الفصل الثانى عشر

فسيولوجيا الإزهار

العوامل البيئية المهينة للإزهار

يمكن تقسيم أنواع الخضر ـ حسب احتياجاتها البيئية لكى تزهر أو تتهيأ للإزهار ـ إلى أربع مجاميع كالتالى :

١ ـ خضروات تزهر عندما تصل إلى مرحلة معينة من النمو ، أو عندما تبلغ عمرًا فسيولوجيا معينًا دون احتياجات بيئية خاصة من الحرارة والفترة الضوئية ، وربما كان ذلك لاستكمال الحاجة إلى حد أدنى من النواتج الأيضية التى تلزم للإزهار ؛ مثال ذلك : معظم أصناف الطماطم ، والبامية ، والبسلة ، والقرعيات .

وهذه الخضروات لا تتأثر نوعيا فى إزهارها بالعوامل البيئية ، وإن كانت تتأثر كميا . وبمعنى آخر . . فإن إزهارها من عدمه لا يتوقف على التعرض لدرجات حرارة خاصة أو لفترة ضوئية معينة ، ولكنه يتأثر كميا بهذه العوامل ؛ فيكون الإزهار مبكرًا أو متأخرًا ، وقليلا أو غزيرًا ، كما تتأثر أيضًا نسبة الأزهار المذكرة إلى المؤنثة أو الخنثى فى القرعيات .

٢ ـ خضروات تزهر عند تعرضها لدرجات حرارة مرتفعة ، كما فى الخس ، والفجل البلدى (الحولى) وغيرهما من أصناف الخضر الشائعة الزراعة فى المناطق ذات الشتاء المعتدل .

٣ ـ خضروات تتهيأ للإزهار عندما تتعرض لدرجات حرارة منخفضة فترة معينة ، ويسمى ذلك « الارتباع Vernalization » .

٤ ـ خضروات تتهيز للإزهار عندما تتعرض لفترة ضوئية معينة لعدد معين من المرات ، ويسمى ذلك « التأقت الضوئى Photoperiodism » .

وسنتناول بالشرح فى هذا الفصل أساسيات عمليتى الارتباع والتأقت الضوئى وتطبيقاتهما العملية فى مجال إزهار الخضر .

الارتباع

تعريف الارتباع

الارتباع Vernalization هو تهيئة النباتات للإزهار بتعريضها للحرارة المنخفضة فترة من الزمن ، وتسمى تلك الفترة « الفترة الحرارية المهيئة للإزهار - Thermo inductive period » .

ويقتصر دور الارتباع على تهيئة النباتات للإزهار فقط ، لكنها لا تتجه نحو الإزهار إلا بعد تعرضها للجو الدافئ بعد ذلك ، بينما نجد فى النباتات التى تستجيب للتأقت الضوئى أن التعرض لفترة ضوئية مناسبة يهيئ النبات للإزهار ، ويدفعه للإزهار فى آنٍ واحدٍ .

ويجب أن تكون درجة الحرارة أثناء فترة الارتباع حوالى ٧°م ، وأن يستمر التعرض لها لمدة ١ ـ ٢ شهر حسب المحصول والصنف . كما يجب أن تكون النباتات قد تعدت مرحلة الحداثة Juvenality ؛ حتى يمكنها الاستجابة لمعاملة الحرارة المنخفضة .

وتعتبر الأنسجة الميرستيمية فى القمة النامية هى موضع استجابة النباتات للحرارة المنخفضة ؛ حيث يتكون بها العامل المحفز للإزهار Flowering Stimulus . وقد وجد أن هذا العامل لا ينتقل عبر منطقة التحام الأصل بالطعم فى التطعيم ولا يتحرك فى النبات ، إلا أن جميع النموات التى تتكون من القمة النامية التى تم ارتباعها تكون أيضاً فى حالة ارتباع .

تقسيم النباتات حسب حاجتها من الارتباع لكى تتهيأ للإزهار

تقسم النباتات حسب حاجتها من الارتباع لكى تتهيأ للإزهار إلى مجموعتين :

١ ـ نباتات لا تزهر إلا بعد أن تتهيأ للإزهار بفعل التعرض للحرارة المنخفضة ؛ مثال ذلك : الكرفس ، والكرنب ، والبنجر ، والجزر ، والشيكوريا ، والسلق ، وكرنب بروكسل ، والكولارد ، والكيل ، وكرنب أبو ركبة ، والروتاباجا ، والفينوكيا ، والبقدونس ، والكرات أبو شوشة ، والبصل ، والسلسفيل . وتعرف نباتات هذه المجموعة بأن استجابتها للارتباع نوعية .

٢ ـ نباتات يكون إزهارها أسرع بعد أن تتهيأ للإزهار بفعل التعرض للحرارة المنخفضة ؛ مثال ذلك : الخس ، والفجل ، واللفت ، والبسلة ، والسبانخ . وتعرف نباتات هذه المجموعة بأن استجابتها للارتباع كمية . فنباتات هذه المجموعة تزهر إذا تعرضت لظروف أخرى مناسبة لإزهارها ، دون أن تتعرض مطلقًا لدرجات الحرارة المنخفضة ، لكن تعرضها للحرارة المنخفضة يسرع من إزهارها .

العوامل المؤثرة على الارتباع

تتأثر استجابة النباتات للارتباع بعددٍ من العوامل أهمها : الحداثة ، ودرجة حرارة معاملة الاربتاع ، والمحصول ، والصنف .

الحداثة

تعرف الحداثة Juvenility بأنها : « تلك المرحلة من النمو التى لا تستجيب النباتات خلالها لمعاملة الارتباع ، وتستمر فى نموها الخضرى الطبيعى برغم تعرضها لدرجات الحرارة المنخفضة » .

وتختلف مرحلة النمو التى تستجيب فيها النباتات لدرجة الحرار المنخفضة اختلافًا كبيرًا فى الأنواع النباتية المختلفة كالتالى :

١ ـ فى بعض النباتات تستجيب البويضة المخصبة للحرارة المنخفضة .

٢ ـ فى القمح يستجيب جنين البذرة للحرارة المنخفضة .

