٣- فى الفاصوليا اتخذت صفة عدد القرون بالنبات (بعد التعرض لحرارة ٣٨-٤٣°م نهارًا فى صوبة زجاجية، مع شد جفافى) كأساس لتحمل الحرارة، وتحكم فى هذه الصفة ١-٢ جين سائد مع وجود تفوق.

كذلك كانت صفة الثبات الحرارى للأغشية البلازمية كمية وتأثير الجينات إضافى بصورة أساسية، كما وجدت ظاهرة التفوق فى بعض التلقيحات وقدرت درجة التوريث بنحو ٦٠٪ (Singh ١٩٩٣).

٤- فى فول الصويا كان الاعتماد على خاصية الثبات الحرارى للأغشية البلازمية (باتباع طريقة التوصيل الكهربائى)، وكانت الصفة كمية وتأثير الجينات إضافى بصورة أساسية، كما كانت درجة توريث الصفة عالية.

٥- الكرنب الصينى:

أمكن إنتاج صنف من الكرنب الصينى قادر على إنتاج رؤوس مندمجة فى ظروف الحرارة العالية، وتبين أن تلك الصفة يتحكم فيها عامل وراثى واحد متنحٍ.

٦- البطاطس:

أمكن انتخاب سلالات خضرية من البطاطس قادرة على إنتاج محصول عالٍ جدًا من الدرنات فى ظروف الحرارة العالية. وفى دراسة قيم فيها ٣١٩ سلالة من ٥٩ نوعًا من الجنس *Solanum* المنتجة للدرنات انتخبت ٦ سلالات من ٤ أنواع كانت قادرة على تحمل حرارة بين ٣٠، و ٤٠°م فيما يتعلق بالنموين الخضرى والدرنى.

التربية لتحمل الجفاف

طبيعة تحمل الجفاف فى النباتات

يتعين 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 تنبت بذور النبات عقب المطر الغزير، ثم تكمل النباتات نموها الخضرى — الذى يكون غالبًا محدودًا جدًا — 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

ويمكن للنباتات أن تحد من فقد الماء 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.

وقد اختلف الباحثون بشأن الارتباط بين صفة القدرة على الإنبات تحت ظروف الجفاف، وتحمل النباتات لتلك الظروف فى مراحل النمو اللاحقة. ويسود الاعتقاد بأن

هذا الارتباط ضعيف أو غير موجود، وخاصة أن بذور بعض النباتات — مثل القمح — تُبدى قدرًا كبيرًا من التحمل لظروف الجفاف إلى أن يكتمل إنباتها، ولكن بادراتها تكون شديدة الحساسية لنقص الرطوبة الأرضية بمجرد بزوغها من التربة.

قدرة البادرات على النمو فى ظروف نقص الرطوبة الأرضية

وجد فى الذرة ارتباط كبير بين قدرة البادرات على النمو فى ظروف الجفاف وقدرة النباتات البالغة على تحمل تلك الظروف. ويمكن الاعتماد على اختبار البادرات فى تقييم آلاف النباتات فى الأجيال الانعزالية، ثم انتخاب المتميزة منها لاستمرار اختبارها فى المراحل المتقدمة من نموها. ونظرًا لصعوبة توفير مستوى منخفض ثابت من الرطوبة الأرضية فى اختبارات البادرات.. يفضل إجراء التقييم فى مزارع مائية، مع إضافة أحد المركبات التى ترفع الضغط الأسموزى للمحاليل المغذية؛ مثل ال PEG بالتركيز المناسب؛ ليضعف من قدرة النباتات على امتصاص الرطوبة إلى المستوى الذى يحاكى ما يحدث فى الطبيعة فى ظروف الجفاف (عن Clarke & Townley-Smith ١٩٨٤).

كذلك تعد قوة النمو المبكرة من الصفات الهمة فى تحمل الجفاف؛ نظرًا لأنها تساعد على سرعة توفير غطاء نباتى على سطح التربة؛ مما يقلل كثيرًا من التبخر السطحى.

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. وتوجد اختلافات وراثية كبيرة — داخل النوع النباتى الواحد — فى كثافة النمو الجذرى، وفى نسبة الجذور إلى النموات الخضرية، علمًا بأن تلك النسبة تتغير — فى النبات الواحد — بتغير مرحلة نموه. ويكون النمو الجذرى الكثيف — دائمًا — على حساب النمو الخضرى؛ لأن الجذور تحصل على الغذاء اللازم لنموها من النموات القمية التى تقوم بعملية البناء الضوئى.

وتتأثر نسبة الجذور إلى النموات الخضرية بعوامل أخرى لا دخل للجذور فيها، مثل سقوط أوراق الأشجار ذات الأوراق المتساقطة، ونقص المساحة الكلية للأوراق، وهو ما يعد أحد أهم أسباب تحمل النباتات الصحراوية البقاء تحت ظروف الجفاف، إلا أن نقص المساحة الورقية الكلية يصاحبه نقص فى قدرة النبات على البناء الضوئى (عن Quisenberry ١٩٧٩، Parsons ١٩٧٩). ولا توجد أدلة على توفر اختلافات فى صفة سقوط الأوراق داخل النوع النباتى الواحد. وقد تأيدت العلاقة بين النمو الجذرى الكثيف وتحمل ظروف الجفاف فى كل من الأرز الـ upland، والسورجم، وفول الصويا

ونظرًا لصعوبة قياس كثافة النمو الجذرى — فضلاً على تأثره الشديد بالظروف البيئية — فإنه لا يمكن الاعتماد على تلك الصفة عند الانتخاب لتحمل ظروف الجفاف ومع ذلك. فقد وجد فى محصول الأرز والذرة أن الانتخاب لصفة المحتوى المائى الجيد للأوراق — تحت ظروف الجفاف — يعنى — تلقائيًا — تحسنًا فى النمو الجذرى للنباتات المنتخبة (عن Blum ١٩٨٩).

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 — طبيعيًا — 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، و ٧٠٠ 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).

ومن جهة أخرى.. درس Denna (١٩٧٠) العلاقة بين كمية الماء التى يفقدها النبات وسمك طبقة الشمع على الأوراق فى عدد من أصناف الكرنب، والقنبيط، والبروكولى، وكرنب بروكسل، والكولارد. وقد اختلفت هذه الأصناف — جوهريًا — فى كمية الشمع التى توجد فى وحدة المساحة من الورقة. وفى كمية الماء التى تفقدها عن طريق أى من: الثغور، أو الأديم (النتح الأديمى).

وأدت إزالة طبقة الشمع إلى زيادة معدلات النتح الأديمى، لكن لم يظهر سوى ارتباط ضعيف بين كمية الشمع التى توجد على سطح الورقة، وبين كمية الماء المفقودة من وحدة المساحة من الورقة ليلاً، أو نهارًا. وبناء على هذه النتائج.. أوصى الباحث بعدم التربية لزيادة الطبقة الشمعية السميكة heavy bloom، أو لزيادة كمية الشمع بوحدة المساحة من الورقة كوسيلة لزيادة القدرة على تحمل الجفاف فى النوع *B. oleracea*.

انخفاض كثافة الثغور واستجابة سلوكها لشد الجفاف

تتوفر دلائل على أن سلوك الثغور أمر تحكمه العوامل الوراثية، فمثلاً لا تغلق الثغور طبيعيًا 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 ١٩٧٩).

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 نسبيًا. 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.

ويجب الحذر عند الاعتماد على التبكير فى النضج بهدف الانتخاب لزيادة المحصول فى ظروف الجفاف؛ فهذه الصفة لا تفيد كثيرًا إلاّ عند اعتماد الزراعة على مخزون الرطوبة فى التربة. أما فى السنوات الكثيرة الأمطار، أو عند الاعتماد على الرى فى إنتاج المحصول.. فإن الأصناف المبكرة قد تغل محصولاً أقل من نظيرتها المتوسطة النضج أو المتأخرة.

