٢

الأساس الفسيولوجى للمحصول

مقدمـة

إن الإنتاج المحصولى ـ لأى نبات ـ يعتمد على أربعة عوامل أساسية؛ هى:

١ ـ معدل البناء الضوئى Photosynthesis .

٢ ـ معدل التنفس Respiration.

٣ ـ معدل انتقال الغذاء المجهز من أماكن تصنيعه فى الأوراق إلى حيث يستفيد منه النبات فى نموه، أو إلى حيث يخزن فى أعضاء التصنيع (Translocation).

٤ ـ نسبة الغذاء المجهز التى تنتقل إلى الأجزاء الاقتصادية من النبات ـ وهى الأجزاء التى يزرع من أجلها المحصول ـ من الغذاء المُصنّع الكلى الذى يحتفظ به النبات بعد استقطاع الجزء المفقود منه بالتنفس.

ويتفرع من هذه العوامل الأربعة أمور أخرى كثيرة تتفاعل معها؛ حيث تؤثر فيها وتتأثر بها. وسوف نحاول من مُحصّلة ذلك كله ـ دون الدخول فى تفاصيل التحولات لعمليتى البناء الضوئى والتنفس ـ الخروج بمفهوم واضح عن الأساس الفسيولوجى للمحصول فى النباتات.

إن من بين أهم الصفات المؤثرة فى الاختلافات بين الأصناف من حيث كفاءتها الإنتاجية ما يلى (عن Wallace وآخرين ١٩٧٢) :

١ ـ حجم المجموع الجذرى ومدى تشعبه؛ حيث توجد علاقة موجبة بين النمو الجذرى والكفاءة الإنتاجية.

٢ ـ معدل البناء الضوئى فى وحدة المساحة من الأوراق.

٣ ـ طريقة حمل الأوراق؛ فالأوراق القائمة تسمح بوصول الضوء إلى الأوراق السفلى بدرجه أكثر من الأوراق الأفقية؛ ومن ثم تزيد القدرة على البناء الضوئى فى الحالة الأولى.

٤ ـ مدة بقاء الأوراق على درجة عالية من الكفاءة فى عملية البناء الضوئى.

٥ ـ معدل انتقال المواد الغذائية المجهزة ـ خلال عملية البناء الضوئى ـ إلى الأعضاء النباتية التى يزرع من أجلها المحصول.

٦ ـ مساحة الأوراق فى وحدة المساحة من أرض الحقل.

٧ ـ المساحة الكلية لأوراق النبات، والمساحة الورقية المعرضة للضوء.

٨ ـ سمك الورقة؛ حيث يزيد البناء الضوئى كلما ازداد سمك الورقة.

٩ ـ معدل تبادل غاز ثانى أكسيد الكربون.

١٠ ـ حجم الثغور، وأعدادها، ومدى مقاومتها لتبادل الغازات من خلالها، ومدة بقائها مفتوحة.

١١ ـ مدى مقاومة النسيج الوسطى للورقة (الميزوفيل) لتبادل الغازات.

١٢ ـ مدى توفر الإنزيمات اللازمة لعملية البناء الضوئى.

١٣ ـ معدل التنفس.

١٤ ـ الاختلافات الوراثية فى الاستجابة للفترة الضوئية، والحرارة، والارتباع Vernaliza-tion، والتسميد... إلخ.

وباختصار.. فإن المحصول الاقتصادى يعد محصلة لثلاثة أمور (عن Scully & Wallace ١٩٩٠)؛ هى :

١ ـ مدى تأقلم أو توافق النبات على العوامل البيئية السائدة.

٢ ـ قدرة النبات على «حصاد» الضوء من خلال عملية البناء الضوئى.

٣ ـ قدرة النبات على تخصيص ونقل جزء كبير من الغذاء المجهز فى عملية البناء الضوئى إلى الأعضاء الاقتصادية التى يزرع من أجلها النبات.

