٢- المحافظة على سلامة الأغشية البلازمية، وزيادة مقاومة البروتوبلازم للفقد المائى.

٣- زيادة مرونة الخلايا وصغر حجمها.

٤- النمو تحت ظروف الشدّ، متمثلاً فى إنبات البذور، وبقاء البادرات ونموها، واستمرار النمو النباتى.

هذا.. إلا أن جميع هذه الآليات لا تخلو من مردودات سلبية على المحصول الممكن. فمثلاً.. نجد أن التراكيب الوراثية الشديدة التبكير تكون أقل محصولاً من نظيراتها العادية. كما أن آليات غلق الثغور وصغر حجم الأوراق (لأجل خفض الفقد المائى) يتبعها انخفاض فى معدل البناء الضوئى — بسبب هذين العاملين — فضلاً عما يحدثه ذلك من ارتفاع فى حرارة الأوراق؛ مما يكون له من آثار سلبية على العمليات الحيوية. كذلك فإن كثرة تراكم المركبات العضوية الذائبة المتوافقة قد يصبح سامًّا، ويقود إلى ما يعرف بالحالة الزجاجية glassy state، وهى التى تصاحبها زيادة كبيرة فى لزوجة السوائل المتبقية فى الخلايا؛ الأمر الذى قد يؤدى إلى دنترة البروتينات وتلف الأغشية البلازمية (عن Singh ١٩٩٣، وAgbicodo وآخرين ٢٠٠٩).

طبيعة تحمل الجفاف فى النباتات

يتعين — كما أسلفنا — التمييز بين حالتى تجنب الجفاف وتحمله. فبالنسبة لتجنب الجفاف Drought Avoidance.. نجد أنه يحدث إما من خلال الإفلات منه Drough Escape، وإما من خلال "خصائص النباتات الصحراوية" Xerophytic Characteristics التى اكتسبتها أثناء تطورها فى بيئتها الصحراوية.

ويحدث الإفلات من ظروف الجفاف بأن تَنبت بذور النبات عقب المطر الغزير، ثم تكمل النباتات نموها الخضرى — الذى يكون غالبًا محدودًا جدًّا — وتزهر وتثمر فى فترة لا تتجاوز ٤-٦ أسابيع؛ وبذا.. تستفيد النباتات من الرطوبة المحدودة الموجودة فى التربة، وتكمل دورة حياتها قبل أن تتعرض لظروف الجفاف، ويشاهد ذلك كثيرًا فى المناطق

الصحراوية. كذلك يمكن أن يحدث الإفلات من الجفاف فى بعض أصناف المحاصيل الزراعية التى تنضج وتعطى محصولها الاقتصادى مبكرًا قبل حلول موسم الجفاف (عن Clarke & Townley-Smith ١٩٨٤) ويعيب النباتات التى تتجنب ظروف نقص الرطوبة الأرضية وتفلت منها تمامًا أنها لا تتحمل ظروف نقص الرطوبة الأرضية إذا تعرضت لها (عن Stevens ١٩٨١).

ومن الخصائص الأخرى الهامة للنباتات الصحراوية — التى تمكنها من تجنب الجفاف — تكوين طبقة سميكة من الشمع على مختلف الأسطح النباتية تمكنها من خفض معدل النتح إلى أدنى مستوى ممكن، وقلة عدد الثغور بالأوراق، وكبر الفجوات العصارية مع تراكم المركبات العضوية الذائبة فى السيتوبلازم، وتشعب المجموع الجذرى (عن Quisenberry ١٩٧٩). وجميع هذه الصفات مكتسبة فى النباتات الصحراوية ومثبتة Fixed فيها؛ بمعنى أنه لا تتوفر — فى النوع الواحد منها — تباينات فى تلك الصفات.

وبالمقارنة بالنباتات الصحراوية.. فإن النباتات العادية هى التى تتوفر فى بعض أنواعها تباينات فى الصفات التى تجعل بعض سلالاتها أو أصنافها أكثر — أو أقل — تحملاً لظروف الجفاف من غيرها. ويستفاد من هذه التباينات فى تربية أصناف تجارية أكثر تحملاً لظروف الجفاف، وفى دراسة وراثة تلك الصفات. ويفضل دائمًا أن تجمع النباتات المرباة (بهدف زراعتها فى المناطق التى تتعرض لنقص فى الرطوبة الأرضية) بين صفتى القدرة على تجنب ظروف الجفاف، وتحمل تلك الظروف فى آن واحد.

