كذلك لوحظ فى بعض تباينات المزارع المتحملة للملوحة تراكمًا فى بروتين معين (٢٤ كيلودالتون) أطلق عليه اسم أوزموتين ١ (Osmotin-I)، وفى حالات أخرى كانت صفة التحمل مصاحبة بتغيرات إنزيمية، أو بتواجد تركيز عالٍ من البرولين. كذلك وجدت حالات تَتَحمل الملوحة العالية نَشَطَت فيها جيناتٌ استبعاد الكلورين chlorine-excluder genes، وتواجدت فيها مركبات حامية من الضغط الأسموزى العالى (osmoprotectants) مثل الجليسين بيتين glycene-betaine (عن Remotti ١٩٩٨).

وللإطلاع على نتائج مزيد من الدراسات التى أجريت فى هذا المجال .. يراجع — كذلك — Gulati & Jaiwal (١٩٩٧).

تقييم النباتات لتحمل الملوحة

يُواجه المربى الذى يهتم بتحسين تحمل النباتات للملوحة بمشكلة كبرى، وهى أن صفة التحمل ليست صفة بسيطة، وإنما هى محصلة لعدة صفات تعتمد على أسس فسيولوجية مختلفة يصعب — غالبًا — تحديدها. إن الشكل الظاهرى النهائى للنبات (والمتمثل فى استجابته للملوحة) ربما لا يكون دليلاً على قيمته الوراثية الحقيقية — بالنسبة لتحمله للملوحة — لأن الصفات المفيدة يمكن أن يختفى دورها فى وجود عوامل أخرى؛ فيبدو النبات حساسًا.

إن تقييم النباتات لتحمل الملوحة — بزراعتها فى وسط ملحى — قد يترتب عليه إظهار بعض الاختلافات المورفولوجية المتوفرة، ولكن عدم ظهور اختلافات مورفولوجية لا يعنى عدم وجود تباينات مفيدة. ومن الأهمية بمكان التعرف على تلك التباينات؛ ليمكن جمعها فى تركيب وراثى واحد (Yeo & Flowes ١٩٨٩).

صعوبات التقييم لتحمل الملوحة

يواجه الانتخاب المباشر للتراكيب الوراثية المتحملة للملوحة — التى تقيم فى ظروف الحقل الطبيعية — مشاكل عدة، منها: عدم تجانس التربة فى ملوحتها، والتأثير الكبير

للعوامل البيئية على استجابة النباتات للملوحة، والطبيعة الكمية لوراثة تحمل الملوحة، وتباين مراحل النمو النباتية — فى التركيب الوراثى الواحد — فى تحملها للملوحة؛ فمثلاً .. تزداد خاصية تحمل الملوحة فى كل من الطماطم والشعير والذرة والأرز والقمح بزيادة عمر النبات. كما وجد أن مواقع جينات الصفات الكمية quantitative trait loci (اختصارًا: QTLs) المصاحبة لتحمل الملوحة فى مرحلة الإنبات فى الشعير والطماطم والـ *Arabidopsis* تختلف عن المواقع المصاحبة لتحمل الملوحة فى مرحلة مبكرة من النمو، ولم تُظهر النباتات التى انتخبت لقدرتها على الإنبات فى الملوحة العالية تحملاً مماثلاً للملوحة أثناء النمو الخضرى (عن Yamaguchi & Blumwald ٢٠٠٥).

إن من أبرز مشاكل تقدير القدرة على تحمل الملوحة تباينها باختلاف مرحلة النمو. فالأرز — على سبيل المثال — يُعد حساسًا للملوحة خلال مرحلتى البادرة والإزهار، وبنجر السكر يعد متحملاً للملوحة خلال مرحل النمو المتأخرة، ولكنه حساس أثناء الإنبات، والذرة يعد متحملاً أثناء الإنبات، ولكنه أكثر حساسية خلال مرحلة البادرة، وتقل تلك الحساسية خلال مرحلة تكوين الكوز والحبوب. ولم تكن جهود تقييم تحمل الملوحة على أساس التحمل خلال إنبات البذور وبزوغ البادرات .. لم تكن ناجحة بصورة عامة؛ فالتحمل فى أحد مراحل النمو لا يرتبط بالتحمل فى مرحلة أخرى، ويتعين تحديد مصادر التحمل فى مختلف مراحل النمو، ثم محاولة الجمع بينها فى تركيب وراثى واحد.

كذلك تزداد صعوبة عملية التقييم لتحمل الملوحة بسبب التفاعل بين مختلف الصفات الكمية — التى تُعد دلائل لقياس تحمل الملوحة — والعوامل البيئية، والتى من أهمها: الحرارة، والرياح، والرطوبة النسبية، والضوء، والتلوث. فالحرارة العالية والرطوبة النسبية المنخفضة قد يقللا من تحمل المحصول للملوحة بخفضهم لقيمة EC_t (الحد الحرج للملوحة الذى يبدا عنده الانخفاض الملحوظ فى المحصول بزيادة مستوى الملوحة عنه)، وزيادة قيمة s (أى شدة انحدار الانخفاض فى المحصول مع زيادة شدة

الملوحة)؛ بما يعنى حدوث انخفاضات فى جوهرية فى المحصول فى مستويات منخفضة نسبيًا من الملوحة.

