محاضرة (1)

الاجهاد البيئي

يعرف الإجهاد في عالم الاحياء بأنه عامل خارجي(بيئي) يسبب تأثيرات غير ملائمة للكائن الحي. وتشمل تلك التأثيرات كافة مظاهر الحياة من تغيرات مظهرية(شكلية) وفيزيائية وكيميائية .وتشمل المؤثرات البيئية درجة الحرارة والماء والأملاح والضوء وغيرها .كما أن تأثير تلك العوامل يشمل زيادتها ونقصانها والإجهاد في عالم الأحياء يختلف عن الإجهاد الميكانيكي المعروف في عالم الفيزياء بنقطتين رئيسيتين هما:

1- يقاس الإجهاد الميكانيكي بوحدات القوة بينما الإجهاد في عالم الأحياء يقاس بوحدات الطاقة.

2- يرتبط مفهوم الإجهاد في عالم الأحياء مع إمكانية حدوث الشد الضار .وتصنف الأضرار للأحياء من تأثير الإجهادات البيئية إلى:

أ - الضرر الابتدائي المباشر : Primary direct stress injury وهو تأثير سريع للإجهاد بحيث أن النبات قد يموت خلال فترة وجيزة مثل تعرض النبات إلى ظروف التجميد المفاجئ أو ظروف إرتفاع الحرارة المفاجئة.

ب - الضرر الابتدائي غير المباشر : Primary indirect stress injury وهو تأثير طويل المدى للإجهاد، فيمكن أن تؤدي تأثير درجات الحرارة المنخفضة إلى حدوث إضطراب في الأيض الخلوي Cellular metabolism والدي يؤدي إلى حدوث نقص في المركبات الأيضية الوسطية أو يؤدي دلك إلى إنتاج مواد سامة .وبالرغم من أن هدا النوع من الضرر هو من النوع العكسي Reversible ، ولكن التأثير لفترة طويلة قد يؤدي إلى ضرر واضح للنبات أو حتى إلى موته.

ج -الضرر الثانوي : Secondary stress injury وهدا النوع من الإجهاد لا يؤثر بشكل مباشر أو غير مباشر لكنه يحدث إجهادا ثانويا .فدرجة الحرارة العالية على سبيل المثال قد لا تكون ضارة بحد ذاتها لكن يمكن أن تسبب نقص الماء الدي يسبب ضرر للنبات .وهدا يسمى ضرر الإجهاد الثانوي والدي قد يسبب أضرار مباشرة أو غير مباشرة، وقد يعني هدا حدوث إجهاد ثالثي.

مقاومة الإجهادات البيئية Stress Resistance

يمكن تقسيم الإجهادات البيئية إلى مجموعتين رئيسيتين (شكل 1):

أ -الإجهادات الحيوية Biotic والتي تشمل إصابات الكائنات الأخرى أو التنافس مع تلك الكائنات.

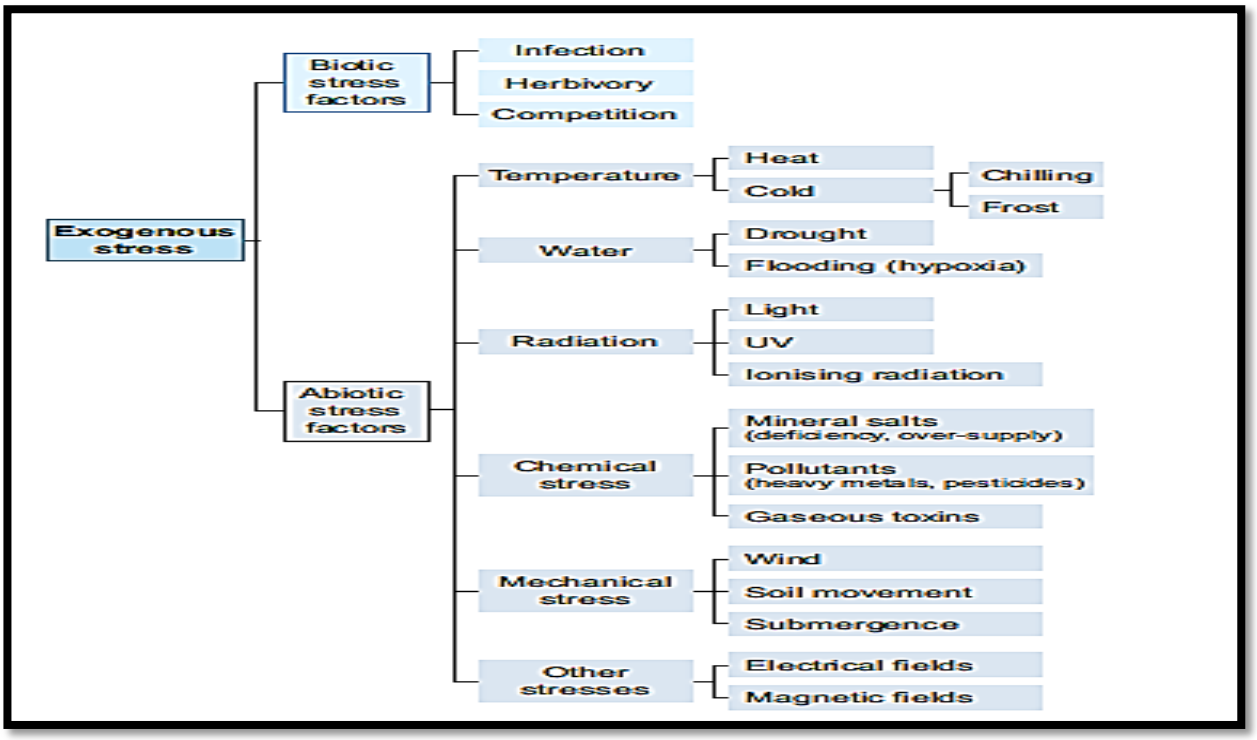
ب -الإجهادات الغير حيوية (الفيزيوكيميائية Phydiochemical) والتي تشمل: (درجة الحرارة، الماء، الإشعاع، المواد الكيميائية.