أهمية كل من الـ WUE والـ EUW فى تحمل الجفاف

يعتقد Blum (٢٠٠٩) أن خاصية كفاءة استخدام المياه water use efficiency (اختصارًا: WUE) — التى يُعتقد بأنها من أهم الصفات التى يعول عليها فى استمرار إنتاج محصول مقبول تحت ظروف الشدّ، وخاصة شدّ الجفاف — تؤدى إذا اتُخذت كأساس للانتخاب فى ظروف نقص الرطوبة الأرضية إلى نقص المحصول ونقص تحمل ظروف

الجفاف. فطالما أن كيمياء البناء الضوئى لا يمكن تحسينها وراثيًا، فإن الزيادة الوراثية لكفاءة النتح وكفاءة استخدام المياه يتحكم فيهما أساسًا الصفات النباتية التى تحد من النتح وعمليات استعمال المحصول للماء، التى تعد حاسمة بالنسبة للإنتاج النباتى. ونظرًا لأن إنتاج الكتلة الحيوية يرتبط بشدة بالنتح، فإن التربية لزيادة القدرة على اقتناص الماء من التربة من أجل النتح يجب أن يكون هو الهدف الأهم لأجل تحسين المحصول تحت ظروف شدٍّ الجفاف. ويعنى بالاستعمال الفعال للمياه effective use of water (اختصارًا: EUW) أقصى اقتناص للماء لأجل النتح؛ بما يعنى — كذلك — خفض النتح غير الثغرى، والحد من فقد الماء من التربة بالبخر السطحى. وحتى التعديل الأسموزى — الذى يعد أحد الصفات الهامة لتأقلم النباتات على ظروف الشدِّ — فإنه يعد محفزًا لكفاءة اقتناص الماء الأرضى والنتح. ويعبر دليل الحصاد harvest index العالى عن نجاح الإنتاج النباتى والمحصول فيما يتعلق بالتكاثر وتوجيه الغذاء المجهز نحو أعضاء التكاثر. وفى معظم البيئات التى تعتمد على الأمطار فى الزراعة يتطور نقص المحاصيل للمياه خلال مرحلة التكاثر؛ مما يقلل دليل الحصاد. ويفيد الاستعمال الفعال للمياه — الذى يُحسن من الوضع المائى للنبات — فى استدامة توجيه الغذاء نحو أعضاء التكاثر. ولذا.. فإن الباحث (Blum ٢٠٠٩) يؤكد على أن الاستعمال الفعال للمياه EUW — وليست كفاءة استخدام المياه WUE — يجب أن يكون هو الهدف الرئيسى لتحسين المحصول فى ظروف محدودية المياه.

ويمكن للنباتات أن تحد من فقد الماء (الذى هو أحد مظاهر الـ EUW) بأى من المظاهر التالية:

١- زيادة طبقة الشمع على أديم البشرة (كما فى أصناف السورجم المتحملة للجفاف)، بما يؤدى إلى خفض النتح الأديمى الذى لا يستفيد منه النبات قدر استفادته من النتح الثغرى الذى تبقى معه الثغور مفتوحة، ويستمر — تبعًا لذلك — تبادل الغازات وتثبيت ثانى أكسيد الكربون. ويلاحظ أن بقاء الثغور مفتوحة ليلاً يزداد معه فقد الماء بالنتح دون أن يستفيد النبات من ذلك.

٢- سرعة جفاف وموت الأوراق تفيد فى تقليل معاناة النبات من نقص الرطوبة، علمًا بأن ذلك الأمر يبدأ بالأوراق السفلى (الأقل إسهامًا فى البناء الضوئى) ثم يتجه تدريجيًا نحو الأوراق العليا الأكثر نشاطًا.

٣- التعديل الأسموزى، وهو الذى يفيد فى المحافظة على امتلاء الخلايا حتى مع نقص محتوى الرطوبة بالأوراق بما يُبقى على الثغور مفتوحة فى ظروف الشد الرطوبى، كما أنه يزيد من قدرة الجذور على امتصاص الماء (Blum ٢٠٠٩).