ومن العوامل البيئية الأخرى التى يمكن أن تؤثر فى تقديرات تحمل الملوحة مستويات ثانى أكسيد الكربون المرتفعة والأوزون. إن الملوحة تجعل ثغور الورقة تحد من حجم الهواء المتبادل مع البيئة الخارجية؛ الأمر الذى يُحسِّن — عادة — من كفاءة استخدام المياه إلى حد ما، ولكنه يقلل من كمية ثانى أكسيد الكربون التى يمكن للنبات تثبيتها لأجل النمو. وربما تؤدى زيادة تركيز ثانى أكسيد الكربون فى الهواء الجوى إلى معادلة الانخفاض فى كمية الهواء المتبادل، بحيث تبقى كمية ثانى أكسيد الكربون التى تصل للأنسجة النباتية عند معدلاتها الطبيعية. كذلك فإن نقص تبادل الغازات بفعل الملوحة يقلل من وصول ملوثات الهواء مثل الأوزون — حال وجودها — إلى الأنسجة النباتية، وبذا .. يقل أى تأثير سلبى للملوحة (Shannon ١٩٩٧).

كذلك فإن تحمل الملوحة يزداد فى ظروف الإضاءة الضعيفة عما فى الإضاءة القوية، وكذلك عند انخفاض تركيز الأكسجين الذى يؤدى — عند زيادة الملوحة — إلى إضعاف النمو النباتى (Hale & Orcutt ١٩٨٧).

ويكون من الصعب دائمًا تقييم الأصناف والسلالات والعشائر الانعزالية تحت ظروف الحقل؛ بسبب تباين شدة الملوحة بين أجزاء الحقل الواحد، والتفاعل الذى يمكن أن يحدث مع مختلف العوامل البيئية. ولذا .. فإن التقييم يجرى غالبًا فى مساحات صغيرة (small plots) يتم التحكم فيها، وإن كان ذلك لا يفيد — غالبًا — فى تقييم المحصول.

العمر المناسب للتقييم

قيم الباحثون النباتات لتحمل الملوحة فى مراحل مختلفة من نموها؛ بدءًا بمرحلة تشبع البذرة بالماء، ومرورًا بإنباتها (فى الدراسات المختبرية)، وبزوغ البادرات من التربة، ومراحل نمو البادرات، وتكوين الخلفات، والنبات البالغ. ولا يوجد اتفاق بين

الباحثين حول العلاقة بين تحمل الملوحة ومرحلة النمو النباتى. ويمكن أن نجد فى داخل المحصول الواحد — مثل الشعير — اختلافات بين السلالات فى تحملها للملوحة فى مختلف مراحل نموها (Norlyn ١٩٨٠). كما أن طبيعة تحمل الملوحة — أى أساسها الفسيولوجى — يختلف باختلاف مرحلة النمو النباتى.

وقد أظهرت نتائج عديد من الدراسات أن الملوحة يمكن أن تقلل من سرعة إنبات البذور، بينما قد لا يكون لها تأثير فى نسبة الإنبات النهائية. كما أظهرت بعض النباتات تحملاً أكبر للملوحة فى طور البادرة عما فى مراحل النمو التالية، بينما كان العكس صحيحًا فى نباتات أخرى. ويصر بعض الباحثين على أن تحمل الملوحة فى مرحلة إنبات البذور هى أفضل دليل على تحمل النبات للملوحة؛ لأن عدم قدرة البذور على الإنبات فى وجود الملوحة يجعل أية قدرة محتملة لتحمل الملوحة — فى مراحل النمو اللاحقة لذلك — عديمة الجدوى إذا كانت زراعة النباتات فى أراض ملحية، أو كان ريها بمياه يرتفع فيها تركيز الأملاح منذ البداية (عن Ramage ١٩٨٠).

إن القدرة على تحمل الملوحة تزداد مع التقدم فى العمر فى عديد من النباتات، منها: الطماطم، والشعير، والذرة، والأرز، والقمح. ولذا .. فإنه يوصى بتقييم تحمل الملوحة وإجراء الدراسات الوراثية على تلك الصفة لكل مرحلة من مراحل النمو بصورة منفردة.

ونجد فى الطماطم أن الأصناف التجارية تكون شديدة الحساسية للملوحة خلال مرحلتى إنبات البذور والنمو المبكر للبادرات، وذلك حتى فى التركيزات المنخفضة من الأملاح (حوالى ٧٥ ملى مول كلوريد صوديوم). تؤدى تلك الحالة إلى صعوبة الاعتماد على الزراعة بالبذور فى الحقل مباشرة نظرًا لأن الأملاح تتركز فى الطبقة السطحية من التربة؛ مما يؤدى إلى تأخر الإنبات وتباينه ونقص نسبته؛ الأمر الذى يكون له انعكاسات سلبية على العملية الإنتاجية، ويحتم — غالبًا — اللجوء إلى زراعة البذور فى المشاتل، مع ما يعنيه ذلك من زيادة فى تكلفة الإنتاج (Foolad ٢٠٠٤).

وفى المقابل وجد فى عديد من المحاصيل أن تحمل الملوحة فى طور البادرات يعكس — كذلك — قدرة على التحمل فى النباتات البالغة، وأمكن الاستفادة من تلك الحقيقة بنجاح كوسيلة للانتخاب لتحمل الملوحة فى كل من الذرة، والدخُن اللؤلؤى، والبرسيم الحجازى، وسبعة من محاصيل المراعى (عن Rao & McNeilly ١٩٩٩).