٣ ـ فى بعض النباتات تستجيب البذرة المشبعة بالماء للحرارة المنخفضة ، بشرط ألا تكون فى حالة سكون . وقد تكون هذه الاستجابة نوعية ؛ كما فى البنجر ، والشيكوريا ، والجزر ، وقد تكون كمية ؛ كما فى الخس ، والبسلة ، والسبانخ ، وكرنب بروكسل ، والفجل ، والقنبيط .

٤ ـ فى بعض النباتات تحدث الاستجابة فى أية مرحلة من مراحل النمو ؛ كما فى البنجر .

٥ ـ فى نباتات أخرى لا تحدث الاستجابة إلا بعد وصول النباتات إلى مرحلة معينة من النمو مثل طور البادرة ، كما فى الكرفس ، والنباتات الأكبر ، كما فى الكرنب ، والنباتات التى بلغ عمرها ١١ أسبوعاً ، كما فى كرنب بروكسل (Leopold & Kried-mann ، ١٩٧٥ Vince-Prue ، ١٩٧٥) .

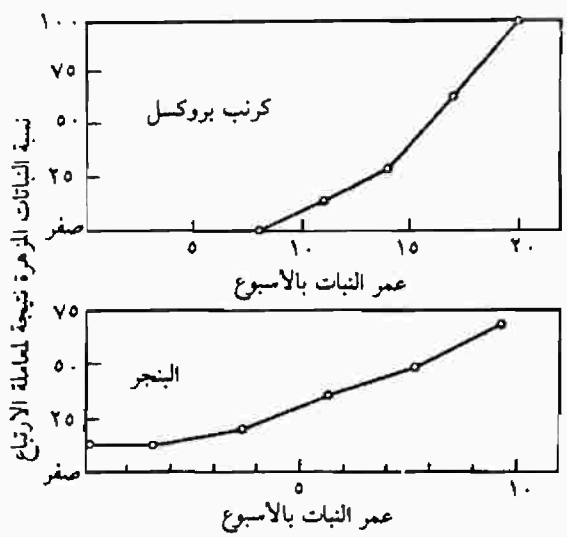
ولكن Ramin & Atherton (١٩٩١) وجد أن تشبع بذور الكرفس بالماء لمدة ستة

أسابيع على ٥م أدى إلى إزهار نحو ٥٠ ٪ من النباتات عندما نُمّيت بعد ذلك على ١٥م . كما أدت زيادة فترة نقع البذور فى الحرارة المنخفضة إلى إزهار النباتات بعد تكوينها لعدد أقل من الأوراق .

هذا . . وقد تكون الحداثة نوعية أو كمية كما يلى :

الحداثة النوعية هى الحالات التى لا تحدث فيها أية استجابة للحرارة المنخفضة أثناءها ؛ ففى كرنب بروكسل - مثلاً - توجد فترة حداثة نوعية تستمر لمدة ١١ أسبوعًا لا تستجيب خلالها النباتات لمعاملة الارتباع .

والحداثة الكمية هى الحالة التى تزيد فيها الاستجابة للحرارة المنخفضة مع تقدم النباتات فى العمر . ففى كرنب بروكسل أيضًا توجد فترة حداثة كمية تمتد من عمر ١١ أسبوعًا حتى عمر ٢٠ أسبوعًا ، تزيد خلالها الاستجابة للحرارة المنخفضة تدريجيا مع تقدم النباتات فى العمر حتى تصبح الاستجابة ١٠٠ ٪ عندما تصل النباتات إلى عمر ٢٠ أسبوعًا (شكل ١٢ ـ ١) . كذلك تزيد استجابة نباتات الكرنب والجزر لمعاملة الارتباع مع تقدمها فى العمر . وفى البنجر لا توجد فترة حداثة نوعية ، لكن النباتات تستجيب للحرارة المنخفضة بدرجة متزايدة من وقت زراعة البذرة حتى عمر ١٠ أسابيع (شكل ١٢ ـ ١) .



شكل (١٢ ـ ١) : دور الحداثة Juvenility فى الاستجابة لمعاملة الارتباع .

درجة حرارة معاملة الارتباع

كلما انخفضت درجة الحرارة التى تتعرض لها النباتات ، نقصت المدة اللازمة لكى تتهيأ للإزهار . فعملية الارتباع كمية ، ويوجد ارتباط بين درجة الحرارة ومدة المعاملة ، لكن الحرارة القريبة من التجمد (والتى تقل عن ٢°م) أقل تأثيراً من الحرارة الأعلى قليلا من ذلك (والتى تتراوح بين ٢°م و ٥°م) (Bleasdale ١٩٧٣) .

كما أن درجة حرارة التجمد ليس لها تأثير يذكر ؛ لأن الماء هو الوسط الذى تجرى فيه كل التفاعلات الحيوية ، ولأن الأنسجة النباتية المتجمدة يقل نشاطها الحيوى بدرجة كبيرة . . ذلك النشاط الذى لا غنى عنه لحدوث التغيرات الحيوية اللازمة لتهيئة النبات للإزهار .

المحصول والصنف المزروع

تختلف المدة اللازمة للارتباع باختلاف المحصول ؛ فمثلا تزيد المدة اللازمة لتهيئة الجزر للإزهار كثيراً عما يلزم اللفت . كما تختلف مدة الارتباع اللازمة باختلاف الصنف . فالمدة اللازمة لتهيئة الكرنب برونزيك للإزهار أطول كثيراً من تلك التى تلزم لتهيئة الكرنب البلدى . وكذلك تقل مدة التعرض للحرارة المنخفضة اللازمة لتهيئة الجزر البلدى للإزهار كثيراً عما يلزم لتهيئة أصناف الجزر الأجنبية .

إزالة اثر الارتباع

يمكن إزالة أثر الارتباع بتعريض النباتات لدرجة حرارة مرتفعة ، وتسمى هذه العملية Devernalization . ويكون تأثيرها أقوى ما يمكن عندما تتعرض النباتات لدرجات الحرارة المنخفضة والمرتفعة بالتبادل أثناء فترة الارتباع . ويقل تأثير الـ devernalization بزيادة فترة تعرض النباتات للحرارة المنخفضة قبل تعريضها للحرارة المرتفعة ؛ أى مع قرب اكتمال عملية الارتباع . ففى الشيلم يقل تأثير الـ devernalization لمعاملة الحرارة المرتفعة (٣٥°م) بمقدار النصف مع كل زيادة مقدارها أسبوع فى فترة الارتباع . كما يستجيب الفجل ذو الحولين للـ devernali-zation بطريقة مماثلة للشيلم (Vivce - Prue ١٩٧٥) . هذا . . ويمكن إعادة تهيئة النباتات التى أُزيل أثر الارتباع منها بتكرار عملية الارتباع .