ومن أهم الخصائص التى تؤثر فى قدرة النبات على تحمل نقص الرطوبة الأرضية فى المحاصيل الزراعية ما يلى:

قدرة البذور على الإنبات فى ظروف نقص الرطوبة الأرضية

يُعتقد بأن قدرة البذور على الإنبات فى ظروف الجفاف (نسبة الإنبات وسرعته) ترتبط بمدى قدرة النباتات الأكبر على تحمل تلك الظروف. وبالفعل.. وجدت اختلافات بين أصناف وسلالات القمح والذرة فى نسبة وسرعة إنبات بذورها تحت ظروف الجفاف.

النمو الجذرى الكثيف المتعمق

تستطيع النباتات ذات النمو الجذرى الكبير المتعمق والكثير التفريع فى التربة أن تمتص الماء من أعماق كبيرة من التربة؛ الأمر الذى يؤخر احتمالات جفاف أنسجتها، بينما تفيد الجذور السطحية الكثيفة فى الاستفادة من زخات المطر الخفيفة.

صغر الزاوية التى تصنعها الورقة مع الساق

تتميز بعض النباتات بقدرتها على تحريك أوراقها بحيث تبقى دائمًا موازية لأشعة الشمس؛ الأمر الذى يقلل بشدة من الطاقة الإشعاعية التى تكتسبها الأوراق، والتى تؤدى — فى حالة اكتسابها — إلى فقدان الرطوبة من الأوراق؛ وبذا.. فإن حركة الأوراق هذه تعد إحدى وسائل تحمل النباتات للجفاف، وهى تعرف فى بعض أصناف الفاصوليا تحت

ظروف الجفاف، وفى فاصوليا تبارى التى تعد من الأنواع التى تتحمل الجفاف.

زيادة سمك أديم الورقة وزيادة كثافة شعيراتها

يعمل الأديم الشمعى (الذى يترسب فيه الشمع) السميك على سطح الأوراق على زيادة تحمل النباتات للجفاف؛ لأنه يخفض النتح الأديمى، كما يفيد فى زيادة انعكاس الأشعة الشمسية من على سطح الأوراق. وقد تأيدت علاقة الأديم السميك بنقص النتح وزيادة المحصول — تحت ظروف نقص الرطوبة الأرضية — فى السورجم.

وتزيد طبقة الشمع الأديمى — طبيعيًّا — فى النباتات المعرضة للشمس عما فى النباتات التى تنمو فى الظل، كما يزداد سمك الأديم فى ظروف الجفاف والحرارة العالية.. فهى صفة شديدة التأثر بالعوامل البيئية المحيطة بالنبات (عن Parsons ١٩٧٩)؛ ولذا.. فإن التعرف على أقصى قدرة للتركيب الوراثى على إنتاج الشمع السطحى يتطلب قياسها تحت ظروف الشدّ.

كذلك تعكس الأوراق التى تكثر شعيراتها Pubescent leaves الأشعة الشمسية (بين ٤٠٠، و٧٠٠ نانوميتر، وأحيانًا حتى ٩٠٠ نانوميتر) بدرجة أكبر بكثير من الأوراق العديمة الشعيرات (كما فى الجنس *Encelia*)؛ الأمر الذى يعمل على خفض درجة حرارة الأوراق؛ ومن ثم خفض معدل نتح الماء منها (عن Clarke & Townley-Smith ١٩٨٤).

عدم الارتفاع الكبير فى درجة حرارة الأوراق

ترتبط درجة حرارة الأوراق — تحت ظروف نقص الرطوبة الأرضية — ارتباطًا وثيقًا بمعدل النتح، الذى يكون — بدوره — دليلاً على مدى قدرة النبات على امتصاص الرطوبة اللازمة لاستمرار عملية النتح.

وقد توصل Stark وآخرون (١٩٩١) — من دراستهم على ١٤ صنفًا وسلالة من البطاطس — إلى وجود علاقة خطية بين ΔT (وهى الفرق بين درجة حرارة الهواء ودرجة حرارة النموات الخضرية أثناء النهار فى الأيام الصحوة)، والنقص فى ضغط بخار الماء Vapor

Pressure Deficit — فى النباتات — فى حالات معاملات الرى المختلفة؛ وبذا.. أمكنهم استخدام ΔT – بكفاءة — فى تقييم القدرة النسبية على تحمل ظروف الجفاف فى البطاطس.