الرى بمياه البحر لتقييم تحمل النباتات للملوحة

يحتوى ماء البحر على تركيزات منخفضة جدًّا من عنصرى النيتروجين والفوسفور، وكميات وافرة من عنصرى البوتاسيوم والكالسيوم، وتركيزات عالية من عنصرى المغنيسيوم والكبريت. ولكن الصفة المميزة الواضحة لمياه البحر هى احتواءها على تركيز عالٍ جدًّا من عنصرى الصوديوم والكلور يصل إلى نحو ٠,٥ مولار كلوريد صوديوم. ومن جميع هذه العناصر .. فإن الصوديوم ليس من العناصر الضرورية للنباتات الراقية، بينما يعد الكلور من العناصر الصغرى (جدول (١٠-٥).

وبالمقارنة بمياه البحر .. فإن المحلول الأرضى يكون فى معظم الأراضى مخففًا، ويمثل تركيز الأيونات فيه محصلة النقص فى تلك العناصر الناشئ عن امتصاص النبات لها، والزيادة الناشئة عن تيسرها من صورها غير الذائبة فى التربة. وتتأثر تلك المحصلة بعديد من العوامل، مثل: الأمطار، والرى، والتسميد، ونشاط الجذور والكائنات الدقيقة التى تعيش فى التربة. أما المحاليل المغذية .. فإنها تحتوى على تركيزات عالية — بالتركيز المناسب للنمو النباتى — من جميع العناصر الضرورية للنبات (جدول (١٠-٦).

الرى بمحاليل ملحية مجهزة لتقييم تحمل النباتات للملوحة

لم يقتصر تقييم النباتات لتحمل الملوحة على استعمال كلوريد الصوديوم فقط فى وسط النمو؛ حيث استخدمت أيضًا أملاح كلوريد الكالسيوم، وكلوريد البوتاسيوم، وكبريتات البوتاسيوم، وكلوريد المغنيسيوم، وكبريتات المغنيسيوم، وكربونات الصوديوم،

وبيكربونات الصوديوم، وكبريتات الصوديوم. وقد استخدمت تلك الأملاح إما منفردة، وإما فى توافيق مختلفة مع كلوريد الصوديوم، وإما مع بعضها البعض.

جدول (١٠-٥): متوسط تركيز مختلف العناصر فى مياه البحر (عن Cooper ١٩٨٢).

العنصر	التركيز (جزء فى المليون)
النيتروجين	٠,٥
الفوسفور	٠,٠٥
البوتاسيوم	٣٨٠
الكالسيوم	٤٠٠
المغنيسيوم	١٢٧٠
الحديد	٠,٠١
المنجنيز	٠,٠٠٥
البورون	٤,٦
النحاس	٠,٠٤
الموليبدنم	٠,٠٠١
الزنك	٠,٠١
الصوديوم	١٠٥٦٠
الكلور	١٨٩٨٠
الكبريت	٨٨٤
البروم	٦٥
الاسترونتيم	١٣
السيليكون	٢
الألومنيوم	١
الفلور	١,٤
اليود	٠,٠٥

جدول (١٠-٦): مقارنة بين تركيز العناصر المغذية الكبرى للنبات (بالجزء فى المليون) فى المحلول الأرضى لتربة عادية، وفى محلول مغذ قياسى، وفى ماء البحر (عن Epstein وآخرين ١٩٧٩).

العنصر	المحلول الأرضى	المحلول المغذى	ماء البحر
البوتاسيوم	٣٠	٢٣٥	٣٨٠
الكالسيوم	٧٥	١٦٠	٤٠٠
المغنيسيوم	٧٥	٢٤	١٢٧٢
النيتروجين	١٠٠	٢٢٤	٠,٧-٠,٠٠١
الفوسفور	٠,٠١٥	٦٢	٠,١-٠,٠٠١
الكبريت	٣٨	٣٢	٨٨٤

كذلك درست استجابة النباتات للأملاح بزراعتها فى أراض ملحية، وبالرى بمياه ملحية تحتوى على تركيزات مختلفة من مختلف الأملاح. وتظهر النباتات — عادة — قدرًا أكبر من الحساسية للملح المنفرد عما تظهره لمجموعة من الأملاح التى تستخدم معًا. وربما كان ذلك بسبب عدم التوازن فى العناصر المغذية، والسمية التى قد تحدثها أيونات معينة عند استخدام ملح واحد منفرد فى التقييم لتحمل الملوحة (عن Ramage ١٩٨٠).

مقاييس تحمل الملوحة فى النباتات

الصفات التى يمكن إجراء الانتخاب على أساسها

إن التربية لتحمل الملوحة يمكن أن تجرى بالانتخاب لصفتين أساسيتين، هما: زيادة المقاومة لتثبيط النمو تحت ظروف الضغط الأسموزى العالى، وزيادة المقاومة لتراكم الملح بالنبات (Neumann ١٩٩٧).

وقد لا يكون مجرد النمو النباتى مجديًا لإجراء الانتخاب على أساسه لتحمل الملوحة، ويفضل — بديلاً عنه — الانتخاب لصفات محددة بسيطة، وقد يمكن — فيما بعد — تجميع تلك الصفات — معًا — فى تركيب وراثى واحد.

