٧- يُعطل الألومنيوم ديناميكية عمل عضيات السيتوبلازم، ويتفاعل مع الـ microtubules وغيرها من العضيات.

٨- يتفاعل الألومنيوم مع إشارات بداية مسارات أيضية معينة، وخاصة ما يعرف باسم Ca^{2+} homeostasis and signaling.

٩- يثير الألومنيوم تخليق العناصر المؤكسدة ROS، وأضرار الأكسدة بالأغشية البلازمية، والاختلال الوظيفى للميتوكوندريات (Kochian وآخرون ٢٠٠٤).

وتبدأ سمية الألومنيوم بما يحدثه من عدم ثبات للأغشية البلازمية. يكون الألومنيوم معقدات مع كثير من الجزيئات الحيوية، وخاصة الأحماض الكربوكسيلية، مثل حامض الستريك، كذلك فإن الهلام النباتى mucilage ربما يقلل من امتصاص الجذور للألومنيوم. وترجع معظم العيوب الفسيولوجية التى تحدثها سمية الألومنيوم إلى اتحاده مع البروتينات، وما يترتب على ذلك من تغيرات فى بنية وشكل جزيئاتها، ولعل أبرزها التغيرات التى يحدثها الألومنيوم فى بنية وشكل الـ calmodulin.

تؤدى سمية الألومنيوم إلى تقليل النمو الجذرى، وتغير لونه، ومنع تكوين التفرعات الجذرية. وعمومًا .. تكون البادرات أكثر حساسية لزيادة الألومنيوم عن النباتات الأكبر سنًا. كذلك تستحث سمية الألومنيوم نقصًا فى كل من الفوسفور والكالسيوم والحديد، وقد تظهر أعراض نقصها.

آليات تحمل الألومنيوم

إن من أهم آليات تحمل الألومنيوم فى النباتات، ما يلى:

أولاً: آليات تحد من وصول الألومنيوم لسيتوبلازم الخلايا.

١- إفراز الجذور لأحماض عضوية.

٢- وقف حركة الألومنيوم عند الجدار الخلوى.

٣- إفراز أيون الفوسفات.

٤- التدفق النشط للألومنيوم عبر الغشاء البلازمى.

٥- إفراز هُلام جذرى.

٦- استبعاد الألومنيوم بتغيير pH المحيط الجذرى.

٧- النفاذية الاختيارية للغشاء البلازمى.

ثانيًا: آليات تحمل الألومنيوم داخليًّا:

١- وجود بروتينات يرتبط بها الألومنيوم.

٢- تحديد تواجد الألومنيوم فى الفجوات العصارية.

٣- انطلاق إنزيمات متحملة للألومنيوم.

٤- زيادة نشاط الإنزيمات (Hede وآخرون ٢٠٠١).

وباختصار .. فإنه تُعرف وسيلتان تتحمل بهما النباتات التركيزات العالية من الألومنيوم، وذلك من خلال مجموعتان من الآليات، هما: آليات استبعاد الألومنيوم من الوصول إلى القمة الجذرية النامية، وآليات تحمل النبات لتراكم الألومنيوم فى سيتوبلازم الجذور والنموات الخضرية (Kochian ١٩٩٥).

ولمزيد من التفاصيل .. فإن النباتات المقاومة تتجنب أضرار زيادة تركيز العنصر وسميته بواحدة أو أكثر من الآليات التالية:

١- رفع pH التربة فى المحيط الجذرى؛ مما يقلل من درجة ذوبان الألومنيوم وامتصاصه، وتعرف تلك الآلية فى التراكيب الوراثية المقاومة للألومنيوم فى كل من القمح والشعير والأرز والبسلة والذرة.

٢- فى بعض الحالات يمُنع الألومنيوم من دخول الجذر كما فى صنف القمح Atlas-66. وربما يكون مرد ذلك إلى خصائص معينة فى الأغشية البلازمية بالجذور، أو إلى حدوث تفاعل بين الألومنيوم والمواد الهلامية أو الأغشية الخلوية.

