القاعدة سوى بعض الأصناف ذات السيقان السميكة (fasciated) والتى تنتج عددًا أكبر من الأزهار، وهى تميل إلى أن تكون محدودة النمو determinate.

ويترتب على طبيعة النمو غير المحدود تباينًا كبيرًا فى مدى نمو واكتمال تكوين القرون والبذور على النبات الواحد؛ فبينما تكون القرون العليا فى بداية تكوينها، تكون القرون السفلى فى مرحلة متقدمة من اكتمال التكوين؛ الأمر الذى يشكل مشكلة كبيرة تواجه منتجى البسلة الخضراء والجافة على حد سواء؛ ذلك لأن الإنتاج التجارى للبسلة على النطاق الواسع يتطلب حصادها آليًا؛ مما يعنى - والأمر كذلك - تباين البسلة الخضراء فى نوعيتها، وتباين البسلة الجافة فى حجم بذورها. ويكون التوقيت المناسب للحصاد هو الذى يعطى أعلى محصول، ولكن مع أقل قدر ممكن من التباين فى نوعية البذور فى حالة المحصول الأخضر، ومع أقل قدر ممكن من الفقد فى بذور القرون السفلى فى حالة المحصول الجاف (عن Muehlbauer & McPhee ١٩٩٧).

تثبيت آزوت الهواء الجوى بواسطة بكتيريا العقد الجذرية

تعتبر البسلة من البقوليات النشطة فى عملية تثبيت آزوت الهواء الجوى من خلال بكتيريا العقد الجذرية التى تعيش فى جذورها معيشة تعاونية. ومن بين أكثر من ١٨ نوعًا متخصصًا معروفًا من البكتيريا التابعة للجنس *Rhizobium* التى تثبتت آزوت الهواء الجوى .. فإن النوع *R. leguminosarum* هو الوحيد الذى يعيش تعاونيًا فى جذور البسلة، وهو لايتعايش مع البقوليات الأخرى المعروفة سوى مع الفول الرومى، والعدس، والبيقة، وهى نبات علفى.

تكوين العقد الجذرية

عندما تلامس بكتيريا العقد الجذرية جذر نبات بقولى، فإن بعض البكتيريا تخترق الشعيرات الجذرية مكونة خيط إصابة infection thread يتجه نحو قاعدة الشعيرة الجذرية، حتى يصل إلى البشرة الداخلية والبيريسيكل، حيث تبدأ خلايا هذه المنطقة فى الانقسام النشط كرد فعل من جانب النبات، فيتكون نمو متدرن tuberous growth، أو ما يسمى بالعقدة nodule. وعليه.. فإن العقدة ما هى إلا كتلة من أنسجة الجذر

تعيش فيها البكتيريا. ومن المعروف أن هذه البكتيريا قادرة على إنتاج منظم النمو إندول حامض الخليك (IAA). وربما يكون ذلك هو المحفز على انقسام خلايا الجذر لتكوين العقدة، لكن من المعروف أنه يوجد العديد من البكتيريا الأخرى القادرة على إنتاج نفس منظم النمو، ولكنها لا تحدث عقدًا جذرية شبيهة بتلك التى تحدثها هذه البكتيريا.

وتبدأ أولى خطوات تكوين العقدة الجذرية سريعًا بعد إنبات البذور، ومع استمرار النمو السريع للجذور، حيث تكون الظروف بالمنطقة المحيطة بالجذور (rhizosphere) مناسبة لنمو هذه البكتيريا، فتخترق الشعيرات الجذرية وتتكاثر بسرعة نتيجة لتوفر الغذاء. ويتكون من هذه البكتيريا خيط العدوى الذى يحاط بإفرازات من السيليلوز، والهيميسيليوز، والبكتيريا يفرزها العائل. ولا تخرج البكتيريا من هذا الغشاء المحيط بها إلا بعد وصولها للخلايا الداخلية بالقشرة، حيث تبدأ الخلايا فى الانقسام، والعقدة فى الظهور. وتتصل العقد بالحزم الوعائية للجذور، وينتقل إليها الغذاء. وقد تحتوى العقدة الواحدة على ملايين البكتيريا.

وتحتوى خلايا العقد على ضعف العدد الطبيعى من الكروموسومات.. وهذا التضاعف لا يحدث كرد فعل لدخول البكتيريا، ولكن البكتيريا ذاتها لا تكون قادرة على إحداث الانقسام النشط وتكوين العقد إلا إذا وصل خيط العدوى إلى خلية متضاعفة من خلايا الجذر.

