التأثيرات الفسيولوجية للشدِّ الرطوبى

تُعد الغالبية العظمى من النباتات وسطًا فى تحملها لنقص الرطوبة الأرضية (وهى التى تعرف باسم mesophytes)، ومنها معظم المحاصيل الزراعية، وهى تستجيب لنقص الرطوبة الأرضية بغلق ثغورها للحد من فقد الماء عن طريق النتح. وقد تكون استجابة الثغور هذه سريعة للغاية تبعًا للنوع النباتى؛ فهى قد تُغلق فى خلال دقائق من التعرض للشدِّ المائى، وذلك قبل أن تفقد خلايا الورقة امتلاءها. ويترافق غلق الثغور — عادة — بتثبيط للبناء الضوئى، وتوقف للنمو، على الرغم من أن النمو الجذرى قد يستمر، أو قد حتى يُحفَّز. ويؤدى نقص الرطوبة كذلك إلى تراكم أو تمثيل مركبات ذات وزن جزيئى منخفض (وهى التى تعرف باسم osmolytes)، وكذلك تمثيل بروتينات جديدة يُعتقد بأنها تقوم بحماية الأغشية والأسطح الـ macromolecular، وتعمل بقوة على منع تراكم المواد المؤكسدة والشوارد الحرة free radicals.

وعندما تزول حالة الشدِّ بتوفر الرطوبة فإن الثغور تُفتح من جديد، ويعاود النبات البناء الضوئى والنمو، ويتوقف إنتاج الـ osmolytes والبروتينات الحامية. ويمكن لكثير من النباتات — مثل الحبوب الصغيرة — البقاء لفترات طويلة فى ظروف الجفاف على هذه الحالة شبه المجففة، إلا أن الجفاف المستمر قد يكون قاتلاً لأنواع نباتية كثيرة.

وتشترك النباتات الـ mesophytes فى عديد من الاستجابات التى أوضحناها مع استجابة النباتات التى تعيش فى الصحراء وفى المستنقعات الملحية، وكذلك مع ما يُعرف بالـ resurrection plants، وهى تلك التى يمكن أن تفقد حتى ٩٧٪ – ٩٨٪ من رطوبتها، وتبدو ميتة تمامًا، وتبقى على هذا الوضع إلى أن تتغير الظروف وتتوفر الرطوبة؛ فتستعيد رطوبتها، وتعاود مظاهر الحياة من جديد (Srivastava ٢٠٠٨).

الدور الذى يلعبه حامض الأبسيسك فى شدِّ الجفاف

يُعرف حامض الأبسيسك بأنه "هرمون شدّ" stress hormone؛ حيث يزيد تركيزه استجابة للشدِّ البيئى، بما فى ذلك شد الجفاف. يمكن للجذور أن تحس بنقص الماء؛

حيث تبدأ فى تمثيل حامض الأبسيسك فى خلال ساعة واحدة من بداية الشدّ المائى. ينتقل حامض الأبسيسك فى نسيج الخشب من الجذور إلى الأوراق فى خلال دقائق إلى ساعات. ينخفض تركيز حامض الأبسيسك فى الخشب بشدة وتفتح الثغور فى أقل من يوم بعد رى النباتات التى تعرضت للشدّ. ويلعب حامض الأبسيسك دورًا رئيسيًّا فى تجنب الشدّ المائى بغلقه للثغور، ووقفه لنمو الأوراق وتحفيزه للنمو الجذرى (Singh ١٩٩٣).

يؤدى تعرض النباتات للجفاف إلى إحداث زيادة سريعة فى مستوى حامض الأبسيسك الطبيعى بزيادة فى معدل تمثيله؛ الأمر الذى يحدث بفعل جميع العوامل التى ينتج عنها جفاف فى الخلايا مثل الجفاف، والملوحة، والبرودة. هذا.. ويكون تراكم حامض الأبسيسك مرحليًّا؛ حيث يؤدى توفر الرطوبة للنباتات الذابلة إلى حدوث انخفاض سريع فى محتواها من حامض الأبسيسك. كذلك فإن استمرار حالة الذبول لمدد طويلة (٨–٢٤ ساعة أو أكثر) يصاحبه انخفاض فى مستويات حامض الأبسيسك، ويكون مرد ذلك إلى توقف تمثيله وزيادة تحوله إلى مركبات أيضية أخرى مثل الـ phaseic acid والـ dihydrophaseic acid. ويستدل من مرحلية الزيادة فى مستويات حامض الأبسيسك أنه يعمل كإشارة لبدء حدوث استجابات معينة. وبعض هذه الاستجابات تكون سريعة، مثل انغلاق الثغور، بينما تستغرق استجابات أخرى وقتًا أطول وتتضمن تعبيرًا جينيًّا. وبعد حدوث تلك الاستجابات لا يكون لاستمرار وجود حامض الأبسيسك ضرورة.

