للتنفس فى الضوء photorespiration، والـ β-oxidation للأحماض الدهنية، وكنتيجة للشدّ البيئى والبيولوجى.

ولقد وجد أن أضرار البرودة فى النباتات تتحقق جزئيًّا بواسطة العناصر النشطة فى الأكسدة التى تحدث أضرارًا ثانوية بالأنسجة. فعلى سبيل المثال.. أدى تعريض بادرات الخيار للبرودة فى الضوء إلى حث أكسدة الدهون واستنفاذ مضادات الأكسدة بما فى ذلك الألفا توكوفيرول α-tocopherol، والجلوتاثيون، وحامض الأسكوربيك (عن Kerdnaimongkol & Woodson ١٩٩٩).

ومع زيادة تعريض شتلات الفراولة للبرودة (من الكنترول — حوالى ٢٥°م — إلى ١٠، و٤، وصفر°م) ازداد معدل إنتاج الإنزيمات المضادة للأكسدة مثل: superoxide dismutase، وascorbate peroxidase، وglutahione reductase، و dehydroascorbate reductase، و monodehydroascorbate reductase. كذلك ازداد محتوى الشتلات من حامض الأسكوربيك (AsA)، مع حدوث زيادة جوهرية فى الـ dehydroascorbate (DHA)، وفى نسبة الـ AsA إلى الـ DHA (Zhang وآخرون ٢٠٠٩).

التأثير الفسيولوجى للحرارة المنخفضة على بعض محاصيل الخضر

الطماطم

إنبات البذور

تتفاوت أصناف وسلالات الطماطم فى قدرتها على الإنبات فى حرارة ١٢°م أو أقل من ذلك. وقد وجد أن عدم قدرة بذور الطماطم على الإنبات عند هذه الدرجة مرده إلى وجود عوائق فى طبقة الإندوسبرم. وتبين لدى مقارنة بذور سلالة الطماطم PI 1341988 القادرة على الإنبات فى حرارة ١٢°م، وبذور الصنف UC82 غير القادرة على الإنبات عند هذه الدرجة أن بذور السلالة الأولى التى شُرِّبت بالماء على حرارة ١٢°م أو ٢٥°م أظهرت نشاطًا أعلى لإنزيم endomannase عن البذور التى عوملت بطريقة مماثلة من

الصنف UC82. وعندما قورنت ست سلالات ناتجة من التهجين بين السلالة والصنف السابقين، وتختلف فى قدرتها على الإنبات فى الحرارة المنخفضة، وجد ارتباط موجب بين القدرة على الإنبات فى الحرارة المنخفضة ونشاط إنزيم الـ endomannase. وقد تبين – كذلك – أن الزيادة فى نشاط الإنزيم قبل الإنبات كانت أعلى فى الإندوسبرم المحيط بالنقير micropylar endosperm عما فى بقية أنسجة البذرة. وعندما عوملت بذور الطماطم بإنزيم الـ mannase – الذى حُصِلَ عليه من بعض الأنواع البكتيرية التى تعيش فى التربة – ازدادت قدرتها على الإنبات فى كل من الحرارة المعتدلة والمنخفضة. وبالرغم من أن نشاط إنزيم cellulose كان أعلى – كذلك فى – السلالة PI 341988 عما فى بذور الصنف UC82، إلا أن تلك الزيادة حدثت – غالبًا – بعد الإنبات، ولم تكن لها علاقة رئيسية بالقدرة على الإنبات فى الحرارة المنخفضة (Leviatov وآخرون ١٩٩٥).