ومن أهم المقاييس التى استخدمت فى تقييم النباتات لتحمل الملوحة ما يلى:

١- معدل تشرب البذور بالماء معبرًا عنه بالزيادة فى وزن البذور، أو حجمها.

٢- نسبة الإنبات.

٣- سرعة الإنبات؛ علمًا بأن الملوحة تؤثر فى سرعة الإنبات بدرجة أكبر من تأثيرها فى نسبة الإنبات النهائية.

٤- بقاء البادرات حية تحت ظروف الملوحة.

٥- معدل نمو البادرات.

٦- الوزن الطازج للبادرات.

٧- تراكم المادة الجافة.

٨- النمو الجذرى والقمى.

٩- ارتفاع النبات.

١٠- القدرة على تكوين الخلفات.

١١- مساحة الأوراق.

١٢- موت الأوراق أو شيخوختها.

١٣- وزن المحصول الاقتصادى ومختلف مكوناته.

١٤- محتوى الأوراق من أيونا الصوديوم والكلوريد.

١٥- القدرة على امتصاص عنصر البوتاسيوم تحت ظروف الملوحة.

١٦- الحركة الدورانية للسيتوبلازم.

١٧- بلزمة الخلايا.

١٨- معدل التنفس.

١٩- القدرة على البقاء فى الظروف الملحية (عن Shannon ١٩٧٩، و Ramage ١٩٨٠).

ويجب أن يكون التقييم فى مرحلة معينة من النمو النباتى، وباستخدام مستوى معين من الأملاح، لا يكون تركيز الكالسيوم منخفضًا فيها. وبرغم أن النباتات التى تنتخب لتحمل الملوحة فى طور مبكر من النمو ربما لا تكون مقاومة فى مراحل أخرى متأخرة،

إلا أن التقييم فى مراحل النمو المتأخرة يستلزم وقتًا وجهدًا أكبر، ويكون أكثر تكلفة، ويتطلب طرقًا للتقييم أكثر تعقيدًا.

وبرغم أن عديدًا من المركبات العضوية الذائبة تتراكم فى السيتوبلازم — فى النباتات التى تتحمل الملوحة لدى تعرضها لظروف الملوحة — إلا أنه لا يمكن الاعتماد على تلك الخاصية كوسيلة روتينية للتقييم للملوحة فى مختلف الأنواع النباتية؛ لاختلافها فى أنواع المركبات التى تتراكم فيها، ولاختلاف الآراء حول كون تلك المركبات وسيلة من جانب النبات لزيادة قدرته على تحمل الملوحة، أم أنها تتكون بسبب الأضرار التى تحدثها الملوحة العالية.

ومن بين الصفات التى يعول عليها، ويمكن الانتخاب لتحمل الملوحة على أساسها، ما يلى:

١- تراكم الصوديوم أو الكلورين فى الأوراق، ونسبة البوتاسيوم إلى الصوديوم فيها.

لصفة تراكم الصوديوم أو الكلورين بالأوراق — مع الوقت — درجة عالية من التوريث، واستخدمت — بالفعل — فى تربية أصناف متحملة للملوحة من كل من الأرز والبرسيم الأبيض والبرسيم الحجازى. أما نسبة البوتاسيوم إلى الصوديوم العالية — وهى التى تستخدم أحيانًا كأساس للانتخاب — فقد يكون مردها إلى وجود اختلافات وراثية فى تنظيم امتصاص الصوديوم، وفى هذه الحالة لا يكون هناك داعٍ لأكثر من تقدير الصوديوم.

ونجد فى بعض الأنواع — مثل الأقماح الصلدة — أن تحمل الملوحة يرتبط بانخفاض قدرة بعض الأصناف على امتصاص الصوديوم، بينما نجد فى أنواع أخرى أن تحمل الملوحة يرتبط باستبعاد الكلورين من الأوراق.

٢- تقدير نشاط الـ NHX1، وهو Na^+/H^+ antiporer يعمل على تجميع الـ Na^+ فى الفجوات العصارية؛ بما يسمح بتراكم الصوديوم بالأوراق النباتية إلى تركيزات عالية دون الأضرار بها. وإنه لمن المعروف أن معظم الإنزيمات يُثبط نشاطها فى تركيزات لأيون الصوديوم تزيد عن ١٠٠ ملى مول، وهذا التركيز يعادل تقريبًا — ٠,٥ ملى مول/جم

وزن جاف (بافتراض محتوى مائى للورقة قدره ٥ جم H_2O لكل جرام مادة جافة). ويعنى ذلك أن الصوديوم لابد وأن يُحدد تواجده فى الفجوات العصارية — بعيدًا عن السيتوبلازم — حتى لا يؤثر فى الإنزيمات.

ولقد وجد أن من أهم خصائص النباتات المحبة للملوحة halophytes، مثل: *Atriplex spongiosa*، و *Suaeda maritima* هو قدرتها على تحديد تواجد الصوديوم فى فجواتها العصارية، حيث يصل تركيزه فى الأوراق إلى ٣,٥ مللى مول/جم وزن جاف (حوالى ٧٠٠ مللى مول)، علمًا بأن إنزيماتها لا تختلف فى حساسيتها للصوديوم — فى البيئات الصناعية — عن الإنزيمات المماثلة المستخلصة من نباتات حساسة للملوحة مثل الصوديوم والبسلة.

