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

محصولها، وازدادت نسبة الثمار التى أصيبت بتعفن الطرف الزهرى، ولكن ذلك كان مصاحبًا بتحسن واضح فى نوعية الثمار، حيث كانت أفضل لونًا، وازداد تركيز المواد الصلبة الذائبة الكلية فيها، وكان محتواها من السكروز، والجلوكوز، والفراكتوز أعلى من ثمار النباتات التى لم تتعرض لمعاملة الشدِّ الرطوبى. وقد كانت ثمار النباتات التى تعرضت لمعاملة الشدِّ الرطوبى أكثر إنتاجًا لكل من ثانى أكسيد الكربون والإيثيلين (Pulupol وآخرون ١٩٩٦).

• ولقد أدى تعريض نباتات الطماطم النامية فى مزرعة مائية لشدٍّ رطوبى — أُحدِث بإضافة البولى إيثيلين جليكول للمحلول المغذى — إلى إحداث زيادة فى محتوى كل من الأوراق والجذور من كل من الاسبرمين spermine، والاسبيرميدين spermidine (وهما من متعددات الأمين)، وهى زيادة حفزت تراكمًا فى كل من حامض الأبسيسك وحامض الجاسمونك، مع زيادة فى نشاط إنزيم البولى أمين أوكسيديز polyamine oxidase (اختصارًا: PAO) فى الجذور والأوراق. ولقد وجد ارتباط جوهرى بين محتوى كل من الاسبرمين والاسبرميدين من جهة ونشاط إنزيم الـ PAO من جهة أخرى، وذلك فى الجذور والأوراق. كما حدثت الزيادة فى تركيز حامض الأبسيسك فى الجذور قبل الأوراق (Zhang & Huang ٢٠١٣).

• وأدى الشدُّ المائى للطماطم الشيرى إلى إحداث زيادة فى الحموضة المعايرة حتى وصلت إلى ٦٨,٧٪ فى أحد الأصناف، وكذلك إحداث زيادة فى المادة الجافة والمواد الصلبة الذائبة الكلية (تراوحت الزيادات من ٢٤,٠٨٪ إلى ٩١,٦٨٪، ومن ٥,٩٣٪ إلى ٤٠,٩٠٪، على التوالى). (Barbagallo وآخرون ٢٠٠٨).

الخيار

وجد أن تعريض بادرات الخيار — وهى فى مرحلة نمو الورقة الحقيقية السادسة إلى السابعة — لشدٍّ رطوبى أحدث انخفاضًا مبكرًا فى توصيل الثغور، تبعه انخفاض تدريجى

فى البناء الضوئى بلغ ذروته بعد ٧–٨ أيام من التعرض للشدّ الرطوبى، وذلك مقارنة بما حدث فى نباتات الكنترول. وبعد يومين من توفير الرطوبة الأرضية عادت الأمور — تدريجيًّا — إلى ما كانت عليه قبل التعرض للشدّ (Zhang وآخرون ٢٠١٣).

البسلة

يؤدى تعرض البسلة لظروف الجفاف إلى نقص معدل النمو النسبى relative growth rate (Makela وآخرون ١٩٩٧)، ومعدل إنتاج الأوراق rate of leaf production، ومعدل نمو الأوراق فى المساحة leaf expansion rate وإلى حدوث ارتفاع طفيف فى درجة حرارة الأوراق بسبب انغلاق الثغور ونقص معدل النتح، ولكن ذلك كله لا يحدث إلا فى حالات الجفاف الشديد، وإلى حين الوصول إلى تلك الدرجة من الجفاف فإن معدل إنتاج الأوراق يعتمد أساسًا على درجة حرارة الهواء (Lecoeur & Guilioni ١٩٩٨).

كذلك يؤدى التعرض لظروف الجفاف إلى انخفاض أيض الكربون والنيتروجين فى العقد الجذرية، فينخفض بشدة نشاط إنزيم sucrose synthase، كما يقل نشاط بعض الإنزيمات التى تشارك فى تمثيل النيتروجين فى العقد الجذرية، مثل: glutamine synthase، وaspartate aminotransferase (González وآخرون ١٩٩٨).