التطبيق العملى للارتباع فى مجال الخضر

تفيد دراسة احتياجات الخضر من الحرارة المنخفضة حتى تتهيأ للإزهار فى الجوانب التطبيقية التالية :

١ ـ اختيار الموعد المناسب للزراعة لتلافى الإزهار المبكر ؛ كما فى الكرنب ، والكرفس ، والبصل .

٢ ـ اختيار الأصناف المناسبة للعروات المختلفة ، والتى تختلف فى احتياجاتها من الحرارة المنخفضة لكى تتهيأ للإزهار . فالكرنب البلدى يزرع فى يوليو حتى سبتمبر ؛ نظراً لأنه يتهيأ بسرعة للإزهار بفعل الحرارة المنخفضة ، فى حين أن الكرنب برونزويك يزرع فى شهر نوفمبر ؛ نظراً لأن احتياجاته من البرودة لكى يتهيأ للإزهار كبيرة جدا ، ولا يتوفر ذلك القدر من البرودة خلال فصل الشتاء بمصر .

٣ ـ توفير الظروف المناسبة لإزهار الأصناف التى لا تزهر تحت الظروف الطبيعية فى مصر لاستخدامها فى أغراض التربية .

٤ ـ إنتاج البذور التجارية للخضر (استينو وآخرون ١٩٦٣) .

التأقت الضوئى

تعريف التأقت الضوئى والاستجابة النباتية للفترة الضوئية

تتجه بعض النباتات نحو الإزهار بعد أن تتعرض لفترة ضوئية معينة لعدد من الدورات . وتسمى هذه الاستجابة للفترة الضوئية باسم « التأقت الضوئى Photoperiodism » . ولا تقتصر استجابة النباتات للفترة الضوئية على الإزهار فقط ، بل إنها قد تستجيب بتكوين الأبصال ، كما فى البصل ، أو بتكوين الدرنات ، كما فى البطاطس ، أو بنمو المدادات ، كما فى الفراولة .

وقد سبقت الإشارة إلى هذه النوعيات من الاستجابة للفترة الضوئية فى الفصل السابع .

كما سبق تقسيم النباتات حسب استجابتها للفترة الضوئية إلى ثلاث مجموعات ؛ هى :

١ ـ نباتات النهار القصير ، وهى التى يلزمها التعرض لفترة إضاءة قصيرة حتى تزهر .

٢ ـ نباتات النهار الطويل ، وهى التى يلزمها التعرض لفترة إضاءة طويلة حتى تزهر .

٣ ـ النباتات المحايدة ، وهى التى لا يشترط لإزهارها أن تتعرض لفترة ضوئية بطول معين .

وتسمى الفترة الضوئية التى تتحدد عندها استجابة النباتات للفترة الضوئية باسم « فترة الإضاءة الحرجة Critical Photoperiod » . وفى نباتات النهار القصير تكون الفترة الحرجة هى أطول فترة إضاءة يمكن أن يحدث معها إزهار ، وتتراوح عادة بين ١١ و ١٤ ساعة . أما فى نباتات النهار الطويل ، فإن الفترة الحرجة تكون هى أقصر فترة إضاءة يمكن أن يحدث معها إزهار ، وتتراوح عادة بين ١٢ و ١٤ ساعة .

وإلى جانب التقسيم السابق للنباتات ، فإن الاستجابة للفترة الضوئية قد تكون :

١ ـ نوعية Qualitative : فلا يزهر النبات إلا بعد أن يتعرض لعدد كافٍ من الدورات الضوئية المهيئة للإزهار Photo-Inductive Cycles ؛ مثال ذلك : السبانخ وهى من نباتات النهار الطويل ، ونوع الفراولة Fragaria chiolensis وهو من نباتات النهار القصير .

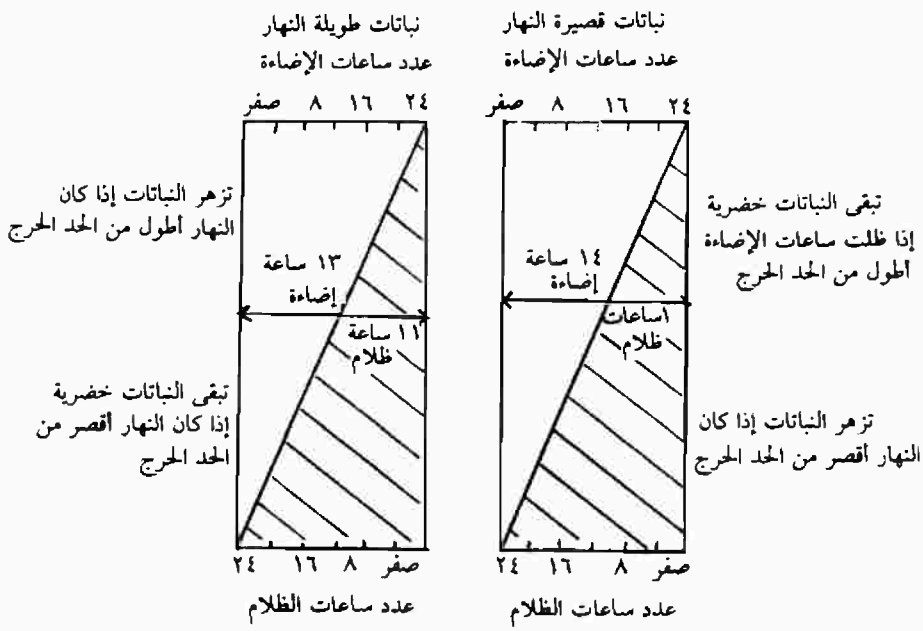
٢ ـ كمية Quantitative : وهنا لا يتحدد إزهار النبات بتعريضه لفترة ضوئية معينة ، ولكن إزهاره يكون أسرع عندما يتعرض لعدد كافٍ من الدورات الضوئية المهيئة للإزهار . مثال ذلك : القطن ، وهو من نباتات النهار القصير ، والبسلة ، وهى من نباتات النهار الطويل (Bleasdle ١٩٧٣) .