ولقد لخص Wallace وآخرون (١٩٧٢) الدراسات التى أجريت على الأساس الفسيولوجى للاختلافات الوراثية فى كمية المحصول، مع التركيز على الفاصوليا؛ لكثرة الدراسات التى أجريت عليها فى هذا المجال. ويخلص الباحثون إلى أنه يمكن الاستعانة بالدراسات ـ التى أجريت على المكونات الفسيولوجية للمحصول ـ فى اختيار الآباء التى تستعمل فى برامج التربية؛ حيث قد يكون السبب فى ارتفاع المحصول زيادة المساحة الورقية فى أحد الأصناف، والتوزيع الجيد للضوء الساقط على المجموع الخضرى فى صنف ثان، ودليل الحصاد harvest index المرتفع فى صنف ثالث... وهكذا؛ الأمر الذى يعنى إمكان تجميع تلك الصفات ـ معاً ـ فى صنف واحد بالتربية.

هذا.. إلا أن كثرة المكونات الفسيولوجية للمحصول، وتداخلها، وتفاعلها مع بعضها البعض، ومع العوامل البيئية تؤدى ـ فى نهاية الأمر ـ إلى جعل درجة توريث تلك المكونات منخفضة جداً؛ الأمر الذى يعد تحدياً للمربى.

البناء الضوئى

إن معدل البناء الضوئى ليس صفة بسيطة يمكن أن تؤخذ نتائج قياساتها كدليل مباشر على وجود اختلافات وراثية بين النباتات فيها. فمع فرض توفر العناصر الغذائية، وغاز ثانى أكسيد الكربون، ودرجة الحرارة المناسبة لاستمرار عملية البناء الضوئى دون عوائق.. فإن معدل تلك العملية يتأثر بعديد من العوامل الأخرى؛ منها ما يلى :

١ ـ مساحة الورقة.

٢ ـ زاوية الورقة.

٣ ـ الضوء المنعكس من الأوراق.

٤ ـ الضوء النافذ خلال الأوراق.

٥ ـ العلاقة الفسيولوجية بين شدة الإضاءة ومعدل البناء الضوئي، وهو ما يُعرف باسم منحنى الاستجابة للضوء Light Response Curve .

٦ـ مستوى الشمس فوق خط الأفق.

٧ ـ شدة الإضاءة الشمسية (عن Stoskopf ١٩٨١).

إن الانتخاب المباشر لزيادة المحصول الاقتصادي في محاصيل البقوليات التي تزرع لأجل بذورها ـ مثل الفاصوليا ـ لم يحقق نتائج على مستوى التوقعات. كما أن محاولات تحسين المحصول ـ من خلال الانتخاب غير المباشر لصفات فسيولوجية، أو بيوكيمائية ترتبط بعملية البناء الضوئي ـ كان كذلك مخيبا لآمال الكثيرين من مربي النباتات. ولا يعني ذلك أن البناء الضوئي والمحصول الاقتصادي صفتان غير مرتبطتين؛ فذلك أمر غير منطقي، ولكن ما تعنيه نتائج تلك المحاولات أنها لم تجر في الاتجاه الصحيح؛ حيث لم تكن القياسات التي استخدمت كأساس لعملية الانتخاب دلائل مناسبة للمحصول. فعلى سبيل المثال.. أوضح بعض الباحثين أن القياسات اللحظية لمعدل البناء الضوئي لا يمكن أن تعد دليلاً على المحصول، أو على صافي عملية تثبيت غاز ثاني أكسيد الكربون خلال كل موسم النمو.

وإذا ما أجري انتخاب غير مباشر للمحصول اعتماداً على صفة أخرى.. فإن درجة توريث تلك الصفة يجب أن تكون أعلى من درجة توريث صفة المحصول، وأن يكون ارتباطهما معاً عالياً. وقد وجد في الفاصوليا أن هذه الفروض النظرية لم يمكن تحقيقها أو العمل بها، برغم وجود اختلافات وراثية عالية في معدل البناء الضوئي بين أصناف الفاصوليا وسلالاتها (عن Scully & Wallace ١٩٩٠).

كذلك فإن معدل البناء الضوئي المقدر في ورقة واحدة من النمو الخضري للنبات لا يقوم دليلاً على معدل البناء الضوئي في كل النمو الخضري؛ نظراً لاختلاف الأوراق كثيراً في تلك الخاصية.

