

التربة لتحمل نقص الرطوبة الأرضية وزيادتها

أولاً: تحمل نقص الرطوبة الأرضية (ظروف الجفاف)

تعريف تحمل الجفاف في النباتات

يختلف التعريف البيولوجي والإيكولوجي (أو البيئي) لتحمل النباتات للجفاف عن التعريف الزراعي أو المحصولي؛ فالتعريف البيولوجي لا يتطلب أكثر من بقاء النبات حياً وإنتاجه لأي عدد من البذور عقب تعرضه لنقص حاد في الرطوبة الأرضية (عن Myers وآخرين ١٩٨٦). ويتحقق ذلك - غالباً - من خلال حدوث نقص في المساحة الورقية، وخفض في النشاط الأيضي، وغير ذلك من الظواهر التي توصف مجتمعة باسم Cryptobiosis. وترتبط تلك الظواهر - عادة - بنقص في المحصول؛ ولذا.. فإن فائدتها محدودة للمربي (عن Quisenberry ١٩٧٩).

وبالمقارنة.. فإن التعريف الزراعي أو المحصولي لتحمل الجفاف يتطلب أن يكون النمو النباتي كافياً لإنتاج محصول اقتصادي.

ويميل بعض العلماء إلى استعمال مصطلح مقاومة الجفاف Drought Resistance؛ ليعنى به حالتى : تجنب الجفاف Drought Avoidance، وتحمل الجفاف Drought Tolerane. ويعنى بتجنب الجفاف قدرة النباتات على إكمال دورة حياتها في فترة زمنية قصيرة عندما تكون الرطوبة الأرضية متوفرة، كما في عديد من النباتات الصحراوية.

ويرجع تحمل النباتات للجفاف إما إلى قدرتها على تأخير فقد الرطوبة من أنسجتها (Desiccation)، وإما إلى تحملها الفقد الرطوبي عند حدوثه. ويحدث تأخير الفقد الرطوبي إما بخفض النبات لمعدل النتح، وإما بزيادة معدل امتصاصه للماء. أما تحمل النبات للجفاف فيحدث من خلال التنظيم الأسموزي لخلايا النبات بالقدر الذي يسمح باستمرار امتلائها (cell turgor)، وتوسعها (Cell expansion)، ونموها (عن Parsons ١٨٧٩، و Hasegawa وآخرين ١٩٨٤).

ونظراً لأهمية الفقد الرطوبي، ومعدل البناء الضوئي - تحت ظروف الجفاف - في تحمل النباتات للجفاف.. فإن تلك القيم تدخل في معادلات حساب المحصول البيولوجي والمحصول الاقتصادي، كما يلي:

$$W = mT / E_0$$

حيث إن :

$$W = \text{المحصول البيولوجي}$$

$$m = \text{ثابت خاص بالنبات}$$

$$T = \text{النتح الخاص بالمحصول Crop Transpiration}$$

$$E_0 = \text{التبخر السطحي والنتح الممكنان للمحصول Potential Evapotranspiration}$$

ويمكن استبدال القيمة T بالقيمة E_a ، وهي التبخر السطحي والنتح الفعليان للمحصول.

أما المحصول الاقتصادي فيقدر بالمعادلة التالية :

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

حيث إن :

$$EY = \text{المحصول الاقتصادي}$$

WUE = كفاءة استعمال الماء Water Use efficiency (كمية الماء المفقودة مقابل كل وحدة

وزن من المادة العضوية المصنعة).

HI = دليل الحصاد (عن Blum ١٩٨٩).

هذا .. وتختلف خاصية تحمل الجفاف فى النباتات عن خاصية تحمل الحرارة العالية

التي سبقت مناقشتها فى الفصل السادس.

طبيعة تحمل الجفاف فى النباتات

يتعين - كما أسلفنا - التمييز بين حالتى تجنب الجفاف وتحمله. فبالنسبة لتجنب

الجفاف Drought Avoidance .. نجد أنه يحدث إما من خلال الإفلات منه Drought 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 غالباً محدوداً جداً - وتزهر وتثمر فى فترة لا تتجاوز

٤ - ٦ أسابيع؛ وبذا.. تستفيد النباتات من الرطوبة المحدودة الموجودة فى التربة، وتكمل

نورة حياتها قبل أن تتعرض لظروف الجفاف.. ويشاهد ذلك كثيراً فى المناطق الصحراوية.

كذلك يمكن أن يحدث الإفلات من الجفاف فى بعض أصناف المحاصيل الزراعية التى تنضج

وتعطى محصولها الاقتصادى مبكراً قبل حلول موسم الجفاف (عن Clarke & Townley

Smith ١٩٨٤) ويعيب النباتات التى تتجنب ظروف نقص الرطوبة الأرضية وتقلت منها تماماً

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 النتج

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 وراثية تلك الصفات. ويفضل دائماً أن تجمع النباتات المرية (بهدف زراعتها فى المناطق التى تتعرض لنقص فى الرطوبة الأرضية) بين صفتى القدرة على تجنب ظروف الجفاف، وتحمل تلك الظروف فى آن واحد.

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

١ - إنبات البذور :

يُعتقد بأن قدرة البذور على الإنبات فى ظروف الجفاف (نسبة الإنبات وسرعته) ترتبط بمدى قدرة النباتات الأكبر على تحمل تلك الظروف. وبالفعل.. وجدت اختلافات بين أصناف وسلالات القمح والذرة فى نسبة وسرعة إنبات بنورها تحت ظروف الجفاف. وبعد التوصل إلى التباينات الأولية فى تلك الصفة.. أمكن إجراء اختبارات الإنبات بسهولة فى بيئات ذات ضغط أسموزى مناسب؛ حيث تستخدم فيها مركبات مثل الـ D - mannitol ، والبوليثلين جليكول Polyethylene glycol (PEG)، والـ Carbowax . وأوضحت الدراسات التى أُجريت فى هذا الشأن أن أفضل ضغط أسموزى للمطول الذى تستنب فيه البذور - بهدف الانتخاب لصفة تحمل ظروف الجفاف - هو: -١,٠ MPa لقمح الشتاء، و-١,٥ MPa للذرة. ويفيد استخدام تلك المحاليل فى اختبارات الإنبات - فى المختبر - فى تقييم مئات البذور خلال فترة زمنية قصيرة، ولكن يتعين التأكد من الصفة - فى السلالات المنتخبة - فى اختبارات أخرى تجرى تحت ظروف الحقل.

وقد اختلف الباحثون بشأن الارتباط بين صفة القدرة على الإنبات تحت ظروف الجفاف، وتحمل النباتات لتلك الظروف في مراحل النمو اللاحقة. ويسود الاعتقاد بأن هذا الارتباط ضعيف أو غير موجود، وخاصة أن بذور بعض النباتات - مثل القمح - تُبْدَى قدرًا كبيراً من التحمل لظروف الجفاف إلى أن يكتمل إنباتها، ولكن بادراتها تكون شديدة الحساسية لنقص الرطوبة الأرضية بمجرد بزوغها من التربة.