نمو البادرات

يتأثر نمو بادرات الطماطم بكل من: درجة حرارة الهواء، ودرجة حرارة الوسط الذى تنمو فيه الجذور. ولكل منهما – أى لكل من حرارة الهواء وحرارة الجذور – تأثيراتها الخاصة على النمو النباتى. وقد وجد Maletta & Janes (١٩٨٧) أن معدل النمو النسبى Relative Growth Rate لبادرات الطماطم ينخفض بانخفاض حرارة الهواء إلى ١١°م. وكانت أنسب حرارة جذور لزيادة الوزن الجاف للنبات هى ٢٦,٥°م، مع حرارة هواء ١٦ أو ٢١°م، ولكن عندما انخفضت حرارة الهواء إلى ١١°م كانت حرارة الجذور المناسبة ٣٢°م. وعلى الرغم من ذلك كان معدل النمو النسبى فى هذه الظروف (حرارة هواء ١١°م وحرارة جذور ٣٢°م) أقل ما يمكن؛ أى إن رفع حرارة الجذور (كما قد يحدث فى المزارع المائية) لا يفيد كثيرًا فى تقليل الأثر الضار للانخفاض الكبير فى حرارة الهواء.

دلائل النمو

درس Smeets & Garretsen (١٩٨٦) دلائل النمو: معدل النمو النسبى Relative Growth Rate (اختصارًا: RGR)، ونسبة مساحة الورقة Leaf Area Ratio (LAR)، ومساحة الأوراق Specific Leaf Area (SLA)، ونسبة مساحة الأوراق Leaf Weight Ratio (LWR)، والكفاءة التمثيلية Net Assimilation Rate (NAR) وذلك فى ١٦ صنفًا من الطماطم نُميَّت فى حجرات نمو فى حرارة ١٩°م نهارًا، و١٤، أو ١٠، أو ٦°م ليلاً، مع إضاءة قوتها ٢٤ واط/م٢ لمدة ٨ ساعات يوميًا، وكانت نتائجها كما يلى:

١- حدث انخفاض فى كل من الـ RGR، والـ LAR، والـ SLA، والـ LWR مع الزيادة فى عمر النباتات، وكانت الكفاءة التمثيلية NAR أقل الدلائل تأثرًا، كما كان النقص فى الـ RGR – راجعًا بصورة أساسية – إلى النقص الحادث فى الـ LAR.

٢- حدث انخفاض مماثل فى كل من الـ RGR، والـ LAR، والـ SLA بانخفاض درجة الحرارة، بينما ارتفعت قيمة الـ LWR قليلاً بانخفاض الحرارة. أما الـ NAR فلم تتأثر بالتغيرات فى درجات الحرارة. وكان الانخفاض فى الـ RGR راجعًا – بصورة أساسية – إلى الانخفاض الحادث فى الـ SLA.

٣- وجدت اختلافات معنوية بين الأصناف فى كل من الوزن الجاف الكلى للنباتات، والـ NAR، والـ LAR، والـ SLA، و LWR، لكن لم توجد بينها اختلافات معنوية فى الـ RGR.

٤- وجد ارتباط موجب بين الـ LAR، والـ SLA، كما وجد ارتباط سالب بين الـ NAR وكل من الـ LAR، وSLA.

التغيرات الفسيولوجية

وجد Brüggemann وآخرون (١٩٩٢أ) أن تعريض نباتات الطماطم لإضاءة ضعيفة (٦٠–١٠٠ ميكرومول كوانتا/م٢/ثانية) أثناء تعرضها لحرارة منخفضة (لا يزيد انخفاضها عن ٨°م) لعدة أسابيع لم يؤثر فى قدرتها على النمو الطبيعى، حيث تكونت بها أوراق جديدة سريعًا لدى إعادتها إلى ظروف النمو الطبيعية (٢٢°م نهارًا، و١٨°م ليلاً فى الصوبة)، إلا أن إجمالى النمو النباتى المتراكم تأخر بما مقداره حوالى أسبوع عن نمو النباتات التى لم تعرَّض لمعاملة الحرارة المنخفضة والإضاءة الضعيفة، وكان هذا التأخر فى النمو مُصَاحبًا بتثبيط قوى ودائم فى كفاءة الأوراق المكتملة النمو — التى سبق تعريضها لمعاملة البرودة — على البناء الضوئى. هذا فى الوقت الذى أحدث تعريض النباتات لحرارة ٦°م لمدة ثلاثة أسابيع ضررًا مستديمًا بالأنسجة الميرستيمية فى قممها النامية، ولكن أمكن حماية النباتات من هذا الضرر إذا سبقت معاملة الحرارة المنخفضة تقسية النباتات بتعريضها لشدٍ رطوبى عالٍ (أى لظروف نقص الرطوبة الأرضية).