انخفاض كثافة الثغور واستجابة سلوكها لشدّ الجفاف

تتوفر دلائل على أن سلوك الثغور أمر تحكمه العوامل الوراثية؛ فمثلاً.. لا تغلق الثغور طبيعيًّا فى طفرة الطماطم "الذابلة" التى يوجد فيها مستوى منخفض من حامض الأبسيسيك، ويمكن تحفيز انغلاق الثغور فيها برش النباتات بالحامض. كذلك تعرف طفرات "ذابلة" مماثلة فى البطاطس. وتختلف أصناف القطن فى مدة بقاء ثغورها مفتوحة أثناء النهار. ومن المهم أن تستجيب الثغور وتنغلق بسرعة عند نقص الرطوبة الأرضية، بالرغم من أن ذلك الانغلاق يكون على حساب تبادل الغازات والبناء الضوئى.

وعمومًا.. فإن معظم الماء الذى يمتصه النبات يفقد مباشرة بالنتح من خلال الثغور، بينما يفقد جزء يسير منه (من ٢٪–٥٪ حسب النوع النباتى) عن طريق النتح الأديمى (من خلال أديم البشرة مباشرة)، ولا يستفيد النبات — فى نموه — سوى بأقل من ٥٪ من كمية الماء الكلية الممتصة، والتى تقدر فى الذرة بنحو ٢٠٥ لترات من الماء خلال موسم النمو.

ولخفض كمية الماء التى تفقدها النباتات بالنتح يتعين أن تنغلق الثغور عندما تتعرض للشدّ الرطوبى. وتختلف درجة الشدّ الرطوبى التى تستحث الثغور على الانغلاق باختلاف الأنواع النباتية؛ فهى —٨ ضغط جوى فى الفاصوليا مقارنة بنحو —٢٨ ضغط جوى فى القطن تحت ظروف الحقل، تنخفض إلى —١٦ ضغط جوى تحت ظروف البيوت المحمية (عن Quisenberry وآخرين ١٩٧٩).

بهتان لون الأوراق

يمكن أن يؤثر لون الأوراق فى خصائصها الحرارية، ومن أبرز الأمثلة على ذلك سلالات القمح ذات الأوراق الصفراء (التى تكون أقل احتواء على الكلوروفيل عما تحتويه الأصناف العادية ذات الأوراق الخضراء)، وهى التى تكون أكثر عكسًا للأشعة الضوئية.

وتكون حرارتها أقل ارتفاعًا، ولا تكون الأضرار التى يمكن أن تحدث لنظام البناء الضوئى فيها فى ظروف الإضاءة العالية والجفاف بنفس القدر الذى يحدث فى الأصناف العادية (Blum ٢٠٠٧).

صغر حجم الخلايا وبطء النمو النباتى

يلاحظ أن خلايا النباتات تكون أصغر حجمًا فى ظروف نقص الرطوبة الأرضية، كما تكون فجواتها صغيرة الحجم. وتتميز الخلايا الصغيرة الحجم بأنها تكون أقل تعرضًا للأضرار الميكانيكية أثناء جفاف الأنسجة النباتية، كما أنها تسمح بانخفاض الضغط الأسموزى فيها؛ الأمر الذى يزيد من قدرتها على البقاء منتفخة.

وينعكس الحجم الصغير للخلايا — فى النباتات التى تتحمل الجفاف — على معدل نمو بادراتها، ونباتاتها الكاملة، وأعضائها المختلفة، وخاصة الأوراق؛ حيث تكون صغيرة الحجم نسبيًّا. إلاّ أن استمرار الخلايا فى النمو والزيادة فى الحجم — تحت ظروف نقص الرطوبة الأرضية — يعنى تميز النباتات بقدرة أكبر على تحمل الجفاف. ففى ظروف الجفاف.. تموت النباتات الحساسة، ويتوقف نمو النباتات المتوسطة التحمل، بينما يستمر نمو النباتات الشديدة التحمل.