٣- قد يُحدَّد تواجد الألومنيوم فى حجيرات خاصة بخلايا الجذر؛ وبذا .. لا يصل العنصر إلى النموات الخضرية؛ الأمر الذى يحدث فى التراكيب الوراثية المقاومة للألومنيوم من كل من الراى والترتيكيل والبرسيم الحجازى. وربما يرجع ذلك إلى خلب الألومنيوم فى الجذور بالأحماض العضوية.

٤- قد تتراكم تركيزات عالية من الألومنيوم فى الأوراق المسنة، بينما تحتوى الأوراق الحديثة من نفس النباتات على تركيزات أقل من العنصر، وذلك كما فى نبات الشاى المقاوم للألومنيوم.

٥- يتراكم فى النباتات النامية — المقاومة للألومنيوم — من بعض النباتات تراكيزات من العنصر، ويبدو أن ذلك يحدث بحجز العنصر فيما بين الخلايا.

٦- فى كثير من الأحيان قد تتضمن المقاومة للألومنيوم جوانب تغذية معينة، مثل تحمل التراكيزات العالية من الأمونيوم فى الأراضى الشديدة الحامضية كما فى قصب السكر والبلوبرى، والقدرة على استعمال النترات فى وجود تركيزات عالية من الأمونيوم كما فى القمح، والمقاومة لنقص الكالسيوم كما فى فول الصويا والقمح والشعير بسبب زيادة القدرة على امتصاص الكالسيوم، والمقاومة لنقص الفوسفور كما فى القمح والذرة والطماطم بسبب زيادة القدرة على امتصاص الفوسفور أو تحمل المستويات المنخفضة من العنصر (Singh ١٩٩٣).

آليات استبعاد الألومنيوم

يحدث التسمم بالألومنيوم — فقط — فى القمة النامية للجذور عبر مسافة لا تزيد عن ٢-٣ مم، ولا تكون الأجزاء الأخرى من الجذر حساسة للألومنيوم إن عوملت به. كذلك فإن القمة النامية للجذر يتراكم فيها الألومنيوم بدرجة أكبر من بقية الجذر.

وتتحمل النباتات الألومنيوم بإحدى آليتين، هما: استبعاد الألومنيوم من القمة الجذرية النامية، وتأمين عدم سمية الألومنيوم أثر تراكمه فى الخلايا.

وتتوفر أدلة قوية جدًّا على أن التراكيب الوراثية المتحملة للألومنيوم من القمح والذرة ودوار الشمس وفول الصويا والفاصوليا وغيرهم تستبعد الألومنيوم من محيط القمة النامية للجذر، بإفراز الجذور لأحماض عضوية تخلب إليها الألومنيوم، ومن بين تلك الأحماض العضوية يُعد حامض الستريك أكثرها قدرة على الاتحاد مع الألومنيوم، يليه حامض الأوكساليك، فالماليك، فالصكنيك succinate. ينشط إفراز الأحماض العضوية فى عديد

من الأنواع النباتية (مثل القمح) سريعًا — دون أى تأخير يمكن قياسه — بمجرد التعرض للألومنيوم. وفى أنواع نباتية أخرى يحدث تأخير بسيط فى إفراز الأحماض العضوية؛ بما قد يعنى ضرورة حدوث حث جينى وتمثيل لبروتين. وتتوفر أدلة قوية على أن إفراز حامض الماليك من القمح والستريك من الذرة استجابة للألومنيوم يحدث بتنشيط لقناة أنيونية anion channel تقع فى الغشاء البلازمى (عن Samac & Tesfaye ٢٠٠٣).