لقد أكدت دراسات عديدة أجريت على نباتات عشبية وخشبية أنه كنتيجة لجفاف التربة فإن محتوى الجذور من حامض الأبسيسك يرتفع، وأن ذلك الارتفاع يرتبط بزيادة فى محتوى عصير الخشب من الحامض. فبينما يبلغ تركيز حامض الأبسيسك فى النباتات العشبية مثل الذرة ودوار الشمس حوالى ١٠ نانومول، فإن ذلك التركيز يمكن أن يرتفع لأكثر من مائة ضعف مع الجفاف المعتدل للتربة، وهو جفاف لا يؤثر جوهريًّا على الجهد المائى للأوراق.

ولقد وجد أن انغلاق فتحات الثغور يرتبط مباشرة مع تركيز حامض الأبسيسك فى

عصير الخشب، وليس مع الجهد المائى للأوراق أو مع تركيز حامض الأبسيسك فيها. ويبدو أن للجهد المائى للجذور وتركيز حامض الأبسيسك فى عصير الخشب بها علاقة مباشرة بسلوك الثغور.

وأيًا كان مصدر حامض الأبسيسك (من الجذور وانتقل خلال الخشب أو مُصنَّع فى النسيج الوسطى للأوراق) فإنه يتراكم فى الجدر الخلوية المحيطة بخلايا بشرة الورقة، ومع إحساس الخلايا الحارسة بحامض الأبسيسك فإن الثغور تنغلق.

ومع وصول حامض الأبسيسك إلى الجدر الخلوية فإن الثغور تغلق، ولكى تُفتح من جديد عند توفر الرطوبة الأرضية فإنه من الضرورى أن تُستهلك الزيادة فى حامض الأبسيسك بالجدر الخلوية سريعًا. وما يحدث هو أن توفر الرطوبة يُنشِّط مضخات البروتونات proton pumps؛ فيحدث انخفاض فى pH الجدر الخلوية؛ الأمر الذى يُناسب انتقال حامض الأبسيسك من الجدر الخلوية إلى السيتوبلازم، حيث يدخل فى العمليات الأيضية (Srivastava ٢٠٠٨).

تأثير الشد الرطوبى على عملية البناء الضوئى

تعتبر كمية الماء التى يحتاج إليها النبات فى عملية البناء الضوئى قليلة جدًا إذا ما قورنت بما يحتاج إليه النبات لاستمرار نموه ونشاطه البيولوجى. وعلى ذلك.. فإن عملية البناء الضوئى لا تتوقف عند نقص الرطوبة الأرضية بسبب التأثير المباشر لنقص الرطوبة، وإنما يكون مرد ذلك إلى تأثيرات غير مباشرة؛ منها حالة الجفاف hydration التى تحدث للبروتوبلازم وإغلاق الثغور، فيؤدى جفاف البروتوبلازم إلى التأثير على تركيبه الغروى، ومن ثم تتأثر كل العمليات الحيوية التى تجرى فيه، وخاصة النشاط الإنزيمى.

أما بالنسبة لإغلاق الثغور عند ذبول الأوراق وتأثير ذلك على معدل البناء الضوئى، فإن هذه النظرية قد واجهتها تحديات كثيرة؛ حيث وجد أن معدل البناء الضوئى يظل — فى بعض الحالات — مرتفعًا، وبمعدله الطبيعى، حتى تبدأ الأوراق فى الذبول، كما لم يتأثر

معدل نفاذية غاز ثانى أكسيد الكربون خلال الثغور فى أوراق الذرة الذابلة بدرجة ملحوظة (عن Devlin ١٩٧٥).

هذا.. إلا أن نقص الرطوبة الأرضية أدى فى الطماطم إلى نقص كفاءة عملية البناء الضوئى؛ وذلك بسبب التأثير السلبى لنقص الرطوبة الأرضية على قدرة كل من الثغور (stomatal conductance)، وخلايا الميزوفيل (Mesophyll Conductance) على التوصيل، ونقص الجهد الرطوبى فى النبات (Xu وآخرون ١٩٩٤).