الأهمية النسبية لفترتى الضوء والظلام

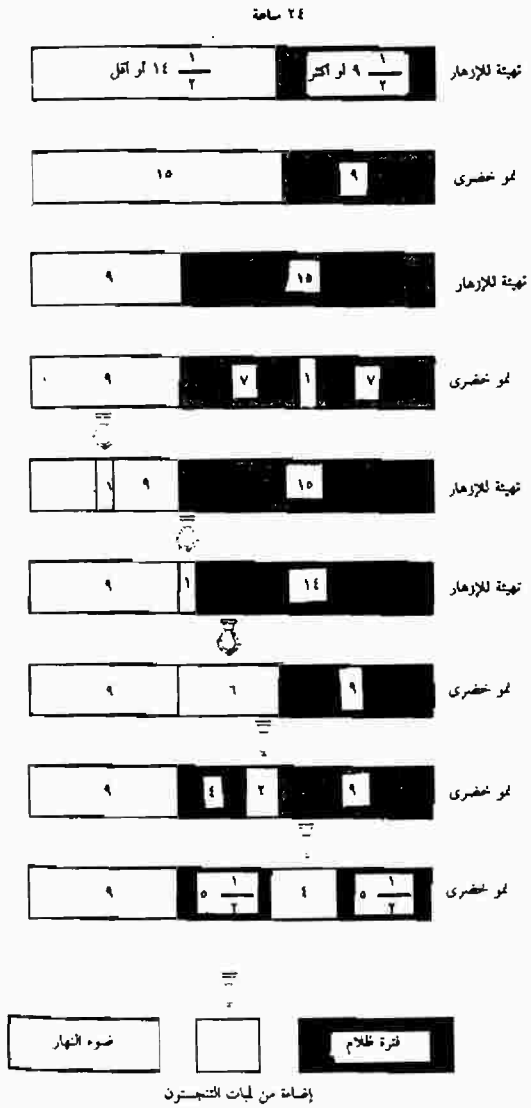
يتحدد إزهار النباتات من عدمه بطول فترة الظلام ، وليس بطول فترة الضوء .

فنباتات النهار القصير لا تزهر إلا إذا زاد طول الليل عن حد معين ، ونباتات النهار الطويل لا تزهر إلا إذا قصر طول الليل عن حد معين (شكل ١٢ ـ ٢) .

وتزهر بعض نباتات النهار الطويل حتى إذا تعرضت للإضاءة باستمرار (Steward ١٩٩٦) . كما لا تزهر نباتات النهار القصير إذا جُزِّئت فترة الظلام الطويلة إلى فترات قصيرة بتعريض النباتات لومضات من الضوء على فترات أثناء الليل . ويتحقق ذلك بضوء شدته ١٠ ـ ١٠٠ قدم ـ شمعة (شكل ١٢ ـ ٣) . وبعكس ذلك . . فإن نباتات النهار الطويل تتهيأ للإزهار إذا جُزِّئت فترة الظلام الطويلة التي تتعرض لها بفترات قصيرة من الضوء ، ويكفى لذلك ضوء شدته ١٠٠ قدم ـ شمعة (شكل ١٢ ـ ٤) .

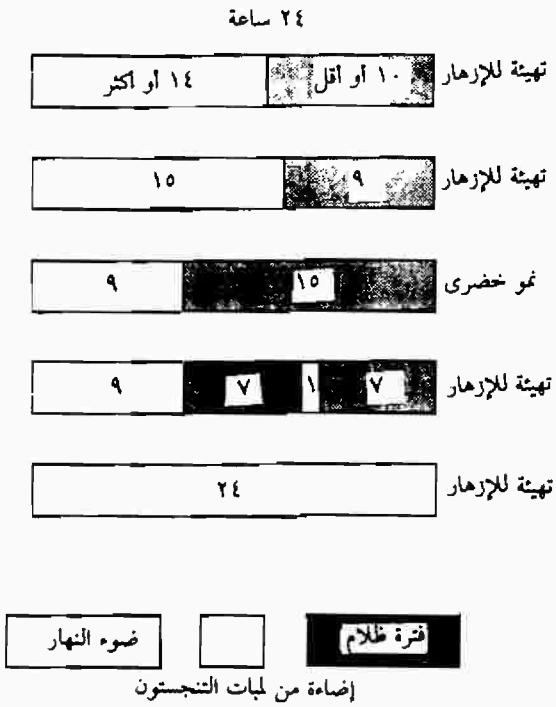


شكل (١٢ ـ ٢) : تأثير فترتى الضوء والظلام على إزهار نباتات النهار القصير ونباتات النهار الطويل .



إضافة من ليات التنجستون

شكل (١٢ ـ ٣) : أهمية فترة الظلام فى إزهار نباتات الأقحوان ، وهو نبات قصير النهار تلزمه فترة ظلام لا تقل عن تسع ساعات ونصف فى حرارة ١٥°م .



شكل (١٢ ـ ٤) : أهمية فترة الظلام فى تكوين درنات نبات البيجونيا Begonia ، وهو نبات نهار طويل تلزمه فترة ظلام لا تزيد على ١٠ ساعات فى حرارة ١٥م (عن Mastalerz ١٩٧٧) .

نرى مما تقدم أن تقسيم النباتات إلى طويلة النهار وقصيرة النهار لا يعتمد على العدد المطلق من الساعات الضوئية اللازمة للإزهار ، ولكنه يبنى على كيفية استجابة النبات إذا نقصت أو زادت فترة التعرض للظلام عن حد معين . وبناء على ذلك . . فإن نباتات النهار القصير ونباتات النهار الطويل قد تزهران معًا فى وقت واحد إذا كانت فترة التعرض للظلام فى حدود الفترة الحرجة لكلتيهما . ليس هذا فقط ، بل إن نباتات النهار القصير قد تزهر فى نهار أطول من نباتات النهار الطويل . فالتقسيم السابق لا يعنى أن كل النباتات القصيرة النهار تزهر فى فترات ضوئية أقصر من الفترات الضوئية التى تزهر فيها النباتات الطويلة النهار .