واستكمالاً لهذه الدراسة (Brüggemann وآخرون ١٩٩٢ ب) وُجِدَ أن تعريض بادرات الطماطم لحرارة ٦°م وإضاءة ضعيفة أدى إلى توقف تكوين النشا، مع زيادة محتوى الأوراق من السكريات الذائبة من اليوم الأول للمعاملة، واستمرت هذه الزيادة يوميًّا إلى أن وصل تركيز السكريات الذائبة إلى ثمانية أمثال تركيزها الطبيعى فى النباتات غير المعاملة، وذلك فى خلال أسبوعين من المعاملة. وكانت هذه التغيرات فى تركيز السكريات أقل حدة فى النباتات التى عُرِّضت لحرارة ٨°م أو ١٠°م. وخلال فترة التعرض للبرودة تراكم كل من الـ glucose-6-phosphate والـ fructose-6-phosphate إلى ما مقداره ١٦ ملليمولارًا. كذلك نقص تركيز الـ Rubisco بصورة دائمة (لا رجعة فيها) فى الأوراق التى عوملت بالبرودة. ويعتقد الباحثون أن تراكم السكريات الذائبة ثبط استمرار التفاعلات الحيوية الطبيعية، بينما

كان لنقص الـ Rubisco دورًا جوهريا فى الانخفاض الشديد والدائم فى كفاءة البناء الضوئى فى الأوراق التى تعرضت للبرودة لفترة طويلة.

وفى محاولة لدراسة دور الدهون ومضادات الأكسدة القابلة للذوبان فى الماء فى توفير الحماية من أضرار البرودة.. قارن Walker & McKersie (١٩٩٣) نباتات الطماطم — الحساسة للبرودة — بنباتات النوع البرى *S. habrochaites* التى تتحمل البرودة، ووجدا أنهما يتساويان فى مستوى كل من الألفا توكوفيرول alpha-tocopherol، وحامض الأسكوربيك ascorbic acid، والجلوتاثيون glutathione، وفى نسبتها المختزلة: المؤكسدة فى الأوراق التى لم تتعرض للبرودة. هذا إلا أن تعريض النباتات لحرارة ٢°م لمدة ٧٢ ساعة أحدث نقصًا فى مستوى كل من الألفاتوكوفيرول والنسب المختزلة: المؤكسدة من حامض الأسكوربيك والجلوتاثيون فى نباتات الطماطم بدرجة أكبر بكثير مما حدث فى نباتات النوع *S. habrochaites*، التى استجابت لمعاملة البرودة بزيادة محتواها من حامض الأسكوربيك الكلى، والمواد الكاروتينية، والجلوتاثيون وجميعها من مضادات الأكسدة التى تشكل عناصر للحماية من أضرار البرودة.

الخيـار

تعرف أضرار البرودة بأنها الأضرار التى تنتج عن تغيرات فسيولوجية وكيميائية حيوية يحدثها التعرض لحرارة منخفضة تزيد عن درجة التجمد وتقل عن ١٢°م.

ومن أهم أضرار الحرارة المنخفضة فى الخيار — والقرعيات بصورة عامة — ضعف إنبات البذور، وما يترتب على ذلك من غياب نسبة كبيرة من الجور (مواضع الزراعة)، وضعف النمو النباتى، والذبول، والتحلل necrosis، وتأخير الحصاد.

وتعتبر جذور البادرات النابتة شديدة الحساسية للحرارة المنخفضة، حيث تقل قدرتها على امتصاص الماء، بسبب الضعف الذى يحدث فى قدرة توصيل الجذور فى الحرارة المنخفضة، ويزداد فيها التسرب الأيونى بسبب الخلل الذى يحدث فى وظائف

الأغشية الخلوية، ويضعف نموها بسبب الاختلال الذى يحدث فى التوازن القائم بين إنتاج الخلايا وتميزها (عن Reyes & Jennings ١٩٩٤).

