الفصل الثانى

أضرار وتحديات شدِّ البرودة والتجمد

تبدأ أضرار ومظاهر شد البرودة عندما تتعرض النباتات لحرارة تقل عن الحرارة الدنيا التى تتحملها، وهى التى تختلف باختلاف النوع المحصولى، وتتراوح بين ١٣°م فى المحاصيل شديدة الحساسية للبرودة مثل البطاطا، والصفر المئوى فى المحاصيل المتحملة لها مثل الكرنب. أما أضرار ومظاهر شد التجمد فهى تبدأ عند الصفر المئوى لكل محاصيل الموسم الدافئ، وتنخفض إلى ما دون الصفر بثلاث إلى خمس درجات فى المحاصيل المتحملة للبرودة مثل الصليبيات.

فعندما تتعرض النباتات الاستوائية وتحت الاستوائية لحرارة ١٠– ١٥°م فإن نموها يُثبَّط وينخفض فيها معدل البناء الضوئى والتنفس، وفى حرارة أقل من ذلك وحتى الصفر المئوى يحدث فى تلك النباتات تسرب للأيونات، وتغيرات لونية وتتكون بأوراقها البقع وقد تموت. وتعرف تلك التغيرات باسم أضرار البرودة chilling injury. وبعض تلك النباتات — مثل الذرة — يمكنها تحمل الحرارة المنخفضة — الأعلى من درجة التجمد — إذا ما أُقلمت على الحرارة المنخفضة على مدى عدة أيام أو أسابيع، ولكنها لا تتحمل التجمد.

وتقاسى نباتات المناطق الباردة من أضرار التجمد وقد تموت إذا تعرضت لحرارة التجمد خلال فصل الصيف. هذا.. إلاّ أن تلك النباتات ذاتها يمكنها تحمل حرارة أقل من الصفر المئوى خلال فصل الشتاء نظرًا لأنها تكون قد تعرضت لحرارة منخفضة (عادة فى حدود ٢– ١٠°م) خلال فصل الخريف، وهو ما يعرف باسم التأقلم على البرودة cold acclination. وكمثال على ذلك.. فإن نبات الراى *Secale cereale* يُقتل على حرارة – ٥°م إن لم يكن قد تأقلم على البرودة، ولكنه يتحمل حرارة تصل إلى — ٣٠°م إذا ما أُقلِم على البرودة لبضعة أسابيع (Srivastava ٢٠٠٨).

مظاهر وأضرار شد البرودة

التأثير الفسيولوجى لشد البرودة على المستوى تحت الخلوى

نجد على المستوى تحت الخلوى أن شدّ البرودة يؤثر فى ثبات الأغشية، وتمثيل الكلوروفيل، والبناء الضوئى، والتنفس، وقد يتسبب فى إحداث تسمم بالـ H_2O_2.

ويمكن تلخيص تلك التأثيرات فيما يلى:

١-يُعد الضرر الذى يحدث للأغشية البلازميّة أهم تأثيرات شدّ البرودة، لأنه يولّد عديدًا من التأثيرات الأخرى تحت الخلوية التى يظهر تأثيرها على النباتات. ويعتقد بأن شدّ البرودة يستحث حدوث انتقال فى الأغشية البلازمية من الحالة السائلة البلّورية liquid-crystalline state الطبيعية إلى حالة الجل الصلب solid-gel state غير الطبيعية. ويؤثر هذا التغير فى حالة الأغشية على وظائف الإنزيمات المرتبطة بها، والتسرب الأيونى...إلخ. ولذا.. يبدو أن درجة عالية من عدم تشبع الأحماض الدهنية فى دهون الأغشية مرتبط بتحمل شد البرودة.

٢-قد تحدث تغيرات تكوينية فى البروتينات فى ظروف شد البرودة، إلا أن تلك التغيرات يكون دورها — غالبًا — محدودًا فى شد البرودة.

٣-تُحدث الحرارة المنخفضة انخفاضًا فى معدل البناء الضوئى من خلال تأثيرها على عديد من الإنزيمات ذات العلاقة بالبناء الضوئى.

٤-يتعارض شد البرودة مع تمثيل الكلوروفيل ووظائف الكلوروبلاستيدات، وقد يتوقف تمثيل الكلوروفيل نهائيًا فى الحرارة الشديدة الانخفاض؛ مما يؤدى إلى ظهور أعراض نقص الكلوروفيل.

