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

كوسيلة للتقييم والانتخاب (والتى تجرى عادة فى حجرات النمو أو فى البيوت المحمية) هو إمكان إجرائها بيسر وسهولة، وعدم تسببها فى موت النبات (ليمكن انتخابه عند اللزوم)، وارتباطها بتحمل النباتات لنقص الرطوبة الأرضية تحت ظروف الحقل.

ونضيف فى هذا المقام – إلى ما سبق بيانه من أسس لتحمل الجفاف – ما يلى:

١– الحساسية لاحتراق الأوراق Leaf Firing:

تعد الشيخوخة السريعة للأوراق من الأعراض المعروفة للشدّ الرطوبى، وتدل على موت أنسجة الورقة بسبب ارتفاع حرارتها الناشئ عن توقف النتح فيها، علمًا بأن درجة الحرارة العظمى المميتة لأوراق معظم النباتات تتراوح من ٤٥–٥٥°م. ويمكن الاعتماد على ظاهرة احتراق الأوراق كدليل على مدى حساسية النباتات للجفاف. فمثلاً .. تُقيم نباتات الأرز لتحمل الجفاف بتقدير مدى جفاف قمة الأوراق بعد ٣٩ يومًا من آخر رية للحقل.

٢– التفاف الأوراق Leaf rolling:

يعد التفاف الأوراق من الأعراض المميزة للشدّ الرطوبى فى النباتات، كما يعد وسيلة – من جانب النباتات – لتقليل فقد الرطوبة بالنتح. وقد لوحظ وجود اختلافات بين أصناف وسلالات الحبوب فى مدى التفاف أوراقها تحت ظروف الجفاف، وارتباط تلك الاختلافات بظواهر أخرى فسيولوجية وثيقة الصلة بقدرة النباتات على تحمل الجفاف. ففى الأرز .. كان مردّ قلة التفاف الأوراق فى بعض السلالات – تحت ظروف الجفاف – إلى تمتع تلك السلالات بقدر أكبر من التنظيم الأسموزى.

هذا .. بينما وجد فى القمح، والسورجم، وفى سلالات أخرى من الأرز أن انخفاض التفاف الأوراق فيها كان بسبب ارتفاع محتواها الرطوبى. ولا شك فى أنه

يمكن الاعتماد على خاصية تأخر ظهور حالة التفاف الأوراق عند نقص الرطوبة الأرضية كدليل على استمرار بقاء الخلايا النباتية ممتلئة ومنتفخة turgid تحت تلك الظروف. ويستفاد من تلك الخاصية — فعلاً — فى برامج تربية الأرز والذرة والسورجم لتحمل الجفاف.

٣- درجة حرارة الأوراق:

ترتبط درجة حرارة الأوراق — تحت ظروف نقص الرطوبة الأرضية — ارتباطًا وثيقًا بمعدل النتح، الذى يكون — بدوره — دليلاً على مدى قدرة النبات على امتصاص الرطوبة اللازمة لاستمرار عملية النتح؛ أى على مدى تشعب وكثافة نموه الجذرى.

وقد توصل Stark وآخرون (١٩٩١) — من دراستهم على ١٤ صنفًا وسلالة من البطاطس — إلى وجود علاقة خطية بين ΔT (وهى الفرق بين درجة حرارة الهواء ودرجة حرارة النموات الخضرية أثناء النهار فى الأيام الصحوة)، والنقص فى ضغط بخار الماء Vapor Pressure Deficit — فى النباتات — فى حالات معاملات الرى المختلفة؛ وبذا .. أمكنهم استخدام ΔT — بكفاءة — فى تقييم القدرة النسبية على تحمل ظروف الجفاف فى البطاطس.

كذلك فإن تقديرات ΔT — حتى عند توفر الرطوبة الأرضية — تفيد فى التقييم لتحمل الشدّ الرطوبى. فمثلاً .. وجد أن نسبة المحصول فى الحقول المروية إلى غير المروية لأصناف مختلفة من الدخن اللؤلؤى كانت مرتبطة إيجابيًّا بتقديرات ΔT فى الحقول المروية. وفى القطن .. كانت السلالات ذات درجات الحرارة الأعلى للنموات الخضرية — فى القطع المروية — هى الأقوى نموًّا فى القطع غير المروية. كما وجد فى االسورجم أن السلالات والأصناف ذات النموات الخضرية الأعلى حرارة فى ظروف توفر الرطوبة الأرضية كانت أقل حساسية للتغيرات فى ضغط بخار الماء — تحت ظروف الجفاف — وأكثر محصولاً من الأقل حرارة (عن Stark وآخرين ١٩٩١).

ويمكن تقدير درجة حرارة الأوراق — عن بعد — بالاستعانة بترمومتر يعتمد على الأشعة تحت الحمراء الصادرة من النباتات. ويكفى فى هذا الشأن مقارنة النباتات مع بعضها البعض تحت نفس الظروف، مع تقسيمها إلى ثلاث فئات تكون درجة حرارة نمواتها الخضرية منخفضة، أو متوسطة، أو مرتفعة، وانتخاب النباتات التى تكون حرارتها منخفضة؛ لأنها تكون أكثر قدرة على امتصاص الرطوبة اللازمة لها من التربة تحت ظروف الجفاف. ومع ذلك فإن النباتات التى تكون حرارتها عالية — وهى التى ينخفض فيها معدل النتح — قد تكون هى المطلوبة عند الرغبة فى توفير الرطوبة الأرضية لمراحل أخرى من النمو تكون أكثر حساسية للنقص الرطوبى.

وقد اتبعت طريقة تقدير درجة حرارة الأوراق فى برامج التربية لتحمل الجفاف فى كل من القمح، والذرة، وفول الصويا (عن Blum ١٩٨٩).

٤- كثافة وتشعب المجموع الجذرى

وجد أن صفات النمو الجذرى — مثل وزنه ودرجة تشعبه — ترتبط فى كل من الذرة والأرز بالقوة اللازمة لاقتلاع النباتات من التربة. ويعد هذا الاختبار وسيلة سهلة وسريعة لتقدير مدى تشعب وكثافة النمو الجذرى الذى يصعب قياسه بدقة بصورة مباشرة، فضلاً عما يصاحب طرق التقدير المباشرة من تباينات كبيرة فى العينات المقاسة.

وقد أوضحت دراسة أجريت على ٢٥٠ تركيبًا وراثيًا من البطاطس وجود ارتباط معنوى بين القوة اللازمة لجذب النباتات من التربة وكل من: طول الجذور، والوزن الجاف للجذور التى تم جذبها، والتى تبقت فى التربة، وطول النبات، وعدد السيقان، وكذلك مع عدد الدرنات الصغيرة المتكونة ووزنها فى سبع سلالات كانت قد بدأت فى تكوين الدرنات وقت إجراء الاختبار (عن Ekanayake & Midmore ١٩٩٢).

٥- الانتخاب لصفة المحصول:

يفيد الانتخاب لصفة المحصول العالى تحت ظروف الجفاف فى تمييز الأصناف

والسلالات المرغوب فيها مباشرة، إلاّ أن لذلك الاختبار عيوبًا كبيرة، هي كما يلي:

أ- الحاجة إلى استمرار الاختبار إلى حين الانتهاء من حصاد المحصول؛ الأمر الذى يستنفذ كثيرًا من الوقت والجهد.

ب- يعتمد الاختبار على مجرد مقارنة السلالات ببعضها البعض فى صفة المحصول نظرًا لأن السلالات ذات الإنتاجية العالية قد تستمر متميزة عن غيرها من السلالات تحت ظروف الجفاف .. لذا .. فإن انتخابها ربما لا يكون معتمدًا على قدرة حقيقية فى النبات على تحمل الجفاف.

جـ- كثيرًا ما يؤدى هذا الاختبار إلى استبعاد سلالات جيدة تحمل صفات فسيولوجية تؤهلها لتحمل الجفاف، ولكن محصولها يكون منخفضًا؛ فلا تبرز فى اختبارات التقييم للمحصول.

٦- الانتخاب فى مزارع الأنسجة:

ربما كان من السهل الانتخاب لتراكم مركبات عضوية معينة – وثيقة الصلة بظاهرة التنظيم الأسموزى – فى مزارع الأنسجة، ولكن تبقى – بالرغم من ذلك – بعض أوجه القصور فى الاعتماد على مزارع الأنسجة لانتخاب نباتات تتحمل ظروف الجفاف؛ منها ما يلى:

أ- إنتاج النباتات الكاملة من سلالات الخلايا المنتخبة.