فسيولوجيا تثبيت آزوت الهواء الجوى

يلاحظ عند فحص خلايا العقدة الجذرية وجود صبغة حمراء شبيهة إلى حد كبير بالهيموجلوبين الذى يوجد فى خلايا الدم الحمراء، ولهذا سميت باسم لجهيموجلوبين leghemoglobin ويبدو أنها ناتج من نواتج تفاعل الجذر البقولى مع البكتيريا، لأن أيًّا منهما بمفرده لا يكون قادرًا على إنتاج هذه الصبغة. وتدل نتائج العديد من الدراسات أن هذه الصبغة ذات علاقة أكيدة بتثبيت آزوت الهواء الجوى، لأن التثبيت لا يحدث إلا فى العقد المحتوية على هذه الصبغة، كما أن القدرة على تثبيت آزوت الهواء الجوى تتناسب طرديًّا مع تركيز الصبغة. ولا يعرف على وجه التحديد.. كيف تساعد الصبغة فى عملية تثبيت آزوت الهواء الجوى. لكن ربما يكون ذلك من خلال توفيرها

للأكسجين اللازم لهذه العملية، نظرًا لأنها ذات مقدرة عالية على اجتذاب الأكسجين، مما يؤدى إلى وصوله للبكتيريا فى الجذور، حتى ولو كان تركيزه منخفضاً فى التربة.

وتدل نتائج الدراسات التى أجريت فى هذا الشأن على أن تثبيت آزوت الهواء الجوى فى النباتات البقولية يتم بواسطة جذور النباتات نفسها، ولكن لأسباب لازالت مجهولة لا تستطيع النباتات القيام بهذه المهمة فى غياب بكتيريا العقد الجذرية التى تتبع الجنس *Rhizobium*. والتوازن دقيق بين بكتيريا العقد الجذرية والعائل البقولى، فلو انخفض مقدار المواد الكربوهيدراتية التى تصل هذه البكتيريا لتحولت إلى بكتيريا مرضية Pathogenic تستهلك نيتروجين من النبات، بدلاً من تثبيته من الجو.

تبدأ العقد فى مد النبات بالنيتروجين ابتداء من اليوم الخامس عشر، رغم أنه يمكن رؤيتها ابتداء من اليوم التاسع للإصابة بالبكتيريا. وقد لا تتجاوز الفترة النشطة من حياة العقدة أكثر من ٤ أسابيع، ولكن تكوين العقد يستمر ربما حتى المراحل المتأخرة من نضج البذور، ويستفيد النبات من جزء من النيتروجين المثبت مباشرة عندما يكون التثبيت بسرعة أكبر من حاجة البكتيريا بالعقد، أو قد يتسرب النيتروجين الزائد إلى التربة، ثم يمتصه النبات. وفى هذه الحالة.. فإن النيتروجين المتسرب يكون فى صورة بيتا-آلانين β-alanine أو حامض أسبارتيك aspartic acid. وقد يحصل النبات على النيتروجين بعد موت الخلايا البكتيرية فى الجذور، أو أن البكتيريا تفرز مواد آزوتية ذائبة فى سيتوبلازم خلايا الجذر. وطبيعى أن حرث النبات نفسه فى التربة، وتحلل العقد والنبات بما فيه من آزوت يعمل على توفير هذا العنصر للمحاصيل التالية فى الزراعة (Millar وآخرون ١٩٦٥، و Devlin ١٩٧٥، و Cobley وآخرون ١٩٧٦، و Smartt ١٩٧٦).

العوامل المؤثرة فى تثبيت آزوت الهواء الجوى

من أهم العوامل المؤثرة فى تثبيت آزوت الهواء الجوى، ما يلى:

العناصر المعدنية

يتأثر تثبيت آزوت الهواء الجوى فى العقد الجذرية بكل من: الحديد، والكوبالت، والموليبدنم، والكالسيوم. فالحديد يدخل فى تركيب صبغة اللجهيموجلوبين، والكوبالت

جزء أساسى من فيتامين B_{12}، وهو مركب ربما يكون له دور فى تكوين الصبغة. والموليبدنم عبارة عن مرافق إنزيمى يعمل كمستقبل ومعط للأليكترونات أثناء اختزال النيتروجين إلى أمونيا. أما الكالسيوم .. فيؤدى نقصه إلى نقص تثبيت آزوت الهواء الجوى، وربما يرجع ذلك إلى التأثير السلبى لنقص الكالسيوم على اختزال النيتروجين فى العقدة.