تأخر الوصول لحالة الشيخوخة

بطء الشيخوخة slow senescence أو عدم الشيخوخة non-senece 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 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 هامًا فى العلاقات المائية بالخلايا استجابة للنقص المائى فى النباتات والشد الأسموزى، مما يؤدى إلى تحسين انتقال الماء ولا شك أن الفهم الأفضل لطبيعة 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 حيويًا بالنسبة لنموها وزيادة حجمها، وبذا.. فإن انتفاخ الخلايا الدائم يعد ضروريًا 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)

ويفيد 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). يعد 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)، و prolyine dehydrogenase (اختصارًا: ProDH). ولقد وضح فى

التبغ المحول وراثيًا 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 ٥٠مجم/جم وزنًا جافًا فى ظروف الجفاف (عن Parsons ١٩٧٩).

ومع ذلك.. فلم تظهر علاقة واضحة بين تراكم البرولين فى بعض 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.

ووجد أن البرولين تراكم فى جميع أصناف الطماطم المختبرة بزيادة فترة تعرضها للجفاف، بما يعنى عدم إمكان الاعتماد على تلك الخاصية فى التقييم لتحمل الملوحة (Thakur ١٩٩١).

وتبين لدى مقارنة تراكم البرولين فى عدد من أصناف الفاصوليا المتحملة للجفاف (مثل Negro 150، Michoacan 12A3). والحساسة (مثل Flor de Mayo، وCacahuate 72) ووجد 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 هامًا 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 طبيعيًا 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، و Blum ٢٠٠٧).

إنتاج بروتينات الـ LEA

تعرف مجموعة من البروتينات ذات وزن جزيئى صغير يُنْظم 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).

التقييم لتحمل ظروف الجفاف

إن جميع الأسس الفسيولوجية لتحمل النباتات للجفاف — والتى سبقت مناقشتها تحت موضوع طبيعة تحمل الجفاف — يمكن الاستفادة منها فى تقييم النباتات لتحمل الجفاف. والشروط اللازمة لإمكان الاعتماد على أى من تلك الأسس كوسيلة للتقييم والانتخاب (والتى تجرى عادة فى حجرات النمو أو فى البيوت المحمية) هو إمكان إجرائها بيسر وسهولة، وعدم تسببها فى موت النبات (ليمكن انتخابه عند اللزوم)، وارتباطها بتحمل النباتات لنقص الرطوبة الأرضية تحت ظروف الحقل.

ونضيف فى هذا المقام — إلى ما سبق بيانه من أسس لتحمل الجفاف — ما يلى:

١- الحساسية لاحتراق الأوراق Leaf Firing:

تعد الشيخوخة السريعة للأوراق من الأعراض المعروفة للشدّ الرطوبى، وتدل على موت أنسجة الورقة بسبب ارتفاع حرارتها الناشئ عن توقف النتح فيها، علمًا بأن درجة الحرارة العظمى المميتة لأوراق معظم النباتات تتراوح من ٤٥ — ٥٥°م. ويمكن الاعتماد على ظاهرة احتراق الأوراق كدليل على مدى حساسية النباتات للجفاف. فمثلاً.. تُقيم نباتات الأرز لتحمل الجفاف بتقدير مدى جفاف قمة الأوراق بعد ٣٩ يومًا من آخر رية للحقل.

٢- التفاف الأوراق Leaf rolling:

يعد التفاف الأوراق من الأعراض المميزة للشدّ الرطوبى فى النباتات، كما يعد وسيلة — من جانب النباتات — لتقليل فقد الرطوبة بالنتح. وقد لوحظ وجود اختلافات بين أصناف وسلالات الحبوب فى مدى التفاف أوراقها تحت ظروف الجفاف، وارتباط

تلك الاختلافات بظواهر أخرى فسيولوجية وثيقة الصلة بقدرة النباتات على تحمل الجفاف ففى الأرز.. كان مردّ قلة التفاف الأوراق فى بعض السلالات — تحت ظروف الجفاف — إلى تمتع تلك السلالات بقدر أكبر من التنظيم الأسموزى.

٣- 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؛ أى على مدى تشعب وكثافة نموه الجذرى.

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 استخدم ΔT - بكفاءة — فى تقييم القدرة النسبية على تحمل ظروف الجفاف فى البطاطس.

ويمكن تقدير درجة حرارة الأوراق — عن بعد — بالاستعانة بترمومتر يعتمد على الأشعة تحت الحمراء الصادرة من النباتات. ويكفى فى هذا الشأن مقارنة النباتات مع بعضها البعض تحت نفس الظروف، مع تقسيمها إلى ثلاث فئات تكون درجة حرارة نمواتها الخضرية منخفضة، أو متوسطة، أو مرتفعة، وانتخاب النباتات التى تكون حرارتها منخفضة؛ لأنها تكون أكثر قدرة على امتصاص الرطوبة اللازمة لها من التربة تحت ظروف الجفاف. ومع ذلك فإن النباتات التى تكون حرارتها عالية — وهى التى ينخفض فيها معدل النتح — قد تكون هى المطلوبة عند الرغبة فى توفير الرطوبة الأرضية لمراحل أخرى من النمو تكون أكثر حساسية للنقص الرطوبى.

وقد اتبعت طريقة تقدير درجة حرارة الأوراق فى برامج التربية لتحمل الجفاف فى كل من القمح، والذرة، وفول الصويا (عن Blum ١٩٨٩).

٤- كثافة وتشعب المجموع الجذرى:

وجد أن صفات النمو الجذرى — مثل وزنه ودرجة تشعبه — ترتبط فى كل من الذرة والأرز بالقوة اللازمة لاقتلاع النباتات من التربة. ويعد هذا الاختبار وسيلة سهلة وسريعة لتقدير مدى تشعب وكثافة النمو الجذرى الذى يصعب قياسه بدقة بصورة مباشرة، فضلاً عما يصاحب طرق التقدير المباشرة من تباينات كبيرة فى العينات المقاسة.

وقد أوضحت دراسة أجريت على ٢٥٠ تركيبًا وراثيًا من البطاطس وجود ارتباط معنوى بين القوة اللازمة لجذب النباتات من التربة وكل من: طول الجذور، والوزن الجاف للجذور التى تم جذبها، والتى تبقت فى التربة، وطول النبات، وعدد السيقان، وكذلك مع عدد الدرنات الصغيرة المتكونة ووزنها فى سبع سلالات كانت قد بدأت فى تكوين الدرنات وقت إجراء الاختبار (عن Ekanayake & Midmore ١٩٩٢).

٥- الانتخاب لصفة المحصول:

يفيد الانتخاب لصفة المحصول العالى تحت ظروف الجفاف فى تمييز الأصناف والسلالات المرغوب فيها مباشرة، إلاّ أن لذلك الاختبار عيوبًا كبيرة، هى كما يلى:

أ- الحاجة إلى استمرار الاختبار إلى حين الانتهاء من حصاد المحصول؛ الأمر الذى يستنفذ كثيرًا من الوقت والجهد.

ب- يعتمد الاختبار على مجرد مقارنة السلالات ببعضها البعض فى صفة المحصول نظرًا لأن السلالات ذات الإنتاجية العالية قد تستمر متميزة عن غيرها من السلالات تحت ظروف الجفاف.. لذا.. فإن انتخابها ربما لا يكون معتمدًا على قدرة حقيقية فى النبات على تحمل الجفاف.