ب- احتمال عدم وجود أية علاقة بين تحمل الخلايا المفردة للجفاف وتحمل النباتات الكاملة النمو؛ لأن التنظيم الأسموزى فى النبات الكامل قد يتحقق من خلال تجزئ نواتج البناء الضوئى بين أعضاء النبات المختلفة وأنسجته، وخلاياه. كما قد يتحقق ذلك من خلال توقف فى نمو النبات الكامل؛ الأمر الى يوفر نواتج البناء الضوئى لتأمين التنظيم الأسموزى، وهو ما يصعب تخيل حدوثه فى مزارع الأنسجة (عن Blum ١٩٨٩).

وبالرغم من ذلك .. تفيد مزارع الأنسجة فى تجنب كافة العوامل التى يصعب التحكم فيها تحت ظروف الحقل، والتى قد تؤثر فى استجابة النباتات لظروف الجفاف.

ويتحقق الشدّ الرطوبى فى مزارع الأنسجة بإضافة بعض المركبات التى تزيد الضغط الأسموزى لبيئة الزراعة، مثل البوليثيلين جليكول ٦٠٠٠، الذى لا يمكنه المرور خلال الجدر الخلوية إلى داخل الخلايا. ويؤدى الفرق فى الضغط الأسموزى بين البيئة المغذية والخلايا النامية فيها إلى جفاف الخلايا وانهيار جدرها الخلوية. تعرف هذه الظاهرة باسم Cytorhysis، وهى تختلف عن ظاهرة البلزمة التى ينكمش فيها البروتوبلازم، بينما تبقى الجدر الخلوية فى مكانها؛ بسبب دخول المركب المُحدث للبلزمة من خلال الجدر الخلوية إلى الفراغ الذى يفصلها عن الغشاء البلازمى الخارجى لبروتوبلازم الخلية.

ونظرًا لعدم استطاعة البوليثيلين جليكول المرور من خلال الجدر الخلوية، فإنه لا يكون له أى دور فى التنظيم الأسموزى بالخلايا، مقارنة بما يحدث إذا استخدمت مركبات عضوية ذات وزن جزيئى منخفض، أو أيونات معينة لرفع الضغط الأسموزى فى البيئة المغذية. وبذا .. فإن الخلايا تتعامل مع الشدّ الرطوبى — الذى يحدثه البوليثيلين جليكول — حسب تركيبها الوراثى وقدرتها على تحمل تلك الظروف، ويكون تأثرها مقصورًا على ما يحدثه الشدّ الرطوبى بها، دون أن تحدث أية تأثيرات سامة من جراء امتصاص الخلايا لتركيزات عالية من أيونات معينة قد تستخدم لزيادة الضغط الأسموزى فى بيئة الزراعة.

وقد استخدمت هذه الطريقة فى الحصول على سلالات خلايا من صنف الطماطم VFNT Cherry قادرة على النمو فى بيئة مغذية تحتوى على ٣٠ جم بوليثيلين جليكول ٦٠٠٠/١٠٠ مل.

كما أمكن التمييز بين مزارع الخلايا التى حدث فيها مجرد تأقلم فسيولوجى

على ظروف الشد الرطوبى وبين سلالات الخلايا التى تميزت بقدرة وراثية ثابتة على تحمل تلك الظروف؛ حيث فقدت المزارع قدرتها على تحمل الشدّ الرطوبى سريعًا بعد نقلها إلى مزارع خلت من البوليثيلين جليكول. ويحدث هذا التأقلم — بصورة خاصة — عند زيادة تركيز البوليثيلين جليكول تدريجيًّا فى البيئة المغذية من ١٥ إلى ٣٠ جم/١٠٠ مل (عن Hasegawa وآخرين ١٩٨٤).