وكمثال على ذلك . . فإن الزانثيم Xanthium يُعد من النباتات القصيرة النهار ، وتبلغ فترة الإضاءة الحرجة له ١٥ ١/٢ ساعة ؛ حيث لا يزهر إذا زادت مدة الإضاءة عن ذلك . وبالمقارنة . . فإن الهايوسكيمس Hyoscyamus نبات طويل النهار ، وفترة الإضاءة الحرجة له ١١ ساعة ، ولا يزهر إذا قصرت مدة الإضاءة عن ذلك ؛ ويعنى هذا أنهما يمكن أن يزهرا معًا فى فترة إضاءة ١٣ ساعة مثلا .

الدورات الضوئية المهيئة للإزهار

تختلف النباتات التى تستجيب للتأقت الضوئى اختلافًا كبيرًا فى عدد دورات الضوء والظلام اللازمة لتهيئتها للإزهار Photo-Inductive Cycles ؛ فمثلاً :

١ ـ فى النوع Xanthium pennsylvanicum ـ وهو قصير النهار ـ تكفى دورة واحدة لتهيئة النباتات للإزهار .

٢ ـ وفى النوع Salvia occidentalis ـ وهو أيضًا قصير النهار ـ تلزم ١٧ دورة حتى تتهيأ النباتات للإزهار .

٣ ـ وفى النوع Plantago lanceolata ـ وهو طويل النهار ـ تلزم ٢٥ دورة لكى يحدث إزهار كامل .

وتجدر الإشارة إلى أنه متى حصل النبات على العدد الكافى من دورات الضوء والظلام المهيئة للإزهار ، فإنه يزهر حتى لو تعرض بعد ذلك لدورات غير مهيئة للإزهار . كما أن التهيئة للإزهار قد تكون جزئية ؛ بمعنى أن النباتات ربما لا تزهر ، ولكن تتكون بها مبادئ أزهار فقط إذا لم يكن عدد الدورات التى تعرضت لها النباتات كافيًا لدفعها نحو الإزهار .

وإذا حدث أن تعرضت النباتات لدورات مهيئة للإزهار بالتبادل مع دورات غير مهيئة ، فإن تأثير ذلك يختلف فى نباتات النهار القصير ، عنه فى نباتات النهار الطويل كالتالى :

١ ـ يؤدى ذلك فى نباتات النهار القصير إلى تثبيط ـ أو إضعاف ـ فعل الدورات المهيئة للإزهار .

٢ ـ يستمر تأثير الدورات المهيئة متجمعًا فى نباتات النهار الطويل ، حتى لو تخللتها دورات غير مهيئة للإزهار .

الموجات الضوئية المؤثرة على الإزهار

يمكن بواسطة دراسة طول الموجات الضوئية المؤثرة على الإزهار أن نتعرف على الصبغات التى يمكن أن تلعب دورًا فى هذه العملية . فإذا كانت إحدى المكونات النباتية ذات قدرة على امتصاص الأشعة الضوئية فى مدى من طول الموجات يتشابه مع المدى المؤثر على الإزهار ، فإن ذلك يكون دليلا قويا على أن لهذه المادة علاقة بعملية الإزهار ، وأنها هى المستقبل الضوئى photoreceptor الذى يبدأ العمليات التى تقود فى النهاية إلى الإزهار .

فمثلا نجد أن أعلى معدل لعملية البناء الضوئى يحدث فى منطقتى الضوء الأزرق والأحمر ؛ وهى أطوال الموجات التى يحدث عندها أقصى امتصاص من صبغة الكلوروفيل الأساسية فى عملية البناء الضوئى .

وكما سبق الذكر . . فقد أوضحت الدراسات أن قَطْعَ الليل الطويل بفترة إضاءة قصيرة أدى إلى عدم إزهار نبات الزانثيم Xanthium القصير النهار . وقد أمكن الاستفادة من هذه الظاهرة فى تحديد أكثر الموجات الضوئية تأثيرًا فى هذا الشأن ، ووجد أنها تقع بين موجتى ٦٢٠ و ٦٦٠ مللى ميكرون (نانوميتر) ، أى بين اللونين البرتقالى والأحمر . وحدث أقصى تثبيط فى طول موجة ٦٤٠ مللى ميكرون .

كيفية استجابة النباتات للفترة الضوئية المهيئة للإزهار

موضع الاستجابة للضوء فى النبات

لا تحدث الاستجابة لعملية التأقت الضوئى إلا عند تعرض الأوراق ـ خاصة الأوراق الصغيرة الكاملة النمو ـ للعدد اللازم من الفترات الضوئية المهيئة للإزهار . وقد اكتشف نط Knott هذه الحقيقة لأول مرة على نبات السبانخ .

تأثير الأشعة الحمراء وتحت الحمراء

اكتشف بورثويك Borthwick أن الأشعة تحت الحمراء Far Red (اختصاراً FR) قادرة على إلغاء التأثير الذى يحدثه التعرض للأشعة الحمراء Red (اختصارًا R) على

النباتات القصيرة النهار . فإذا عرضت النباتات القصيرة النهار للضوء الأحمر فى منتصف الليل ، وأعقب ذلك تعريضها للأشعة تحت الحمراء ، فإن هذه النباتات تزهر . وإذا أعقب ذلك تعريض النباتات مرة أخرى للأشعة الحمراء ؛ فإنها لا تزهر ، وهكذا . وبمعنى آخر . . فإن المعاملة الأخيرة هى التى تحدد إن كانت النباتات ستزهر أم لا ، بغض النظر عن عدد دورات التعريض السابقة للضوء الأحمر والأشعة تحت الحمراء .

صبغة الفيتوكروم وصورها وتحولاتها

افترض بداية وجود صبغة أطلق عليها اسم فيتوكروم phytochrome (اختصارًا P) تأخذ صورتين : إحداهما (Pr) ؛ وهى التى تقوم بامتصاص الأشعة الحمراء ، وتبلغ أقصى حساسية لها عند طول موجة ٦٦٠ مللى ميكرونًا ، والأخرى (Pfr) وهى التى تقوم بامتصاص الأشعة تحت الحمراء ، وتبلغ أقصى حساسية لها عند طول موجة ٧٣٥ مللى ميكرونًا .

ويستخلص من الدراسات العديدة التى أجريت على هذا الموضوع ما يلى :

١ ـ يعتقد أن الصورة (Pfr) هى النشطة فسيولوجيا ، التى تتحكم فى عملية التأقت الضوئى ؛ فتمنع الإزهار فى نباتات الليل الطويل (النهار القصير) ، وتشجع الإزهار فى نباتات الليل القصير (النهار الطويل) .