وتوصل Russo & Biles (١٩٩٦) من دراستهما على صنفين من الخيار أن انخفاض نسبة إنبات البذور فى الحرارة المنخفضة قد يكون مرده إلى التسرب الأيونى للعناصر، أو عدم تمثيل البروتينات، أو حدوث تغير فى طبيعة البروتينات المرتبطة بالإنبات ونمو الجذير، أو كل هذه العوامل مجتمعة.

وتتوفر اختلافات وراثية بين أصناف وسلالات الخيار فى قدرة بذورها على الإنبات فى الحرارة المنخفضة.

وقد أوضحت دراسات Hariyadi & Parkin (١٩٩٣)– التى عرَّضا فيها بادرات الخيار وهى فى عمر أسبوع واحد لحرارة ٤°م لمدة يوم واحد إلى ستة أيام – أن فقد بادرات الخيار لحيويتها بدأ بعد يومٍ واحدٍ من التعرض للحرارة المنخفضة، واكتمل خلال أربعة أيام، واتضح أن لأضرار البرودة علاقة بشدَّ أكسدة Oxidative stress ينشأ لدى التعرض للحرارة المنخفضة.

كما وجد أن تركيز حامض الأبسيسيك Abscisic Acid ازداد تلقائيًا فى نباتات الخيار لدى تعرضها لظروف قاسية سواء أكانت حرارة عالية (٣٨°م لمدة يوم واحد)، أم حرارة منخفضة (١٠°م لمدة خمسة أيام)، أم ملوحة عالية (٠,٩٪ أو ١,٦٪ محلول كلوريد صوديوم لمدة ٢٤ ساعة) (Talanova & Titov ١٩٩٤).

وكانت بادرات الخيار – وكذلك الكوسة – أكثر حساسية لأضرار البرودة على حرارة ٢، و٦°م عنها فى حرارة ١٠، و١٥°م، وتبين ذلك من مدى قدرة البادرات على استعادة نموها الطبيعى لدى نقلها لحرارة ٢٦°م بعد معاملة البرودة. وقد نقص النمو الجذرى بعد ٤٨ ساعة من التعرض لمعاملات البرودة. وتمكنت البادرات التى عرضت لحرارة ١٠، و١٥°م من استمرار النمو الجذرى فى تلك الدرجات، وبعد نقلها لحرارة

٢٦°م، هذا إلا أن البادرات التى عرضت لحرارة ١٠°م ظهر بها تلون بنى فى القمة النامية للجذور؛ الأمر الذى لم يحدث عندما عرضت البادرات لحرارة ٢°م. وبعد ٩٦ ساعة من معاملات البرودة حدثت أضرار دائمة فى حرارة ٢، و٦°م، ولم يمكن للبادرات استعادة نموها الطبيعى لدى إعادتها لحرارة ٢٦°م. وقد ازداد التسرب الأيونى من جذور كل من الخيار والكوسة بعد ٤٨ ساعة من تعرضها لحرارة ٢°م، وكان الفقد أكبر فى البوتاسيوم، والصوديوم، والفوسفات عما فى المغنيسيوم، والكلورين، والكبريتات، بينما لم يحدث تسرب لأيون الكالسيوم، كما لم يحدث أى تسرب أيونى يختلف عن الكنترول فى حرارة ١٠ أو ١٥°م (Reyes & Jennings ١٩٩٤).

كذلك وجد Dang وآخرون (١٩٩٧) أن التسرب الأيونى ازداد من أوراق الخيار بانخفاض درجة الحرارة، وخاصة بانخفاضها عن ٤°م وحتى الصفر المئوى، وكان التسرب أكبر فى الأوراق الأبعد عن قاعدة النبات عما فى الأوراق القاعدية.