أما النباتات العادية بالنسبة للحساسية للملوحة (glycophytes) فإن بإمكانها تحديد تواجد الصوديوم فى الفجوات العصارية إلى حد ما، حتى يمكن أن يصل تركيزه إلى ١ مللى مول/جم وزن جاف (حوالى ٢٠٠ مللى مول). وفى القمح .. يصبح الصوديوم سامًّا إذا زاد تركيزه بالأوراق عن ١,٢٥ مللى مول/جم وزن جاف (حوالى ٢٥٠ مللى مول).

ولقد وُجدت علاقة إيجابية بين محتوى الأوراق من الصوديوم وتحمل الملوحة فى كل من الأرز والقمح، وربما توجد تلك العلاقة فى أنواع أخرى كذلك (Munns وآخرون ٢٠١١).

ويبين جدول (١٠-٧) التقنيات الممكن استخدامها فى التقييم لتحمل الملوحة.

معاولات قياس مستوى التحمل

إن تحسين تحمل الملوحة بالتربية يتطلب القدرة على قياس مستوى التحمل. ومن الناحية الزراعية، فإن تحمل الملوحة يوصف بأنه الدالة المركبة لنقص المحصول عبر مدى من تركيزات الأملاح. ويمكن — للتبسيط — قياس تحمل الملوحة على أساس قيمتين، هما:

EC_t (أو threshold EC): وهى درجة التوصيل الكهربائى (كمقياس للملوحة) الذى يبدأ عندها أول انخفاض ملموس عن أقصى محصول متوقع Y_{max}.

جدول (١٠-٧): التقنيات التى قد يمكن استخدامها فى تقييم النباتات لتحمل الملوحة (عن Munns وآخرين ٢٠١١).

التقنية	نوع الضرر الذى تعكسه التقنية	المزايا	فترة التقييم	الارتباط مع التحمل تحت ظروف الحقل
قياسات النمو النباتى الكلى: (الكتلة الحيوية أو معدل النمو النسبى)	ارتفاع الضغط الأسموزى أو تأثير الأيونات أو كلاهما	دليل على المحصول	٤-٦ أسابيع	متوسط
استطالة الجذرو	ارتفاع الضغط الأسموزى	سريع	١-٢ أسبوع	منخفض
استطالة الأوراق	ارتفاع الضغط الأسموزى	سريع	أسبوعان	منخفض
الإنبات	ارتفاع الضغط الأسموزى	تقييم أعداد كبيرة بسهولة	أسبوع	منخفض أو معدوم
القدرة على البقاء	ارتفاع الضغط الأسموزى أو تأثير الأيونات أو كلاهما	إظهار التراكيب الوراثية المتحملة بوضوح	٢-٨ أسابيع حسب مدى الشدّ	غير مؤكد
أضرار الأوراق (التسرب الأيونى والمحتوى الكلوروفيلى)	ارتفاع الضغط الأسموزى أو تأثير الأيونات أو كلاهما	لا يقضى على النبات	٢-٤ أسابيع	لم يثبت
استشعاع الكلوروفيل	ارتفاع الضغط الأسموزى أو تأثير الأيونات أو كلاهما	لا يقضى على النبات ويمكن إجراءه فى الحقل	٢-٨ أسابيع	لم يثبت
مزارع الأنسجة	ارتفاع الضغط الأسموزى أو تأثير الأيونات أو كلاهما		شهور	لا يوجد
صفات أيونية خاصة: (استبعاد الصوديوم، و (K^+/Na^+)	تأثير الأيونات	لا يقضى على النبات	١-٢ أسبوع	عالى

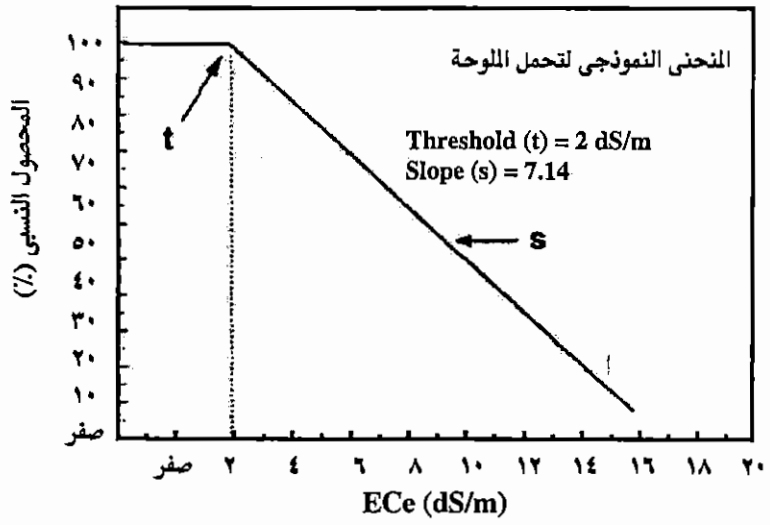
s: وهى قيمة الانحدار slope، والانحدار هو نسبة الانخفاض المتوقع فى المحصول مع كل وحدة إضافية من الملوحة فوق الـ EC_t.