ج- كثيرًا ما يؤدى هذا الاختبار إلى استبعاد سلالات جيدة تحمل صفات فسيولوجية تؤهلها لتحمل الجفاف، ولكن محصولها يكون منخفضًا؛ فلا تبرز فى اختبارات التقييم للمحصول

٦- الانتخاب فى مزارع الأنسجة:

ربما كان من السهل الانتخاب لتراكم مركبات عضوية معينة — وثيقة الصلة بظاهرة التنظيم الأسموزى — فى مزارع الأنسجة، ولكن تبقى — بالرغم من ذلك — بعض أوجه القصور فى الاعتماد على مزارع الأنسجة لانتخاب نباتات تتحمل ظروف الجفاف؛ منها ما يلى:

أ- إنتاج النباتات الكاملة من سلالات الخلايا المنتخبة.

ب- احتمال عدم وجود أية علاقة بين تحمل الخلايا المفردة للجفاف وتحمل النباتات الكاملة النمو؛ لأن التنظيم الأسموزى فى النبات الكامل قد يتحقق من خلال تجزئ نواتج البناء الضوئى بين أعضاء النبات المختلفة وأنسجته، وخلاياه. كما قد يتحقق ذلك من خلال توقف فى نمو النبات الكامل؛ الأمر إلى يوفر نواتج البناء الضوئى لتأمين التنظيم الأسموزى، وهو ما يصعب تخيل حدوثه فى مزارع الأنسجة (عن Blum ١٩٨٩)

وبالرغم من ذلك تفيد مزارع الأنسجة فى تجنب كافة العوامل التى يصعب التحكم فيها تحت ظروف الحقل؛ والتى قد تؤثر فى استجابة النباتات لظروف الجفاف

ويتحقق الشدّ الرطوبى فى مزارع الأنسجة بإضافة بعض المركبات التى تزيد الضغط الأسموزى لبيئة الزراعة، مثل البوليثيلين جليكول ٦٠٠٠، الذى لا يمكنه المرور خلال الجدر الخلوية إلى داخل الخلايا. ويؤدى الفرق فى الضغط الأسموزى بين البيئة المغذية والخلايا النامية فيها إلى جفاف الخلايا وانهيار جدرها الخلوية. تعرف هذه الظاهرة باسم

Cytorhysis، وهى تختلف عن ظاهرة البلزمة التى ينكمش فيها البروتوبلازم، بينما تبقى الجدر الخلوية فى مكانها؛ بسبب دخول المركب المُحدث للبلزمة من خلال الجدر الخلوية إلى الفراغ الذى يفصلها عن الغشاء البلازمى الخارجى لبروتوبلازم الخلية.

ونظرًا لعدم استطاعة البوليثيلين جليكول المرور من خلال الجدر الخلوية، فإنه لا يكون له أى دور فى التنظيم الأسموزى بالخلايا، مقارنة بما يحدث إذا استخدمت مركبات عضوية ذات وزن جزيئى منخفض، أو أيونات معينة لرفع الضغط الأسموزى فى البيئة المغذية. وبذا.. فإن الخلايا تتعامل مع الشدّ الرطوبى — الذى يحدثه البوليثيلين جليكول — حسب تركيبها الوراثى وقدرتها على تحمل تلك الظروف، ويكون تأثرها مقصورًا على ما يحدثه الشدّ الرطوبى بها، دون أن تحدث أية تأثيرات سامة من جراء امتصاص الخلايا لتركيزات عالية من أيونات معينة قد تستخدم لزيادة الضغط الأسموزى فى بيئة الزراعة.

وقد استخدمت هذه الطريقة فى الحصول على سلالات خلايا من صنف الطماطم VFNT Cherry قادرة على النمو فى بيئة مغذية تحتوى على ٣٠ جم بوليثيلين جليكول ١٠٠/٦٠٠٠ مل.

كما أمكن التمييز بين مزارع الخلايا التى حدث فيها مجرد تأقلم فسيولوجى على ظروف الشد الرطوبى وبين سلالات الخلايا التى تميزت بقدرة وراثية ثابتة على تحمل تلك الظروف؛ حيث فقدت المزارع قدرتها على تحمل الشدّ الرطوبى سريعًا بعد نقلها إلى مزارع خلت من البوليثيلين جليكول. ويحدث هذا التأقلم — بصورة خاصة — عند زيادة تركيز البوليثيلين جليكول تدريجيًّا فى البيئة المغذية من ١٥ إلى ٣٠ جم/١٠٠ مل (عن Hasegawa وآخرين ١٩٨٤).

ويلخص Singh (١٩٩٣) أهم الصفات التى استخدمت فى التقييم لتحمل الجفاف فى مختلف المحاصيل فيما يلى:

الصفة	النوع المحصولى
ثبات المحصول	القمح — الأرز — الذرة — الشعير — السورجم
الجهد المائى للأوراق	السورجم — القمح — الأرز — فول الصويا — القطن
التفاف الأوراق	الأرز
النمو الجذرى	السورجم — الأرز — الشوفان — القمح — الذرة
قطر سيج الخشب بالجذور	القمح
التعديل الأسموزى	القمح — السورجم
توصيل الثغور	القطن
تراكم حامض الأبسيسك	السورجم — الأرز — القمح
حرارة النمو الخضرى	الذرة — القطن
بقاء البادرات ونموها	البرسيم الحجازى
استعادة البادرات لنموها بعد حالة	الذرة
النمو فى ظروف الشدّ	الذرة
القدرة على الإزهار	الفاصوليا
تراكم البرولين	الشعير، و *Brassica* spp.

كما يلخص Khan وآخرون (٢٠١٠) أهم الصفات ذات العلاقة بآليات تحمل الجفاف ومدى التباين الوراثى فيها فيما يلى:

الآلية	الصفة	التباين الوراثى
الإفلات من الجفاف	المساحة الورقية الخاصة specific leaf	منخفض
	التبكير فى النضج	متوسط
تجنب الجفاف	المادة الجافة بالنموات الخضرية	متوسط
	كفاءة استعمال المياه	متوسط
	كفاءة النتح	متوسط
	توصيل الثغور	عالى
	حرارة الأوراق	منخفض
	مواصفات أديم الورقة	غير معروف
	طول الجذور	منخفض
	الوزن الجاف للجذور	متوسط
تحمل الجفاف	الجهد الأسموزى	متوسط
	الاستجابة للتأكسد	غير معروف

ونظرًا لأهمية الفقد الرطوبى، ومعدل البناء الضوئى — تحت ظروف الجفاف — فى تحمل النباتات للجفاف — فإن تلك القيم تدخل فى معادلات حساب المحصول البيولوجى والمحصول الاقتصادى، كما يلى:

$$W = mT/E_0$$

حيث إن:

W = المحصول البيولوجى.

m = ثابت خاص بالنبات.

T = النتح الخاص بالمحصول Crop Transpiration.

E_0 = التبخر السطحى والنتح الممكنان للمحصول Potential Evapotranspiration.

ويمكن استبدال القيمة T بالقيمة E_a، وهى التبخر السطحى والنتح الفعليان للمحصول.

أما المحصول الاقتصادى فيقدر بالمعادلة التالية:

$$EY = E_a \times WUE \times HI$$

حيث إن:

EY = المحصول الاقتصادى

WUE = كفاءة استعمال الماء Water Use Efficiency (كمية الماء المفقودة مقابل كل وحدة وزن من المادة العضوية المصنعة).

HI = دليل الحصاد (عن Blum ١٩٨٩).