التبكير فى النضج

يفيد التبكير فى النضج فى زيادة إنتاجية المحاصيل الزراعية عند نقص الرطوبة الأرضية، وهو — كما أسلفنا — يعد إفلاتًا من ظروف الجفاف؛ لأنه لا يجعل النبات أكثر تحملاً لظروف الجفاف إن تعرض لها. وقد وجد فى القمح — على سبيل المثال — ارتباط سالب قوى بين محصول الحبوب وعدد الأيام إلى حين بدء ظهور السنبلة، وأمكن إرجاع ٤٠٪–٩٠٪ من الاختلافات بين السلالات فى محصول الحبوب — تحت ظروف الجفاف — إلى مدى التبكير فى النضج.

تأخر الوصول لحالة الشيخوخة

بطء الشيخوخة slow senescence أو عدم الشيخوخة non-senecence أو تأخر الشيخوخة delayed senescence، أو استمرار اللون الأخضر stay-green.. كلها مسميات لحالة لا تفقد فيها الأوراق لونها الأخضر بنفس السرعة التى يحدث بها ذلك فى الأصناف العادية. توجد تلك الصفة فى عديد من المحاصيل الرئيسية، وهى تفيد فى استمرار البناء الضوئى فيها لفترة أطول من الوقت، ومن ثم زيادة المحصول. وتفيد تلك الصفة فى الحد من تأثير الجفاف الذى يُسرع من شيخوخة الأوراق. وتجرى الدراسات على تحسين صفة استمرار اللون الأخضر من خلال إما تحفيز إنتاج النباتات للكينتين، وإما من خلال تثبيط إنتاج الإثيلين بالشفرة المضادة (Blum ٢٠٠٧).

زيادة مخزون الماء فى الجدر الخلوية

يفيد تخزين الماء فى الجدر الخلوية Apoplastic Water كمخزون احتياطى يعمل على تأجيل جفاف الأنسجة النباتية حال تعرض النباتات لنقص فى الرطوبة الأرضية. وقد لوحظ وجود مخزون كبير من هذا الماء فى النباتات التى تتحمل ظروف الجفاف؛ ويعنى ذلك أن الجدر الخلوية السميكة — التى تكون أكثر قدرة على تخزين الماء — تعد من العوامل الهامة فى تحمل النباتات للجفاف.

تحمل الأغشية الخلوية لأضرار الجفاف

وجد أن الكائنات الحية، والأعضاء النباتية — التى يمكنها البقاء تحت ظروف الجفاف — تتميز بتمثيل سكر التريهالوز trehalose أثناء فقدها للرطوبة، أو أثناء إعادة اكتسابها للرطوبة بعد جفافها. ويُعتقد أن التريهالوز يغير الخصائص الفيزيائية لليبيدات الفوسفورية Phospholipids التى توجد فى الأغشية الخلوية بطريقة تسمح بثبات تلك الأغشية فى ظروف الجفاف. كما ذُكر أن الخصائص الفيزيائية لليبيدات الجافة تكون — فى وجود التريهالوز — مماثلة لما تكون عليه فى الليبيدات الرطبة hydrated lipids (عن Myers وآخرين ١٩٨٦).

توفر قنوات الماء بالأغشية الخلوية

توجد بالغشاء البلازمى المحيط بالسيتوبلازم، وكذلك الغشاء البلازمى المبطن له حول الفجوات العصارية (الـ tonoplast) ما يعرف باسم قنوات الماء water channels، أو الثقوب المائية aquaporins، وهى بروتينات توجد بتلك الأغشية وتنظم انتقال الماء عبره. وهذه الثقوب تختص بمرور الماء فقط، وتستجيب لإشارات معينة أو محولات جزيئية molecular switches. وتلعب تلك الثقوب دورًا هامًّا فى العلاقات المائية بالخلايا استجابة للنقص المائى فى النباتات والشد الأسموزى؛ مما يؤدى إلى تحسين انتقال الماء. ولاشك أن الفهم الأفضل لطبيعية عمل تلك القنوات أو الثقوب المائية سوف يزيد من فهمنا لطبيعة تحمل شدّ الجفاف، وهو أمر يحظى باهتمام الباحثين (Blum ٢٠٠٧).