ومن المعروف أن زيادة الجهد الرطوبى فى النبات تؤدى إلى زيادة تمثيل حامض الأبسيسيك Abscisic Acid، وهو هرمون ذو تأثير على الجهد الأسموزى للخلايا الحارسة من خلال تأثيره على نفاذية الأغشية؛ الأمر الذى يؤدى إلى انغلاق الثغور. كما أن حامض الأبسيسك يحفز إنتاج الإيثيلين فى أوراق وثمار عديد من النباتات، ويثبط إنتاجه فى أنواع نباتية أخرى.

وقد وجد Basiouny وآخرون (١٩٩٤) أن كلاً من الشد الرطوبى (الجفاف) والتشبع الرطوبى (الغدق) أدى إلى زيادة تركيز حامض الأبسيسيك والإيثيلين فى نباتات الطماطم.

هذا.. ويكون فتح وغلق الثغور — عادة — جزئيًّا — ويُستخدم مصطلح توصيل الثغور stomatal conductance للدلالة على درجة انفتاح الثغور؛ فكلما زاد انفتاحها، كلما ازداد توصيلها لبخار الماء وثانى أكسيد الكربون من خلالها. وتقاس درجة توصيل الثغور conductance ومقاومتها resistance بالـ porometer (Srivastava ٢٠٠٨).

تأثر الهرمونات النباتية بظروف الشد الرطوبى، وتأثير ذلك على النمو النباتى

يؤثر الشدّ الرطوبى على التوازن الهرمونى؛ الذى يؤثر بدوره على تطور النمو النباتى. وبينما تتأثر جميع الهرمونات النباتية بالشدّ الرطوبى.. فإن أكثرها تأثرًا حامض الأبسيسيك، والسيتوكينينات، والإيثيلين، التى تتحكم فى التوازن المائى، بينما يتأثر إندول حامض الخليك والجبريللينات بدرجة أقل.

١- إندول حامض الخليك

ينخفض تركيز إندول حامض الخليك وانتقاله فى النباتات التى تتعرض لظروف الشدّ الرطوبى، وربما يرجع ذلك إلى الزيادة فى تركيز إنزيم IAA oxidase التى تحدث فى ظروف الشدّ الرطوبى.

٢- الجبريللينات

ينخفض تركيز الجبريللينات فى النباتات التى تتعرض لأى من ظروف الجفاف أو الغدق.

٣- الإيثيلين

يؤدى الشدّ الرطوبى إلى زيادة تمثيل الإيثيلين فى النبات؛ بسبب زيادة تمثيل مركب ACC الذى يُصنَّع منه الإيثيلين.. وجد ذلك فى عديد من النباتات؛ منها: القطن، والقمح، والبرتقال، والفول الرومى.

ونظرًا لأن معاملة النباتات بحامض الأبسيسك تؤدى إلى زيادة تمثيل الإيثيلين؛ لذا.. يعتقد أن زيادة الأخير ترجع إلى زيادة تركيز حامض الأبسيسك تحت ظروف الشد الرطوبى.

٤- السيتوكينينات

تُصنَّع السيتوكينينات فى الجذور، وينخفض تمثيلها فى ظروف الشد الرطوبى، ولذلك أثره فى الإسراع بشيخوخة الأوراق وموتها فى حالات الشد الرطوبى.

٥- حامض الأبسيسك

يؤدى الشد الرطوبى إلى زيادة تركيز حامض الأبسيسك كما أسلفنا. وقد وجد ذلك فى عديد من النباتات؛ منها: الأفوكادو، وعباد الشمس، والفاصوليا، والداتورة، والقمح. ويلعب الحامض دورًا هامًا فى التحكم فى فتح الثغور وانغلاقها؛ حيث يمكن أن يؤدى إلى

انغلاقها أو منع انفتاحها. ويظهر ذلك التأثير جليًا فى طفرة الطماطم flacca التى لا يتراكم فيها حامض الأبسيسك عند تعرض النباتات للشد الرطوبى. وفيها تبقى الثغور مفتوحة برغم التعرض للشد الرطوبى، وتذبل النباتات عند تعرضها للضوء. ولا تغلق الثغور فى هذه الطفرة إلا عند معاملة الأوراق بحامض الأبسيسك.

كما وجد أن طفرة البسلة "الذابلة" التى ينقصها حامض الأبسيسك تكون بطيئة النمو، وأقل وزنًا وأقل ارتفاعًا، وأسرع ذبولاً تحت ظروف الجفاف، وذات محتوى رطوبى أقل من نباتات البسلة العادية، وقد ارتبطت هذه الأعراض بتغيرات غير طبيعية فى العلاقات المائية بالنبات (عن Bruijn وآخرين ١٩٩٣).