الفاصوليا

التأثير على النمو، والمحصول، وتكوين العقد الجذرية

يفضل رى حقول الفاصوليا كلما انخفضت الرطوبة الأرضية فى منطقة نمو الجذور إلى ٧٥٪ من الرطوبة عند السعة الحقلية. ويؤدى انخفاض محتوى التربة الرطوبى عن ذلك إلى نقص النمو النباتى والمحصول، ويزداد الضرر فى الأصناف المتسلقة عنها فى الأصناف القصيرة. كذلك يقل تكوين بكتيريا الرايزوبيم الجذرية ويقل نشاطها بزيادة الانخفاض فى الرطوبة الأرضية (Sangakkara ١٩٩٤). وقد حصل Costa وآخرون (١٩٩٧) على نتائج مماثلة لتلك حيث أدى تعريضهم النباتات لشدّ رطوبى إلى نقص الوزن الجاف لكل من

النباتات والعقد الجذرية، ونقص معدل النمو النباتى النسبى، وكذلك إلى انخفاض نشاط إنزيم النيتروجينيز nitrogenese. وبينما أدت إزالة حالة الشدّ الرطوبى إلى استعادة النباتات لنموها العادى، فإنها لم تستعد بصورة كاملة الوزن الجاف للعقد الجذرية — مقارنة بنباتات الكنترول — كما لم يعد نشاط إنزيم النيتروجينيز إلى سابق عهده.

التأثير على عقد القرون والبذور

كانت نباتات الفاصوليا أكثر حساسية لنقص الرطوبة الأرضية أثناء مراحل نمو البراعم، والإزهار، وعقد القرون، بدرجة أكبر منها أثناء مراحل نمو القرون وامتلاء البذور. وقد كان عدد القرون النهائى أقل بنسبة ٥٣٪ فى النباتات التى تعرضت للشدّ الرطوبى أثناء مرحلة نمو البراعم مقارنة بنباتات الكنترول. أما عدد البذور فى القرن فلم يتأثر بالقدر ذاته حيث كان الانخفاض فى عددها ١٣٪ فقط فى حالة الشدّ الرطوبى مقارنة بالكنترول (Mouhouche وآخرون ١٩٩٨).

اللوبيا

تعد اللوبيا من محاصيل الخضر القادرة على تحمل الجفاف، وهى تتفوق فى تلك الخاصية على النوع *V. radiata* (Sangakkara ١٩٩٣). ويؤدى تعرض النباتات لظروف الجفاف إلى نقص المساحة الورقية، وانغلاق الثغور، وتغيرات فى توجه الأوراق leaf orientation، وهى جميعها عوامل تؤدى إلى زيادة قدرة النباتات على تحمل الجفاف واحتفاظها بجهدها المائى water potential، مع عدم تعرضها لنقص حاد فى المحصول (Fery ١٩٩٠).

وعلى الرغم من ذلك فإن الجفاف يؤثر سلبيًّا على تراكم المادة الجافة فى الأجزاء الهوائية للنبات (من خلال خفضه لكل من: كفاءة استقبال الضوء الساقط، وكفاءة الاستفادة من الإشعاع) وعلى محصول البذور الذى ينخفض بمقدار حوالى ٥٠٪. وقد كان الارتباط بين محصول البذور وتراكم المادة الجافة عاليًا (r = ٠,٩٦) ومعنويًّا فيما بين الإزهار ونضج البذور

Craufurd & Wheeler ١٩٩٩).

كما يؤثر جفاف التربة سلبيًا على نشاط بكتيريا العقد الجذرية فى تثبيت آزوت الهواء الجوى. وقد أوضح Figueiredo وآخرون (١٩٩٨) وجود اختلافات بين سلالات البكتيريا *Bradyrhizobium* spp. فى مدى كفاءتها فى المعيشة التعاونية مع جذور اللوبيا تحت ظروف الجفاف؛ حيث كانت السلالة EI 6 أكثر كفاءة وجعلت نباتات اللوبيا أكثر قدرة على تحمل الجفاف عن السلالة BR 2001.