٢ - نمو البادرات :

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

٣ - التبكير في النضج :

يفيد التبكير في النضج في زيادة إنتاجية المحاصيل الزراعية عند نقص الرطوبة الأرضية، وهو - كما أسلفنا - يعد إفلتاً من ظروف الجفاف؛ لأنه لا يجعل النبات أكثر تحملاً لظروف الجفاف إن تعرض لها. وقد وجد في القمح - على سبيل المثال - ارتباط سالب قوى بين محصول الحبوب وعدد الأيام إلى حين بدء ظهور السنبل، وأمكن إرجاع ٤٠ - ٩٠٪ من الاختلافات بين السلالات في محصول الحبوب - تحت ظروف الجفاف - إلى مدى التبكير في النضج. كما توصل الباحثون إلى أن محصول قمح الشتاء يزداد - في ظروف الجفاف - بمقدار ٥٤ - ١٢٠ كجم/ هكتار مع كل تبكير في النضج بمقدار يوم واحد في الأصناف الأكثر تبكيراً من الصنف Kharkof.

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

٤ - النمو الجذرى :

تستطيع النباتات ذات النمو الجذرى الكبير المتعمق والكثير التفريع في التربة أن تمتص الماء من أعماق كبيرة من التربة؛ الأمر الذى يؤخر احتمالات جفاف أنسجتها.

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

وتتأثر نسبة الجنور إلى النموات الخضرية بعوامل أخرى لا دخل للجنور 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 Quisen-berry، ١٩٧٩، و 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 ال upland، والسورجم، وفول الصويا.

ونظراً لصعوبة قياس كثافة النمو الجذرى - فضلاً على تأثيره 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 - تلقائياً - تحسناً فى النمو الجذرى للنباتات المنتخبة (عن Blum ١٩٨٩).

كذلك تبين - فى القمح على الأقل - وجود علاقة كبيرة مؤكدة بين النمو الجذرى للنباتات فى مراحل نموها الأولى (وهى بعمر أسبوع إلى شهر فى دراسات مختلفة) وعند اكتمال نموها ونضجها (عن Clarke & Townley - Smith ١٩٨٤).

٥ - الزوايا التى تصنعها الورقة مع الساق :

تتميز بعض النباتات بقدرتها على تحريك أوراقها بحيث تبقى دائماً 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.

٦- أديم الورقة وشعيراتها :

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 السورج.

وتزيد طبقة الشمع الأديمى - طبيعياً - فى النباتات المعرضة للشمس عما فى النباتات التى تنمو فى الظل، كما يزداد سمك الأديم فى ظروف الجفاف والحرارة العالية.. فهى صفة شديدة التأثير بالعوامل البيئية المحيطة بالنبات (عن Parsons ١٩٧٩).

كذلك تعكس الأوراق التى تكثر شعيراتها Pubescent leaves الأشعة الشمسية 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 ١٩٨٤).

ومن جهة أخرى.. درس Denna (١٩٧٠) العلاقة بين كمية الماء التي يفقدها النبات وسمك طبقة الشمع على الأوراق في عدد من أصناف الكرنب، والقنبيط، والبروكولي، وكرنب بروكسل، والكلارد. وقد اختلفت هذه الأصناف - جوهرياً - في كمية الشمع التي توجد في وحدة المساحة من الورقة. وفي كمية الماء التي تفقدها عن طريق أى من: الثغور، أو الأديم (النتح الأديمي).

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

٧ - حجم الخلايا ومعدل النمو :

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

وينعكس الحجم الصغير للخلايا - في النباتات التي تتحمل الجفاف - على معدل نمو بادراتها، ونباتاتها الكاملة، وأعضائها المختلفة، وخاصة الأوراق؛ حيث تكون صغيرة الحجم نسبياً. إلا أن استمرار الخلايا في النمو والزيادة في الحجم - تحت ظروف نقص الرطوبة الأرضية - يعنى تميز النباتات بقدرة أكبر على تحمل الجفاف. ففي ظروف الجفاف.. تموت النباتات الحساسة، ويتوقف نمو النباتات المتوسطة التحمل، بينما يستمر نمو النباتات الشديدة التحمل.

٨ - كثافة الثغور وسلوكها:

تتوفر دلائل على أن سلوك الثغور أمر تحكمه العوامل الوراثية؛ فمثلاً.. لا تغلق الثغور

طبيعياً في طفرة الطماطم «الذابلة» التي يوجد فيها مستوى منخفض من حامض الأبسيسيك، ويمكن تحفيز انغلاق الثغور فيها برش النباتات بالحامض. كذلك تعرف طفرات «ذابلة» مماثلة في البطاطس. وتختلف أصناف القطن في 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 الضوئي.

كذلك وجدت اختلافات وراثية في كثافة الثغور بالأوراق، فمثلاً، وجد - في سلالات مختلفة من الشعير - أن نقص كثافة الثغور بمقدار ٢٥٪ كان مصاحباً بنقص في معدل النتج قدره ٢٤٪، دون أن يكون لذلك أي تأثير في معدل البناء الضوئي (عن Parsons ١٩٧٩). كما وجدت علاقة عكسية بين كثافة الثغور بالأوراق ومعدل البناء الضوئي في كل من الفاصوليا والذرة، ولكن لم يستدل على وجود أية علاقة بين كثافة الثغور وأي من معدلي البناء الضوئي أو النتج في عدد من الأنواع النباتية الأخرى (عن Quisenberry ١٩٧٩).

وعموماً.. فإن معظم الماء الذي يمتصه النبات يفقد مباشرة بالنتج من خلال الثغور، بينما يفقد جزء يسير منه (من ٢ - ٥٠٪ حسب النوع النباتي) عن طريق النتج الأديمي (من خلال أديم البشرة مباشرة)، ولا يستفيد النبات - في نموه - سوى بأقل من ٥٪ من كمية الماء الكلية الممتصة، والتي تقدر في الذرة بنحو ٢٠٥ لترات من الماء خلال موسم النمو.

ولخفض كمية الماء التي تفقدها النباتات بالنتج يتعين أن تنغلق الثغور عندما تتعرض للشد الرطوبي. وتختلف درجة الشد الرطوبي التي تستحث الثغور على الانغلاق باختلاف الأنواع النباتية؛ فهي - ٨ ضغط جوي في الفاصوليا مقارنة بنحو - ٢٨ ضغط جوي في القطن تحت ظروف الحقل، تنخفض إلى - ١٦ ضغط جوي تحت ظروف البيوت المحمية (عن Quisenberry وآخرين ٩٧٩).

٩ - مخزون الماء في الجدر الخلوية :

يعد مخزون الماء فى الجدر الخلوية Apoplastic Water احتياطياً يفيد فى 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.

١٠ - تحمل الأغشية الخلوية لأضرار الجفاف :

وجد أن الكائنات الحية، والأعضاء النباتية - التى يمكنها البقاء تحت ظروف الجفاف - تتميز بتمثيل سكر التريهالوز trehalose أثناء فقدانها 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 ذكر أن الخصائص الفيزيائية لليبيدات الجافة تكون - فى وجود التريهالوز - مماثلة لما تكون عليه فى الليبيدات الرطبة hydrated lipids (عن Myers وآخرين ١٩٨٦).

١١ - التنظيم الأسموزى Osmoregulation :

يعد بقاء الخلايا منتفخة أمراً حيوياً بالنسبة لنموها وزيادة حجمها، وبذا.. فإن انتفاخ الخلايا الدائم يعد ضروريا لاستمرار النمو النباتى.. ونظراً لأن نقص الرطوبة الأرضية يؤدي إلى فقدان الخلايا لبعض رطوبتها - الأمر الذى يؤدي إلى انكماشها - فإن نقص الرطوبة يكون مصاحباً 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) :

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

وقد تلعب هذه المركبات دوراً في زيادة ثبات الأغشية الخلوية والمركبات العضوية ذات الجزيئات الكبيرة Macromolecules، وحمايتها.