هذا.. وتلعب ثلاثة هرمونات نباتية دورًا هاما فى النبات أثناء تعرضه للشد الرطوبى. فنجد أن الشد الرطوبى يُحدث زيادة مبدئية فى تركيز الإيثيلين، تتبعها زيادة كبيرة فى تركيز حامض الأبسيسك، ونقص فى تركيز السيتوكينينات. وتمنع الزيادة فى تركيز حامض الأبسيسك أية زيادة إضافية فى تركيز الإيثيلين، بينما نجد أن السيتوكينين — الذى يمكن أن يحفز تمثيل الإيثيلين — ينخفض تركيزه؛ الأمر الذى يزيد من حدة النقص فى تركيز الإيثيلين.

ويعد أحد أدوار حامض الأبسيسك التأثير على نفاذية الأغشية الخلوية للخلايا الحارسة؛ حيث تؤدى زيادة تركيزه — فى ظروف الشد الرطوبى — إلى إغلاق الثغور جزئيا أو كليا.

وقد يؤدى استمرار الشد الرطوبى لفترة طويلة إلى سقوط الأوراق. وفى حالات كهذه.. قد يكون تمثيل الإيثيلين هو أهم العمليات الحيوية؛ حيث تؤدى زيادة تركيزه إلى نقص انتقال الأوكسين من نصل الورقة إلى طبقة الانفصال فى عنق الورقة. ويؤدى سقوط الأوراق إلى نقص المساحة الورقية؛ الأمر الذى يجعل النبات أكثر قدرة على إعادة أقلمة نفسه على ظروف الشد الرطوبى (عن Hale & Orcutt ١٩٨٧).

ولمزيد من الاطلاع عن فسيولوجيا الشدّ الرطوبى فى النباتات.. يُراجع كل من Turner & Kramer (١٩٨٠)، و American Society for Horticultural Science (١٩٨١).

التأثير الفسيولوجى لنقص الرطوبة الأرضية على بعض محاصيل الخضر

الطماطم

• يؤدى تعريض نباتات الطماطم لشدٍّ رطوبى (نقص فى الرطوبة الأرضية) إلى نقص فى معدل النتح، وزيادة فى حرارة النمو الحضرى، مع غلق للثغور. هذا علمًا بان توصيل الأوراق لغاز ثانى أكسيد الكربون يبلغ أقصاه فى الأوراق القمية للنبات، ويقل — تدريجيًّا — فى الأوراق التى تليها إلى أسفل (Romero-Aranda & Longuenesse ١٩٩٥).

• كذلك يؤدى تعرض النباتات لظروف الشدّ الرطوبى إلى إنتاجها لحامض الأبسيسك، وهو هرمون طبيعى يؤثر مباشرة على الجهد الأسموزى للخلايا الحارسة؛ مما يؤدى إلى إغلاق الثغور. كذلك يُنشّط حامض الأبسيسك إنتاج الإيثيلين فى الأوراق والثمار فى عديد من الأنواع النباتية. وقد وُجِدَ فى الطماطم أن كلاً من الشدّ الرطوبى وظروف الغدق (تشبع التربة بالرطوبة) أحدثنا زيادة فى تركيز كل من حامض الأبسيسك والإيثيلين فى النباتات (Fouda وآخرون ١٩٩٤).

وقد وجد Shinohara وآخرون (١٩٩٥) أن تعريض نباتات الطماطم النامية فى مزارع الحصى إلى شدٍّ رطوبى أدى إلى نقص المحصول وزيادة نسبة المواد الصلبة الذائبة الكلية فى الثمار، مقارنة بنباتات الكنترول. كذلك انخفض معدل البناء الضوئى ومعدل النتح بشدة بعد تعرض النباتات لمعاملة الشد الرطوبى مباشرة، ولكن المعدلات عادت إلى طبيعتها — تدريجيًّا — بعد ذلك بالرغم من استمرار معاملة الشد الرطوبى. وأدى الشد الرطوبى إلى زيادة معدل انتقال الغذاء المجهز إلى الثمار.

• وعندما عرضت نباتات الطماطم لنقص فى الرطوبة الأرضية بخفض الجهد المائى فى وسط الزراعة من −٠,٥ إلى −١,٢ ميجاباسكال نقص النمو الخضرى للنباتات وقلّ