٥-قد تؤدى الحرارة المنخفضة إلى تراكم نواتج البناء الضوئى فى البلاستيدات

الخضراء، وذلك بمنع انتقالها إلى أعضاء التخزين، وقد يتسبب ذلك فى وقف عملية البناء الضوئى فى حرارة أعلى من تلك التى تلزم لتثبيط البناء الضوئى.

٦-يُعد التنفس أكثر تحملاً لانخفاض الحرارة عن البناء الضوئى؛ حيث يبدأ فى الانخفاض فى حرارة -١٠°م.

٧-يستحث شد البرودة- فى النباتات الحساسة - إنتاج مثبط لإنزيم الكتاليز. وتحتوى الأنسجة النباتية على فوق أكسيد الأيدروجين H_2O_2 بصورة طبيعية، وهو الذى يتحلل بفعل إنزيم الكتاليز؛ الأمر الذى يتوقف حدوثه فى النباتات المتأثرة بأضرار البرودة والتى يُستَحث فيها إنتاج مثبط الكتاليز؛ مما يؤدى إلى تراكم فوق أكسيد الأيدروجين، علمًا بأنه يعمل كمؤكسد يزيد من أضرار البرودة (عن Singh ١٩٩٣).

التأثير الفسيولوجى لشدّ البرودة على مختلف مراحل النمو النباتى

قد يُقدر شد البرودة بقياس تأثيره على إنبات البذور، والنمو، وعقد الثمار، والمحصول، وخصوبة حبوب اللقاح، وجودة الثمار. ويقود شد البرودة إلى ضعف إنبات البذور، وضعف نمو البادرات، وتقزم النمو، والذبول، والاصفرار المشوب بالخضرة، والتحلل، وضعف عقد الثمار، وعقم حبوب اللقاح.

وتظهر تأثيرات شد البرودة من خلال ما يلى:

١-تقلل الحرارة المنخفضة فى مرحلة إنبات البذور من نسبة إنباتها، وتزيد من فرصة إصابتها بمسببات الأمراض التى تعيش فى التربة، كما تبطئ من سرعة نمو البادرات. وتُعد مرحلة التشرب بالماء الأكثر حساسية للحرارة المنخفضة. وقد أُرجِعَ ذلك إلى أن الـ plasma lemma فى البذور الجافة لا تكون تامة الاتصال؛ الأمر الذى يُعالج عند تشرب البذور بالماء فتصبح متصلة، ولكن تلك المعالجة تضعف فى الحرارة العالية.

٢-تعد مرحلة بدء البناء الضوئى بعد إنبات البذور الأكثر حساسية -- كذلك- لشدّ البرودة.

٣-يحدث ضعف فى النمو الجذرى فى الحرارة المنخفضة؛ مما يُضعف من قدرة الجذور على امتصاص الماء والعناصر الغذائية. وتُحدث البرودة زيادة حادة فى المقاومة الهيدروليكية للجذور؛ مما يتسبب فى حدوث شدّ مائى.

٤-يزداد تراكم حامض الأبسيسك فى النباتات المتأثرة بالبرودة؛ الأمر الذى يؤدى إلى انغلاق الثغور وتحسين الوضع المائى للنباتات.

٥-تؤدى الحرارة المنخفضة إلى عقم حبوب اللقاح وضعف عقد الثمار وتشوهها. وقد يحدث التشوه نتيجة تأثير حبوب اللقاح على تطور المبيض (عن Singh ١٩٩٣).

تأثير الحرارة المنخفضة على إنبات البذور ونمو البادرات الصغيرة

تعد أضرار البرودة التى تتعرض لها البذور عند محاولة زراعتها فى الجو البارد من أهم أسباب ضعف إنبات البذور. كما أن البذور التى تنبت فى مثل هذه الظروف تكون بادرتها ضعيفة النمو، وتتعرض للذبول (بسبب ضعف نفاذية الجذور للماء، مع استمرار النتح من الثغور التى تبقى مفتوحة خلال فترة التعرض للبرودة)، وتتكون فيها بقع متحللة(necrosis)، ويتأخر وصولها إلى مرحلة النضج، وينخفض محصولها.