تنشيط الألومنيوم لإفراز الأحماض العضوية من الجذور

إن أول دليل أمكن التوصل إليه بخصوص آلية استبعاد الجذور للألومنيوم جاء من دراسات أجريت أساسًا على القمح، حيث وجد أن التراكيب الوراثية الحساسة للألومنيوم تراكم العنصر فى قممها الجذرية النامية (التى هى المواقع الحرجة لسمية الألومنيوم) بمقدار ٨–١٠ أضعاف تراكمه فى القمم النامية لجذور التراكيب الوراثية المتحملة. ولم يلاحظ استبعاد جوهرى للألومنيوم فى أنسجة الجذور المكتملة التكوين. وكان واضحًا أن الألومنيوم قد استبعد — فى التراكيب الوراثية المتحملة له — من كل من الجدر الخلوية والسيتوبلازم؛ الأمر الذى توافق مع استمرار إفراز مركبات من الجذور تكوِّن معقدات مع الألومنيوم تمنع دخوله إلى الجذور.

وقد حدث التقدم فى فهم هذا الأمر بعد أن تبين أن التراكيب الوراثية المتحملة للألومنيوم من كل من الفاصوليا والقمح تُفرز جذورها — بفعل تنشيط الألومنيوم لها — أحماضًا عضوية خالبة للألومنيوم (هى حامض الستريك فى الفاصوليا وحامض الماليك فى القمح)، مع غياب ذلك النشاط فى التراكيب الوراثية الحساسة من كلا المحصولين. ووجد فى القمح أن إفراز حامض الماليك قاصر على الملليمترات القليلة الأولى من القمة الجذرية، وأن إفراز الحامض يتم فى خلال دقائق من تعرض الجذر للألومنيوم؛ بما يعنى أن كل آلية إفراز حامض الماليك تتواجد فى خلايا الجذر قبل تعرضها للألومنيوم، وأن التنشيط يحدث على مستوى البروتين وليس الجين. ويفترض أن الإفراز المستمر لحامض الماليك يزيد تركيز الحامض فى الطبقة غير المستثارة من

سطح القمة النامية الجذرية لمستويات عالية بما يكفى لخلب جزء جوهرى من الألومنيوم الموجود فى المحيط الجذرى ملامسًا لقمة الجذر، وبذا يُمنع الألومنيوم من دخول الجذر. يستمر إفراز الحامض العضوى مع نمو الجذر خلال التربة؛ وبذا يستمر حاجز الألومنيوم المخلوب حول القمة الجذرية النامية أثناء امتدادها لمناطق جديدة من التربة الحامضية.

وقد تبع ذلك اكتشاف آلية تحمل سمية الألومنيوم من خلال إفراز الجذور للأحماض العضوية فى عديد من الأنواع النباتية، منها — على سبيل المثال — ما يلى:

١- إفراز حامض الماليك فى *Arabidopsis thaliana* بالإضافة إلى القمح.

٢- إفراز حامض الستريك فى كل من الذرة والسورجم والتبغ وفول الصويا.

٣- إفراز حامضى الستريك والماليك فى كل من الشوفان والراى والترتيكيل ودوار الشمس والفجل ولفت الزيت.

٤- إفراز حامض الأوكساليك فى القلقاس والحنطة السوداء.

ومما يؤكد أن آلية إفراز الجذور للأحماض العضوية تلعب دورًا قائدًا فى تحمل النباتات لزيادة تركيز الألومنيوم - غير شيوع الظاهرة فى المملكة النباتية، ما يلى:

١- يوجد ارتباط قوى بين تحمل الألومنيوم وتنشيط الألومنيوم لإفراز الأحماض العضوية، وذلك فى عديد من الأنواع النباتية من ذوات الفلقة الواحدة وذوات الفلقتين.

٢- تؤدى إضافة الأحماض العضوية (أحماض الماليك والستريك والأوكساليك) إلى المحاليل التى تغمر فيها الجذور إلى تقليل سمية الألومنيوم فى الأصناف الحساسة.