٢ ـ كل منهما قادرة على التحول إلى الصورة الأخرى .

٣ ـ تتحول الصورة (Pfr) ببطء إلى الصورة (Pr) فى الظلام ، وبسرعة أكبر بكثير عند التعرض للأشعة تحت الحمراء .

٤ ـ لا يتم التحول من صورة لأخرى بشكل مباشر ، بل يتم ذلك مرورًا بعدة مراحل وسطية يتغير فيها تركيب الصبغة .

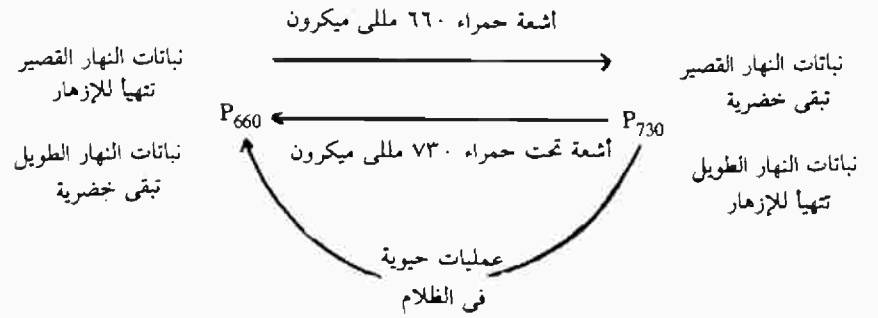
وقد لخص بورثويك التغيرات التى تحدث فى الصبغة عند التعرض للدورات المهيئة للإزهار كما يلى :

١ ـ عند التعرض للضوء تتراكم صورة الصبغة (Pfr) ـ سريعًا ـ فى النبات . هذه الصورة تمنع الإزهار فى نباتات النهار القصير .

٢ ـ مع بداية فترة الظلام تتحول الصورة (Pfr) تدريجيا إلى الصورة (Pr) . هذه الصورة تحفز الإزهار فى نباتات النهار القصير ، وتمنع الإزهار فى نباتات النهار الطويل .

٣ ـ يؤدى تعريض النباتات أثناء الليل إلى فترة قصيرة من الضوء الأحمر إلى تحويل الصبغة إلى صورة (Pfr) ؛ الأمر الذى يؤدى إلى منع الإزهار فى نباتات النهار القصير .

٤ ـ إذا أعقب التعريض للضوء الأحمر تعريض النباتات للأشعة تحت الحمراء ، فإن الصبغة تتحول مرة أخرى إلى صورة (Pr) ، وبزول أثر التعرض للضوء الأحمر (شكل ١٢ ـ ٥) .



شكل (١٢ ـ ٥) : تأثير التعرض للأشعة الحمراء وتحت الحمراء على صبغة الفيتوكروم بصورتيها (Pr) و(Pfr) ، وعلى أزهار النباتات القصيرة النهار والطويلة النهار (عن Mastalerz ١٩٧٧) .

٥ ـ ويؤدى استمرار تعرض النبات للضوء الأحمر إلى استمرار تحول الصبغة من صورة (Pr) إلى صورة (Pfr) ، إلى أن يصل تركيز الصورة (Pr) إلى أقل من الحد الحرج ؛ فلا يحدث توازن بين الصورتين .

وقد عزلت صبغة الفيتوكروم بالفعل من الجذور ، والسيقان ، والسويقة الجنينية العليا ، والفلقات ، وأنصال وأعناق الأوراق ، والبراعم الخضرية ، والنورات ،

والثمار النامية لعدد من النباتات ؛ منها : الدخان ، والذرة ، والفاصوليا . كما عزلت الصبغة أيضًا من بعض النباتات الدنيئة ، كالطحالب .

يتكون جزئ صبغة الفيتوكروم من بروتين وكروموفور chromophore ؛ وهو الجزء الحساس لكل من الأشعة الضوئية الحمراء وتحت الحمراء . ويتم تحول الصبغة ـ فى الضوء ـ من الصورة (Pr) إلى الصورة (Pfr) من خلال إعادة ترتيب رابطة مزدوجة فى كروموفور جزئ الفيتوكروم .

التأثيرات الأخرى لصبغة الفيتوكروم على النباتات

من الاستجابات النباتية التى يُعتقد بأن لها صلة بنشاط الفيتوكروم ما يلى :

ازدياد الأوراق فى المساحة .

تثبيط الضوء لإنبات البذور أو تحفيزه لها .

الإزهار والاستجابة للفترة الضوئية photoperiodism .

تثبيط الضوء لنمو الجذور .

التهيئة للسكون أو كسر السكون فى البراعم ، والدرنات ، والأبصال .

منع الضوء لاستطالة السيقان .

الانتحاء الضوئى phototropism .

الاستجابة للجاذبية الأرضية Geotropism .

انتقال الغذاء المجهز فى النبات .

كذلك تحدث تغيرات فى محتوى النباتات من جميع الهرمونات الطبيعية مع التغيرات التى تتعرض لها النباتات فى الفترة الضوئية . إلا أن معظم الدراسات تركز على التغيرات فى إندول حامض الخليك والجبربللين ، بينما يعرف القليل عن التغيرات فى كل من الإيثيلين ، والسيتوكينين ، وحامض الأبسيسك . ولقائمة الاستجابات النباتية ـ ذات الصلة بنشاط الفيتوكروم ـ الموضحة أعلاه علاقة بالتغيرات التى تحدث فى المحتوى النباتى من الهرمونات عند تغير الفترة الضوئية (عن Hale & Orcutt ١٩٨٧) .

طبيعة المادة التى تتكون عند استجابة النباتات للفترة الضوئية المهيئة للإزهار

تتكون عند تعريض النبات لفترة الإضاءة المناسبة لإزهاره مادة فعالة لها صفات الهرمون أُطلق عليها اسم فلوريجين Florigen . وتنتقل هذه المادة من الأوراق إلى المناطق الميرستيمية ؛ حيث تحدث تأثيرها فى تحويل النموات الخضرية إلى نموات زهرية . وقد يتحكم الهرمون المتكون فى الورقة الواحدة فى إزهار النبات كله ، حتى لو تعرضت بقية أجزاء النبات لفترة ضوئية غير ملائمة لتكوين الهرمون . ويتحرك الهرمون المتكون داخل النبات عن طريق اللحاء ، كما ينتقل خلال منطقة التحام الأصل مع الطعم ، لكن لم يكن فى الإمكان استخلاصه أو معاملة النبات به .