وربما لا يرتبط المحصول الاقتصادى بمعدل البناء الضوئى؛ بسبب اختلاف المساحة الورقية بين مختلف الأصناف. ففى البطاطا.. كان معدل البناء الضوئى للورقة الواحدة فى الصنف سنتينيال Centennial أقل مما فى ٢٠ صنفاً آخر - باستثناء صنف واحد - وبالرغم من ذلك احتل الصنف سنتينيال المركز الثالث - بين هذه الأصناف - فى محصول الجنور. كما تبين أن مساحة الورقة الواحدة فى هذا الصنف كانت أكبر مما فى جميع الأصناف الأخرى.

ويقودنا ذلك إلى استعراض العلاقة بين معدل البناء الضوئى للورقة الواحدة، ومعدل انتقال الغذاء المجهز منها؛ لما لذلك من تأثير بالغ فى المحصول.. وقد تبين وجود ارتباط إيجابى بين الصفتين فى الفول السودانى وعديد من النباتات من ذوات المسارات البنائية C_3 و C_4 على حد سواء (عن Bhagsari & Ashley ١٩٩٠).

وتتوفر اختلافات واضحة فى معدل البناء الضوئى بين مختلف الأنواع النباتية، ولكن الجانب الأكبر من تلك الاختلافات يعتمد على ما إذا كانت التحولات الكيميائية الحيوية - خلال عملية البناء الضوئى - تأخذ المسار C_3، أم المسار C_4؛ إذ توجد اختلافات وراثية فى معدل البناء الضوئى/ وحدة المساحة الورقية بين طرازى النباتات (تراجع طبيعة الاختلافات الحيوية بين طرازى النباتات تحت عنوان «التنفس الضوئى» فى هذا الفصل).

وبرغم أنه يمكن تقدير معدل البناء الضوئى بدقة عالية.. إلاّ أن الطرق المستخدمة فى هذا الشأن لا تناسب مربى النبات الذى يتعين عليه - فى كثير من الأحيان - تقييم مئات أو آلاف النباتات أو السلالات خلال فترة وجيزة من الزمن.

وقد أمكن - فى هذا الشأن - التوصل إلى طريقة تفيد - على الأقل - فى اكتشاف الطفرات الأقل كفاءة فى عملية البناء الضوئى (Photosynthetic Mutants). ويتم ذلك بتعريض النباتات للأشعة فوق البنفسجية فى الظلام؛ حيث تُظهر النباتات التى تحتوى على كلوروفيل غير طبيعى استشعاعاً أحمر اللون؛ وبذا يمكن التخلص منها. وتبدو تلك النباتات خضراء طبيعية اللون تحت ظروف الحقل، ولكنها لا تقوم بعملية البناء الضوئى بصورة

طبيعية لعدة أيام أو أسابيع في مبدأ حياتها؛ الأمر الذي يجعلها ضعيفة النمو آنذاك، برغم أن نباتاتها الكاملة قد تبدو طبيعية (عن Walbot ١٩٧٧).

التنفس

يعد التنفس أهم العمليات الحيوية التي تستنفذ طاقة النبات؛ حيث يؤدي إلى استهلاك الغذاء - المجهز في عملية البناء الضوئي - بدلاً من الاستفادة منه في مزيد من النمو الخضري الذي تزرع لأجله بعض النباتات كالخضر الورقية ومحاصيل المراعي، أو بالتخزين في الأعضاء النباتية التي يزرع من أجلها المحصول، مثل: الجذر، والدرنات، والثمار، والبذور... إلخ.

وبذا.. فان خفض معدلات التنفس يعد أمراً حيوياً لزيادة المحصول. ويمكن تحقيق ذلك - وراثياً - بإحدى وسيلتين هما :

١ - تقليل الفاقد في الكربون الناتج من التنفس الضوئي Photorespiration - في النباتات ذات مسار البناء الضوئي C_3 - بالانتخاب.

٢ - زيادة كفاءة استفادة النبات من الطاقة بخفض نسبة الطاقة المستنفذة أثناء التنفس الظلامي Dark Respiration في غير عمليات النمو.