ويتراكم البرولين الحر free proline فى أوراق بادرات الخيار عند تعرضها لأضرار البرودة، ويزداد التراكم باضطراد الانخفاض فى درجة الحرارة من ٦°م إلى صفر°م، وبزيادة فترة التعرض للحرارة المنخفضة من ١٢ إلى ٧٢ ساعة. وكان تراكم البرولين فى أوراق الخيار التى عرضت لحرارة صفر أو ٣°م أعلى مما حدث فى أوراق الجورد *Cucurbita ficifolia* التى عرضت لنفس الظروف. ويبدو مما تقدم بيانه أن تراكم البرولين يرتبط بعملية تأقلم النبات على شدّ البرودة (Wang & Cui ١٩٩٦).

وقد صاحب تعريض بادرات الخيار لحرارة ٦°م لمدة خمسة أيام مع إضاءة ٥ كيلولكس klx لمدة ١٦ ساعة يوميًّا إلى تثبيط عملية البناء الضوئى بصورة نهائية فى نهاية فترة المعاملة، التى أدت — كذلك — إلى نقص محتوى الأوراق من الرطوبة ونقص عدد الثيلاكويدات thylakoids لكل جرانا granum، بينما ازداد محتوى السكر، وتضاعفت المساحة التى احتلتها حبيبات النشا فى مقاطع البلاستيدات الخضراء خمس مرات.

يؤدى تعرض المجموع الجذرى للخيار لدرجة حرارة تتراوح بين ١٢ و١٤°م إلى تثبيط نموه بشدة، بينما لا يحدث ذلك فى الجورد *Cucurbita ficifolia* – الذى يعرف بالاسم الإنجليزى figleaf gourd، والذى يشيع استخدامه كأصل للخيار فى اليابان. ففى هذا النوع، تحدث زيادة فى النمو الجذرى عند انخفاض حرارة الجذور عن ٢٠°م، بينما يقل النمو الجذرى فى الخيار جوهريًا تحت هذه الظروف. ويتم التغلب على هذا التأثير السلبى للحرارة المنخفضة على الخيار – إلى حد كبير – بتطعيم الخيار على *C. ficifolia*.

وتوجد ارتباطات معنوية سالبة بين النمو الجذرى ومحتوى الأوراق من كل من النيتروجين، والفوسفور، والبوتاسيوم. وينخفض امتصاص جذور الخيار من الماء والعناصر المغذية فى الحرارة المنخفضة، بينما لا يحدث ذلك فى الجورد. كما وجد أن محتوى الجذور من الدهون الكلية والفوسفور المرتبط بالدهون يزداد بانخفاض درجة حرارة الجذور فى كل من الخيار والجورد، ولكن تلك الزيادات كانت أكبر دائمًا فى الجورد عما فى الخيار فى كل درجات الحرارة. وازدادت نسبة حامض اللينولينك linolenate بانخفاض درجة حرارة الجذور فى الجورد إلى أن وصلت إلى ٥٧٪ من الأحماض الدهنية الكلية فى حرارة ١٢°م، بينما لم تحدث فى الخيار سوى زيادة طفيفة فى نسبة هذا الحامض عن نسبته الطبيعية فى حرارة ١٥°م. وبذا.. فإنه يبدو أن تمثيل الفوسفوليبيدات phospholipids ودرجة عدم تشبع الأحماض الدهنية ترتبطان بالاختلافات فى قدرة جذور كل من الخيار والجورد على تحمل الحرارة المنخفضة.

وبالإضافة إلى ما تقدم بيانه فإن محتوى الجذور من السيتوكينين يزداد فى الحرارة المنخفضة فى الجورد، بينما ينخفض فى الخيار (عن Kanahama ١٩٩٤).

كما أوضحت دراسات Reyes & Jennings (١٩٩٧) أن الجذور التى عرضت لحرارة ٢°م كان امتصاصها للأكسجين أقل جوهريًا من تلك التى عرضت لحرارة ١٠ أو

١٥°م. وأدى تعريض النباتات لحرارة ٢٦°م لمدة ٢٤ ساعة عقب تعريضها لحرارة ٢°م إلى زيادة امتصاص جذورها للأكسجين، وازداد تأثير المعاملة الحرارية مع زيادة فترة معاملة البرودة التى سبقتها حتى ٩٦ ساعة.