وقد تبين من الدراسات - التي أجريت على ظاهرة التنظيم الأسموزي - أن سلالات القمح التي أظهرت قدراً عالياً من تلك الخاصة كان محصولها تحت ظروف الجفاف أعلى من نظيراتها الأقل قدراً على التنظيم الأسموزي، كما تميزت سلالات السورجم الأكثر قدرة على تحمل الجفاف بتنظيم أسموزي عالٍ.

ويعد البرولين من أبرز المركبات التي عرفت بعلاقتها بتنظيم الضغط الأسموزي في النباتات، وبارتفاع تركيزها لدى تعرض النباتات لظروف الجفاف. ففي الطماطم، والذرة، والكرونب.. تراوح محتوى النباتات من البرولين - في ظروف توفر الرطوبة الأرضية - من ٢,٦ - ٠,٦ مجم/جم (على أساس الوزن الجاف)، ولكن محتواها ارتفع إلى ٥٠ مجم/جم وزناً جافاً في ظروف الجفاف (عن Parsons ١٩٧٩). ووجدت نفس هذه العلاقة بين تركيز البرولين والرطوبة الأرضية في كل من: عشب برمودا، والشعير، والسورجم، والقمح.

ومع ذلك.. فلم تظهر علاقة واضحة بين تراكم البرولين في النباتات وبين قدرتها على تحمل الجفاف. ففي السورجم.. وجدت اختلافات معنوية بين الأصناف في 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 في سلالات الشعير الأكثر قدرة على تحمل الجفاف.

١٢ - معدل البناء الضوئي :

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

١٣ - تراكم إنزيمات معينة :

يزداد نشاط بعض الإنزيمات عندما تعاني النباتات من نقص في الرطوبة الأرضية، ومن أبرز هذه الإنزيمات (عن Hughes وآخرين ١٩٨٩) ما يلي:

Superoxide dismutase.

Glutathione reductase.

Ascorbate Peroxidase.

Dehydroascorbate reductase.

Monodehydroascorbate reductase.

Catalase.

كذلك تحدث تغيرات في نشاط إنزيم Nitrate Reductase في ظروف الجفاف. ويبدو أن هناك بعض البروتينات التي يزداد تمثيلها في ظروف الجفاف، ولكن لم تعرف وظيفتها على وجه التحديد بعد (عن Austin ١٩٨٩).

وليزيد من التفاصيل عن فسيولوجيا تحمل الجفاف في النباتات.. يراجع Turner & Kramer (١٩٨٠)، و Paleg & Aspinall (١٩٨١).

التقييم لتحمل ظروف الجفاف

إن جميع الأسس الفسيولوجية لتحمل النباتات للجفاف - والتي سبقت مناقشتها تحت موضوع طبيعة تحمل الجفاف - يمكن الاستفادة منها في تقييم النباتات لتحمل الجفاف. والشروط اللازمة لإمكان الاعتماد على أي من تلك الأسس كوسيلة للتقييم والانتخاب (والتي تجرى عادة في حجرات النمو أو في البيوت المحمية) هو إمكان إجرائها ببسر وسهولة،

وعدم تسببها في موت النبات (يمكن انتخابه عند اللزوم)، وارتباطها بتحمل النباتات لنقص الرطوبة الأرضية تحت ظروف الحقل.

ونضيف في هذا المقام - إلى ما سبق بيانه من أسس لتحمل الجفاف - ما يلي :

١ - الحساسية لاحتراق الأوراق Leaf Firing:

تعد الشيخوخة السريعة للأوراق من الأعراض المعروفة للشد الرطوبي، وتدل على موت أنسجة الورقة بسبب ارتفاع حرارتها الناشء عن توقف النتج فيها، علماً 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 ٢٩ يوماً من آخر رية للحقل.

٢ - التفاف الأوراق Leaf Rolling:

يعد التفاف الأوراق من الأعراض المميزة للشد الرطوبي في النباتات، كما يعد وسيلة - من جانب النباتات - لتقليل فقد الرطوبة بالنتج. وقد لوحظ وجود اختلافات بين أصناف وسلالات الحبوب في مدى التفاف أوراقها تحت ظروف الجفاف، وارتباط تلك الاختلافات بظواهر أخرى فسيولوجية وثيقة الصلة بقدرة النباتات على تحمل الجفاف. ففي الأرز.. كان مردّ قلة التفاف الأوراق في بعض السلالات - تحت ظروف الجفاف - إلى تمتع تلك السلالات بقدر أكبر من التنظيم الأسموزي.

هذا.. بينما وجد في القمح، والсорج، وفي سلالات أخرى من الأرز أن انخفاض التفاف الأوراق فيها كان بسبب ارتفاع محتواها الرطوبي. ولا شك في أنه يمكن الاعتماد على خاصية تأخر ظهور حالة التفاف الأوراق عند نقص الرطوبة الأرضية كدليل على استمرار بقاء الخلايا النباتية ممتلئة ومنتفخة turgid تحت تلك الظروف. ويستفاد من تلك الخاصية - فعلاً - في برامج تربية الأرز والذرة والсорج لتحمل الجفاف.

٣ - درجة حرارة الأوراق :

ترتبط درجة حرارة الأوراق - تحت ظروف نقص الرطوبة الأرضية - ارتباطاً وثيقاً بمعدل النتح، الذي 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 صنفاً وسلالة من البطاطس - إلى وجود علاقة خطية بين ΔT (وهى الفرق بين درجة حرارة الهواء ودرجة حرارة النموات الخضرية أثناء النهار فى الأيام الصحوه)، والنقص فى ضغط بخار الماء Vapor Pressure Deficit - فى النباتات - فى حالات معاملات الري المختلفة؛ وبذا.. أمكنهم استخدام ΔT - بكفاءة - فى تقييم القدرة النسبية على تحمل ظروف الجفاف فى البطاطس.

كذلك فإن تقديرات ΔT - حتى عند توفر الرطوبة الأرضية - تفيد فى التقييم لتحمل الشد الرطوبى، فمثلاً.. وجد أن نسبة المحصول فى الحقول المروية إلى غير المروية. لأصناف مختلفة من الدخن اللؤلؤى كانت مرتبطة إيجابياً بتقديرات ΔT فى الحقول المروية. وفى القطن.. كانت السلالات ذات درجات الحرارة الأعلى للنموات الخضرية - فى القطع المروية - هى الأقوى نمواً فى القطع غير المروية. كما وجد فى الدخن والسورجم أن السلالات والأصناف ذات النموات الخضرية الأعلى حرارة فى ظروف توفر الرطوبة الأرضية كانت أقل حساسية للتغيرات فى ضغط بخار الماء، - تحت ظروف الجفاف - وأكثر محصولاً من الأقل حرارة (عن Stark وآخرين ١٩٩١).

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 هي المطلوبة عند الرغبة في توفير الرطوبة الأرضية لمراحل أخرى من النمو تكون أكثر حساسية للنقص الرطوبي.

وقد اتبعت طريقة تقدير درجة حرارة الأوراق في برامج التربية لتحمل الجفاف في كل من القمح، والذرة، وفول الصويا (عن Blum 1989).