ويبدو أن المواد اللازمة لتهيئة نباتات النهار الطويل للإزهار مماثلة لتلك اللازمة لتهيئة نباتات النهار القصير . فقد وجد أنه إذا طعم نبات نهار طويل على نبات نهار قصير ، وعرض الطعم لفترة ضوئية مناسبة لإزهاره ، فإن الأصل يزهر أيضًا . كما وجد أنه إذا طعم نبات نهار قصير على نبات نهار طويل ، وعرض الطعم لفترة ضوئية مناسبة لإزهاره ، فإن الأصل يزهر كذلك ؛ ويعنى ذلك أن الهرمون المتكون ليس مقصورًا على نوع نباتى معين ، وأن طبيعته واحدة فى كل من نباتات النهار الطويل ونباتات النهار القصير على حد سواء .

العوامل المؤثرة على استجابة النباتات للفترة الضوئية المهيئة للإزهار

تتوقف استجابة النباتات للفترة الضوئية للإزهار المهيئة على عدد من العوامل ؛ من أهمها ما يلى :

١ ـ عمر النبات :

لا تستجيب النباتات للضوء عند إزهارها إلا إذا بلغت مرحلة معينة من النمو الخضرى . كما أن بعض النباتات ـ كالشليم ـ تقل حساسيتها للفترة الضوئية مع تقدمها فى العمر ، فى حين أن البعض الآخر تظل حساسيتها ثابتة طوال فترة حياتها .

٢ ـ شدة الإضاءة :

لكى يستجيب النبات للفترة الضوئية المهيئة للإزهار ، فإنه يجب أن يسبق ذلك تعريضه لإضاءة شديدة ، ولو لمدة قصيرة ، أو لإضاءة ضعيفة لمدة طويلة ؛ لأن لشدة

الإضاءة دورًا غير مباشر فى عملية تهيئة النباتات للإزهار ؛ فهى تؤثر على كمية السكريات المجهزة ، وهى المواد اللازمة لنمو وتميز المناطق الميرستيمية التى تتكون فيها مبادئ الأزهار . كما قد تلعب شدة الإضاءة دورًا مباشرًا فى تمثيل الهرمون اللازم للإزهار . وأقل إضاءة يمكن أن تحدث معها استجابة للفترة الضوئية المهيئة للإزهار هى ١٠٠ قدم ـ شمعة (Devlin ١٩٧٥ ، Leopold & Kriedmann ١٩٧٥) .

٣ ـ درجة الحرارة :

يناقش هذا العامل بالتفصيل فى الموضوع التالى .

تأثير التفاعل بين الحرارة والفترة الضوئية على الإزهار

بعد أن استعرضنا دور كل من الارتباع والتأقت الضوئى فى التأثير على الإزهار ، فإننا نبرز فيما يلى الدور المشترك لهما معًا من خلال تقسيم النباتات حسب استجابتها لكل من الحرارة المنخفضة ، والفترة الضوئية ، وأيضاً الحرارة المرتفعة . وقد نُقِلَ هذا التقسيم عن Vince - Prue (١٩٧٥) بإيجاز :

١ ـ نباتات النهار القصير :

أ ـ نباتات نهار قصير ذات استجابة نوعية (أى مطلقة) ؛ ومن أمثلتها :

Amaranthus caudatus

Chrysanthemum spp . (e. g. indicum)

Coffea arabica

Glycine max cv. Biloxi

ب ـ نباتات نهار قصير يلزم الارتباعُ لإزهارها أو الإسراع به ؛ ومن أمثلتها :

Chrysanthemum morifolium

جـ ـ نباتات نهار قصير فى الحرارة المرتفعة ، وتكون استجابتها كمية فى الحرارة المنخفضة ؛ مثل :

Fragaria xananassa

د ـ نباتات نهار قصير فى الحرارة المرتفعة ، وتكون محايدة فى الحرارة المنخفضة ؛ مثل :

Chenopodium album

Nicotiana tabacum cv. Mammoth

هـ ـ نباتات نهار قصير فى الحرارة المنخفضة ، وتكون محايدة فى الحرارة المرتفعة ؛ مثل :

Cosmos sulphureus cv. Orange Flare

و ـ نباتات نهار قصير فى الحرارة المرتفعة ، وتتطلب نهاراً طويلا فى الحرارة المنخفضة ؛ ومن أمثلتها :

Euphorbia pulcherrima

Ipomoea purpurea cv, Heavenly Blue

ز ـ نباتات نهار قصير ذات استجابة كمية ؛ مثل :

Capsicum frutescens

Chrysanthemum morifolium

Datrua strammonium

ح ـ نباتات نهار قصير ذات استجابة كمية يلزم الارتباعُ لإزهارها أو للإسراع به ؛ ومن أمثلتها :

Allium cepa

ط ـ نباتات نهار قصير ذات استجابة كمية فى الحرارة المرتفعة ، وتكون محايدة فى الحرارة المنخفضة ؛ ومن أمثلتها :

Malva verticillata

Salvia splendens

٢ ـ نباتات النهار الطويل :

أ ـ نباتات نهار طويل ذات استجابة نوعية أو مطلقة ؛ ومن أمثلتها :

Chrysanthemum maximum

Mentha piperita cv. Vulgaris

Nicotiana sylvestris

Raphanus satlvus

Spinacia oleracea

ب ـ نباتات نهار طويل يلزم الارتباعُ لإزهارها أو للإسراع به ؛ مثل :

Beta vulgaris

Hordeum vulgare (السلالات الشتوية)

Oenothera longiflora

Spinacia oleracea

جـ ـ نباتات نهار طويل فى الحرارة المنخفضة ، ونباتات نهار طويل ذات استجابة كمية فى الحرارة المرتفعة ، ومن أمثلتها :

Beta vulgaris

Brassica pkinensis

د ـ نباتات نهار طويل فى الحرارة المرتفعة وتكون محايدة فى الحرارة المنخفضة ؛ ومن أمثلتها :