المحافظة على معدل البناء الضوئى المناسب

تؤثر جميع العوامل الفسيولوجية التى سبق بيانها — بصورة مباشرة، أو غير مباشرة فى معدل البناء الضوئى فى النباتات؛ فهو المحصلة النهائية لمدى قدرة النبات على تحمل الجفاف. وقد وجدت — بالفعل — اختلافات فى معدل البناء الضوئى بين أصناف وسلالات عديد من الأنواع النباتية؛ ولكن ظهور تلك الاختلافات — تحت ظروف الجفاف فقط — أمر لم يمكن إثباته إلاّ فى أنواع قليلة، منها السورجم (عن Clarke & Townley-Smith ١٩٨٤).

القدرة على زيادة إنتاج حامض الأبسيسك فى ظروف شد الجفاف

يزداد مستوى حامض الأبسيسك فى النبات بدرجة كبيرة استجابة لشدّ الجفاف، مما يؤدى إلى انغلاق الثغور، ومن ثم خفض مستوى الفقد المائى بالنتح من الأوراق، وتنشط جينات الاستجابة للشدّ. وهذا التفاعل قابل لأن يُعكس؛ فما أن يصبح الماء متوفرًا حتى ينخفض مستوى حامض الأبسيسك، ويعاد انفتاح الثغور. ولذا.. فإن زيادة حساسية النباتات لحامض الأبسيسك تعد أحد الأهداف الهامة لتحسين تحمل الجفاف (ISAAA ٢٠٠٨).

التعديل أو التنظيم الأسموزى

أن بقاء الخلايا منتفخة يعد أمرًا حيويًّا بالنسبة لنموها وزيادة حجمها، وبذا.. فإن انتفاخ الخلايا الدائم يعد ضروريًّا لاستمرار النمو النباتى.. ونظرًا لأن نقص الرطوبة الأرضية يؤدى إلى فقدان الخلايا لبعض رطوبتها — الأمر الذى يؤدى إلى انكماشها — فإن نقص الرطوبة يكون مصاحبًا بنقص فى معدل النمو النباتى، بما فى ذلك نمو الجذور الضرورى لاستمرار امتصاص الماء من أكبر قدر ممكن من التربة القليلة الرطوبة.

ويمكن المحافظة على بقاء الخلايا منتفخة ببعض وسائل التأقلم؛ مثل: صغر حجم الخلايا، وزيادة مطاطية الأغشية الخلوية، وزيادة الضغط الأسموزى للخلايا، فيما يعرف باسم التنظيم الأسموزى. ويحدث التنظيم الأسموزى من خلال تراكم المواد العضوية الذائبة فى السيتوبلازم.

ومن أهم المركبات التى تتراكم فى ظروف الجفاف ما يلى (عن Hughes وآخرين ١٩٨٩).

Betaine	Ascorbate
Glutathione	Proline
Alpha-tocopherol	Polyols (mannitol, sorbitol, pinitol)

ويُفيد التعديل أو التنظيم الأسموزى osmotic adjustment فيما يلى:

١- المحافظة على بقاء الخلايا ممتلئة؛ مما يعمل على تأخير الذبول.

٢- المحافظة على استمرار النمو والإنتاج فى ظل ضعف الوضع المائى للنبات.

٣- حماية بروتينات الخلايا، والإنزيمات، والجزيئات الكبيرة macromolecules، وعضيات الخلية، والأغشية البلازمية من الجفاف والتلف.

٤- استمرار الجذور فى النمو وامتصاص الماء من الطبقات السفلى من التربة.

٥- المحافظة على حيوية الأنسجة الميرستيمية فى ظروف الجفاف.

ولقد وجدت علاقة قوية بين التعديل الأسموزى وإنتاج الكتلة الحيوية تحت ظروف شدّ الجفاف فى كل من القمح والذرة الرفيعة وعديد من البقول والصليبيات.

هذا.. وبعد زوال حالة شدّ الجفاف فإن مختلف المركبات العضوية التى سبق تراكمها أثناء التعديل الأسموزى يُستفاد منها فى استعادة النمو السريع (Blum ٢٠٠٧).