وراثة تحمل الجفاف فى النباتات

يعتقد أنه باستثناء بعض الصفات البسيطة المؤثرة فى القدرة على تحمل الجفاف فى النباتات، فإن غالبية حالات تحمل الجفاف كمية، كما يعتقد أن مختلف السلالات

التى تُظهر تلك الصفة تتميز بنظم مختلفة لتحمل الجفاف؛ نظرًا لنشأتها فى ظروف بيئية متباينة. لذا.. فإن تهجين تلك السلالات — مجتمعة — قد يعطى الفرصة لظهور انعزالات وراثية أكثر تحملاً للجفاف فى كل سلالة على حدة.

إن وراثة الصفات ذات العلاقة بتحمل الجفاف يتراوح بين الـ oligogenic (يتحكم فيها جينات قليلة العدد) إلى polygenic (يتحكم فيها عديد من الجينات) ويبين جدول (٧–١) نظام التحكم الوراثى فى تلك الصفات. وعمومًا.. فإن صفات الأوراق (مثل الطبقة الشمعية واللمعان، واللون الرمادى المزرق glucousness والأوراق الملساء) غالبًا هى oligogenic. وكذلك يبدو أن صفات تراكم حامض الأبسيسك والبرولين (حتى ٦ أضعاف فى الشعير)، وعقد القرون دون سقوط للأزهار فى الفاصوليا هى أيضًا oligogenic. هذا.. إلا أن الصفات الأخرى التى يعتقد فى ارتباطها بمقاومة الجفاف يبدو أنها polygenic. وتتباين درجة التوريث فى الصفات التى دُرست فيها تلك الخاصية بين المنخفضة (كما فى صفة توصيل الثغور فى القطن) والمرتفعة (كما فى صفة قطر الخشب فى القمح) وترتبط معظم تلك الصفات بكمية المحصول تحت ظروف الشدّ، إلا أن ذلك الارتباط يكون — غالبًا — ضعيفًا. وكما يظهر فى الجدول.. فإن الانتخاب لبعض تلك الصفات يكون فعالاً (عن Singh ١٩٩٣)

جدول (٧–١): نظام التحكم الوراثى فى بعض الصفات المؤثرة فى تحمل الجفاف فى مختلف المحاصيل (عن Singh ١٩٩٣).

الصفة	المحصول	عدد الجينات والفعل الجينى[أ]	درجة التوريث	الارتباط والصفات المرتبطة[ب]	ملاحظات
تجنب فقد الرطوبة					
صفات الجذور[جـ]	الأرز	D, A	متوسطة	+ مع استجابة النمو الخضرى للجفاف	–
قطر خشب الجذر	القمح	–	عالية	–	تستجيب للانتخاب

يتبع

تابع جدول: (٧-١)

الصفة	المحصول	عدد الجينات والفعل الجيني[أ]	درجة التوريث	الارتباط والصفات المرتبطة[ب]	ملاحظات
توصيل الثغور	القطن	A, D	منخفضة	–	–
التعديل الأسموزى	القمح	بسيطة	–	+ مع المحصول	–
	Brassica sp.	–	–	+ مع المحصول وتوصيل الثغور	–
	السورجم	–	–	+ مع المحصول وتحمل الجفاف	قد تقلل المحصول
تراكم حامض الأبسيسك	القمح	بسيطة	–	+ مع المحصول	الانتخاب فعال
الشمع السطحى	السورجم	Bm1, Bm2	–	–	–
الشمع السطحى غير الكثيف	السورجم	h1, h2,h3	–	–	–
الشمع الأديمى	الشعير	٥٩ جين	–	–	–
لمعان الأوراق	السورجم	g11-g110	–	–	–
اللون الرمادى المزرق للأوراق	القمح	w1,W1, W1, W2, W2^b, W2^l	–	–	تؤثر فى التركيب الكيميائى للشمع
الأوراق الملساء	فول الصويا	جين واحد سائد	–	–	–
احتفاظ الأوراق بالرطوبة تحمل فقد الرطوبة	القمح	D	–	–	–
استعادة البادرات لنموها[ج]	الذرة	D > R	–	–	–
نمو البادرات[د]	الذرة	–	–	–	فعال للانتخاب لتحمل الجفاف
عقد القرون	الفاصوليا	١-٢ جين سائد	–	–	–
تراكم البرولين	*Brassica* sp.	A	–	–	الانتخاب فعال
	الشعير	بسيطة	–	–	–
الجهد المائى للأوراق	عدة محاصيل	–	–	+ مع المحصول والقدرة على امتصاص الماء	–
تأخر عفن الأوراق[هـ]	الأرز	–	–	–	الانتخاب فعال
حرارة النمو الخضرى[و]	الذرة	–	–	+ مع المحصول	تزيد كمية المحصول

أ- D سيادة، و A: تأثير إضافي، و +: تحت ظروف الشدّ وكذلك عدم الشدّ.

ب- الجذور الطويلة، وعدد الجذور، ونسبة النمو الجذرى إلى النمو الخضرى العالية، وكثافة النمو الجذرى، وزيادة الوزن الجاف للجذور.

ج- تحت ظروف الشدّ.

تحديات التربية لتحمل الجفاف

إن الانتخاب المباشر لتحسين المحصول تحت ظروف الجفاف واجهته صعاب كبيرة تمثلت فى انخفاض درجة التوريث، وكون تلك الصفة غالبًا كمية يتحكم فيها عديد من الجينات يوجد بينهما تفوق، وتفاعلات بين التراكيب الوراثية والبيئية. ويفسر ذلك البطء الملاحظ فى التقدم نحو تحسين تحمل الجفاف فى النباتات (Cattivelli وآخرون ٢٠٠٧).

ومن أبرز تحديات التربية لتحمل الجفاف فى النباتات أن أهم مصادر الصفة تقتصر - غالبًا - على الأنواع البرية. وإذا ما أخذنا الطماطم كمثال.. نجد - تبعًا لمركز الثروة الوراثية للطماطم Tomato Genetics Resource Center (اختصارًا: TGRC) فى ديفز - كاليفورنيا - أن مصادر تحمل الجفاف تتوفر فى بعض السلالات البرية من كل من الأنواع التالية:

S. cheesmanii	*S. chilense*
S. lycopersicum	*S. lycopersicum* var. *cerasiforme*
S. pennellii	*S. peruvianum*
S. piminellifolium	

هذا ويستوطن النوعان *S. chilense*، و *S. pennellii* المناطق الجافة وشبه الجافة من أمريكا الجنوبية. وينتج كلا النوعين ثمارًا صغيرة خضراء، ونموها غير محدود.

يتأقلم *S. chilense* على المناطق الصحراوية من شمال شيلى، ويُوجد غالبًا فى مناطق لا توجد فيها أى نموات نباتية أخرى. لنباتات هذا النوع أوراقًا شديدة التفصيص ومجموعًا جذريًا جيد التكوين، ويتميز جذرها الأولى بأنه أكثر طولاً وأكثر انتشارًا عن جذر الطماطم المزروعة. ويستدل من اختبارات شدّ الجفاف أن *S. chilense* أكثر تحملاً للذبول بمقدار خمسة أضعاف مقارنة بالطماطم.

أما *S. pennellii* فيتميز بقدرته على زيادة كفاءة استخدامه للمياه فى ظروف الجفاف مقارنة بالطماطم، وأوراقه سميكة، ومستديرة، وشمعية، ولها القدرة على الاستفادة من الندى (de la Pena & Hughes ٢٠٠٧).

التربية لتحمل الملوحة

استجابة النباتات للشد الملحى

بصورة عامة.. تستجيب النباتات للملوحة العالية بطريقتين مختلفتين، كما يلى:

١- تحد النباتات الحساسة للملوحة من امتصاص الملح وتعدل ضغطها الأسموزى بتمثيل المواد الذائبة المتوافقة (مثل البرولين والجليسين بيتين والسكريات).

