وتراكم وتعديل المركبات الذائبة المتوافقة compatible solutes، واستحثاث تفاعلات إنزيم البروتين كينيز المَنشَّط بالميتوجن mitogen-activated protein kinase (اختصارًا: MAPK) وإنزيم البروتين كينيز المعتمد على الكالسيوم calcium-dependent protein kinase (اختصارًا: CDPK)، وتنشيط الإشارات المرافقة chaperone signaling والتشفير الوراثى transcription. تُمكِّن هذه الآليات – التى تتم على المستوى الجزيئى – النباتات على تحمل الشدِّ الحرارى. واعتمادًا على الفهم الكامل لهذه الآليات تُخَطَّط الاستراتيجيات الوراثية الممكنة لتحسين القدرة على تحمل الشدِّ الحرارى متضمنة بروتوكولات التربية الجزيئية التقليدية والحديثة والهندسة الوراثية. وبينما لا توجد حاليًّا سوى أمثلة قليلة لحالات الشدِّ الحرارى التى طورت من خلال برامج تربية النبات التقليدية، فإن النجاح فى عمليات التحول الوراثى لهذا الغرض مازال محدودًا بسبب محدودية تيسر الجينات التى يُعرف بإكسابها النباتات قدرة على تحمل الشدِّ الحرارى (Wahid وآخرون ٢٠٠٧).

أيض حامض الكراسيولاسيان CAM

يتميز الـ CAM بحدوث تغيرات يومية فى محتوى الأحماض العضوية، يقابلها تغيرات عكسية فى المواد الكربوهيدراتية؛ فنجد أن حامض الماليك يتراكم تدريجيًّا أثناء الظلام، بينما تختفى المواد الكربوهيدراتية. ويعقب ذلك – خلال فترة الضوء التالية – اختفاء حامض الماليك وظهور المواد الكربوهيدراتية نتيجة لتمثيل غاز ثانى أكسيد الكربون – الناتج من حامض الماليك – بواسطة النباتات ذات المسار الأيضى C_3. وعليه .. فإن الـ CAM يعرَّف بأنه "تدفق الكربون" Carbon Flow من خلال حامض الماليك

المتكون فى الظلام؛ حيث يصبح حامض الماليك هو مصدر الكربون لتمثيل غاز ثانى أكسيد الكربون فى عملية البناء الضوئى.

كذلك يتميز الـ CAM بأن الثغور تفتح ليلاً وتغلق نهارًا، وبذا .. فإن غاز ثانى أكسيد الكربون الخارجى يخزن فى حامض الماليك ليلاً، ثم يستعمل فى البناء الضوئى فى النباتات ذات المسار C_3 خلال النهار التالى.

وأخيرًا .. فإن النباتات التى يحدث فيها الـ CAM تتميز أيضًا بكونها عصيرية، وباحتواء أوراقها وسيقانها على عدة طبقات من الهيبودرمز hypoderms التى تحيط بخلايا برانشيمية كبيرة تحتوى على بلاستيدات خضراء، ويوجد فيها فجوات كبيرة لخزن الماء، وكمية صغيرة من السيتوبلازم المحيط بتلك الفجوات. ويعتقد أن الـ CAM يحدث فى هذه الخلايا، وأن الفجوات الكبيرة التى توجد بها هى لتخزين حامض الماليك.

ونظرًا لانغلاق الثغور أثناء النهار فى النباتات اتى يحدث فيها الـ CAM .. فإن حصة النتح Transpiration Ration (وهى نسبة وزن الماء المفقود بالنتح إلى وزن الكربون المكتسب بالبناء الضوئى) تكون منخفضة فيها؛ حيث تتراوح من ٤٠–٧٢، مقارنة بنحو ١٠٠–٣٠٠ فى النباتات ذات المسار C_4، وأكثر من ٥٠٠ فى النباتات ذات المسار C_3 التى لا يحدث فيها الـ CAM.

البناء الضوئى ذو المسار C_4

للمسار البنائى C_4 مميزات خاصة فى ظروف الحرارة العالية والجفاف — مقارنة بالمسار C_3 — فهو يفيد فى تركيز غاز ثانى أكسيد الكربون فى خلايا الحزم؛ الأمر الذى يسمح باستمرار دورة كالفن Calvin Cycle فى ظروف أفضل بالنسبة لتركيز غاز ثانى أكسيد الكربون المُحَدِّد لمعدل البناء الضوئى أثناء ارتفاع درجات الحرارة.

وبرغم أن هذه الخاصية التى توجد فى النباتات الـ C_4 تزداد أهميتها للنبات مع ارتفاع درجة الحرارة — وخاصة عندما يكون هذا الارتفاع مصاحبًا بزيادة فى شدة