ويلخص Singh (١٩٩٣) أهم الصفات التى استخدمت فى التقييم لتحمل الجفاف فيما يلى:

الصفة	النوع المحصولى
ثبات المحصول	القمح — الأرز — الذرة — الشعير — السورجم
الجهد المائى للأوراق	السورجم — القمح — الأرز — فول الصويا — القطن
التفاف الأوراق	الأرز
النمو الجذرى	السورجم — الأرز — الشوفان — القمح — الذرة
قطر نسيج الخشب بالجذور	القمح
التعديل الأسموزى	القمح — السورجم
توصيل الثغور	القطن
تراكم حامض الأبسيسك	السورجم — الأرز — القمح
حرارة النمو الخضرى	الذرة — القطن
بقاء البادرات ونموها	البرسيم الحجازى
استعادة البادرات لنموها بعد حالة الشدّ	الذرة
النمو فى ظروف الشدّ	الذرة
القدرة على الإزهار	الفاصوليا
تراكم البرولين	الشعير، و *Brassica* spp.

كما يلخص Khan وآخرون (٢٠١٠) أهم الصفات ذات العلاقة بآليات تحمل الجفاف ومدى التباين الوراثي فيها فيما يلي:

الآلية	الصفة	التباين الوراثي
الإفلات من الجفاف	المساحة الورقية الخاصة specific leaf area	منخفض
	التبكير فى النضج	متوسط
تجنب الجفاف	المادة الجافة بالنموات الخضرية	متوسط
	كفاءة استعمال المياه	متوسط
	كفاءة النتح	متوسط
	توصيل الثغور	عالى
	حرارة الأوراق	منخفض
	مواصفات أديم الورقة	غير معروف
	طول الجور	منخفض
	الوزن الجاف للجذور	متوسط
تحمل الجفاف	الجهد الأسموزى	متوسط
	الاستجابة للتأكسد	غير معروف

ونظرًا لأهمية الفقد الرطوبى، ومعدل البناء الضوئى — تحت ظروف الجفاف — فى تحمل النباتات للجفاف .. فإن تلك القيم تدخل فى معادلات حساب المحصول البيولوجى والمحصول الاقتصادى، كما يلى:

$$W = mT/E_0$$

حيث إن:

W = المحصول البيولوجى.

m= ثابت خاص بالنبات.

T= النتح الخاص بالمحصول Crop Transpiration.

E_0= التبخر السطحى والنتح الممكنان للمحصول Potential Evapotranspiration.

ويمكن استبدال القيمة T بالقيمة E_a، وهى التبخر السطحى والنتح الفعليان للمحصول.

أما المحصول الاقتصادى فيقدر بالمعادلة التالية:

$$EY = E_a \times WUE \times HI$$

حيث إن:

EY = المحصول الاقتصادى.

WUE = كفاءة استعمال الماء Water Use efficiency (كمية الماء المفقودة مقابل كل وحدة وزن من المادة العضوية المصنعة).

HI = دليل الحصاد (عن Blum ١٩٨٩).

وراثة تحمل الجفاف فى النباتات

يعتقد أنه باستثناء بعض الصفات البسيطة المؤثرة فى القدرة على تحمل الجفاف فى النباتات، فإن غالبية حالات تحمل الجفاف كمية، كما يعتقد أن مختلف السلالات التى تُظهر تلك الصفة تتميز بنظم مختلفة لتحمل الجفاف؛ نظرًا لنشأتها فى ظروف بيئية متباينة. لذا .. فإن تهجين تلك السلالات — مجتمعة — قد يعطى الفرصة لظهور انعزالات وراثية أكثر تحملاً للجفاف من كل سلالة على حدة.

إن وراثة الصفات ذات العلاقة بتحمل الجفاف يتراوح بين الـ oligogenic (يتحكم فيها جينات قليلة العدد) إلى polygenic (يتحكم فيها عديد من الجينات). ويبين جدول (٨-١) نظام التحكم الوراثى فى تلك الصفات. وعمومًا .. فإن صفات الأوراق (مثل الطبقة الشمعية واللمعان، واللون الرمادى المزرق glucousness والأوراق الملساء) غالبًا هى oligogenic. وكذلك يبدو أن صفات تراكم حامض الأبسيسك والبرولين (حتى ٦ أضعاف فى الشعير)، وعقد القرون دون سقوط للأزهار فى الفاصوليا هى أيضًا oligogenic. هذا .. إلا أن الصفات الأخرى التى يعتقد فى ارتباطها بمقاومة الجفاف يبدو أنها polygenic. وتتباين درجة التوريث فى الصفات التى دُرست فيها تلك الخاصية بين المنخفضة (كما فى صفة توصيل الثغور فى القطن) والمرتفعة (كما فى صفة قطر الخشب فى القمح). وترتبط معظم تلك