الفجوات العصارية (الـ tonoplast) ما يعرف باسم قنوات الماء water channels، أو الثقوب المائية aquaporins، وهى بروتينات توجد بتلك الأغشية وتنظم انتقال الماء عبره. وهذه الثقوب تختص بمرور الماء فقط، وتستجيب لإشارات معينة أو محولات جزيئية molecular switches. وتلعب تلك الثقوب دورًا هامًّا فى العلاقات المائية بالخلايا استجابة للنقص المائى فى النباتات والشد الأسموزى؛ مما يؤدى إلى تحسين انتقال الماء. ولا شك أن الفهم الأفضل لطبيعة عمل تلك القنوات أو الثقوب المائية سوف يزيد من فهمنا لطبيعة تحمل شدِّ الجفاف، وهو أمر يحظى باهتمام الباحثين (Blum ٢٠٠٧).

المحافظة على معدل البناء الضوئى المناسب

تؤثر جميع العوامل الفسيولوجية التى سبق بيانها — بصورة مباشرة، أو غير مباشرة فى معدل البناء الضوئى فى النباتات؛ فهو المحصلة النهائية لمدى قدرة النبات على تحمل الجفاف. وقد وجدت — بالفعل — اختلافات فى معدل البناء الضوئى بين أصناف وسلالات عديد من الأنواع النباتية؛ ولكن ظهور تلك الاختلافات — تحت ظروف الجفاف فقط — أمر لم يمكن إثباته إلاّ فى أنواع قليلة، منها السورجم (عن Clarke & Townley-Smith ١٩٨٤).

القدرة على زيادة إنتاج حامض الأبسيسك فى ظروف شد الجفاف

يزداد مستوى حامض الأبسيسك ف النبات بدرجة كبيرة استجابة لشدِّ الجفاف، مما يؤدى إلى انغلاق الثغور، ومن ثم خفض مستوى الفقد المائى بالنتح من الأوراق، وتنشط جينات الاستجابة للشدِّ. وهذا التفاعل قابل لأن يُعكس؛ فما أن يصبح الماء متوفرًا حتى ينخفض مستوى حامض الأبسيسك، ويعاد انفتاح الثغور. ولذا .. فإن زيادة حساسية النباتات لحامض الأبسيسك تعد أحد الأهداف الهامة لتحسين تحمل الجفاف (ISAAA ٢٠٠٨).

التعديل أو التنظيم الأسموزى

أن بقاء الخلايا منتفخة يعد أمرًا حيويًّا بالنسبة لنموها وزيادة حجمها، وبذا ..

فإن انتفاخ الخلايا الدائم يعد ضروريًّا لاستمرار النمو النباتى .. ونظرًا لأن نقص الرطوبة الأرضية يؤدى إلى فقدان الخلايا لبعض رطوبتها — الأمر الذى يؤدى إلى انكماشها — فإن نقص الرطوبة يكون مصاحبًا بنقص فى معدل النمو النباتى، بما فى ذلك نمو الجذور الضرورى لاستمرار امتصاص الماء من أكبر قدر ممكن من التربة القليلة الرطوبة.

ويمكن المحافظة على بقاء الخلايا منتفخة ببعض وسائل التأقلم؛ مثل: صغر حجم الخلايا، وزيادة مطاطية الأغشية الخلوية، وزيادة الضغط الأسموزى للخلايا، فيما يعرف باسم التنظيم الأسموزى. ويحدث التنظيم الأسموزى من خلال تراكم المواد العضوية الذائبة فى السيتوبلازم.

ومن أهم المركبات التى تتراكم فى ظروف الجفاف ما يلى (عن Hughes وآخرين ١٩٨٩).

Betaine	Ascorbate
Glutathione	Proline
alpha–tocopherol	Polyols (mannitol, soroitol, pinitol)

ويُفيد التعديل أو التنظيم الأسموزى osmotic adjustment فيما يلى:

١– المحافظة على بقاء الخلايا ممتلئة، مما يعمل على تأخير الذبول.

٢– المحافظة على استمرار النمو والإنتاج فى ظل ضعف الوضع المائى للنبات.