ويمكن قياس المحصول النسبى (Y) عند أى مستوى من الملوحة يزيد عن EC_t بالمعادلة التالية:

$$Y = 100 - s\,(EC_e - EC_t)$$

حيث إن EC_e تزيد عن EC_t

وعادة .. تقاس الملوحة كوحدات من درجة التوصيل الكهربائى لمستخلص مرشح لمعجون تربة مشبع بالماء EC_e، مع أخذ العينة من منطقة نمو الجذور فى مختلف مراحل النمو النباتى، وتقاس درجة التوصيل الكهربائى بوحدات الديسى سيمنز/م deciSemiens per meter (اختصارًا: $dS\ m^{-1}$) (شكل ١٠-٢).



شكل (١٠-٢): التناقص فى المحصول مع التزايد فى مستوى الملوحة.

هذا .. إلا أن الحصول على هذه التقديرات بدقة أمر يصعب تحقيقه، ذلك لأن قيمة EC_t (التى يبدأ عندها النقص الملموس فى المحصول) تعد حساسة للتفاعلات

البيئية، وتعتمد على مدى دقة تقدير الملوحة، وكيفية تحديدها عبر الحقل التجريبى والأعماق والوقت. وبسبب عدم التجانس فى ملوحة التربة، فإن البعض يوصى بالانتخاب للقدرة الإنتاجية عمومًا عوضًا عن تحمل الملوحة، لكن الأفضل إجراء اختبارات المحصول والانتخاب فى كل من الظروف الطبيعية وظروف الشدّ الملحى بصورة متوازية، أو — على الأقل — متعاقبة.

وبناء على ما تقدم بيانه فإنه يمكن وصف تحمل الملوحة بأنه النقص فى المحصول فى مستوى معين من الملوحة (Y_s) نسبة إلى المحصول المقدر فى ظروف غير ملحية (Y_c) هكذا.

$$S = Y_s / Y_c$$

وقد يتغير هذا الدليل حسب درجة الملوحة التى يقدر عندها المحصول (Y_s).

وقد اقترح دليل آخر للشدّ يسمح بعمل مقارنات بالنسبة للعشيرة كلها، حيث تقدر S كما يلى:

$$S = [(1 - Y_s / Y_c)]/1\text{-}D$$

حيث إن D هى نسبة متوسط كل العشائر تحت ظروف الشدّ إلى متوسط كل العشائر فى ظروف عدم الشدّ.

ومن بين الصعوبات التى تواجه اتخاذ قرارات الانتخاب لتحمل الملوحة أن الأصناف منخفضة المحصول تبدو — عادة — أقل حساسية لتأثيرات الملوحة عن الأصناف عالية المحصول. وبذا .. فإن الأصناف المتحملة للملوحة والتى تنتخب على أساس أى من المعادلتين السابقتين قد تكون ضعيفة المحصول تحت ظروف الشدّ الملحى المنخفض أو المعتدل، وربما يرجع ذلك إلى أن الأصناف عالية المحصول بطبيعتها تكون قريبة من كامل قدرتها على توجيه الغذاء المجهز للمحصول؛ مما يجعلها تتأثر بحالة الشدّ، بينما ربما تكون الأصناف المنخفضة المحصول بطبيعتها مازال لديها بعض الآليات لاستمرار توجيه الغذاء المجهز للمحصول تحت ظروف الشدّ.

ونظرًا لأن قياس درجة تحمل الملوحة فى المعادلتين السابقتين بنى على أسس نسبية، فإنه لا يمكن أن يجرى على نباتات فردية، وإنما يتعين أن يتم إجراؤه باستخدام سلالات ذات حد أدنى من التجانس.

وبالنظر لصعوبة تقدير مستوى التحمل بدقة، فقد افترضت دلائل أخرى بديلاً عن المحصول، أسلفنا الإشارة إلى العديد منها، مثل: التحمل أثناء إنبات البذور، والمحافظة على الوزن الجاف للنموات الخضرية، ووزن الجذور، وتفرعات الساق، والمقاومة لأضرار الأوراق، واستمرار الإزهار، وعقد البذور والثمار، وحجم الورقة، وحجم النمو الخضرى، وقدرة النبات على البقاء تحت ظروف الشدّ (Shannon ١٩٩٧).

المعاملة بالإثريل كوسيلة للتقييم لتحمل الملوحة

كان لمعاملة فول الصويا بالإثريل تأثيرًا مماثلاً لتأثير الملوحة على كل من: طول النبات، وانفصال وسقوط الأوراق والأزهار والقرون، والمحصول. وقد اقترح تقييم أصناف فول الصويا بمعاملتها بالإثريل كوسيلة لتعرف مدى تحملها للملوحة (El-Saeid ١٩٩٣).

وقد اقترحت هذه الطريقة — كذلك — كوسيلة للتقييم لتحمل الملوحة فى الطماطم، كما بينا فى موضع آخر من هذا الكتاب.

التقييم لتحمل الملوحة فى مزارع الأنسجة

لقد أمكن فى عدة حالات — كما أسلفنا — إنتاج سلالات خلايا قادرة على تحمل تركيزات عالية من الملوحة فى مزارع الأنسجة، ولكن حالات قليلة منها فقط هى التى استمرت فيها الدراسة إلى حين إنتاج نباتات كاملة من تلك السلالات، واختبار مقاومتها للملوحة تحت ظروف الحقل. وإلى أن تتحقق تلك الخطوة يظل من المستحيل تعرف الفرق بين سلالات الخلايا القادرة على تحمل الملوحة (لأنها تحمل جينات مفيدة فى هذا الشأن)، وتلك التى تكون قادرة على مجرد تحمل الضغط الأسموزى العالى (وليس

تحمل الملوحة)، والسلالات التى تعتمد فى تحملها للملوحة على توفر عديد من الموارد اللازمة لها فى البيئة المغذية.