٣- لا تنتقل معقدات الألومنيوم مع الأحماض العضوية الثنائية والثلاثية مجموعة الكربوكسيل عبر الأغشية البروتوبلازمية ولا تمتصها الجذور.

٤- تتوافق الانعزالات الوراثية لإفراز الأحماض العضوية مع كل من استبعاد الألومنيوم من القمة النامية الجذرية وتحمل التركيزات السامة من العنصر.

٥- يقتصر إفراز الأحماض العضوية – بفعل تنشيط الألومنيوم لذلك – على القمة النامية الجذرية، التى هى الموقع الأولى لسمية العنصر (Kochian وآخرون ٢٠٠٤).

إفراز الجذور للمركبات الفينولية

تمثل المركبات الفينولية – التى هى مركبات عضوية – مدى واسعًا من المركبات النباتية التى تتضمن الـ alkaloids، والـ flavonoids، والـ terpinoids، والـ glycosides. تكوِّن تلك المركبات معقدات قوية مع الألومنيوم فى الـ pH المتعادل، وأرجع إليها تخليص نبات الشاى وغيره من الأنواع النباتية التى يتراكم فيها الألومنيوم من سمية هذا العنصر. أما دور الإفرازات الفينولية فى المحيط الجذرى فى استبعاد الألومنيوم لكى لا يُمتص فمازال غير واضح. ويرجع السبب فى ذلك إلى إنه فى ظروف الحموضة يتنافس الـ H^+ والـ Al^{3+} على الاتحاد مع المركبات الفينولية؛ مما يحد من قدرتها على تكون معقدات مع الألومنيوم مقارنة بقدرة إفرازات الأحماض العضوية. ومع ذلك .. فإن دورها فى استبعاد الألومنيوم من الامتصاص لا يمكن تجاهله؛ فلقد وجد ارتباطًا أكبر بين معدل إفراز الجذور للفينولات(الـ flavonoids والـ catechin و الـ quercetin) – الذى ينشطه الألومنيوم – ومستوى تحمل الألومنيوم فى ثلاثة أصناف من الذرة، وذلك عما بين معدل إفراز الجذور للأحماض العضوية – الذى ينشطه الألومنيوم – ومستوى تحمل الألومنيوم فى الأصناف ذاتها؛ مما يعنى أن إفراز الألومنيوم قد يلعب دورًا هامًّا فى تحملها للعنصر (Kochian وآخرون ٢٠٠٤).

إحاطة القمة النامية للجذور بمادة هلامية

وجد فى اللوبيا أن المادة الهلامية المحيطة بالقمة النامية للجذر تتحد مع الألومنيوم، وأدت إزالة الهلام النباتى إلى زيادة حساسية الجذور للألومنيوم. ويحدث الأمر ذاته فى جذور القمح، وقد وجد ارتباط بين كمية الهلام التى تُنتجها جذور القمح وتحمل الألومنيوم، واقترح أن الهلام يساعد فى تكوين حاجز أمام انتشار الألومنيوم، أو أنه يعمل على زيادة تركيز الأحماض العضوية التى تفرزها الجذور وتخلب إليها

الألومنيوم؛ بمنع انتشارها بعيدًا عن القمة النامية، ولكن ذلك الهلام لم يحم الجذور من الألومنيوم فى اختبارات المزارع المائية.

إفراز الجذور لأيون الفوسفات

اقترح أن الجذور تُفرز أيون الفوسفات عند قمتها النامية؛ مما يؤدى إلى ترسيب الألومنيوم فى صورة غير ذائبة وغير سامة، إلا إنه لم يثبت أن الفوسفات يلعب دورًا جوهريًا فى تحمل الألومنيوم فى القمح (عن Samac & Tesfaye ٢٠٠٣).