كذلك تتعرض جذور البادرات النباتية لأضرار البرودة؛ فيقل امتصاصها للماء؛ بسبب ضعف توصيلها له داخليًا، وتتسرب الأيونات منها بسبب الأضرار التى تحدثها البرودة بالأغشية الخلوية، كما يضعف نموها بسبب فقدان التوازن بين انقسام الخلايا وتميزها.

وتحدث الأضرار للأغشية الخلوية بسبب زيادة أكسدة peroxidation ليبيدات الأغشية عند تزايد تراكم الـ free radicals فيها فى ظروف الشد stress الناشئة عن انخفاض درجة الحرارة. ولمزيد من التفاصيل عن تأثير الحرارة المنخفضة على الأغشية

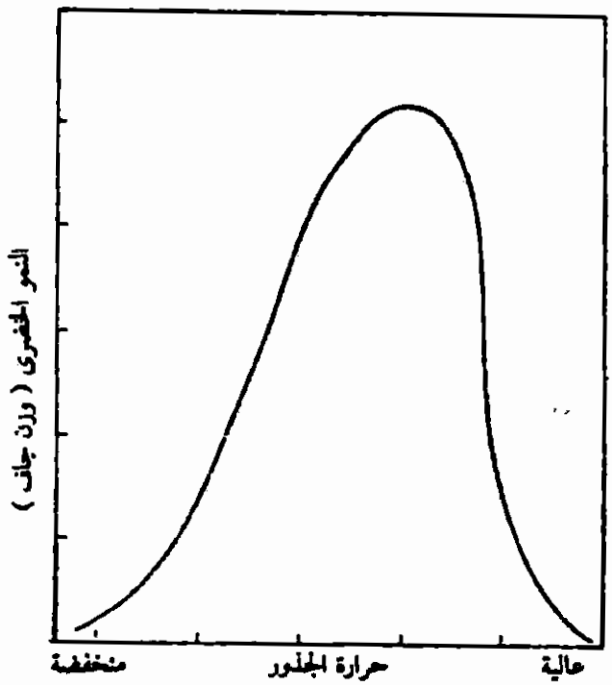
البلازمية.. يراجع Lyons وآخرون (١٩٧٩).

وفى الطماطم.. أدى تعريض البادرات الحديثة لحرارة ٥°م — لمدة ثلاثة أيام — إلى حدوث أضرار شديدة على المستوى الخلوى، ظهر — بالنسبة لأنسجة السويقة الجنينية السفلى — على صورة أضرار شديدة بالأغشية الخلوية أدت إلى موت نحو ١٠٪ من الخلايا. وكان تقدم الضرر بصورة تدريجية؛ فلم يحدث سوى تغيرات قليلة فى الساعتين الأوليين. وبعد أربع ساعات حدثت أضرار بالـ thylakoids، وأصبحت أغشية الميتوكوندريات غير متصلة. وبعد ثمانى ساعات ظهر اختلال تركيبى فى السيتوبلازم وتغيرت الريبوسومات. وبعد اثنتى عشرة ساعة أصبحت التغيرات فى الأغشية البلازمية شديدة، وبدت الجدر الخلوية معتمة وأكثر سمكًا. وبعد ست عشرة ساعة ازداد وضوح كل الأعراض السابقة وترسب البروتين فى الفجوات العصارية (عن Hale & Orcutt ١٩٨٧).

ويتبين من دراسات Hariyadi & Parkin (١٩٩٣) — التى عرَّضا فيها بادرات الخيار وهى فى عمر أسبوع لحرارة ٤°م لمدة يوم إلى ستة أيام — أن فقد البادرات لحيويتها بدأ بعد يومٍ واحدٍ من التعرض للحرارة المنخفضة، واكتمل خلال أربعة أيام، واتضح أن لأضرار البرودة علاقة بشدّ أكسدة oxidative stress ينشأ لدى التعرض للحرارة المنخفضة. ويؤيد ذلك دراسات Walker & McKersie (١٩٩٣) التى قارنا فيها الطماطم بنباتات النوع البرى *Solanum habrochaites* المقاوم لأضرار البرودة، والتى توصلا منها إلى أن تمثيل مضادات الأكسدة ربما كان جزءًا من النظام المعقد لتحمل البرودة فى هذا النوع.

تأثير الحرارة المنخفضة على وظائف الجذور

إن تأثير التباين فى درجة حرارة الجذور على النمو القمى يتبع النمط العام الموضح فى شكل (٢-١).



شكل (٢-١): تأثير التباين فى درجات حرارة الجذور على النمط العام للنمو الخضرى للنبات.

وتحدث عدة تغيرات فى فسيولوجيا الجذور يمكن أن تُفسَر بها التغيرات التى تلاحظ على النموات الخضرية، ويمكن إيجازها فيما يلى:

١- يؤدى انخفاض درجة الحرارة إلى نقص معدل امتصاص الجذور للماء لعدة أسباب؛ منها ما يلى:

أ- زيادة لزوجة الماء؛ بسبب زيادة الروابط الهيدروجينية به فى الحرارة المنخفضة.

ب- ضعف نفاذية الأغشية الخلوية للماء فى ظروف الحرارة المنخفضة.

ج- يزيد معدل ذوبان الغازات فى الماء فى الحرارة المنخفضة؛ فيزيد ذوبان غازى ثانى أكسيد الكربون والأكسجين؛ الأمر الذى يؤدى إلى انخفاض الـ pH؛ فيقل امتصاص الماء تبعًا لذلك.

د- يقل نشاط المركبات الذائبة فى الخلايا الجذرية؛ فيزيد الجهد الأسموزى osmotic potential بالجذور تبعًا لذلك.

وقد تؤدى جميع هذه العوامل إلى حدوث شد رطوبى بالنبات.

٢- يتأثر كذلك امتصاص العناصر بدرجة حرارة الجذور؛ ففى الحرارة المنخفضة .. يقل تيسر العناصر من صخور التربة إلى المحلول الأرضى؛ فيقل المتوفر منها تبعًا لذلك. كذلك يقل الانتقال النشط للعناصر بين خلايا الجذر عند انخفاض درجة الحرارة، كما تقل أيضًا عمليات الانتقال والتمثيل. كذلك يقل نشاط الكائنات الدقيقة فى التربة؛ فيقل تيسر العناصر تبعًا لذلك.

٣- يؤدى انخفاض درجة الحرارة إلى نقص انتقال الغذاء المجهز فى النبات، ويتغير نظام انتقاله؛ ذلك لأن ضعف النمو الجذرى يعنى عدم احتياجها إلى قدرٍ كبيرٍ من الغذاء المجهز، الذى يبقى — حينئذ — فى الأوراق، التى تصبح أسمك، ويزيد وزنها الجاف.

٤- كذلك يؤدى انخفاض حرارة الجذور إلى انخفاض تمثيل وانتقال الهرمونات والمركبات التى تنتج فى الجذور؛ مثل: السيتوكينينات، والأحماض الأمينية، وبعض الفيتامينات.

هذا.. بينما يؤدى ارتفاع درجة حرارة الجذور إلى زيادة محتوى النبات من النيتروجين النتراتى؛ وذلك بسبب ضعف نشاط إنزيم نيتريت ريدكتيز nitrate reductase، مع زيادة امتصاص النيتروجين فى هذه الظروف (عن Hale & Orcutt ١٩٨٧).

وقد ظهرت على الجذور الأولية لنباتات الذرة السكرية — التى عُرضت لحرارة ٤°م — تغيرات فى كل من السيتوبلازم والنواة، وكانت أنوية وميتوكوندريات خلايا جذور فول الصويا التى عُرضت لحرارة ٤°م غير منتظمة الشكل. وظهرت على جذور عدد من النباتات الحساسة للبرودة تغيرات أخرى كثيرة لدى تعريضها للبرودة؛ منها: تضخم

الميتوكوندريات، وزيادة الشبكة الإندوبلازمية الخشنة، وعدم استمرارية الغشاء البلازمى الداخلى، واختفاء الصفيحة الوسطى.

ويستدل من دراسات Reyes & Jennings (١٩٩٤) على كل من الخيار والكوسة أن تعرض الجذور — بعد ثلاثة إلى أربعة أيام من استنبات البذور — لحرارة تراوحت من ٢– ١٥°م لفترات امتدت من ٢٤–١٩٢ ساعة أحدث التأثيرات التالية:

١–كانت البادرات أكثر حساسية لأضرار البرودة عند ٢٠°م، و٦°م، وتمثلت الأضرار فى ضعف قدرة البادرات على استعادة نموها فى حرارة ٢٦°م.

٢–ضَعُفَ النمو الجذرى عند التعرض لأضرار البرودة لمدة ٤٨ ساعة فأكثر.

٣–كانت البادرات التى عرضت لحرارة ١٠°م أو ١٥°م قادرة على النمو الجذرى فى هذه الظروف، واستعادت نموها الطبيعى فى حرارة ٢٦°م. ولكن ظهر تلون بنى فى أطراف الجذور فى كل من الخيار والكوسة لدى تعرضهما لحرارة ١٠°م؛ مما يدل على حدوث تغيرات أيضية غير طبيعية عند هذه الدرجة.

٤–ظهر التأثير السلبى على الوزن الجاف للجذور بعد ٢٤ ساعة من جميع معاملات البرودة.

٥–لم يمكن للبادرات التى عُرضّت لحرارة ٢°م أو ٦°م لمدة ٩٦ ساعة استعادة نموها عندما نقلت إلى حرارة ٢٦°م.

٦–ازداد تسرب الأيونات من جذور الخيار والكوسة بعد تعرضهما لحرارة ٢°م لمدة ٤٨ ساعة.. وكان الفقد فى أيونى الصوديوم والفوسفات أكثر مما فى أيونات المغنيسيوم، والكلورين، والكبريتات. ولم تظهر هذه الاختلافات فى التسرب الأيونى على حرارة ١٠°م أو ١٥°م، كما لم يتسرب أيون الكالسيوم عند أى من درجات الحرارة المنخفضة.

تأثير الحرارة المنخفضة على نمو وأيض النباتات

أوضحت دراسات King & Reid (١٩٨٧) على الطماطم اختلاف النباتات فى حساسيتها لأضرار البرودة باختلاف الوقت من اليوم من دورة الضوء والظلام اليومية؛ فكانت الحساسية للبرودة أعلى ما يمكن عندما بدأ التعرّض للحرارة المنخفضة فى نهاية فترة الظلام. وأظهرت الدراسة عدم وجود علاقة بين تلك التغيرات اليومية فى الحساسية للبرودة وبين أية تغيرات فى وظائف الجذور أثناء التعرض للحرارة المنخفضة أو بعده، أو أية تغيرات يومية فى انفتاح وانغلاق الثغور.

ويستدل من دراسات Brüggemann وآخرين (١٩٩٢ أ) على عدم تأثر القدرة التطورية لنباتات الطماطم بالحرارة المنخفضة ما دامت درجة الحرارة لا تقل عن ٨ °م. ولكن .. بالرغم من استمرار تكوُّن الأوراق الجديدة بصورة طبيعية عند نقل النباتات إلى حرارة ٢٢ °م/١٨ °م (نهار/ليل)، فإن تراكم نواتج البناء الضوئى قد توقف لمدة حوالى أسبوع، وكان هذا التأخير مصاحبًا بفقد تام للقدرة على البناء الضوئى فى الأوراق المكتملة النمو التى تعرضت لمعاملة البرودة. وقد درس الباحثون (Brüggemann وآخرون ١٩٩٢ ب) الأساس الفسيولوجى لهذه الظاهرة.

طبيعة تحمل البرودة

دور الأحماض الدهنية غير المشبعة بالغشاء البلازمى

تحتوى الأغشية البروتوبلازمية للخلايا على أحماض دهنية غير مشبعة بدرجة عالية، وهى التى يُشار إليها باسم trienoic fatty acids (اختصارًا: TFA) ورغم تباين كمية تلك الأحماض فى النوع النباتى الواحد تبعًا للبيئة التى يعيش فيها النبات، فإن النباتات ذات القدرة العالية على تحمل الحرارة المنخفضة — مثل القمح — تزداد فيها كمية الـ TFA لتمثل أكثر من ٨٠٪ من جميع الأحماض الدهنية فى الغشاء البلازمى حينما تتعرض لحرارة منخفضة. وفى المقابل.. فإن بعض النباتات الصحراوية والتى تتحمل الأجواء الحارة والجفاف تنخفض فيها بوضوح نسبة الـ TFA فى البيئات الحارة. ولذا.. فإنه يعتقد بأن