كذلك يؤدى التسميد الأمونيومى إلى زيادة تكوين العقد الجذرية، ولكن يقل فى المقابل الوزن الجاف لكل عقدة؛ مما يجعل التسميد عديم التأثير على الوزن الجاف الكلى للعقد الجذرية بالنبات. كما أدى التسميد الأمونيومى إلى زيادة معدل تثبيت آزوت الهواء الجوى بواسطة البكتيريا *Rhizobium leguminosarum* bv. *viciae* فى البسلة وذلك حتى ٢٨ يومًا من التلقيح بالبكتيريا، ولكن اضمحل هذا التأثير تدريجيًّا حتى انتهى فى خلال ٢٨ يومًا أخرى بعد توقف التسميد بالأمونيوم (Gulden & Vessey ١٩٩٧).

هذا .. ونادرًا ما تستجيب البسلة للتسميد الآزوتى عندما تكون جذورها نشطة فى المعيشة التعاونية مع بكتيريا تثبيت آزوت الهواء الجوى، وإذا سمدت البسلة بالنيتروجين فى هذه الظروف فإنها تتأخر فى إكمال نموها.

مسامية وتهوية التربة

يؤدى إندماج التربة – وما يترتب عليه من سوء فى التهوية، وضعف فى نفاذية التربة للماء – وازدياد الإصابة بأعفان الجذور (وخاصة عفن أفانوميسس الجذرى aphanomyces root rot) – الذى تزداد شدته كذلك فى الأراضى المندمجة الرديئة الصرف – يؤدى ذلك إلى تثبيط تكوين عقد الرايزوبيم الجذرية بصورة تامة (Grath & Hakansson ١٩٩٤).

الملوحة الأرضية

تؤدى زيادة الملوحة بزيادة تركيز كلوريد الصوديوم حتى ١٠٠ ملى مولار إلى نقص تثبيت آزوت الهواء الجوى، والوزن الجاف للنمو الخضرى، والوزن الجاف للعقد

الجذرية، وتركيز اللجهيموجلوبين leghaemoglobin وتركيز البروتين الذائب فى العقد الجذرية. ويعتقد بأن تثبيط تثبيت آزوت الهواء الجوى فى الملوحة المعتدلة (٥٠ ملى مولار كلوريد الصوديوم) يكون مرده إلى نقص فى تنفس البكتيرويد bacteroid، بينما يعود النقص فى تثبيت آزوت الهواء الجوى فى الملوحة العالية (١٠٠ ملى مولار كلوريد صوديوم) إلى النقص فى تنفس البكتيرويد بالإضافة إلى ما يحدث من نقص فى محتوى العقد الجذرية من اللجهيموجلوبين (Delgado وآخرون ١٩٩٤).

وتعرف من البكتيريا *R. leguminosarum* سلالات متحملة للملوحة (مثل GRA19)، وأخرى حساسة لها (مثل GRL19). وقد وجد أن تعريض نباتات البسلة للملوحة لا يؤثر فى نموها إلا عندما تتعايش معها السلالة الحساسة للملوحة (Cordovilla وآخرون ١٩٩٩).

معاملات مبيدات الحشائش

تؤدى المعاملة ببعض مبيدات الحشائش (مثل التربوترين terbutryn، والترای تازين trietazine، والبرومترين prometryn) قبل الإنبات إلى تقليل تكوين عقد الرايزوبيا الجذرية، فضلاً من تأثيرها السلبى على صافى البناء الضوئى، والمساحة الورقية، والوزن الجاف للجذور والنمو الخضرى، والمحتوى النيتروجينى، ومحصول البذور (Singh & Wright ١٩٩٩).

الاستجابة للملوحة

التأثير الفسيولوجي للملوحة

أدى تعريض بادرات البسلة لمستوى من الملوحة قدره ٣٠ ملى مولاً/لتر كلوريد صوديوم لمدة ٣ أو ٦ أيام إلى إحداث زيادة فى كل من: محتوى البرولين الحر، وتركيز ثانى أكسيد الكربون عند الـ compensation، والـ photorespiration، ومقاومة الثغور stomatal resistance، ونشاط إنزيم (s)-2-hydroxy-acid oxidase وإنزيم phosphoglycolate phosphatase. كذلك أدى التعريض للملوحة إلى انخفاض معدل البناء الضوئى، والنتح، والمحتوى البروتينى، ومحتوى الماء النسبى (Fedina & Tsonev ١٩٩٧).