٤ - كثافة ونشعب المجموع الجذري :

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

وقد أوضحت دراسة أجريت على ٢٥٠ تركيباً وراثياً من البطاطس وجود ارتباط معنوي بين القوة اللازمة لجذب النباتات من التربة وكل من: طول الجذور، والوزن الجاف للجذور التي تم جذبها، والتي تبقت في التربة، وطول النبات، وعدد السيقان، وكذلك مع عدد الدرناات الصغيرة المتكونة ووزنها في سبع سلالات كانت قد بدأت في تكوين الدرناات وقت إجراء الاختبار (عن Ekanayake & Midmore 1992).

٥ - الانتخاب لصفة المحصول :

يفيد الانتخاب لصفة المحصول العالي تحت ظروف الجفاف في تمييز الأصناف والسلالات المرغوب فيها مباشرة، إلا أن لذلك الاختبار عيوباً كبيرة، هي كما يلي:

١ - الحاجة إلى استمرار الاختبار إلى حين الانتهاء من حصاد المحصول؛ الأمر الذي يستنفذ كثيراً من الوقت والجهد.

٢ - يعتمد الاختبار على مجرد مقارنة السلالات ببعضها البعض في صفة الحصول. نظراً لأن السلالات ذات الإنتاجية العالية قد تستمر متميزة عن غيرها من السلالات تحت

ظروف الجفاف.. لذا فإن انتخابها ربما لا يكون معتمداً على قدرة حقيقية فى النبات على تحمل الجفاف.

٣ - كثيراً ما يؤدي هذا الاختبار إلى استبعاد سلالات جيدة تحمل صفات فسيولوجية تؤهلها لتحمل الجفاف، ولكن محصولها يكون منخفضاً؛ 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 يلي :

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 الذى 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 الشد الرطوبى فى مزارع الأنسجة بإضافة بعض المركبات التى تزيد الضغط الأسموزى لبيئة الزراعة، مثل البوليثلين 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 وانهايار جدرها الخلوية. تعرف هذه الظاهرة باسم Cytor-rhysis وهي تختلف عن ظاهرة البلزمة التي ينكمش فيها البروتوبلازم، بينما تبقى الجدر الخلوية في مكانها؛ بسبب دخول المركب المُحدث للبلزمة من خلال الجدر الخلوية إلى الفراغ الذي يفصلها عن الغشاء البلازمي الخارجى لبروتوبلازم الخلية.

ونظرا 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 الشد الرطوبى - الذى يحدثه البوليثيلين جليكول - حسب تركيبها الوراثى وقدرتها على تحمل تلك الظروف، ويكون تأثيرها مقصوراً على ما يحدثه الشد 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 ٣٠جم 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 الأولى قدرتها على تحمل الشد الرطوبى سريعاً بعد نقلها إلى مزارع خلت من البوليثيلين جليكول. ويحدث هذا التأقلم - بصورة خاصة - عند زيادة تركيز البوليثيلين جليكول تدريجياً فى البيئة المغذية من ١٥ إلى ٣٠جم/١٠٠مل (عن Hasegawa وآخرين ١٩٨٤).

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 التي تظهر تلك الصفة تتميز بنظم مختلفة لتحمل الجفاف؛ نظراً لنشأتها في ظروف بيئية متباينة. لذا.. فإن تهجين تلك السلالات - مجتمعة - قد يعطي الفرصة لظهور انحرافات وراثية أكثر تحملاً للجفاف من كل سلالة على حدة.

ومن الدراسات القليلة التي أجريت على وراثه الصفات ذات العلاقة بتحمل الجفاف في النباتات تبين ما يلي :

١ - كانت صفة انغلاق الثغور في القطن - تحت ظروف الشد الرطوبي - كمية، وظهر فيها تأثير كل من الإضافة والسيادة، وكانت درجة توريث الصفة منخفضة، ولم يكن للأُم أى تأثير في الصفة التي كانت سائدة تماماً تحت ظروف الشد الرطوبي العالى (عن Quisenberry ١٩٧٩).

٢ - كانت درجة توريث تراكم البرولين في فول الصويا - تحت ظروف الجفاف في المختبر - ٥٧٪ (عن Myeres وآخرين ١٩٨٦).

استئناس النباتات التي تتحمل الجفاف

استئناس الإنسان عدداً من النباتات البرية التي تتميز بقدرتها على تحمل الجفاف، بأن زرعها للاستفادة منها كغذاء له، أو لحيواناته الزراعية، أو لاستخلاص مركبات معينة منها. ومن أهم هذه النباتات ما يلي :

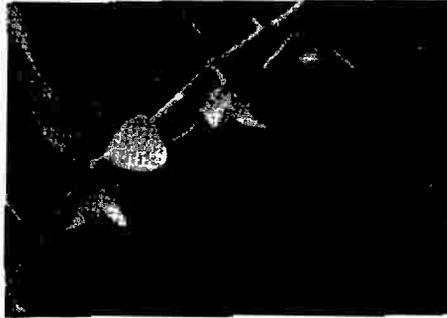
١ - شجرة الهوهوبا *Jojoba*:

اكتشفت شجرة الهوهوبا *Simmondsia chinensis* (شكل ٩ - ١) - التي تتميز بقدرتها العالية على تحمل ظروف الجفاف - في موطنها الأصلي في جنوب ولاية كاليفورنيا وولاية أريزونا الأمريكيتين. تحتوى بذور هذه الشجرة (شكلا ٩ - ٢ ، و ٩ - ٣) على زيت يجمع بين خصائص الدهن والشمع (يتكون كلياً تقريباً من إسترات الشمع السائلة)، ويعد بديلاً جيداً لزيت حيتان العنبر. يدخل هذا الزيت في صناعة عديد من مركبات تلطيف البشرة

لقدرته على النفاذ من مسام الجلد. وله خصائص جيدة في التشحيم تمكنه من مقاومة الحرارة والبرودة الزائده مع تغير طفيف في اللزوجة. وهو يستعمل كذلك في صناعات الأدوية، وكحامل لها، وخاصة تلك التي يتعين تناولها عن طريق الفم؛ نظراً لأن الإنزيمات الهاضمة لدى الإنسان لا يمكنها هضمه. ولزيت الهوهوبا استعمالات أخرى كثيرة كما في تحضير المواد المطهرة، والمنظفات، والعوامل المستحلبة، وعوامل التلوين، وشمع التلميع، والطبقات الواقية على علب المواد الغذائية المصنوعة من الورق.



شكل (٩ - ١) . نباتات الهوهوبا Jojoba.

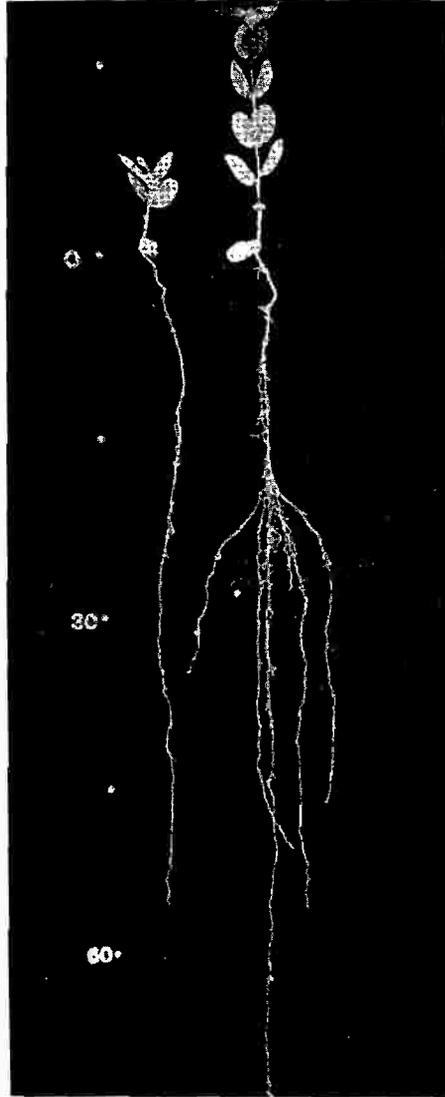


شكل (٩ - ٢) : ثمرة الهوهويا.



شكل (٩ - ٢) : بنور وزيت الهوهويا.

يرجع تحمل هذه الشجرة للجفاف إلى قدرة جذورها على التعمق إلى مسافة ١٠ - ٢٠ متراً في باطن الأرض (شكل ٩ - ٤)، ولكن يعيبها أنها لا تبدأ في الإثمار قبل مرور ٢ - ٦ سنوات على زراعتها. ويقابل ذلك أنها تبقى معمرة لمدة ١٠٠ - ٢٠٠ سنة.



شكل (٩ - ٤) : نباتات هوهويا بعمر ثلاثة شهور، وقد تعمقت جذورها كثيراً مقارنة بنموها الخضري.

تنتج شجرة الهوهوبا الواحدة نحو ٢ كجم من البذور سنوياً؛ أى بمعدل حوالى ١,٥ طناً للفدان فى بداية مرحلة إثمارها. والنبات وحيد الجنس ثنائى المسكن، مستديم الخضرة، أوراقه بيضاوية ومغطاة بطبقة رقيقة من الشمع. ويمكن التمييز بين الأشجار المذكرة والأشجار المؤنثة بعد الزراعة بنحو ١٨ - ٢٤ شهراً.

والتلقيح فى الهوهوبا خلطى بالهواء، ويكفى شجرة مذكرة واحدة لتلقيح من ١٠ - ١٢ شجرة مؤنثة (عن Arab World Agribusiness - المجلد الأول - العدد الرابع).

وقد اكتشفت طفرة من نبات الهوهوبا تحتوى ثمارها على أربعة مساكين، مقارنة بثلاثة مساكين فقط فى النباتات العادية، ووجد أن لهذه الطفرة تأثيراً كبيراً على متوسط عدد البذور التى تتكون بالثمرة. وفى النباتات العادية - التى توجد بثمارها ثلاثة مساكين - تحمل ٨٣٪ من الثمار بذرة واحدة، و١٦٪ تحمل بذرتين، و١٪ منها فقط تحمل ثلاثة بذور بكل ثمرة، بينما تتميز الطفرة ذات الأربعة مساكين بالثمار بأن ٤٢٪ من ثمارها تحمل بذرة واحدة، و٣٩٪ تحمل بذرتين، و١٩٪ تحمل ثلاث بذور بكل ثمرة.

هذا.. ويزرع نبات الهوهوبا حالياً فى مساحة تزيد على ١٦ ألف هكتار فى الولايات المتحدة مع مساحات أخرى كبيرة فى كل من أستراليا، والهند، وإسرائيل، والمكسيك، ودول أمريكا الجنوبية (Estilai & Hashemi ١٩٩٣).

٢ - الجوايال :

يعرف الجوايال بالاسم العلمى *Parthenium argentatum*، وهو نبات صحراوى شجيرى معمر (شكل ٩ - ٥) وموطنه فى شمال وسط المكسيك وجنوب غربى ولاية تكساس الأمريكية. ويعد الجوايال من النباتات المنتجة للمطاط (الذى يماثل فى نوعيته تماماً المنتج من شجرة المطاط (*Hevea brasiliensis*))، وسبق استخدامه فى الإنتاج التجارى للمطاط خلال الحرب العالمية الثانية.



شكل (٩ - ٥) : نمو جديد لنبات الجوايال بعد ٦٠ يوماً من حش النمو السابق إلى مستوى سطح التربة.

وقد توصل Estilai وآخرون (١٩٨٨) إلى سلالات من الجوايال ذات قدرة على إنتاج من ٨٠٠ - ٩٠٠ كجم من المطاط/ هكتار سنوياً، ويبلغ ذلك ضعف القدرة الإنتاجية للأصناف المزروعة من المحصول حالياً.

وفيما عدا طرز الجوايال الثنائية التضاعف التي تتكاثر جنسياً، فإن الجوال يتكاثر لا إخصابياً Apomictically.

ويرتبط إنتاج الجوايال للمطاط بالوزن الجاف للنباتات، ونموها الخضري الغزير، وقدرتها على سرعة استعادة نموها عقب قطعها عند سطح التربة (حشها)، وقد أمكن تحقيق تقدم في مجال الانتخاب لتحسين تلك الصفات (Thompson وآخرون ١٩٨٨).

ولمزيد من التفاصيل عن هذا المحصول وزراعته. يراجع Fangmeier وآخرون (١٩٨٤).

التقدم فى التربية لتحمل الجفاف

الطماطم

وجدت المقاومة للجفاف فى المصادر التالية من الجنس *Lycopersicon* :

١ - النوع البرى *L. pennellii* :

ينمو هذا النوع - برياً - فى مناطق شديدة الجفاف فى غربى بيرو، تنعدم فيها الأمطار - تقريباً - بينما تحصل النباتات على معظم احتياجاتها من الرطوبة مما يتكثف على سطح أوراقها من ندى.. علماً بأن الضباب يكون كثيفاً فى تلك المناطق. وتتميز النموات الخضرية لهذا النوع باحتياجاتها القليلة من الرطوبة، وقدرتها على الاحتفاظ بالماء فى أنسجتها؛ أما نموها الجذرى.. فهو ضعيف.

٢ - إحدى سلالات النوع *L. peruvianum* التى وجدت نامية فى وسط الصحراء بأمريكا الجنوبية.

٣ - إحدى سلالات النوع *L. chilense* التى تتميز بمجموعها الجذرى الكثيف المتعمق فى التربة (عن Rick ١٩٧٧).

درس Taylor وآخرون (١٩٨٢) إنبات البذور والنمو الأولى للبادرات - تحت ظروف الجفاف مع الحرارة المرتفعة، أو المعتدلة - فى كل من الطماطم والسلالات المقاومة للجفاف من النوعين البريين *L. chilense*، و *L. pennellii*، ووجدوا - على غير المتوقع - أن الأنواع البرية كانت أكثر حساسية للجفاف من الطماطم فى حرارة ٢٥م، بينما تساوت مع الطماطم فى الإنبات والنمو الأولى للبادرات - تحت ظروف الجفاف - عندما كانت درجة الحرارة ٣٠ أو ٣٥م.

ويستدل من الدراسات الوراثية على أن المقاومة للجفاف فى النوع *L. pennellii* صفة كمية يتحكم فيها عديد من العوامل الوراثية (عن Stevens ١٩٨٠). وقد لقح هذا النوع

مع الطماطم، وأمكن المحافظة على صفة قدرة الأوراق على الاحتفاظ بالماء فى أنسجتها بعد عدة تلقينات رجعية؛ مما يعنى إمكان الاستفادة من هذه الخاصية فى خفض الاحتياجات المائية للطماطم (عن Rick ١٩٨٠).

هذا... ويتجه بعض الباحثين إلى الاهتمام بالنمو الجذرى على أساس أنه يمكّن النبات من الاستفادة من الرطوبة التى توجد فى قطاع أكبر من التربة، وذُكرت - فى هذا المجال - طفرة الجذر القطنى Cottony root، التى اكتشفت أثناء تقييم عدد من سلالات الطماطم للكفاءة العالية فى امتصاص عنصر الفوسفور. وقد وجدت هذه الطفرة فى السلالة P.I.121665، وتميزت باحتوائها على عدد كبير جداً من الشعيرات الجذرية، فضلاً على كفاءتها العالية فى امتصاص عنصر الفوسفور. وقد جد Hochmuth وآخرون (١٩٨٥) أن هذه الصفة يتحكم فيها جين واحد متنح أعطى الرمز cri.

ويذكر Zobel (١٩٨٦) عدة طفرات تتحكم فى النمو الجذرى لنبات الطماطم، منها ما

يلى:

١ - الطفرة المتنحية dgt، وهى غير قادرة على إنتاج جذور جانبية.

٢ - الطفرة المتنحية ro، وهى غير قادرة على إنتاج جذور عرضية.

وقد وجد أن النبات الأصيل المتنحى فى الطفرتين (dgt dgt ro ro) - وهو الذى يفترض أن يكون خالياً من أية جذور غير الجذر الأولى - ينمو به عدد يصل إلى ١٢ جذراً من السوقة الجنينية السفلى والجزء العلوى من الجذر الأولى. كما أن المجموع الجذرى للنبات dgt dgt يكون طبيعياً إذا طعم عليه نبات - Dgt.

٣ - الطفرة المتنحية brt (نسبة إلى bushy root)، التى يظهر بها عدد كبير من الجنور من الجزء القاعدى للسوقة الجنينية السفلى ومن الجذر الرئيسى؛ أما نموها الخضرى فهو صغير وضعيف. وقد وجد أن هذا الشكل المظهرى يتكون نتيجة لتراكم النشا فى قاعدة الساق والجذر. وقد تبين أن تطعيم الطفرة brt brt على أصل طبيعى يجعل النمو الخضرى للطعم طبيعياً، بينما يؤدى تطعيم النبات الطبيعى على الطفرة إلى جعل النمو الخضرى للطعم طفرياً.

٤ - طفرة الجذر المتقزم dwarf root التى تجعل النمو الجذرى متقزماً، دون أن يكون لها أى تأثير فى النمو الخضرى. ويمكن أن تفيد هذه الطفرة فى حالة الري بالتنقيط، وعند الزراعة بنظام تقنية الغشاء المغذى Nutrient Film Technique.

البطاطس

تعد البطاطس من المحاصيل الحساسة للجفاف؛ بسبب عدم تعمق نموها الجذرى. وقد أوضحت دراسات Ekanayake & Midmore (١٩٩٢) أن القوة اللازمة لجذب النباتات من التربة ترتبط بطول الجذور ووزنها الجاف ($r = 0.569$) تحت ظروف الجفاف المتوسط الشدة. كما وجد أن صفة تحمل الجفاف (معبراً عنها بالإنتاجية العالية وبالقوة الكبيرة التى تلزم لجذب النباتات من التربة تحت ظروف نقص الرطوبة الأرضية) فى السلالة MS - 35. 22.R كانت أفضل مما فى صنف المقارنة العالى المحصول LT-7، بينما وجدت درجات متوسطة من تحمل الجفاف فى السلالات Br - 63. 15، وCruza 27، و Haille، وMEX-21.

ثانياً: تحمل زيادة الرطوبة الأرضية (ظروف الغدق)

أضرار زيادة الرطوبة الأرضية

يؤدى غدق التربة (تشبعها بالرطوبة لفترات طويلة) إلى نقص النمو النباتى الجذرى والقمى، ونقص إنتاج المادة الجافة، وضعف المحصول. ويرجع ذلك إلى سرعة نفاذ الأوكسجين الموجود فى التربة (سواء منه المحتجز ضمن الهواء فى المسافات الضيقة بين حبيبات التربة أو الذائب فى الماء)؛ بسبب تنفس جذور النباتات وكائنات التربة الدقيقة.

ونظراً لصعوبة انتشار أوكسجين الهواء الجوى فى الأراضى الغدقة؛ لذا.. فإن تجديد أوكسجين التربة - فى هذه الظروف - لا يتم بالكفاءة اللازمة. ويترتب على ذلك إجبار الجذور على أن تتحول من التنفس الهوائى إلى التنفس اللاهوائى؛ الأمر الذى يؤدي إلى اختلال النشاط الأيضى، ونقص إنتاج الـATP، مع تراكم نواتج التنفس اللاهوائى السامة، وسرعة استهلاك المركبات العضوية.

ويؤدى نقص الطاقة الميسرة للجنور إلى نقص امتصاص الماء والعناصر الغذائية وانتقالها في النبات. كما يؤثر اختلال النشاط الأيضى في الجنور - سلبياً - على التوازن الهرمونى فى النمو القمى، وعلى تمثيل الجبريلينات والسيتوكينينات وانتقالها فى الجنور. كذلك يزيد تركيز الأوكسين فى سيقان النباتات؛ نتيجة لعدم انتقاله إلى الجنور، أو بسبب تثبيط نشاط إنزيم IAA-oxidase فى السيقان.

ولعل من أبرز التغيرات الهرمونية - التى تحدث فى النباتات تحت ظروف الغدق - الزيادة الكبيرة فى تركيز الإثيلين. وقد تبين أن تركيز مركب 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid (يكتب اختصاراً: ACC) يزيد فى الطماطم تحت ظروف الغدق، وهو الذى يتحول فى النباتات إلى إثيلين، بينما يقل أو يثبط تحوله إلى إثيلين فى الظروف الهوائية. لذا... يعتقد أنه يتراكم فى الجنور تحت ظروف الغدق، ثم ينقل إلى النموات الخضرية (التي يتوفر لها الأوكسين)، ليتحول فيها إلى إثيلين. وبعد الإثيلين هو المسئول عن اتجاه أعناق الأوراق إلى أسفل Epinasty تحت ظروف الغدق.

كذلك يؤدى التنفس اللاهوائى إلى زيادة تركيز بعض العناصر - مثل الحديد والمنجنيز - إلى مستويات سامة (بسبب خفض التنفس اللاهوائى لـ pH التربة)، وتراكم بعض الأحماض العضوية (مثل حامض الخليك، والبروبيونيك، والبيوتريك)، والمركبات الفيئولية (مثل para - hydroxybenzoic، وpara - cumaric)، والغازات (مثل ثانى أكسيد الكربون، والإثيلين، والميثان، وكبريتيد الأيدروجين) إلى مستويات ضارة بالنمو النباتى.

ويؤدى التنفس اللاهوائى إلى عدم توفر الطاقة اللازمة لاستمرار بقاء الأغشية الخلية بصورة طبيعية؛ الأمر الذى يفقدها بعض خصائصها الهامة للنبات.

وتنشط فى الأراضى الغدقة عمليات تحول الأزوت العضوى (الموجود فى المادة العضوية والذى يعتمد عليه النبات كمصدر للنيتروجين) إلى الصورة الغازية، فيما يعرف بالـ denitrification، كما تغسل وتفقد النترات من التربة بسبب كثرة محتواها الرطوبى؛ ويترتب على ذلك افتقار النباتات إلى النيتروجين وظهور أعراض نقصه (عن Krizek 1979).

خصائص النباتات التي تتحمل النمو في الغدقة

من أهم الخصائص التي تتميز بها النباتات التي يمكنها النمو في ظروف نقص الأوكسجين في الأراضي الغدقة ما يلي :

١ - زيادة المسافات البينية في نسيج القشرة، لتكون بمثابة قنوات بامتداد الجذور؛ تسمح بمرور الغازات بينها وبين النموات الخضرية للنبات. وتعرف الخلايا البرانشيمية التي توجد في المسارات الهوائية باسم Aerenchyma. تظهر تلك المسافات الهوائية - بوضوح - في الأرز، والسراخس، وعديد من النباتات المائية، كما تظهر في النباتات التي تتحمل الغدق من القمح، والشعير، والذرة، ودوار الشمس، والطماطم. وفي كثير من الحالات... توفر هذه القنوات الهوائية كل احتياجات الجذور من الأوكسجين، بالإضافة إلى بعض احتياجات الكائنات الدقيقة - التي تعيش حول الجذور - من الغاز.

ويعتقد أن نسيج الـ Aerenchyma (الخلايا البرانشيمية المحيطة بالمسارات والفراغات الهوائية الكبيرة في القشرة) يتكون عند انهيار بعض خلايا القشرة؛ بسبب عدم كفاية الطاقة التي تصل إليها تحت ظروف التنفس اللاهوائي. كما اقترح أن الإثيلين - الذي يتراكم في الظروف اللاهوائية - يؤدي إلى زيادة نشاط إنزيم السليوليز Cellulase؛ الذي يؤدي - بدوره - إلى تفكك الخلايا عن بعضها وظهور الفجوات الهوائية.

٢ - تكوين جذور عرضية قريبة من سطح التربة؛ حيث يقل النقص في الأوكسجين، أو يكون تعويض النقص الذي يحدث في الغاز سريعاً. يحدث ذلك في عديد من النباتات؛ منها الطماطم ودوار الشمس.

٣ - اللجوء إلى بدائل لمسارات التحويلات الكيميائية الحيوية - الخاصة بالتنفس - يقل فيها إنتاج الكحول الإيثيلي. ومن أمثلة هذه البدائل تكوين الأحماض العضوية؛ مثل المالك، والشيكيميك Shikimic.

٤ - زيادة كفاءة النباتات - مقارنة بالنباتات الحساسة للأراضي الغدقة - في الاستفادة من النترات كمستقبل للإلكترونات (بدلاً من الأوكسجين) في حالات الغياب الجزئي

للأوكسجين؛ حيث يلاحظ زيادة واضحة في نشاط إنزيم nitrate reductase في جنود وأوراق النباتات التي تتحمل الأراضي الغدقة خلال فترات تشبع التربة بالرطوبة.

٥ - كذلك تزيد كفاءة النباتات التي تتحمل الأراضي الغدقة في تمثيل الأحماض الأمينية تحت هذه الظروف؛ الأمر الذي يسمح بإعادة أكسدة الـ $NADH_2$ تحت ظروف غياب الأوكسجين (عن Krizek ١٩٧٩).

طرق التقييم لتحمل الأراضي الغدقة

يعد إجراء التقييم تحت ظروف تشبع التربة بالماء لفترات طويلة هو الطريقة الوحيدة المؤكدة للتعرف على مدى تحمل النباتات لغدق التربة، إلا أن هذه الطريقة تتطلب كثيراً من الوقت والجهد. ويعد البديل لذلك هو إما إجراء التقييم في مزارع مائية تنقصها التهوية الجيدة للمحاصيل المغذية، وإما بالاعتماد على تقدير أي من الخصائص التشريحية أو الفسيولوجية للنباتات التي تتحمل ظروف الغدق، والتي سبقت مناقشتها.

وقد توافقت نتائج التقييم في المزارع المائية مع نتائج التقييم الحقل في كل من: الطماطم، والشعير، ولفيت الزيت، ولكن نباتات البسلة كانت أكثر تحملاً لظروف الأكسجين - في المزارع المائية - منها في الحقول الغدقة.

الاختلافات الوراثية في تحمل غدق التربة في المحاصيل الزراعية

تختلف الأنواع المحصولية كثيراً في مدى تحملها لظروف غدق التربة، كما يلي:

محاصيل تتحمل غدق التربة	محاصيل متوسطة التحمل	محاصيل حساسة للغدق
نوار الشمس	البرقوق	الطماطم
الذرة		الشعير
التفاح		الخوخ
الكمثرى		المشمش

ولكن ما يهمنا فى هذا المقام هى الاختلافات الوراثية بين أصناف وسلالات النوع الواحد فى تحملها لظروف الغدق. فمثلاً.. وجد أن صنف القمح Pato يتحمل غدق التربة بدرجة أكبر من الصنف Inia، وكلاهما من الأصناف المكسيكية القصيرة العالية المحصول. ووجدت اختلافات مماثلة فى فول الصويا؛ حيث لم يتأثر المحصول فى الصنف Lee عندما غمرت التربة بالماء لمدة أسبوع واحد خلال مرحلة التهيئة للإزهار، ونقص محصوله بمقدار ٦ ، و ١٨٪ عندما استمر غمر التربة بالماء لمدة أسبوعين، أو ثلاثة أسابيع على التوالى، مقارنة بنقص قدره ٨ ، و ٢٨ ، و ٥٩٪ فى محصول الصنف الحساس Dorman عندما غمرت التربة بالماء - خلال نفس مرحلة النمو النباتى - لمدة أسبوع واحد، وأسبوعين، وثلاثة أسابيع، على التوالى.

ونقدم مزيداً من التفاصيل عن الاختلافات الوراثية لتحمل غدق التربة فى كل من الأرز، والطماطم، والفاصوليا ؛ وذلك من خلال مناقشتنا للموضوع التالى.

التقدم فى التربية لتحمل ظروف غدق التربة

١ - الأرز الطافى Floating Rice :

يزرع الأرز الطافى فى المناطق التى تغمر فيها الأمطار التربة بالماء لارتفاع ٢ - ٣ أمتار لمدة ٣ - ٤ شهور من كل عام. وتبلغ المساحة المزروعة به فى العالم أكثر من ٥ مليون هكتار سنوياً. وفى ببنجلادش.. يزرع صنف الأرز الطافى Rayada فى مناطق يصل فيها ارتفاع الماء إلى مسافة ١٢ - ٢٠ متراً؛ حيث يزيد طول النبات - تحت هذه الظروف - بمعدل ٣٠ سم يومياً.

ويجب أن تتوفر عدة صفات فى سلالات الأرز الطافى لكى تنجح زراعتها، كما يلى:

- أ - تزرع بنور هذه السلالات نثراً فى الأرض المستديمة مباشرة، ولا تشتل؛ ولذا.. يتعين أن تكون قادرة على تحمل ظروف الجفاف فى المراحل الأولى لنموها.
- ب - يحدث الفيضان بعد ذلك؛ نتيجة لتساقط الأمطار بغزارة شديدة إلى درجة أن النمو

النباتى لا يمكنه مجازاة الارتفاع اليومى فى منسوب المياه؛ الأمر الذى يعنى بقاء النباتات مغمورة بالماء لعدة أيام؛ ولذا.. يتعين أن تكون النباتات قادرة على تحمل ظروف الغمر بالماء أيضاً.