رفع الجذور لـ pH التربة

يؤدى رفع pH التربة حول القمة النامية الجذرية ولو قليلاً — إلى أن تصبح معظم أيونات الألومنيوم على الصورة الأحادية (Al) القليلة السمية بدلاً من الصورة الثلاثية (Al^{3+}) الأشد سمية. وفى دراسة وحيدة أجريت على الـ Arabidopsis وجد فى طفرات متحملة للألومنيوم (غير قادرة على إفراز جذورها لأحماض عضوية بفعل تنشيط الألومنيوم) أن قدرة التحمل ارتبطت بقدرة القمة النامية للجذور على رفع الـ pH حولها (Kochian وآخرون ٢٠٠٤).

آليات أخرى لاستبعاد الألومنيوم

من بين الآليات الأخرى التى يُستبعد بها الألومنيوم اتحاده مع بروتينات تفرزها الجذور، والنفاذية الاختيارية للغشاء البلازمى ضد الألومنيوم؛ مما يمنع وصوله إلى السيتوبلازم (عن Samac & Tesfaye ٢٠٠٣).

إبطال سمية الألومنيوم الممتص

أجريت كثيرًا من الدراسات الخاصة بإبطال سمية الألومنيوم داخل النبات على نباتين يتراكم فيهما الألومنيوم بتركيزات عالية، هما: نبات الزينة *Hydrangea* ونبات الحنطة السوداء. يتراكم الألومنيوم فى الـ Hydrangea حتى تركيز ٣٠٠٠ جزء من المليون، وبسبب هذا التراكم تتحول أزهار (سبلات) النبات من الأحمر إلى الأزرق، علمًا

بأن اللون الأزرق مرده إلى تكوين معقدات بين الألومنيوم وكلا من: delphinidin-3-glucoside، و 3-caffeolyquinic acid. كذلك يتحد الألومنيوم فى هذا النبات مع حامض الستريك، مما يؤدى إلى حمايته من العنصر. ويحدث الأمر ذاته فى الحنطة السوداء — التى يتراكم فيها الألومنيوم حتى تركيز ١٥٠٠٠ جزء من المليون — بتكوين العنصر لمعقدات مع كل من حامض الأوكساليك فى الأوراق وحامض الستريك فى الأوعية الخشبية (Kochian وآخرون ٢٠٠٤).

إن الألومنيوم يرتبط فى النباتات التى يتراكم فيها بمركبات عضوية، مثل: الـ catechin، والأحماض الفينولية، والأحماض العضوية؛ لتكوين معقدات يُخلب فيها غالبًا الألومنيوم فى خلايا متخصصة مثل خلايا بشرة الورقة. ونجد فى الحنطة السوداء أن جذور السلالات المتحملة للألومنيوم تفرز حامض الأوكساليك استجابة لتواجد الألومنيوم فى التربة، كما يتراكم فى خلايا أوراقها — كذلك — معقدات غير سامة من الألومنيوم مع حامض الأوكساليك. ولكى لا يكون الألومنيوم سامًّا عند انتقاله فى أوعية الخشب بالنباتات فإنه يكوّن معقدًا مع حامض الستريك أثناء عملية الانتقال. وفى أحد أصناف الذرة المتحملة للألومنيوم يتراكم فيها العنصر فى الفجوات العصارية لخلايا الجذر. ولقد وجد من دراسة أجريت على القمح فى مزرعة مائية أن الصنف المتحمل يعمل — أولاً بأول وفى خلال ٨ ساعات من التعرض للألومنيوم — على التخلص من خلايا بشرة الجذر واستبدالها بخلايا جديدة لم تتسمم بالعنصر، بينما لم يحدث ذلك فى صنف حساس (عن Samac & Tesfaye ٢٠٠٣).

طرق التقييم لتحمل الألومنيوم وخصائص الانتخاب للصفة

طرق التقييم

يمكن التقييم لتحمل الألومنيوم بأى من الطرق الآتية:

١- التقييم فى المزارع المائية المغذية.

٢- طريقة الصبغ بالهيماتوكسلين hematoxylin.