يُعد البرولين أحد أهم المركبات العضوية الذائبة المتوافقة التى تتراكم فى النبات فى مواجهة الشدّ الأسموزى، خاصة فيما يتعلق بشدّ الجفاف وشدّ الملوحة. ويحدث هذا التراكم للبرولين بطريقتين: تنشيط تمثيل البرولين، وتثبيط تحلله، علمًا بأن الإنزيمين المصاحبين فى هذا الشأن تحت ظروف الشد — هما: delta-pyrroline-5-carboxylate synthetase (اختصارًا: P5CS)، وprolyine dehydrogenase (اختصارًا: ProDH). ولقد وضح فى التبغ المحول وراثيًّا أن البرولين يعمل كحامٍ أسموزى، وأن زيادة إنتاجه توفر حماية من حالات الشدّ الأسموزى فى النباتات المحولة (Yoshiba وآخرون ١٩٩٧).

ولقد تراوح محتوى نباتات الطماطم والفلفل والكرنب من البرولين — فى ظروف توفر الرطوبة الأرضية — من ٠,٢- ٠,٦مجم/جم (على أساس الوزن الجاف)، ولكن محتواها ارتفع إلى ٥٠ مجم/جم وزنًا جافًّا فى ظروف الجفاف (عن Parsons ١٩٧٩). ووجدت نفس هذه العلاقة بين تركيز البرولين والرطوبة الأرضية فى كل من: عشب برمودا، والشعير، والسورجم، والقمح.

ومع ذلك.. فلم تظهر علاقة واضحة بين تراكم البرولين فى النباتات وبين قدرتها على تحمل الجفاف. ففى السورجم.. وجدت اختلافات معنوية بين الأصناف فى مدى تراكم

البرولين فيها، ولكن دون أن يكون لذلك أدنى علاقة بقدرتها على تحمل الجفاف (Clarke &Townley-Smith ١٩٨٤)، بينما كان تراكم البرولين بدرجة أكبر فى سلالات الشعير الأكثر قدرة على تحمل الجفاف.

يتراكم البرولين الحر فى النباتات عند تعرضها للشد الرطوبى. ولا يتجمع هذا البرولين نتيجة لهدم البروتين الموجود فى النبات، ولكن نتيجة لتمثيل كميات منه تحت ظروف الشد الرطوبى. وبالرغم من أن البرولين يُسهم فى زيادة الضغط الأسموزى، إلا أنه من المشكوك فيه أن يكون لتراكمه دور فى المحافظة على حياة النباتات.

ويستدل من نتائج دراسات El-Sayed (١٩٩٢) ازدياد تراكم البرولين فى أوراق وجذور الفلفل (وخاصة فى الجذور) مع ازدياد الشدّ الرطوبى الذى تتعرض له النباتات. كذلك لاحظ الباحث ما يلى:

١- انخفض نشاط إنزيم Proline Dehydrogenase فى أوراق وجذور النباتات مع زيادة الشد الرطوبى إلى أن وصل النقص فى نشاط الإنزيم إلى ٨٥٪ فى أقصى درجات الشد الرطوبى.

٢- كان نشاط إنزيم Proline Oxidase فى نباتات معاملة الشاهد أعلى بكثير فى الجذور مما فى الأوراق.

٣- هذا.. بينما ثُبِّط نشاط إنزيم Proline Oxidase — تحت ظروف الشد الرطوبى — بدرجة أعلى بكثير فى الجذور منها فى الأوراق.

ويتراكم البيتين Betaine — كذلك — بطريقة مماثلة للبرولين فى ظروف الشد الرطوبى، وهو يُصنَّع من السيرين Serine (عن Hale & Orcutt ١٩٨٧).

ووجد أن البرولين تراكم فى جميع أصناف الطماطم المختبرة بزيادة فترة تعرضها للجفاف، ولكن دون أن يكون هناك أى ارتباط بين ذلك التراكم وتحمل الجفاف؛ بما يعنى عدم إمكان الاعتماد على تلك الخاصية فى التقييم لتحمل الجفاف (Thakur ١٩٩١).

وتبين لدى مقارنة تراكم البرولين فى عدد من أصناف الفاصوليا المتحملة للجفاف (مثل Negro 150، وMichoacan 12A3) والحساسة (مثل Flor de Mayo، و Cacahuate 72) أن البرولين الحر تراكم فى أوراق كل الأصناف، وكان أكثر التراكم فى الصنفين الحساسين. ولقد اقترح أن تراكم البرولين ربما يكون أحد أعراض شدّ الجفاف فى الأصناف الحساسة، وربما يلعب دورًا هامًّا فى المحافظة على امتلاء الخلايا turger فى الأصناف المتحملة للجفاف (Andrade وآخرون ١٩٩٥).