٢- تقوم النباتات المتحملة للملوحة بعزل الأملاح وتجميعها فى الفجوات العصارية؛ وبذا فإنها تتحكم فى تركيز الملح بالسيتوبلازم، وتحافظ على نسبة عالية من K^+/Na^+ بالسيتوبلازم.

وقد يوفر استبعاد الأيونات درجة من التحمل فى التركيزات المنخفضة نسبيًا من كلوريد الصوديوم، ولكنه لا يفيد فى التركيزات العالية من الملح؛ مما يؤدى إلى تثبيط عمليات الأيض الرئيسية؛ ومن ثم تثبيط النمو (Yamaguchi & Blumwald ٢٠٠٥).

وكما أسلفنا.. فإن التعديل الأسموزى يأخذ مجراه فى السيتوبلازم بما يعرف بالمركبات الذائبة المتوافقة compatible solutes، وهى — كما علمنا — مركبات عضوية — مثل

الجليسين بيتين والمانيتول، والبرولين — لا تضر الأيض وإنما قد تفيده. وتتطلب عملية الـ compartmentation أن تمتلك النباتات المتحملة للملوحة آلية تمكنها من المحافظة على فرق فى تركيز الأيونات عبر الغشاء البلازمى المحيط بالفجوات العصارية. وتعتمد هذه الآلية على تركيب الغشاء وعلى البروتينات التى تنقل الأيونات عبره.

إن الأيونات تدخل الخلايا النباتية عن طريق بروتينات تعد جزءًا أساسيًا من الأغشية الخلوية. ويمكن لهذه البروتينات أن تشكل قنوات channels تنتشر من خلالها الأيونات عبر تدرج جهد كهروكيميائى electrochemical potential gradient، أو أن تعمل كحوامل carriers، حيث يرتبط البروتين بأيون على أحد جانبى الغشاء البلازمى ويطلقه فى الجانب الآخر. وتتم كلتا العمليتين للبروتينات بمضخات أيونية ion pumps تعمل بالطاقة. تستخدم المضخات الطاقة المخزنة فى الـ ATP (وفى حالة الغشاء البلازمى للفجوات العصارية تستخدم الطاقة المخزنة فى كل من الـ ATP والـ pyrophosphate) فى تحريك البروتونات عبر الغشاء، مولدة فرقًا فى تركيز أيون الأيدروجين (الـ pH) وجهدًا كهربائيًا (ΔE). ويكون الفرق فى الجهد الكهربائى هو المسئول عن حركة الكاتيونات إلى الداخل من خلال القنوات، بينما يكون الفرق فى تركيز أيون الأيدروجين هو المسئول عن حركة الأيونات عن طريق الحوامل، وهى التى يحدث فيها الالتحام بين البروتونات والأيونات (Flowers & Flowers ٢٠٠٥).

طبيعة تحمل الملوحة فى النباتات العادية المتحملة لها

إن من أهم آليات تحمل الملوحة فى النباتات العادية (الـ glycophytes)، ما يلى:

اختيارية الأيونات Ion Selectivity

لقد أُرجعت الحساسية للملوحة فى بعض الأنواع المحصولية إلى فشل النباتات فى بقاء أيونا الصوديوم والكلوريد بعيدًا عن مسار الماء المتحرك تحت تأثير النتح؛ ومن ثم

سيتوبلازم النموات الخضرية. إن النباتات التى تحد من امتصاص الأيونات السامة وتحافظ على مستويات طبيعية من الأيونات المغذية يمكن أن تكون أكثر تحملاً للملوحة عن تلك التى لا تحد من تراكم الأيونات والتى تفتقد التوازن الأيونى. ويمكن لآليات امتصاص الأيونات الاختيارى القادرة على التمييز بين الأيونات المتشابهة كيميائيًا – مثل أيونى الصوديوم والبوتاسيوم – أن تُسهم فى تحمل الملوحة. وتُعد التربية لهذا الغرض من أبسط الطرق لتحسين تحمل الملوحة فى الأصناف الحساسة Shannon ١٩٩٧).

إن قدرة النبات على المحافظة على نسبة عالية من البوتاسيوم إلى الصوديوم (K^+/Na^+) فى السيتوبلازم لهى أمر على درجة عالية من الأهمية فى تحمله للملوحة. ولقد استهدفت جهود مربى النبات تحسين تلك النسبة من خلال الحد من امتصاص الصوديوم Na^+ وانتقاله إلى النموات الخضرية (Shabala وآخرون ٢٠٠٨).

ولقد وجد ارتباط قوى جدًا فى الشعير بين قدرة النباتات على الاحتفاظ بتركيز عالٍ من البوتاسيوم ضد التسرب – تحت ظروف الملوحة – وتحملها للملوحة.

هذا.. علمًا بأن نسبة البوتاسيوم K^+ إلى الصوديوم Na^+ تنخفض بشدة تحت ظروف الملوحة؛ نتيجة لكل من التجمع الزائد للصوديوم فى السيتوبلازم، والزيادة فى تسرب البوتاسيوم من الخلايا. ويحدث التسرب بفعل ما يحدثه كلوريد الصوديوم من depolarization بالأغشية البلازمية تحت ظروف الملوحة (Chen وآخرون ٢٠٠٥).

وتحد معظم الأنواع المحصولية من امتصاص الملح ووصوله إلى مسار تيار ماء النتح – إلى حد ما – من خلال تحديد تواجده فى الفجوات العصارية، وربما يمكن لبعض الأنواع التخلص من الأيونات من خلال الغدد الملحية، أو بتخزين الملح فى الجذور أو الأوراق أو أعناق الأوراق أو السيقان. وما لم يستمر النبات فى النمو بحيث لا تمتلئ أماكن تخزين الأملاح بالأملاح، فإن الأملاح تتسرب منها وتؤثر فى الأنسجة الحساسة؛ مما يؤثر فى الحالة العامة للنبات.

الحد من تراكم الأيونات

أن الحد من تراكم الأيونات فى الجذور والسيقان يُعد أحد أكثر آليات تحمل الملوحة شيوعًا فى النباتات.

التنظيم الأسموزى

نجد أن معظم النباتات الثنائية الفلقة المحبة للملوحة halophytes عصيرية succulent، ويتراكم فى فجواتها العصيرية تركيزات عالية من أيونى الصوديوم والكلور. كما يكون تركيز هذين الأيونين فى سيتوبلازم هذه النباتات أعلى مما فى النباتات العادية (القليلة أو المتوسطة التحمل للملوحة mesophytes).

ويفيد التعديل الأسموزى Osmotic Adjustment، الذى يُحدث خفضًا فى جهد الضغط الأسموزى النباتى من خلال إحداث زيادة فى محتواه من المواد الذائبة (أو إحداث خفض فى محتواه من الرطوبة) — استجابة لانخفاض فى الجهد المائى الخارجى — يفيد فى استمرار المحافظة على امتلاء الخلايا. ويؤدى ضعف القدرة على التعديل الأسموزى إلى فقد امتلاء الخلايا وانغلاق الثغور، الذى يتبعه نقص فى تبادل الغازات وضعف البناء الضوئى، كما يكون لفقد امتلاء الخلايا تأثيرات ضارة على انقسام الخلايا واستطالتها.

ولكى تحقق تلك النباتات توازنًا أسموزيًّا Osmoregulation بين الفجوات والسيتوبلازم .. يتراكم بسيتوبلازم خلاياها تركيزات عالية جدًّا من المركبات العضوية المتوافقة الذائبة compatible osmolytes عند تعرضها للشدّ الملحى (أو الجفافى)، والتى من أهمها ما يلى:

١- المركبات الكربوهيدراتية:

السكروز — السوربيتول sorbitol — المانيتول manitol — الجليسرول glycerol — الأرابينيتول arabinitol — البينيتول pinitol — مركبات polyols أخرى.

٢- المركبات النيتروجينية:

البروتينات — البرولين — البيتين betaine — حامض الجلوتامك — حامض الأسبارتك — الجليسين — الجليسين بيتين glycine betaine — الكولين choline — البوتريسين putrescine.

٣- الأحماض العضوية:

حامض الأوكساليك — حامض الماليك (Sairam & Tyagi ٢٠٠٤) علمًا بأن الأحماض العضوية ذات الشحنة السالبة تعمل على إحداث توازن مع أيونات الصوديوم المتراكمة ذات الشحنة الموجبة.

ومن المعلوم أن نشاط عديد من الإنزيمات يتأثر سلبيًا بالمركبات الذائبة غير العضوية، بينما يكون ضرر المركبات العضوية الذائبة معدومًا أو قليلاً فى التركيزات العالية.

وبالرغم من الدراسات العديدة التى أجريت على موضوع التنظيم الأسموزى فى النباتات، فإنه لا يوجد اتفاق بين الباحثين لا على دوره، ولا على أهميته .. حتى لقد ذكر البعض منهم أن تراكم البرولين والجليسين بيتين يكون مصاحبًا بزيادة القدرة على تحمل الملوحة فى بعض الأنواع النباتية، إلا أن ذلك الأمر لا يحدث فى كل الحالات. كذلك ذكر البعض أن تراكم الجليسين بيتين فى النباتات يساعدها على زيادة تحملها للملوحة، ولكن ذلك التراكم ليس شرطًا لا غنى عنه لتحمل الملوحة فى النباتات الراقية.

كما أن دور البرولين فى التنظيم الأسموزى فى النباتات موضع جدل. فالبرولين يتراكم فعلاً فى النباتات التى تتعرض لظروف قاسية (وخاصة نقص الرطوبة الأرضية)، ولكن يبدو أن ذلك يحدث كاستجابة لصدمة أسموزية شديدة، أو — ربما — لسمية الأملاح.

ومن المعلوم أن المركبات النيتروجينية — مثل البرولين — تنظم بكفاءة عالية عملية تخزين النيتروجين الضرورى للنبات. ويعد البرولين مناسبًا لتحقيق هذا الهدف؛ لأنه نشط أسموزيًا، ومتوافق مع مكونات السيتوبلازم، ويمكن أن يتحول بسهولة إلى حامض

الجلوتامك، وهو حامض أميني مركزى فى عملية تنظيم تمثيل الأحماض الأمينية الأساسية الأخرى. وبذا.. فإن النبات المعرض للملوحة يمكنه استخدام البرولين كمخزون نيتروجينى، وفى التنظيم الأسموزى (عن Rains ١٩٨١)

إن قائمة المركبات العضوية الذائبة فى السيتوبلازم cytosolutes — فى النباتات الراقية — فى ازدياد مستمر، وتتضمن كحولات السكر sugar alcohols، والأحماض الأمينية الـ dipolar، ومشتقاتها. ومن الأمثلة الهامة لذلك مركب dimethylsulphonopropionate الذى يشيع وجوده فى الطحالب البحرية. وتوجد المركبات الـ Sulphonic فى النباتات الراقية، مثل: *Wedelia biflora*، و *Ulva lactuca* اللذين يتغير تركيز المركب فيهما بتغير تركيز الأملاح فى وسط نموهما.

زيادة كفاءة استخدام المياه

من الآليات الأخرى التى يمكنها منع فقد امتلاء الخلايا وزيادة كفاءة استخدام المياه زيادة مقاومة الأوراق (بوجود عدد أقل من الثغور، وزيادة مقاومة النسيج الوسطى، وزيادة سمك طبقة الأديم)، وزيادة نسبة الجذور إلى النموات الخضرية (Shannon ١٩٩٧).

ويتبين مما تقدم أن تحمل الملوحة يتوقف على مجموعة من الخصائص، هى:

١- مورفولوجى النبات.

٢- القدرة على تحديد تواجد الأملاح — التى تُعدِّل بها جهدها المائى — فى الفجوات العصارية.

٣- القدرة على إنتاج وتراكم المركبات العضوية الذائبة المتوافقة فى السيتوبلازم.

٤- القدرة على تنظيم النتح.

٥- خصائص الأغشية الخلوية.

٦- القدرة على تحمل تواجد نسبة عالية من الصوديوم إلى البوتاسيوم فى السيتوبلازم.

٧- وجود الغدد الملحية التى تمكنها من التخلص من الأملاح المتراكمة فيها (Flowers & Flowers ٢٠٠٥).

تقييم النباتات لتحمل الملوحة

يُواجه المربى الذى يهتم بتحسين تحمل النباتات للملوحة بمشكلة كبرى، وهى أن صفة التحمل ليست صفة بسيطة، وإنما هى محصلة لعدة صفات تعتمد على أسس فسيولوجية مختلفة يصعب - غالبًا - تحديدها. إن الشكل الظاهرى النهائى للنبات (والمتمثل فى استجابته للملوحة) ربما لا يكون دليلاً على قيمته الوراثية الحقيقية - بالنسبة لتحمله للملوحة - لأن الصفات المفيدة يمكن أن يختفى دورها فى وجود عوامل أخرى؛ فيبدو النبات حساسًا.

إن تقييم النباتات لتحمل الملوحة - بزراعتها فى وسط ملحى - قد يترتب عليه إظهار بعض الاختلافات المورفولوجية المتوفرة، ولكن عدم ظهور اختلافات مورفولوجية لا يعنى عدم وجود تباينات مفيدة. ومن الأهمية بمكان التعرف على تلك التباينات؛ ليمكن جمعها فى تركيب وراثى واحد (Yeo & Flowes ١٩٨٩).

صعوبات التقييم لتحمل الملوحة

يواجه الانتخاب المباشر للتراكيب الوراثية المتحملة للملوحة - التى تقيم فى ظروف الحقل الطبيعية - مشاكل عدة، منها: عدم تجانس التربة فى ملوحتها، والتأثير الكبير للعوامل البيئية على استجابة النباتات للملوحة، والطبيعة الكمية لوراثة تحمل الملوحة، وتباين مراحل النمو النباتية - فى التركيب الوراثى الواحد - فى تحملها للملوحة، فمثلاً.. تزداد خاصية تحمل الملوحة فى كل من الطماطم والشعير والذرة والأرز والقمح بزيادة عمر النبات. كما وجد أن مواقع جينات الصفات الكمية

quantitative trait loci (اختصارًا: QTLs) المصاحبة لتحمل الملوحة فى مرحلة الإنبات فى الشعير والطماطم والـ *Arabidopsis* تختلف عن المواقع المصاحبة لتحمل الملوحة فى مرحلة مبكرة من النمو، ولم تُظهر النباتات التى انتخبت لقدرتها على الإنبات فى الملوحة العالية تحملاً مماثلاً للملوحة أثناء النمو الخضرى (عن Yamaguchi & Blumwald ٢٠٠٥).

إن من أبرز مشاكل تقدير القدرة على تحمل الملوحة تباينها باختلاف مرحلة النمو فالأرز — على سبيل المثال — يُعد حساسًا للملوحة خلال مرحلتى البادرة والإزهار، وبنجر السكر يعد متحملاً للملوحة خلال مراحل النمو المتأخرة، ولكنه حساس أثناء الإنبات، والذرة يعد متحملاً أثناء الإنبات، ولكنه أكثر حساسية خلال مرحلة البادرة، وتقل تلك الحساسية خلال مرحلة تكوين الكوز والحبوب. ولم تكن جهود تقييم تحمل الملوحة على أساس التحمل خلال إنبات البذور وبزوغ البادرات.. لم تكن ناجحة بصورة عامة؛ فالتحمل فى أحد مراحل النمو لا يرتبط بالتحمل فى مرحلة أخرى، ويتعين تحديد مصادر التحمل فى مختلف مراحل النمو، ثم محاولة الجمع بينها فى تركيب وراثى واحد.

كذلك تزداد صعوبة عملية التقييم لتحمل الملوحة بسبب التفاعل بين مختلف الصفات الكمية — التى تُعد دلائل لقياس تحمل الملوحة — والعوامل البيئية، والتى من أهمها: الحرارة، والرياح، والرطوبة النسبية، والضوء، والتلوث. فالحرارة العالية والرطوبة النسبية المنخفضة قد يقللا من تحمل المحصول للملوحة بخفضهم للحد الحرج للملوحة الذى يبدأ عنده الانخفاض الملحوظ فى المحصول بزيادة مستوى الملوحة عنه، مع زيادة فى شدة انحدار الانخفاض فى المحصول مع زيادة شدة الملوحة، بما يعنى حدوث انخفاضات جوهرية فى المحصول فى المستويات منخفضة نسبيًا من الملوحة.

ومن العوامل البيئية الأخرى التى يمكن أن تؤثر فى تقديرات تحمل الملوحة مستويات ثانى أكسيد الكربون المرتفعة والأوزون. إن الملوحة تجعل ثغور الورقة تحد من

حجم الهواء المتبادل مع البيئة الخارجية؛ الأمر الذى يُحسِّن — عادة — من كفاءة استخدام المياه إلى حد ما، ولكنه يقلل من كمية ثانى أكسيد الكربون التى يمكن للنبات تثبيتها لأجل النمو. وربما تؤدى زيادة تركيز ثانى أكسيد الكربون فى الهواء الجوى إلى معادلة الانخفاض فى كمية الهواء المتبادل، بحيث تبقى كمية ثانى أكسيد الكربون التى تصل للأنسجة النباتية عند معدلاتها الطبيعية. كذلك فإن نقص تبادل الغازات بفعل الملوحة يقلل من وصول ملوثات الهواء مثل الأوزون — حال وجودها — إلى الأنسجة النباتية، وبذا.. يقل أى تأثير سلبى للملوحة (Shannon ١٩٩٧).

كذلك فإن تحمل الملوحة يزداد فى ظروف الإضاءة الضعيفة عما فى الإضاءة القوية، وكذلك عند انخفاض تركيز الأكسجين الذى يؤدى — عند زيادة الملوحة — إلى إضعاف النمو النباتى (Hale & Orcutt ١٩٨٧).

ويكون من الصعب دائمًا تقييم الأصناف والسلالات والعشائر الانعزالية تحت ظروف الحقل؛ بسبب تباين شدة الملوحة بين أجزاء الحقل الواحد، والتفاعل الذى يمكن أن يحدث مع مختلف العوامل البيئية. ولذا.. فإن التقييم يجرى غالبًا فى مساحات صغيرة (small plots) يتم التحكم فيها، وإن كان ذلك لا يفيد — غالبًا — فى تقييم المحصول.

العمر المناسب للتقييم

قيم الباحثون النباتات لتحمل الملوحة فى مراحل مختلفة من نموها؛ بدءًا بمرحلة تشبع البذرة بالماء، ومرورًا بإنباتها (فى الدراسات المختبرية)، وبزوغ البادرات من التربة، ومراحل نمو البادرات، وتكوين الخلفات، والنبات البالغ. ولا يوجد اتفاق بين الباحثين حول العلاقة بين تحمل الملوحة ومرحلة النمو النباتى. ويمكن أن نجد فى داخل المحصول الواحد — مثل الشعير — اختلافات بين السلالات فى تحملها للملوحة فى مختلف مراحل نموها (Norlyn ١٩٨٠). كما أن طبيعة تحمل الملوحة — أى أساسها الفسيولوجى — يختلف باختلاف مرحلة النمو النباتى.

وقد أظهرت نتائج عديد من الدراسات أن الملوحة يمكن أن تقلل من سرعة إنبات البذور، بينما قد لا يكون لها تأثير فى نسبة الإنبات النهائية كما أظهرت بعض النباتات تحملاً أكبر للملوحة فى طور البادرة عما فى مراحل النمو التالية، بينما كان العكس صحيحًا فى نباتات أخرى. ويصر بعض الباحثين على أن تحمل الملوحة فى مرحلة إنبات البذور هى أفضل دليل على تحمل النبات للملوحة؛ لأن عدم قدرة البذور على الإنبات فى وجود الملوحة يجعل أية قدرة محتملة لتحمل الملوحة — فى مراحل النمو اللاحقة لذلك — عديمة الجدوى إذا كانت زراعة النباتات فى أراضى ملحية، أو كان ريها بمياه يرتفع فيها تركيز الأملاح منذ البداية (عن Ramage ١٩٨٠).

إن القدرة على تحمل الملوحة تزداد مع التقدم فى العمر فى عديد من النباتات، منها الطماطم، والشعير، والذرة، والأرز، والقمح. ولذا.. فإنه يوصى بتقييم تحمل الملوحة وإجراء الدراسات الوراثية على تلك الصفة لكل مرحلة من مراحل النمو بصورة منفردة.

ونجد فى الطماطم أن الأصناف التجارية تكون شديدة الحساسية للملوحة خلال مرحلتى إنبات البذور والنمو المبكر للبادرات، وذلك حتى فى التركيزات المنخفضة من الأملاح (حوالى ٧٥ ملى مول كلوريد صوديوم). تؤدى تلك الحالة إلى صعوبة الاعتماد على الزراعة بالبذور فى الحقل مباشرة نظرًا لأن الأملاح تتركز فى الطبقة السطحية من التربة؛ مما يؤدى إلى تأخر الإنبات وتباينه ونقص نسبته؛ الأمر الذى يكون له انعكاسات سلبية على العملية الإنتاجية، ويحتم — غالبًا — اللجوء إلى زراعة البذور فى المشاتل، مع ما يعنيه ذلك من زيادة فى تكلفة الإنتاج (Foolad ٢٠٠٤).

وفى المقابل وجد فى عديد من المحاصيل أن تحمل الملوحة فى طور البادرات يعكس — كذلك — قدرة على التحمل فى النباتات البالغة، وأمكن الاستفادة من تلك الحقيقة بنجاح كوسيلة للانتخاب لتحمل الملوحة فى كل من الذرة، والدخن اللؤلؤى، والبرسيم الحجازى، وسبعة من محاصيل المراعى (عن Rao & McNeilly ١٩٩٩)

مقاييس تحمل الملوحة فى النباتات

الصفات التى يمكن إجراء الانتخاب على أساسها

إن التربية لتحمل الملوحة يمكن أن تجرى بالانتخاب لصفتين أساسيتين، هما: زيادة المقاومة لتثبيط النمو تحت ظروف الضغط الأسموزى العالى، وزيادة المقاومة لتراكم الملح بالنبات (Neumann ١٩٩٧).

وقد لا يكون مجرد النمو النباتى مجديًا لإجراء الانتخاب على أساسه لتحمل الملوحة، ويفضل — بديلاً عنه — الانتخاب لصفات محددة بسيطة، وقد يمكن — فيما يعد — تجميع تلك الصفات — معًا — فى تركيب وراثى واحد.

ومن أهم المقاييس التى استخدمت فى تقييم النباتات لتحمل الملوحة ما يلى:

١— معدل تشرب البذور بالماء معبرًا عنه بالزيادة فى وزن البذور، أو حجمها.

٢— نسبة الإنبات.

٣— سرعة الإنبات؛ علمًا بأن الملوحة تؤثر فى سرعة الإنبات بدرجة أكبر من تأثيرها فى نسبة الإنبات النهائية.

٤— بقاء البادرات حية تحت ظروف الملوحة.

٥— معدل نمو البادرات.

٦— الوزن الطازج للبادرات.

٧— تراكم المادة الجافة.

٨— النمو الجذرى والقمى.

٩— ارتفاع النبات.

١٠— القدرة على تكوين الخلفات.

١١- مساحة الأوراق.

١٢- موت الأوراق أو شيخوختها.

١٣- وزن المحصول الاقتصادى ومختلف مكوناته.

١٤- محتوى الأوراق من أيونا الصوديوم والكلوريد.

١٥- القدرة على امتصاص عنصر البوتاسيوم تحت ظروف الملوحة.

١٦- الحركة الدورانية للسيتوبلازم.

١٧- بلزمة الخلايا

١٨- معدل التنفس.

١٩- القدرة على البقاء فى الظروف الملحية (عن Shannon ١٩٧٩، و Ramage ١٩٨٠).

ويجب أن يكون التقييم فى مرحلة معينة من النمو النباتى، وباستخدام مستوى معين من الأملاح، لا يكون تركيز الكالسيوم منخفضًا فيها. وبرغم أن النباتات التى تنتخب لتحمل الملوحة فى طور مبكر من النمو ربما لا تكون مقاومة فى مراحل أخرى متأخرة، إلا أن التقييم فى مراحل النمو المتأخرة يستلزم وقتًا وجهدًا أكبر، ويكون أكثر تكلفة، ويتطلب طرقًا للتقييم أكثر تعقيدًا.

وبرغم أن عديدًا من المركبات العضوية الذائبة تتراكم فى السيتوبلازم — فى النباتات التى تتحمل الملوحة لدى تعرضها لظروف الملوحة — إلا أنه لا يمكن الاعتماد على تلك الخاصية كوسيلة روتينية للتقييم للملوحة فى مختلف الأنواع النباتية؛ لاختلافها فى أنواع المركبات التى تتراكم فيها، ولاختلاف الآراء حول كون تلك المركبات وسيلة من جانب النبات لزيادة قدرته على تحمل الملوحة، أم أنها تتكون بسبب الأضرار التى تحدثها الملوحة العالية.

ومن بين الصفات التى يعول عليها، ويمكن الانتخاب لتحمل الملوحة على أساسها، ما يلى:

١- تراكم الصوديوم أو الكلورين فى الأوراق، ونسبة البوتاسيوم إلى الصوديوم فيها:

لصفة تراكم الصوديوم أو الكلورين بالأوراق — مع الوقت — درجة عالية من التوريث، واستخدمت — بالفعل — فى تربية أصناف متحملة للملوحة من كل من الأرز والبرسيم الأبيض والبرسيم الحجازى. أما نسبة البوتاسيوم إلى الصوديوم العالية — وهى التى تستخدم أحيانًا كأساس للانتخاب — فقد يكون مردها إلى وجود اختلافات وراثية فى تنظيم امتصاص الصوديوم، وفى هذه الحالة لا يكون هناك داعٍ لأكثر من تقدير الصوديوم.

٢- تقدير نشاط الـ NHX1، وهو Na^+/H^+ antiporer الذى يعمل على تجميع الـ Na^+ فى الفجوات العصارية؛ بما يسمح بتراكم الصوديوم بالأوراق إلى تركيزات عالية دون الأضرار بها. وإنه لمن المعروف أن معظم الإنزيمات يُثبط نشاطها فى تركيزات لأيون الصوديوم تزيد عن ١٠٠ ملى مول، وهذا التركيز يعادل تقريبًا —٠,٥ ملى مول/جم وزن جاف (بافتراض محتوى مائى للورقة قدره ٥ جم H_2O لكل جرام مادة جافة). ويعنى ذلك أن الصوديوم لابد وأن يُحدد تواجده فى الفجوات العصارية — بعيدًا عن السيتوبلازم — حتى لا يؤثر فى الأنزيمات.

ولقد وجد أن من أهم خصائص النباتات المحبة للملوحة halophytes، مثل: *Atriplex spongiosa*، و *Suaeda maritima* هو قدرتها على تحديد تواجد الصوديوم فى فجواتها العصارية، حيث يصل تركيزه فى الأوراق إلى ٣,٥ ملى مول/جم وزن جاف (حوالى ٧٠٠ ملى مول)، علمًا بأن إنزيماتها لا تختلف فى حساسيتها للصوديوم — فى البيئات الصناعية — عن الأنزيمات المماثلة المستخلصة من نباتات حساسة للملوحة مثل الصوديوم والبسلة. أما النباتات العادية بالنسبة للحساسية للملوحة (glycophytes) فإن بإمكانها تحديد تواجد الصوديوم فى الفجوات العصارية إلى حد ما، حتى يمكن أن يصل تركيزه إلى ١ ملى مول/جم وزن جاف (حوالى ٢٠٠ ملى مول). وفى القمح.. يصبح الصوديوم سامًّا إذا زاد تركيزه بالأوراق عن ١,٢٥ ملى مول/جم وزن جاف (حوالى ٢٥٠ ملى مول).

ويبين جدول (٧–٢) التقنيات الممكن استخدامها فى التقييم لتحمل الملوحة

وراثة تحمل الملوحة

تتوفر دلائل قوية على أن تحمل الملوحة العالية فى النباتات صفة كمية، وأن مردها إلى عدة صفات تحتية قد تكون كل منها بسيطة فى وراثتها أو كمية وتلك الصفات التحتية تتضمن القدرة على تحجيم تراكم الصوديوم والكلورين فى النسيج النباتى، وتفضيل اختيار امتصاص البوتاسيوم من بيئة عالية فى محتواها من الصوديوم.

جدول (٧–٢): التقنيات التى قد يمكن استخدامها فى تقييم النباتات لتحمل الملوحة (عن Munns وآخرين ٢٠١١).

التقنية	نوع الضرر الذى تعكسه التقنية	المزايا	فترة التقييم	الارتباط مع التحمل تحت ظروف الحقل
قياسات النمو النباتى الكلى (الكتلة الحيوية أو معدل النمو النسبى)	ارتفاع الضغط الأسموزى أو تأثير الأيونات أو كلاهما	دليل على المحصول	٤– ٦ أسابيع	متوسط
استطالة الجذور	ارتفاع الضغط الأسموزى	سريع	١– ٢ أسبوع	منخفض
استطالة الأوراق	ارتفاع الضغط الأسموزى	سريع	أسبوعان	منخفض
الإنبات	ارتفاع الضغط الأسموزى	تقييم أعداد كبيرة بسهولة	أسبوع	منخفض أو معدوم
القدرة على البقاء	ارتفاع الضغط الأسموزى أو تأثير الأيونات أو كلاهما	إظهار التراكيب الوراثية المتحملة بوضوح	٢– ٨ أسابيع حسب مدى الشدّ	غير مؤكد
أضرار الأوراق (التشرب والمحتوى الكلوروفيلى)	الأيونى ارتفاع الضغط الأسموزى أو أو تأثير الأيونات أو كلاهما	لا يقضى على النبات	٢– ٤ أسابيع	لم يثبت
استشعاع الكلوروفيل	ارتفاع الضغط الأسموزى أو تأثير الأيونات أو كلاهما	لا يقضى على النبات ويمكن أجراءه فى الحقل	٢– ٨ أسابيع	لم يثبت
مزارع الأنسجة	ارتفاع الضغط الأسموزى أو تأثير الأيونات أو كلاهما		شهور	لا يوجد
صفات نوعية خاصة (استبعاد الصوديوم ، و K^+/Na^+)	تأثير الأيونات	لا يقضى على النبات	١– ٢ أسبوع	عالى