ومن أهم مزايا استخدام مزارع الأنسجة فى الانتخاب لتحمل الملوحة ما يلى:

١- عدد الخلايا الكبير الذى يمكن تقييمه لتحمل الملوحة، وسهولة إجراء اختبار التقييم وتجانس الاختبار.

٢- سهولة التعامل مع الخلايا المفردة ودراسة الأساس الفسيولوجى لتحمل الملوحة فيها عن النباتات الكاملة.

٣- تواجد فرصة أكبر لنشوء اختلافات وراثية فى مزارع الخلايا عما فى النباتات الكاملة مع سهولة معاملة المزارع بالعوامل المطفرة.

٤- يفيد استخدام مزارع الخلايا الأحادية فى اكتشاف الطفرات المتنحية التى تتحمل الملوحة بسهولة.

ولعل أكبر عيوب مزارع الأنسجة فى هذا الشأن أن طبيعة تحمل الملوحة فى سلالات الخلايا قد تختلف جذريًّا عما فى النباتات الكاملة. ولهذا السبب .. فقد كان النجاح فى إنتاج نباتات كاملة قادرة على تحمل الملوحة — بهذه الطريقة — محدودًا. وحتى فى تلك الحالات (كما فى التبغ) كان من الضرورى استمرار تعريض المزارع والنباتات التى نشأت منها — فى جميع مراحل إنتاجها وإكثارها الجنسى بعد ذلك — تحت ظروف الملوحة العالية للمحافظة على بقاء صفة تحمل الملوحة فيها.

وفى إحدى الدراسات تبين أن نباتات التبغ المتحملة للملوحة — والتى أمكن الحصول عليها من مزارع الخلايا — كانت سداسية التضاعف؛ الأمر الذى يضيف إلى قوة نمو السلالة المنتخبة؛ مما يفيد أن انتخابها يحتمل أن يكون راجعًا إلى قوة نموها الطبيعى، وليس إلى تحملها للملوحة (عن Yeo & Flowers ١٩٨٩).

وعلى خلاف ذلك .. فقد أوضحت الدراسات التى أجريت على البرسيم الحجازى أن سلالات الخلايا — التى انتخبت لتحملها للملوحة — كانت أكثر قدرة على النمو فى

البيئة الملحية عما فى البيئة الخالية من الملوحة؛ فقد نمت السلالة المنتخبة بصورة أفضل من الخلايا غير المنتخبة عندما كان تركيز كلوريد الصوديوم فى البيئة المغذية ١٪، وتطلبت تلك السلالة المنتخبة وجود كلوريد الصوديوم بتركيز ٠,٥٪ لإعطاء أفضل نمو، بينما كان نموها فى غياب كلوريد الصوديوم ٢٠٪ من نمو الخلايا غير المنتخبة (وغير المتحملة للملوحة) فى ظروف غياب الملوحة. هذا .. بينما تساوى نمو السلالة المنتخبة لتحمل الملوحة والخلايا غير المنتخبة عندما كان تركيز كلوريد الصوديوم فى البيئة المغذية ٠,٥٪ (عن Rains ١٩٨١).

ومن أمثلة الدراسات التى أجريت فى هذا المجال ما قام به Bourgeais (١٩٨٧) من زيادة القدرة على تحمل الملوحة فى مزارع صنف الطماطم St-Pierre بتكرار زراعتها أربع مرات فى بيئات تحتوى على تركيزات متزايدة من كلوريد الصوديوم، وصلت إلى ١٠٠ ملى مول، واستخدم فى هذه المزارع إما القمة الطرفية للسيقان، وإما كالس حُصل عليه من جذور وسيقان النباتات.

ويذكر Stavarek & Rains (١٩٨٤)، و Duncan & Widholm (١٩٨٦) أنه أمكن انتخاب سلالات خلايا Cell Lines مقاومة للملوحة من مزارع الخلايا لعدة محاصيل زراعية، منها: الفلفل، والبرتقال، وقصب السكر، والبن، والأرز، والقمح، والشوفان، والدخُن اللؤلؤى، والقلقاس، والبرسيم الحجازى، والتبغ، والداتورة.

وتكمن المشكلة — فى برامج التربية التى من هذا النوع — فى صعوبة الحصول على نباتات كاملة من سلالات الخلايا المنتخبة لمقاومة الملوحة (أو غيرها من العوامل البيئية)؛ ففى البرسيم الحجازى .. كانت المزرعة التى أجرى فيها الانتخاب قديمة، وحدث فيها تغيرات وراثية فى صفات كثيرة إلى درجة لم تسمح بنمو النباتات التى تميزت منها لاختبار مقاومتها للملوحة وإكثارها. وفى الأرز .. كانت النباتات المقاومة للملوحة الناتجة من سلالات الخلايا عقيمة بدرجة عالية. وفى القلقاس .. ماتت النباتات النامية من سلالات الخلايا قبل اختبارها، ولكن أمكن الحصول على نباتات من مزارع التبغ كانت قادرة على النمو فى محلول مغذ يحتوى على ٢,٦٢٪ كلوريد صوديوم.