٣– حماية بروتينات الخلايا، والإنزيمات، والجزيئات الكبيرة macromolecules، وعضيات الخلية، والأغشية البلازمية من الجفاف والتلف.

٤– استمرار الجذور فى النمو وامتصاص الماء من الطبقات السفلى من التربة.

٥– المحافظة على حيوية الأنسجة الميرستيمية فى ظروف الجفاف.

ولقد وجدت علاقة قوية بين التعديل الأسموزى وإنتاج الكتلة الحيوية تحت ظروف شدّ الجفاف فى كل من القمح والذرة الرفيعة وعديد من البقول والصليبيات.

هذا .. وبعد زوال حالة شدِّ الجفاف فإن مختلف المركبات العضوية التى سبق تراكمها أثناء التعديل الأسموزى يُستفاد منها فى استعادة النمو السريع (Blum ٢٠٠٧).

وقد تبين من الدراسات — التى أُجريت على ظاهرة التنظيم الأسموزى — أن سلالات القمح التى أظهرت قدرًا عاليًا من تلك الخاصية كان محصولها تحت ظروف الجفاف أعلى من نظيراتها الأقل قدرة على التنظيم الأسموزى، كما تميزت سلالات السورجم الأكثر قدرة على تحمل الجفاف بتنظيم أسموزى عالٍ.

يُعد البرولين أحد أهم المركبات العضوية الذائبة المتوافقة التى تتراكم فى النبات فى مواجهة الشدِّ الأسموزى، خاصة فيما يتعلق بشدِّ الجفاف وشدِّ الملوحة. ويحدث هذا التراكم للبرولين بطريقتين: تنشيط تمثيل البرولين، وتثبيط تحلله، علمًا بأن الإنزيمين المصاحبين فى هذا الشأن تحت ظروف الشد — هما: delta-pyrroline-5-carboxylate synthetase (اختصارًا: P5CS)، و prolyine dehydrogenase (اختصارًا: ProDH). ولقد وضح فى التبغ المحول وراثيًّا أن البرولين يعمل كحامٍ أسموزى، وأن زيادة إنتاجه توفر حماية من حالات الشدِّ الأسموزى فى النباتات المحولة (Yoshiba وآخرون ١٩٩٧).

ولقد تراوح محتوى نباتات الطماطم والفلفل والكرنب من البرولين — فى ظروف توفر الرطوبة الأرضية — من ٠,٢–٠,٦ مجم/جم (على أساس الوزن الجاف)، ولكن محتواها ارتفع إلى ٥٠ مجم/جم وزنًا جافًّا فى ظروف الجفاف (عن Parsons ١٩٧٩). ووجدت نفس هذه العلاقة بين تركيز البرولين والرطوبة الأرضية فى كل من: عشب برمودا، والشعير، والسورجم، والقمح.

ومع ذلك .. فلم تظهر علاقة واضحة بين تراكم البرولين فى النباتات وبين قدرتها على تحمل الجفاف. ففى السورجم .. وجدت اختلافات معنوية بين الأصناف فى مدى تراكم البرولين فيها، ولكن دون أن يكون لذلك أدنى علاقة بقدرتها على تحمل الجفاف (Clarke & Townley-Smith ١٩٨٤)، بينما كان تراكم البرولين بدرجة أكبر فى سلالات الشعير الأكثر قدرة على تحمل الجفاف.

ووجد أن البرولين تراكم فى جميع أصناف الطماطم المختبرة بزيادة فترة تعرضها للجفاف، ولكن دون أن يكون هناك أى ارتباط بين ذلك التراكم وتحمل الجفاف؛ بما يعنى عدم إمكان الاعتماد على تلك الخاصية فى التقييم لتحمل الملوحة (Thakur ١٩٩١).

وتبين لدى مقارنة تراكم البرولين فى عدد من أصناف الفاصوليا المتحملة للجفاف (مثل Negro 150، و Michoacan 12A3) والحساسة (مثل Flor de Mayo، و Cacahuate 72) ووجد أن البرولين الحر تراكم فى أوراق كل الأصناف، وكان أكثر التراكم فى الصنفين الحساسين. ولقد اقترح أن تراكم البرولين ربما يكون أحد أعراض شدِّ الجفاف فى الأصناف الحساسة، وربما يلعب دورًا هامًّا فى المحافظة على امتلاء الخلايا turger فى الأصناف المتحملة للجفاف (Andrade وآخرون ١٩٩٥).

القدرة على تكوين مضادات الأكسدة

تمثل الجذور الحرة free radicals والبيروكسيدات peroxides فئة من الجزيئات التى تنتج من أيض الأكسجين، وتعرف باسم المواد أو العناصر النشطة فى الأكسدة reactive oxygen species (اختصارًا: ROS). هذا وتوجد مصادر عديدة للـ ROS يمكن أن تُحدث أضرار أكسدة للكائنات الحية. وتأتى معظمها كنواتج جانبية لتفاعلات طبيعية وضرورية، مثل تلك الخاصة بتوليد الطاقة فى الميتوكوندريا. وتكون الجذور الحرة غير ثابتة لأن بها إليكترونات غير متزاوجة unpaired فى تركيبها الجزيئى؛ مما يجعلها تتفاعل على التو مع أى مادة حولها؛ وبذا .. فإنها تتلف الأغشية الخلوية، والإنزيمات، والدنا DNA.

ومضادات الأكسدة مواد نشطة تتكون طبيعيًّا فى كل الكائنات الحية، وتؤدى إلى التخلص من الجذور الحرة. ومن أمثلتها الـ superoxide dismutase، والـ catalase، والـ glutathione reductase، والـ dehydroxyascorbate reductase، والـ monodehydroxyascorbate reductase، والـ ascorbate peroxidase. ونجد — مثلاً —

أن الـ superoxide dismutase يحول الـ O_2° إلى فوق أكسيد الأيدروجين، والـ catalase يحول فوق أكسيد الأيدروجين إلى أكسجين O_2.

يزداد الشدّ التأكسدى فى النباتات فى ظروف الجفاف والشدّ الأسموزى وبعض حالات الشدّ الأخرى، ويعمل تواجد مضادات الأكسدة على الحد من أضرار الـ ROS (عن Hughes وآخرين ١٩٨٩، و Blum ٢٠٠٧).

إنتاج بروتينات الـ LEA

تعرف مجموعة من البروتينات ذات وزن جزيئى صغير يُنَّظم إنتاجها فى البذور أثناء تكوينها، كما فى الشعير على سبيل المثال. ويلعب تكوينها أثناء تكوين جنين البذرة دورًا فى حماية الجنين أثناء نضج البذور وفقدها للرطوبة خلال تلك المرحلة. وتعرف تلك البروتينات باسم late embryogenesis abundant proteins (اختصارًا: LEA proteins). وقد تبين أن تلك البروتينات تشكل عائلة تضم عدة بروتينات متشابهة مثل الديهدرينات dehydrins، وأنها ليست قاصرة على أجنة البذور، ويمكن حث إنتاجها تحت ظروف شدّ الجفاف فى عديد من الأنسجة النباتية. وبعض تلك البروتينات يستجيب لحامض الأبسيسك، بينما لا يستجيب بعضها الآخر، وهى تلعب دورًا فى تحمل شدّ الجفاف والشدّ الأسموزى عامة (Blum ٢٠٠٧).

ولمزيد من التفاصيل المبكرة عن فسيولوجيا تحمل الجفاف فى النباتات .. يراجع Turner & Kramer (١٩٨٠)، و Paleg & Aspinall (١٩٨٠). كما يمكن الإطلاع على تفاصيل التغيرات الأيضية ذات العلاقة بتحمل شدّ الجفاف فى Seki وآخرين (٢٠٠٧).

التقييم لتحمل ظروف الجفاف

إن جميع الأسس الفسيولوجية لتحمل النباتات للجفاف — والتى سبقت مناقشتها تحت موضوع طبيعة تحمل الجفاف — يمكن الاستفادة منها فى تقييم النباتات لتحمل الجفاف. والشروط اللازمة لإمكان الاعتماد على أى من تلك الأسس