البصل

وجد أن حساسية البصل لزيادة عدد القمم النامية بالبصلة (multiple centers) تزداد بتعريض النباتات لشدٍّ رطوبى خلال أى من مراحل النمو من الورقة الحقيقية الرابعة إلى نهاية تكوين الورقة الحقيقية السادسة (Shock وآخرون ٢٠٠٧).

الأسبرجس

أدى تعريض نباتات الأسبرجس من صنف Jersey Giant لنقص فى الرطوبة الأرضية إلى خفض أعداد البراعم الكلية والبراعم المكتملة التكوين خطيًا مع ازدياد الشدّ الرطوبى. وعلى الرغم من تباين أقطار البراعم فى العنقود الواحد، فإن ازدياد الشدّ الرطوبى أدى — كذلك — إلى نقص قطر البراعم. هذا.. ولم يكن للشدّ الرطوبى تأثيرات سلبية على النمو النباتى فى العام التالى إذا ما أعطيت النباتات حاجتها من الرطوبة. ويعد توفر رطوبة أرضية عند السعة الحقلية ضروريًا لإنتاج أعلى محصول من المهاميز ذات الحجم المثالى المطلوب Drost & Willcox-Lee ١٩٩٧ أ، و١٩٩٧ ب).

كذلك أدى تعريض نباتات الأسبرجس من صف Huchels Leistungsauslese لظروف الجفاف إلى خفض محتوى تيجان النباتات من كل من الفروكتانات والكربوهيدرات الذائبة فى الماء. ويعد انخفاض تركيز الكربوهيدرات الذائبة فى الماء دليلاً على ضعف التيجان، كما أنه أحد أسباب ضعف قدرة البراعم على التنبيت بعدما تحصل النباتات على

حاجتها من الرطوبة الأرضية (Ernst & Krug ١٩٩٨).

تعريف تحمل الجفاف فى النباتات

يختلف التعريف البيولوجى والإيكولوجى (أو البيئى) لتحمل النباتات للجفاف عن التعرف الزراعى أو المحصولى؛ فالتعريف البيولوجى لا يتطلب أكثر من بقاء النبات حيًّا وإنتاجه لأى عدد من البذور عقب تعرضه لنقص حاد فى الرطوبة الأرضية (عن Myers وآخرين ١٩٨٦). ويتحقق ذلك — غالبًا — من خلال حدوث نقص فى المساحة الورقية، وخفض فى النشاط الأيضى، وغير ذلك من الظواهر التى توصف مجتمعة باسم Cryptobiosis. وترتبط تلك الظواهر — عادة — بنقص فى المحصول؛ ولذا.. فإن فائدتها محدودة للمربى (عن Quisenberry ١٩٧٩).

وبالمقارنة.. فإن التعريف الزراعى أو المحصولى لتحمل الجفاف يتطلب أن يكون النمو النباتى كافيًا لإنتاج محصول اقتصادى.

ويميل بعض العلماء إلى استعمال مصطلح مقاومة الجفاف Drought Resistance ليعنى به حالتى: تجنب الجفاف Drought Avoidance، وتحمل الجفاف Drought Tolerane. ويعنى بتجنب الجفاف قدرة النباتات على إكمال دورة حياتها فى فترة زمنية قصيرة عندما تكون الرطوبة الأرضية متوفرة، كما فى عديد من النباتات الصحراوية.

هذا.. ويختلف شد تحمل الجفاف عن شد تحمل فقد الماء — كله أو معظمه — مع بقاء الكائن حيًّا، كما فى البكتيريا والفطريات وبعض الأعضاء النباتية مثل البذور وحبوب اللقاح، وهو ما يعرف باسم desiccation tolerance، والذى يمكن الإطلاع على تفاصيله فى Leprince & Buiting (٢٠١٠).

ويرجع تحمل النباتات للجفاف إما إلى قدرتها على تأخير فقد الرطوبة من أنسجتها (Desiccation)، وإما إلى تحملها الفقد الرطوبى عند حدوثه. ويحدث تأخير الفقد الرطوبى إما بخفض النبات لمعدل النتح، وإما بزيادة معدل امتصاصه للماء. أما تحمل النبات