Cichorium intybus

هـ ـ نباتات نهار طويل ، ويمكن الاستعاضة عن النهار الطويل ولو جزئيا بالارتباع ؛ ومن أمثلتها :

Spinacia oleracea cv. Nobel

و ـ نباتات نهار طويل ذات استجابة كمية ؛ مثل :

Brassica campestris

Brassca rapa

Hordeum vulgare (spring strains السلالات الربيعية)

Solanum tuberosum

ز ـ نباتات نهار طويل ذات استجابة كمية ، ويلزم الارتباعُ لإزهارها أو الإسراع به ؛ ومن أمثلتها :

Cichorium endivia

Pisum sativum (late flowering cultivars الأصناف المتأخرة الإزهار)

Lactuca sativa

ح ـ نباتات نهار طويل ذات استجابة كمية فى الحرارة المرتفعة ، وتكون محايدة فى الحرارة المنخفضة ؛ ومن أمثلتها :

Lacuca sativa

Mathiola incana

Medicago sativa

Vicia sativa

٣ ـ نباتات تحتاج إلى دورات من النهار القصير والطويل Dual Daylenth :

أ ـ نباتات نهار طويل وقصير Long-short day plants : وهى نباتات يلزم أن تتعرض لنهار طويل قبل أن تزهر فى النهار القصير ؛ ومن أمثلتها :

Broyphyllum cernatum

ب ـ نباتات نهار قصير وطويل Short-long day plants : وهى نباتات يلزم أن تتعرض لنهار قصير قبل أن تزهر فى النهار الطويل ؛ ومن أمثلتها :

Trifolium repens

جـ ـ نباتات نهار قصير وطويل يلزمها الارتباع كى تزهر أو تُسرع بالإزهار ؛ ومن أمثلتها :

Dactylis glomerata

د ـ نباتات نهار قصير وطويل يمكن أن تحل الحرارة المنخفضة محل الظلام ؛ فتصبح من نباتات النهار الطويل ؛ ومن أمثلتها :

Campanula medium

٤ ـ نباتات متوسطة الفترة الضوئية Intermediate-day plants : هذه النباتات لاتزهر إلا فى النهار المتوسط الطول ؛ كما فى بعض أصناف القصب والنوع Chenopodium album .

٥ ـ نباتات تزهر فى الفترات الضوئية الطويلة أو القصيرة Amhiphotoperiodic : هذه النباتات لا يمكنها الإزهار فى النهار المتوسط الطول (١٢ ساعة) ، ويلزمها التعرض لنهار قصير أو طويل حتى تزهر ؛ مثال ذلك : Chenopodium rubrum (ecotype 62° 46N at 25° C) ؛ وهو نبات يثبط إزهاره كميا فى النهار المتوسط الطول . أما النوع Media elegans ، فهو يسلك كنبات من المجموعة الرابعة (النباتات المتوسطة الفترة الضوئية) فى حرارة ١٥ ـ ٢٠م ، وكنبات نهار طويل ذى استجابة كمية فى حرارة ٣٠م .

٦ ـ نباتات محايدة Day-neutral :

تعد النباتات المحايدة أقل النباتات استجابة للفترة الضوئية ؛ وهى تقسم إلى مجموعتين :

أ ـ نباتات تزهر فى أية فترة إضاءة ، لكن الإزهار قد يكون أسرع فى الحرارة المنخفضة أو المرتفعة ؛ مثال ذلك : الفلفل ، والخيار ، والطماطم ، والأرز ، وفاصوليا الليما ، والفاصوليا العادية ، والبسلة ، والبطاطس ، والذرة .

ب ـ نباتات محايدة للفترة الضوئية يلزم الارتباعُ لإزهارها أو الإسراع به ؛ مثال ذلك : البصل ، والكرفس ، والجزر ، والفول الرومى .

تأثير المعاملة بمنظمات النمو على الإزهار

لعديد من منظمات النمو قدرة على تحفيز الإزهار فى مختلف النباتات ؛ كما يلى :

١ ـ أمكن دفع بعض النباتات القصيرة النهار للإزهار . بمعاملتها بالسيتوكينينات ، وربما حدث ذلك من خلال الاستيعاض عن حاجة النباتات للنهار القصير (الليل الطويل) ـ حتى تزهر ـ بالستيوكينينات .

كذلك كان حامض الجبريلك فعالا فى دفع نباتات أخرى قصيرة النهار إلى الإزهار . كما حفز حامض الأبسيسك الإزهار فى النباتات القصيرة النهار .

٢ ـ يمكن للجبريللين دفع عديد من النباتات ـ ذات السيقان القصيرة التى تحمل أوراقاً متزاحمة rosette plants ـ إلى الإزهار ، كما فى الخس .

٣ ـ يمكن دفع عديد من النباتات التى تستجيب لمعاملة الارتباع إلى الإزهار بمعاملتها بالجبريللين .

٤ ـ ويمكن للجبريللين أن يحل محل الحاجة إلى الفترة الضوئية الطويلة فى عديد من نباتات النهار الطويل (ولكن ليس فى جميعها) ؛ كما فى الفجل ، والسبانخ ، والخس .

٥ ـ تؤدى عديد من مثبطات النمو ومانعات النمو إلى وقف النمو الخضرى أو إبطائه ؛ الأمر الذى يؤدى ـ غالبا ـ إلى تحفيز النمو الزهرى .

أما المركبات التى تثبط الإزهار أو تمنعه فإنها قد تحدث تأثيرها ـ من خلال منعها لتمثيل ـ الفلورجن (هرمون الإزهار) ، أو عملها كمضادات أيضية ، أو أنها قد تمنع انتقال الهرمونات إلى القمم ، أو تمنع تكوّن البراعم الزهرية .

كما أن التشوهات التى تُحدثها بعض المركبات الكيميائية فى القمم النامية ، والأوراق ، والسيقان تجعل دورها ـ كمضادات أيضية ـ عديم التأثير على الإزهار (عن Hanan وآخرين ١٩٧٨) .

هذا . . ولمزيد من القراءة المتعمقة فى موضوع التأقت الضوئى . . يُراجع كل من Vince-Prue (١٩٧٥) ، و Salisbury (١٩٨٢) فيما يتعلق بالأسس العامة ، و Piringer (١٩٦٢) فيما يتعلق بمحاصيل الخضر .