التنفس الضوئي

يعرف - كما أسلفنا - طرازان من النباتات: C_3 و C_4 يختلفان في المسارات البنائية التي يتم من خلالها تثبيت غاز ثاني أكسيد الكربون في عملية البناء الضوئي. وتعرف فئة النباتات التي تكون بأول المركبات الكربونية - التي تكّونها في عملية البناء الضوئي - ثلاث ذرات كربون باسم C_3. ومن أمثلتها فول الصويا، والحبوب، ومعظم محاصيل المراعي. وتكون الكفاءة التمثيلية منخفضة في غالبية هذه النباتات (الـ C_3)؛ بسبب ارتفاع معدل التنفس الضوئي فيها؛ الأمر الذي يستهلك حتى ٥٠٪ من الغذاء المجهز - من خلال عملية البناء الضوئي - في المحاصيل ذات الكفاءة التمثيلية المنخفضة؛ مثل الفاصوليا، وفول الصويا، والقمح الربيعي.

أما النباتات التى تكون بأول المركبات الكربونية ـ التى تكونها فى عملية البناء الضوئى ـ أربع ذرات كربون.. فإنها تعرف باسم C_4، وهى تتضمن عدداً من محاصيل الجو الدافئ؛ مثل: الذرة، والسورجم، وبعض النجيليات الاستوائية. وتتميز تلك النباتات بارتفاع كفاءتها التمثيلية بسبب شدة انخفاض معدل التنفس الضوئى فيها، إلى درجة يصعب معها اكتشافه وتقديره.

وبرغم اختلاف فئتى النباتات ـ الـ C_3 ، و الـ C_4 ـ بشدة فى كفاءتهما التمثيلية، فإن الفرق بينهما يتحكم فيه إنزيم واحد هو الـ ribulose diphosphate carboxylase. ويعتقد البعض أن إدخال النظام الإنزيمى المرغوب فيه فى فئة النباتات الـ C_3 يؤدى إلى التخلص من الفاقد بالتنفس الضوئى إلى درجة قد يزيد معها المحصول الاقتصادى بنسبة ٥٠٪ فى محاصيل كالقمح وفول الصويا (Stoskopf ١٩٨١).

وتقدر الزيادة فى كفاءة عملية البناء الضوئى فى فئة النباتات ذات المسار C_4 بحوالى ٤٠٪. وبرغم ذلك.. فإن التربية لخفض الفاقد من التنفس الضوئى فى النباتات ذات المسار C_3 ـ بهدف زيادة إنتاجها المحصولى ـ لم تحقق نتائج ملموسة. فلقد وجدت اختلافات وراثية فى معدل التنفس الضوئى داخل الأنواع النباتية ذات المسار C_3، ولكن لم يظهر لتلك الاختلافات تأثير ثابت فى محصلة البناء الضوئى؛ حيث لم تظهر أية علاقة مؤكدة بين المتغيرين (عن Frey ١٩٨١).

التنفس الظلامى

إن للتنفس الظلامى دورين، أحدهما بنائى حيوى (أيضى) biosynthetic، والآخر يتعلق بعمليات «الصيانة Maintenance» العامة للنبات؛ ولذا.. فإن النباتات ربما تختلف فى تلك الصفة. ونجد فى المراحل المبكرة للنمو النباتى أن قدراً كبيراً من الطاقة يستنفذ فى عمليتى انقسام الخلايا وزيادتها فى الحجم، بينما يحتاج النبات بعد ذلك إلى قدر ضئيل من الطاقة لمجرد عمليات الإدامة والصيانة.

فمثلاً.. نجد فى القطن أن ٣٠ ـ ٤٠٪ من ناتج عملية البناء الضوئى تستنفذ فى التنفس. وفى انجلترا.. وجد أن الطاقة اللازمة لعمليات الإدامة والصيانة فى الشعير تبلغ ٧٪ فقط من ناتج عملية البناء الضوئى فى شهر مايو (فى بداية حياة النبات)، وتزيد إلى نحو ٦٥٪ فى مرحلة امتلاء الحبوب. وقد أمكن انتخاب طرز من الشيلم بطيئة، وطرز أخرى سريعة فى معدل التنفس الظلامى فى الأوراق البالغة، وبلغت الزيادة فى المحصول التى تحققت فى الطرز البطيئة فى معدل التنفس الظلامى حوالى ٧٪.

وبناء على ما تقدم بيانه، فقد توصل الباحثون إلى أن فرصة تحسين المحصول تبدو ضعيفة عند التربية لخفض معدل التنفس الضوئى، بينما تبدو مشجعة وممكنة عند التربية بهدف خفض معدل التنفس الظلامى (عن Frey ١٩٨١).