القدرة على تكوين مضادات الأكسدة

تمثل الجذور الحرة free radicals والبيروكسيدات peroxides فئة من الجزيئات التى تنتج من أيض الأكسجين، وتعرف باسم المواد أو العناصر النشطة فى الأكسدة reactive oxygen species (اختصارًا: ROS). هذا وتوجد مصادر عديدة للـ ROS يمكن أن تُحدث أضرار أكسدة للكائنات الحية. وتأتى معظمها كنواتج جانبية لتفاعلات طبيعية وضرورية، مثل تلك الخاصة بتوليد الطاقة فى الميتوكوندريا. وتكون الجذور الحرة غير ثابتة لأن بها إليكترونات غير متزاوجة unpaired فى تركيبها الجزيئى؛ مما يجعلها تتفاعل على التو مع أى مادة حولها؛ وبذا.. فإنها تتلف الأغشية الخلوية، والإنزيمات، والدنا DNA.

ومضادات الأكسدة مواد نشطة تتكون طبيعيًّا فى كل الكائنات الحية، وتؤدى إلى التخلص من الجذور الحرة. ومن أمثلتها الـ superoxide dismutase، والـ catalase، والـ glutathione reductase، والـ dehydroxyascorbate reductase، والـ monodehydroxyascorbate reductase، والـ ascorbate peroxidase. ونجد — مثلاً — أن الـ superoxide dismutase يحول الـ O_2° إلى فوق أكسيد الأيدروجين، والـ catalase يحول فوق أكسيد الأيدروجين إلى أكسجين O_2.

يزداد الشدّ التأكسدى فى النباتات فى ظروف الجفاف والشدّ الأسموزى وبعض

حالات الشدّ الأخرى، ويعمل تواجد مضادات الأكسدة على الحد من أضرار الـ ROS (عن Hughes وآخرين ١٩٨٩، وBlum ٢٠٠٧).

إنتاج بروتينات الـ LEA

تعرف مجموعة من البروتينات ذات وزن جزيئى صغير يُنَّظم إنتاجها فى البذور أثناء تكوينها، كما فى الشعير على سبيل المثال. ويلعب تكوينها أثناء تكوين جنين البذرة دورًا فى حماية الجنين أثناء نضج البذور وفقدها للرطوبة خلال تلك المرحلة. وتعرف تلك البروتينات باسم late embryogenesis abundant proteins (اختصارًا: LEA proteins). وقد تبين أن تلك البروتينات تشكل عائلة تضم عدة بروتينات متشابهة مثل الديهدرينات dehydrins، وأنها ليست قاصرة على أجنة البذور، ويمكن حث إنتاجها تحت ظروف شدّ الجفاف فى عديد من الأنسجة النباتية. وبعض تلك البروتينات يستجيب لحامض الأبسيسك، بينما لا يستجيب بعضها الآخر، وهى تلعب دورًا فى تحمل شدّ الجفاف والشدّ الأسموزى عامة (Blum ٢٠٠٧).

ولمزيد من التفاصيل المبكرة عن فسيولوجيا تحمل الجفاف فى النباتات.. يراجع Turner & Kramer (١٩٨٠)، وPaleg & Aspinall (١٩٨٠). كما يمكن الإطلاع على تفاصيل التغيرات الأيضية ذات العلاقة بتحمل شدّ الجفاف فى Seki وآخرين (٢٠٠٧). ويتناول Atkin & Macherel (٢٠٠٨) بالشرح دور الميتوكوندريا فى تحمل النباتات لشدّ الجفاف.

وسائل زيادة قدرة النباتات على تحمل الشدّ الرطوبى

يمكن زيادة قدرة النباتات على تحمل الشدّ الرطوبى بإحدى وسيلتين: إما بتقليل معدل نتحها للماء، وإما بتحفيز مزيد من النمو الجذرى لزيادة كفاءته فى امتصاص الماء.

ومن الوسائل التى اتبعت لتحقيق الهدف الأول – وهو خفض معدل النتح – ما يلى: