المتكون فى الظلام؛ حيث يصبح حامض الماليك هو مصدر الكربون لتمثيل غاز ثانى أكسيد الكربون فى عملية البناء الضوئى.

كذلك يتميز الـ CAM بأن الثغور تفتح ليلاً وتغلق نهارًا، وبذا .. فإن غاز ثانى أكسيد الكربون الخارجى يخزن فى حامض الماليك ليلاً، ثم يستعمل فى البناء الضوئى فى النباتات ذات المسار C_3 خلال النهار التالى.

وأخيرًا .. فإن النباتات التى يحدث فيها الـ CAM تتميز أيضًا بكونها عصيرية، وباحتواء أوراقها وسيقانها على عدة طبقات من الهيبودرمز hypoderms التى تحيط بخلايا برانشيمية كبيرة تحتوى على بلاستيدات خضراء، ويوجد فيها فجوات كبيرة لخزن الماء، وكمية صغيرة من السيتوبلازم المحيط بتلك الفجوات. ويعتقد أن الـ CAM يحدث فى هذه الخلايا، وأن الفجوات الكبيرة التى توجد بها هى لتخزين حامض الماليك.

ونظرًا لانغلاق الثغور أثناء النهار فى النباتات اتى يحدث فيها الـ CAM .. فإن حصة النتح Transpiration Ration (وهى نسبة وزن الماء المفقود بالنتح إلى وزن الكربون المكتسب بالبناء الضوئى) تكون منخفضة فيها؛ حيث تتراوح من ٤٠–٧٢، مقارنة بنحو ١٠٠–٣٠٠ فى النباتات ذات المسار C_4، وأكثر من ٥٠٠ فى النباتات ذات المسار C_3 التى لا يحدث فيها الـ CAM.

البناء الضوئى ذو المسار C_4

للمسار البنائى C_4 مميزات خاصة فى ظروف الحرارة العالية والجفاف — مقارنة بالمسار C_3 — فهو يفيد فى تركيز غاز ثانى أكسيد الكربون فى خلايا الحزم؛ الأمر الذى يسمح باستمرار دورة كالفن Calvin Cycle فى ظروف أفضل بالنسبة لتركيز غاز ثانى أكسيد الكربون المُحَدِّد لمعدل البناء الضوئى أثناء ارتفاع درجات الحرارة.

وبرغم أن هذه الخاصية التى توجد فى النباتات الـ C_4 تزداد أهميتها للنبات مع ارتفاع درجة الحرارة — وخاصة عندما يكون هذا الارتفاع مصاحبًا بزيادة فى شدة

الإضاءة — إلاّ أنه تقل أهميتها فى الحرارة المنخفضة، وتنعدم تمامًا فى الإضاءة الضعيفة. ومع ذلك فلا تعرف أية مساوئ للمسار الأيضى C_4.

ويعرف المسار الأيضى C_4 فى عديد من العائلات النباتية، كما يوجد كلا المساريين — الـ C_3 والـ C_4 — فى عدد من الأجناس، مثل الجنس *Atriplex*. وبالتهجين بين نوعين تابعين له، هما: *A. rosa* ذو المسار C_4، و *A. triangularis* ذو المسار C_3 كان الجيل الأول وسطًا بينهما فيما يتعلق بخصائص ونشاط الإنزيمات المسئولة عن البناء الضوئى. وبرغم أن عدد الجينات التى تتحكم فى كل مكون من مكونات المسار البنائى قليل، إلاّ أن الصفة نفسها تبدو كمية ومعقدة.

التباين فى ثبات إنزيم RuBPcase فى الحرارة العالية

إن الإنزيم الرئيسى فى عملية البناء الضوئى فى النباتات ذات المسار C_3 هو ribulose bisphosphate carboxylase (اختصارًا: RuBPcase)، وهو إنزيم حساس للحرارة العالية. وتوضح الدراسات التى أجريت فى هذا الشأن وجود اختلافات وراثية فى مدى ثبات هذا الإنزيم بين الأصناف التى تختلف فى مدى تحملها للحرارة العالية.

فمثلاً .. تعقد ثمار صنف الطماطم سالادت Saladette فى الحرارة العالية نسبيًّا، بينما لا يحدث ذلك فى الصنف الحساس روما Roma، وقد أرجع ذلك — جزئيًّا — إلى اختلاف الصنفين فى مدى تأثر البناء الضوئى فيهما بالحرارة العالية، حيث كان الصنف سالادت أقل تأثرًا. وبمقارنة نشاط إنزيم RuBPcase فيهما .. وجد أن تعريض الإنزيم خارج النبات *in vitro* لحرارة ٥٠°م لمدة ساعة خفض نشاطه بمقدار ٧٥٪ فى الصنف روما، بينما لم يكن للمعاملة أية تأثيرات على نشاطه فى الصنف سالادت.

التباين فى كفاءة انتقال الغذاء المجهز إلى الأعضاء النباتية الأكثر تأثرًا بالحرارة العالية

تلعب القدرة على نقل الغذاء المجهز — بكفاءة عالية — تحت ظروف الحرارة العالية

دورًا هامًّا فى النباتات التى تزرع لأجل ثمارها أو بذورها. فمن المعروف أن سقوط الأزهار والثمار الحديثة العقد يعد أمرًا شائع الحدوث فى درجات الحرارة العالية، وتلزم زيادة كفاءة انتقال الغذاء من أماكن تصنيعه بالأوراق إلى تلك الأعضاء النباتية لتجنب سقوطها؛ نظرًا لزيادة معدل التنفس؛ ومن ثم زيادة استهلاك المواد الكربوهيدراتية أثناء ارتفاع درجة الحرارة.

ولقد وجد أن صنف الطماطم سالاديت — الأكثر قدرة على العقد فى الحرارة العالية عن الصنف الحساس روما — أكثر كفاءة فى نقل الغذاء المجهز من الأوراق إلى الأزهار والثمار الحديثة العقد أثناء ارتفاع درجة الحرارة. وتتوفر أدلة على أن هذا التحسن فى كفاءة انتقال الغذاء المجهز فى الصنف سالاديت مرده إلى زيادة سرعة تحلل السكروز المتوفر بأوراقه إلى فركتوز وجلوكوز، حيث ارتبط معدل انتقال المواد الكربوهيدراتية بقوة بنسبة السكروز: الفركتوز والجلوكوز. كذلك نقص محتوى الأوراق من النشا — فى هذا الصنف — بسرعة كبيرة فى الحرارة العالية مقارنة بالصنف روما؛ مما يدل على أن الغذاء المجهز ينتقل — فى الصنف سالاديت — بمعدلات عالية من أماكن تصنيعه إلى حيث تحتاج إليه الأزهار والثمار الحديثة العقد خلال فترات ارتفاع درجات الحرارة.

ويرتبط بهذا الأمر — كذلك — ما وجد من بطء تكوّن الكالوس فى الأنابيب الغربالية للصنف سالاديت — خلال فترات ارتفاع الحرارة — مقارنة بما يحدث فى الصنف روما الحساس للحرارة.

التباين فى استجابة إنزيم Nitrate Reductase للحرارة العالية

أوضحت دراسة أجريت على ثلاث سلالات من الذرة مرباة تربية داخلية وحساسة للحرارة العالية، وثلاث أخرى أكثر تحملاً للحرارة وجود اختلافات بينها فى نشاط كل من إنزيمى Nitrate Reductase، و Nitrite Reductase، حيث لم يثبط نشاط إنزيم الـ Nitrate Reductase فى السلالات المتحملة للحرارة، وفى إحدى السلالات الحساسة — لدى تعريضها لحرارة ٤٠-٤٥°م — مقارنة بالسلالتين الحساستين الأخريين (عن Stevens ١٩٨١).

تمثيل بروتينات الصدمة الحرارية

إن الاستجابة للصدمة الحرارية هى تفاعل يسببه تعرض نسيج من كائن حى أو خلايا لشدٍّ مفاجئ، ويعَبَّر عنه بتعبير عابر فى بروتينات الصدمة الحرارية heat-shock proteins (اختصارًا: HSPs). ويعد التركيب الأولى لهذا البروتين ثابتًا فى كائنات متباينة من البكتيريا ووحيدات الخلية حتى النباتات والحيوانات. ولذا .. يُعتقد بعلاقتها الوثيقة بحماية الكائنات الحية من الشدِّ الحرارى.

ويعتمد حث إنتاج الـ HSPs على الحرارة التى ينمو عليها الكائن الحىّ بصورة طبيعية. وفى النباتات الراقية تستحث الـ HSPs — بصورة عامة — بالتعرض لحرارة ٣٨–٤٠°م لمدة قصيرة. وتتواجد الـ HSPs بأحجام جزيئية متباينة، وجميعها تتميز بارتباطها ببروتينات غير ثابتة التركيب البنائى. وتلعب تلك البروتينات أدورًا فسيولوجية هامة كموجهات chaperons جزيئية. وبالإضافة لوظائفها فى طىّ البروتينات بعد التعبير عنها مباشرة، وتحويل البروتينات إلى تراكيب مناسبة للانتقال عبر الأغشية البروتوبلازمية، فإنها تمنع تكتل البروتينات المدنترة، وتحفز إعادة جزيئات البروتينات المتكتلة إلى طبيعتها. ولهذه الوظائف للـ HSPs علاقة وثيقة بالمقاومة للحرارة وأنواع أخرى متباينة من حالات الشدِّ البيئى.

تقسم الـ HSPs إلى خمس فئات على أساس اختلافها فى الوزن الجزيئى، وهى HSP100، و HSP 90، و HSP 70، و HSP 60، و الـ HSPs ذات الوزن الجزيئى الصغير sm HSP، وهى تتواجد فى كل من السيتوبلازم وعضيات الخلية مثل النواة، والميتوكوندريات، والبلاستيدات الخضراء، والشبكة الإندوبلازمية.

وتعد الـ HSPs ذات الوزن الجزيئى المنخفض (١٥–٣٠ كيلو دالتون kDa) أكثرها تنوعًا. فمثلاً .. يعمل الـ HSP 18.1 فى البسلة (وهو سيتوبلازمى من class 1 sm HSP) على منع تكتل البروتينات التى تكون مدنترة بفعل الحرارة، وإعادة تنشيطها.

ويتميز الـ HSP 70 بثبات تركيبه الأولى عبر عديد من أنواع الكائنات الحية، وهو

يعمل كموجه جزيئى؛ فيعطل تفاعل جزيئات البروتينات فيها وفيما بينها؛ فهو — مثلاً — يُسهِّل انتقالها عبر الغشائ البروتوبلازمى، ويربطها بالشبكة الإندوبلازمية، ويمنع تكتل البروتينات المدنترة. وجميع هذه الوظائف تعتمد على الـ ATP. ويعتقد كذلك أن للـ HSP 100، و HSP 90 وظائف مماثلة كموجهات جزيئية، ولكن لا توجد دلائل قوية على ارتباطها بالشدِّ الحرارى فى النباتات.

وإلى جانب الصدمة الحرارية، فإنه تعرف HSPs يُستحث إنتاجها بفعل الشدِّ الأسموزى والملحى، وشد نقص الأكسجين، وبتأثير مركبات الزرنيخ ومركبات كيميائية أخرى، وبفعل هرمونات نباتية مثل حامض الأبسيسك والإثيلين. ويكون لتلك البروتينات دورًا — فى تلك الحالات — فى منع دنترة البروتين، وإعادته إلى طبيعته؛ ومن ثم زيادة تحمل بعض حالات الشدِّ مثل شدِّ الملوحة وشدِّ الجفاف (Iba ٢٠٠٢).

ولقد أمكن التعرف فى الجزر على جين يشفر لتمثيل بروتين الصدمة الحرارية HSP 17.7، الذى يلعب دورًا هامًّا فى قدرة خلايا ونباتات الجزر على تحمل الشدِّ الحرارى (عن Malik وآخرين ١٩٩٩).

أهمية ثبات الأغشية البروتوبلازمية

يُستدل من عدة دراسات على وجود علاقة بين ثبات الأغشية البروتوبلازمية فى الحرارة العالية — كما يستدل عليها من قياسات التسرب الأيونى من الأقراص الورقية — وتُبين القدرة على تحمل الحرارة العالية. ثبت ذلك فى عديد من المحاصيل، منها — على سبيل المثال — القمح، والذرة الرفيعة، والطماطم، وفول الصويا، والفاصوليا، والبطاطس (عن Hall ١٩٩٢).

ويرتبط ثبات الأغشية البروتوبلازمية بمدى سيولتها. ويتحدد مدى سيولة تلك الأغشية (membrane fluidity) بكل من التركيب الدهنى للغشاء، ودرجة تشبع دهون الغشاء، ودرجة الحرارة. وتعد التغيرات التى تحدثها الحرارة فى سيولة الأغشية أحد

النواتج الفورية لحالات الشدّ الحرارى، وقد تشكل موقعًا لتلقى تأثيرات الشدّ. ويستدل على أهمية سيولة الأغشية البلازمية فى تحمل الشدّ الحرارى من عدد من الدراسات. فمثلاً .. وجدت فى فول الصويا طفرة تتسبب فى نقص فى عدم تشبع الأحماض الدهنية، وكانت متحملة بقوة لشدّ الحرارة العالية. أما فى شدّ البرودة فيبدو أن الزيادة فى درجة عدم تشبع الأحماض الدهنية تعد عاملاً حاسمًا لقيام الأغشية بوظيفتها بكفاءة تحت تلك الظروف (Sung وآخرون ٢٠٠٣).

أهمية كالسيوم العصير الخلوى

يزداد تركيز الكالسيوم الموجود فى العصارة الخلوية cytosolic Ca^{2+} بحدة لدى حدوث انخفاض أو ارتفاع حاد فى درجة الحرارة، إلاّ أن ديناميكية التغيرات فى تركيز الكالسيوم بالعصارة يختلف فى حالة التعرض للحرارة العالية عنها فى حالة التعرض للبرودة، فنجد أن تركيز الكالسيوم العصارى يرتفع فى خلال دقائق من التعرض لصدمة البرودة، بينما يبدأ فى الزيادة خلال مرحلة العودة إلى الوضع العادى بعد التعرض لصدمة حرارية.

يبدو — كذلك — أن تركيز كالسيوم العصارة الخلوية يرتبط باكتساب خاصية التحمل للشدّ الحرارى، فالمعاملة الحرارية المعتدلة التى تستثير تطوير التحمل الحرارى المكتسب تمنع الارتفاع فى كالسيوم العصير الخلوى بعد التعرض للشدّ الحرارى، كذلك فإن تحضين النباتات فى حرارة منخفضة — يمكن أن تحفز تطوير تحمل برودة مكتسب — يحفز الارتفاع الثانى فى تركيز كالسيوم العصير الخلوى الثنائى الارتفاع (bi-modal) الذى يواكب صدمات البرودة (Sung وآخرون ٢٠٠٣).

تشابه الاستجابات الفسيولوجية لتحمل كل من الشدّ الحرارى وشدّ البرودة

أظهر الفحص المقارن للاستجابات النباتية لكل من الحرارة العالية والمنخفضة تشابهًا

فى بعض الخصائص واختلافًا فى خصائص أخرى. ويدل وجود استجابات أيضية وفسيولوجية متماثلة على أن بعض عوامل القدرة على التحمل تستجيب لكل من شدِّ الحرارة العالية والحرارة المنخفضة.

فمثلاً .. نجد أن الأيض المضاد للأكسدة والشدِّ التأكسدى الذى يسببه العناصر النشطة فى الأكسدة active oxygen species (اختصارًا: AOS) يشكل جانبًا رئيسيًّا من الشدِّ الحرارى فى النباتات، كما وجد ارتباط مماثل بينها وبين شدِّ البرودة. ومن الاستجابات الأخرى الشائعة فى حالات مختلفة من الشدِّ إنتاج المواد الذائبة المتوافقة compatible solute production، التى يعتقد بأنها تثبت البروتينات، وتثبت تركيب الأغشية الثنائى الطبقة، وتوفر مواد أسموزية غير سامة، وديهيدرينات dehydrins، وبروتينات لا تعرف لها وظيفة، بالإضافة إلى بروتينات الصدمة الحرارية. ومن بين بروتينات الصدمة الحرارية يلعب HSP 101 دورًا رئيسيًّا وخاصًّا فى تحمل الشدِّ الحرارى (Sung وآخرون ٢٠٠٣).

ولقد تأكد توافق تحمل الشدِّ الحرارى مع تحمل شدِّ البرودة فى كل من الفاصوليا الخضراء، والشوفان، والذرة، واللوبيا، إلا أن ذلك التوافق ليس عامًّا حتى فى المحاصيل التى أسلفنا بيانها. فمثلاً .. لم تكن سلالة الفاصوليا Haibushi التى أُنتجت لتحمل الحرارة العالية متحملة للحرارة المنخفضة، ولم يوجد ارتباط بين تحمل الإنبات فى الحرارة المنخفضة وتحمل الحرارة فى اللوبيا (عن Rainey & Griffiths ٢٠٠٥).

تحديات التربية لتحمل الحرارة العالية

أوضحت كثير من الدراسات الوراثية أن معظم حالات تحمل ظروف الشدِّ البيئى معقدة، ويتحكم فيها أكثر من جين، وتتأثر بشدة بالتباينات البيئية، وتوجد دائمًا صعوبة تواجه التحمل كميًّا. فنجد أن الانتخاب المباشر تحت ظروف الحقل يؤثر سلبيًّا على مدى دقة المحاولات ومدى قابليتها للتكرار. وغالبًا .. لا يمكن ضمان تكرار ظروف