وقد تراوح تركيز كلوريد الصوديوم الذى تحملته سلالات الخلايا — فى مزارع الأنسجة — من ٠,٥٢٪ فى مزارع الخلايا المعلقة Cell suspension culture فى التبغ إلى ١,٠٪ فى مزارع الكالوس فى *Nicotiana sylvestris*، والفلفل، والبرسيم الحجازى، وإلى ١,٥٪ فى مزارع الكالوس فى الأرز، و ٢,٠٪ فى مزارع الخلايا المعلقة فى *N. sylvestris*.

وتتميز سلالات الخلايا المنتخبة لتحملها للملوحة (كما فى البرسيم الحجازى) بزيادة محتواها من أيون البوتاسيوم — حتى فى وجود تركيزات عالية من أيون الصوديوم — وهى تتشابه فى ذلك مع النباتات الكاملة التى تتحمل الملوحة (عن Rains ١٩٨١).

وقد أمكن انتخاب نباتات من المسترد الهندى *Brassica juncea* (صنف Prakish) بتقييم النباتات التى نتجت من زراعة ٢٦٢٠ ورقة فلقية فى بيئة ملحية؛ حيث عاشت ٣ نباتات منها، وأنتجت نموًا خضريًا جيدًا فى تلك البيئة. أكثرت تلك النباتات باستخدام مزارع البراعم الإبطية فى بيئة خالية من كلوريد الصوديوم. وقد استمر نمو اثنتين من تلك السلالات إلى أن أنتجتا بذورًا.

زرعت هذه النباتات فى الصوبة؛ حيث أظهرت انعزالات كثيرة فى كل الصفات التى درست. ومع استمرار الانتخاب فيها لثلاثة أجيال، أظهرت النباتات التى تتحمل الملوحة قدرًا كبيرًا من التجانس فى الصفات الاقتصادية الهامة، وأيضًا فى مقاومة الملوحة، إلا أن السلالتين اختلفتا فى صفة تحملها للملوحة خلال مراحل نموهما الخضرية والتكاثرية (Jain وآخرون ١٩٩٠).

كذلك تمكن Bouharmont (١٩٩٠) من انتخاب عدة سلالات من أصلى الموالح *Poncirus trifoliata*، و *Citrange carrizo* بتحفيز تكوين نموات خضرية جديدة من نموات الكالوس التى تنتج من زراعة أجنة هذين النوعين — لمدة خمسة شهور — فى بيئة تحتوى على ١٪ كلوريد صوديوم. وقد تميزت النباتات التى أنتجت من تلك المزارع بقدرتها على النمو فى محاليل مغذية تحتوى على كلوريد صوديوم بتركيز ١٪، بينما لم

يمكن لنباتات المقارنة تحمل تركيز ٠,٢٥٪ كلوريد صوديوم. وقد نمت أنسجة الكالوس التى نتجت من زراعة أجنة تلك النباتات — بنجاح — فى بيئات مغذية ملحية.

ومقارنة بسلالات الخلايا غير المنتخبة لتحمل الملوحة .. تمكنت سلالات الموالح المنتخبة لتحمل الملوحة من احتفاظها بمستوى طبيعى من أيونى البوتاسيوم والكالسيوم، بالرغم من وجود تركيز عال من أيونى الصوديوم والكلور فى البيئة المغذية. وقد تراكم أيونا الصوديوم والكلور بتركيزات عالية فى الفجوات العصارية لسلالات خلايا أصل الـ *Poncirus* المنتخبة لتحمل الملوحة، بينما لم يحدث ذلك فى سلالات خلايا أصل الـ *Citrange* التى بدت كأنها قادرة على استبعادهما.

كذلك تمكن Bouharmont (١٩٩٠) من الحصول على نباتات أرز قادرة على تحمل الملوحة من مزارع كالوس تحتوى على ١,٥٪ كلوريد صوديوم، وذلك بعد نحو أربعة شهور من تعرض خلايا الكالوس لتلك الظروف.

يتبين مما تقدم أن انتخاب سلالات خلايا قادرة على تحمل الملوحة فى مزارع الأنسجة أمر ممكن، وإنتاج نباتات من الخلايا أمر ممكن — أيضًا — فى عديد من النباتات، ولكن إنتاج النباتات من سلالات الخلايا المنتخبة لتحملها للملوحة كان إلى الآن محدودًا (ربما بسبب بقاء المزارع لمدة طويلة قبل محاولة إنتاج النباتات منها)، كما كانت النباتات الكاملة الناتجة من سلالات الخلايا — فى عديد من تلك الحالات — غير متميزة فى تحملها للملوحة؛ أى إنها لم تكن أكثر تحملاً للملوحة من نباتات الصنف أو السلالة الأصلية التى استخدمت فى عمل مزارع الأنسجة، وهو ما يجعلها — فى مثل هذه الحالات — عديمة الأهمية. ومع ذلك .. فقد كانت هناك حالات قليلة — من مزارع الأنسجة — تميزت فيها نباتات كاملة قادرة على تحمل الملوحة.

وراثة تحمل الملوحة

لعل أول محاولة أجريت لدراسة وراثة تحمل الملوحة كانت تلك التى قام بها Lyon عام ١٩٤١ (عن Flowers ٢٠٠٤)، والتى أجرى فيها تهجينًا نوعيًا بين الطماطم والنوع