جـ- كما يحدث أن ينخفض منسوب المياه بسرعة عقب انحسار الفيضان؛ ولذا.. يجب أن تكون السيقان الطويلة قادرة على الانحناء؛ بحيث تبقى الأوراق الثلاث العلوية أعلى مستوى الماء؛ لتجنب تحلل الأوراق، وتغذية الأسماك على نورة النبات.

تعد جميع أصناف الأرز الطافى قليلة المحصول وحساسة للفترة الضوئية، ولكن أمكن إنتاج عددا من السلالات غير الحساسة بالتربية.

هذا.. وتورث جميع الصفات التى تلزم لإنتاج أرز طافى غير حساس للفترة الضوئية مستقلة؛ مما يسهل كثيراً من مهمة المربي (عن Frey ١٩٨١).

٢ - الطماطم:

تتوفر القدرة على تحمل الرطوبة الأرضية العالية فى عدد من أصناف وسلالات الطماطم؛ منها: السلالة LA 1421 (Rebigan وآخرون ١٩٧٧)، والصنف VF 134؛ وفى تجربة أجريت فى نيوزيلندا - لتقييم بعض أصناف الطماطم - هطلت أمطار غزيرة بلغت ٥٧ سنتيمتراً فى يوم واحد، وأدت إلى القضاء على جميع الأصناف فيما عدا الصنف VF 134 (W.L. Sims اتصال شخصى).

وقد أجريت دراسة موسعة على التقييم لتحمل الرطوبة الأرضية العالية فى المعهد الآسيوى لبحوث وتطوير الخضر، قام بها Kuo وآخرون (١٩٨٢). تضمنت الدراسة ٤٦٣٠ صنفاً وسلالة من الجنس *Lycopersicon*. ووجد الباحثون أن ثمانى سلالات منها فقط - أى أقل من ٢,٠٪ من العدد الكلى - أظهرت قدرة على تحمل فترات قصيرة من الإغراق بالماء Flooding المصاحب بارتفاع فى درجة الحرارة، وكانت أفضل السلالات هى L-123. وبالرغم من ذلك.. فقد كانت هذه السلالة أكثر حساسية للإغراق من سبعة أنواع أخرى من الخضر قورنت بها تحت نفس الظروف. وفى الولايات المتحدة.. وجدت المقاومة العالية

للإغراق بالماء (لمدة خمسة أيام) في سلالة الطماطم (McNamara Mitchell) P.I. 406966 (١٩٨٩).

يؤدي تعرض نباتات الطماطم للإغراق بالماء إلى ظهور سلسلة من الأعراض التي يمكن التنبؤ بها؛ وهي: انحناء اتصال الأوراق إلى أسفل Leaf epinasty، وانغلاق الثغور، وضعف النمو الخضري في خلال الـ ٢٤ ساعة الأولى. ثم تظهر أعراض الاصفرار Chlorosis، وسقوط الأوراق الكبيرة بعد ٧٢ - ٩٦ ساعة من بداية التعرض للغرق. وتظهر الجذور العرضية على الأجزاء القاعدية من الساق - عادة - بعد ٢٤ ساعة أخرى. وتلعب القدرة على تكوين هذه الجذور العرضية دوراً كبيراً في القدرة على تحمل الإغراق. ويتناسب مقدار النقص المشاهدة في الوزن الجاف للنبات، ومساحة الأوراق والمحصول - عكسياً - مع قدرة النبات على تكوين الجذور العرضية.

وقد وجد Poysa وآخرون (١٩٨٧) أن هذه الجذور العرضية شكلت أكثر من ٥٠٪ من النمو الجذري في النباتات التي تعرضت لظروف الإغراق بالماء بصورة مستمرة، بينما كان نموها محدوداً في النباتات التي تعرضت لظروف الإغراق بصورة منقطعة. وقد اقترح McNamara & Mitchell (١٩٨٩) أن المقاومة للإغراق بالماء ربما يكون مردها إلى احتياج جذور السلالات المقاومة إلى كميات أقل من الأكسجين لتنفسها، وقدرتها على التخلص من المركبات السامة التي تتكون أثناء تعرضها للإغراق.

وفي دراسة لاحقة (McNamara & Mitchell ١٩٩٠).. وجد أن سلالة الطماطم المقاومة للإغراق P.I. 406966 كونت جذوراً عرضية كثيرة خلال خمسة أيام من معاملة التعرض للإغراق مقارنة بالسلالة P.I. 128644 من *L. peruvianum* var. *dentatum* غير المقاومة التي كونت جذوراً عرضية قليلة، كما ازدادت مسامية السويقة الجنينية السفلى في السلالة المقاومة للإغراق بنسبة ٣ - ٦٪، و٨٪ بعد ٣٦، و٧٢ ساعة من التعرض للإغراق بالماء على التوالي، بينما لم تتأثر المسامية في السلالة غير المقاومة.

وعلى صعيد آخر.. وجد Kuo & Chen (١٩٨٠) تماثلاً كبيراً بين تأثير كل من معاملة الإغراق بالماء Flooding، والمعاملة بالإيثيفون عن طريق ماء الري على نباتات الطماطم

فكلاهما أدى - في عدد من الأصناف - إلى ضعف نمو الساق، واصفرار الأوراق وميلها لأسفل، ونمو الجذور الجانبية. وقد كانت أكثر السلالات تحملاً للإغراق - وهي L 123 - أقلها في تراكم الحامض الأميني برولين Proline بها تحت هذه الظروف. هذا.. علماً بأن مستوى البرولين في النبات يتحدد بمدى النقص في مستوى الأكسجين في التربة أثناء التعرض للإغراق؛ فكلما ازداد النقص في الأكسجين.. ازداد تراكم البرولين في أنسجة النبات. وقد أدى ذلك إلى اعتقاد الباحثين أن مقاومة السلالة L 123 للإغراق مردها - جزئياً - إلى قدرتها على نقل الأكسجين من النموات الهوائية إلى الجذور.

٣ - الفاصوليا:

استخدم Nelson وآخرون (١٩٨٣) الطرق التالية لتقدير قدرة نباتات الفاصوليا على تحمل النمو في الأراضي الغدقة التي تزيد فيها الرطوبة الأرضية لفترات طويلة.

أ - تقدير معدل تنفس الجذور تحت ظروف الرطوبة العالية بطريقة Triphenyl Tetrazoli- um Chloride Reductin Method (اختصاراً TTC).

ب - تقدير غير مباشر لمدى تلف الأغشية الخلوية لجذر الخلايا - حال تعرض الجذور للرطوبة العالية - بطريقة التوصيل الكهربائي Electrical Conductivity.

ج - تقدير مدى فقد النباتات للرطوبة بقياس الجهد المائي Water Potential بأنسجة الخشب في الحزم الوعائية؛ بطريقة الـ Pressure Chamber (اختصاراً PC).

د - تقدير عيني يعتمد على المظهر الخارجى.

وقد أظهرت نتائج الدراسة توافقاً بين مختلف الطرق، لدى تطبيقها على ثلاثة تراكيب وراثية تختلف في مدى قدرتها على تحمل النمو في الأراضي الغدقة. وقد تطلبت طريقتا الـ TTC والتوصيل الكهربائي وقتاً طويلاً لإجرائهما، وأعطت أكثر النتائج تبايناً، بينما كانت نتائج اختبار الـ PC مرتبطة بشدة ($r = 0.85$) بالتقدير العيني. وكانت أكثر السلالات قدرة على تحمل الرطوبة العالية - في الدراسة - هي PO 74 .