الفاصوليا

النمو النباتى

يؤدى تعرض بادرات الفاصوليا للبرودة إلى إحداث شد رطوبى بها فى خلال ٢٠-٣٠ ساعة. ولكنها تستعيد امتلائها بعد ذلك. وقد تبين أن تركيز حامض الأبسيسيك ABA يزداد أثناء التعرض للبرودة، ويصل إلى تركيزات أعلى على الأوراق المركبة الثلاثية عما فى الأوراق البسيطة الأولية، وكذلك فى الجذور فى مرحلة نمو الأوراق المركبة عما فى مرحلة نمو الأوراق الأولية (Mori وآخرون ١٩٩٥).

ويؤثر تعرض نباتات الفاصوليا للحرارة المنخفضة (٤°م لمدة ١٢ ساعة ليلاً) — أثناء اكتمال تكوين البذور — يؤثر ذلك كثيرًا على النشاط الفسيولوجى فيها، حيث يضعف النشاط الأيضى للأوراق، ومعدل البناء الضوئى فيها، وينخفض محصول البذور، ويقل وزنها، بينما يزداد محتوى البذور من البروتين فى بعض الأصناف ولا يتأثر فى أصناف أخرى، وتتباين شدة تلك التأثيرات كثيرًا باختلاف الأصناف (Pena-Valdivia وآخرون ١٩٩٤).

امتصاص الفوسفور

يزداد امتصاص جذور الفاصوليا للفوسفور بارتفاع درجة حرارة التربة فى محيط الجذور من ١٥ إلى ٣٥°م، ويبلغ الـ Q_{10} لعملية امتصاص الفوسفور فى ذلك المدى الحرارى ١,٥، أى أن معدل امتصاص العنصر يزداد بمقدار ٥٠٪ مع كل ارتفاع قدره ١٠ درجات مئوية بين ١٥، و٣٥°م. وأدى توفر الحديد بتركيز ٥ ميكرومول/لتر فى المحاليل المغذية إلى إحداث نقص معنوى فى امتصاص الفوسفور (Raeini-Sarjaz & Barthakur ١٩٩٥).

البناء الضوئى

ازداد معدل البناء الضوئى فى الفاصوليا بارتفاع درجة الحرارة من ٢٠ إلى ٢٥°م، وقدر الـ Q_{10}، لتلك الزيادة بنحو ١,٩. ومع استمرار الزيادة فى الحرارة من ٢٥ إلى ٣٠ °م انخفض الـ Q_{10} وربما كان ذلك مردة إلى تقييد الحرارة العالية إنتاج مستقبلات لثانى أكسيد الكربون. وبالمزيد من الارتفاع فى الحرارة من ٣٠ إلى ٣٥°م ازداد الانخفاض فى الـ Q_{10} نتيجة لعدم قدرة الثيلاكويدات thylakoids على استمرار توفير إمداد كافٍ من الـ NADPH (Pastenes & Horton ١٩٩٥).

وسائل الحد من أضرار الحرارة المنخفضة

معاملات لتحسين إنبات البذور

تتعرض بذور خضر الجو الدافئ، مثل الطماطم والفلفل والباذنجان، وكذلك بذور الذرة السكرية والفاصوليا واللوبيا لأضرار البرودة أثناء إنباتها. كذلك فإن البذور التى تُعد من خضر المواسم الباردة، مثل بنجر المائدة والجزر والبصل يكون إنباتها بطيئًا وضعيفًا فى الحرارة المنخفضة.

وترجع الأضرار التى تحدث أثناء تشرب البذور بالماء (وهى التى تُعرف باسم imbibitional injury) إلى سرعة تشرب البذور بالماء، وتكون تلك الأضرار أشد فى الحرارة المنخفضة.

ولقد اتبعت عدة وسائل لتقليل أضرار الحرارة المنخفضة على إنبات البذور، منها ما يلى:

١- زيادة مستوى الرطوبة بالبذور قبل زراعتها، بتركها لعدة أيام فى هواء رطب.

٢- استخدام بذور ذات أغلفة صلدة لإبطاء تشربها بالماء.

٣- تغليف البذور بمواد طاردة للرطوبة.