يمكن التعبير عن مقاومة الإجهاد من خلال المعادلة المقاومة = الإجهاد/ الضرر ويمكن بالتالي تعريف مقاومة الإجهاد لنبات ما بأنه الإجهاد اللازم لإحداث ضرر معين وهدا يشمل الأضرار العكسية وغير العكسية. وفي المعادلة يمكن القول بأن هناك طريقتان للمقاومة (شكل 2) يقوم بيها النبات والتي يمكن توضيحها كما يلي:

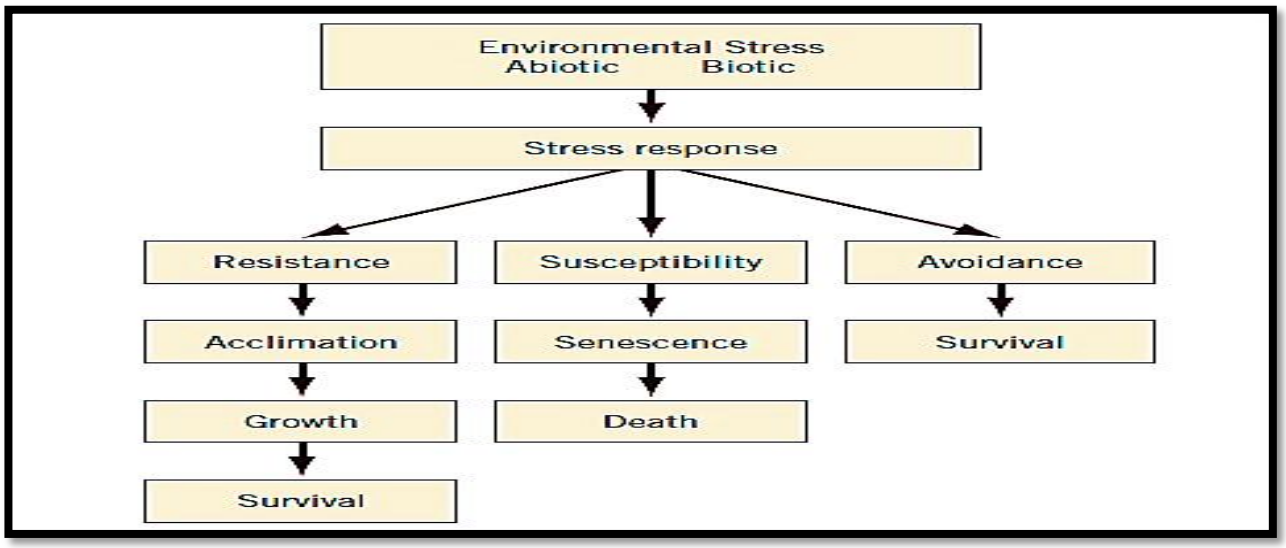
أ- خفض مقدار الإجهاد اللازم لإحداث ضرر معين. وفي الحقيقة بأن النبات لا يمتلك القدرة على تغيير الإجهاد البيئي خارج جسم الكائن الحي، لكن بمقدور النبات أن يمنع أو يخفض نفاد الإجهاد إلى داخل الجسم. وهدا النوع من لمقاومة يسمى تفادي الإجهاد Stress avoidance ، فيمكن للنبات أن يعزل تأثير الإجهاد بمختلف الوسائل. وقد يكون دلك بتكوين حواجز فيزيائية (طبيعية) أو بطرق كيميائية أو حيوية وبتفادي الإجهاد فإن الكائن بالنتيجة يمكن أن يتفادى الضرر.

ب - قد يقوم البنات بتقليل الضرر الناجم عن إجهاد معين .وهدا النوع من المقاومة يسمى تحمل الإجهاد Stress tolerance . والنبات الدي يمتلك هده الالية فإن له القدرة على منع أو تقليل أو إصلاح الضرر الناجم عن الإجهاد ويكون دلك بتفادي أو تحمل الضرر .ومن الجدير بالملاحظة بأن الضرر قد يكون عكسيا أو غير عكسي. وبناءا على ما تقدم يمكن أن ندرج الآليات الرئيسية لمقاومة الإجهاد:

- تفادي الإجهاد Stress avoidance
- تفادي الشد العكسي Avoidance of reversible strain
- تفادي الشد غير العكسي Tolerance of irreversible strain
- تحمل الشد غير العكسي Tolerance of irreversible strain



شكل (1) :- تصنيف الاجهاد



شكل (2) :- تأثير الاجهادات البيئية على دورة حياة النبات.

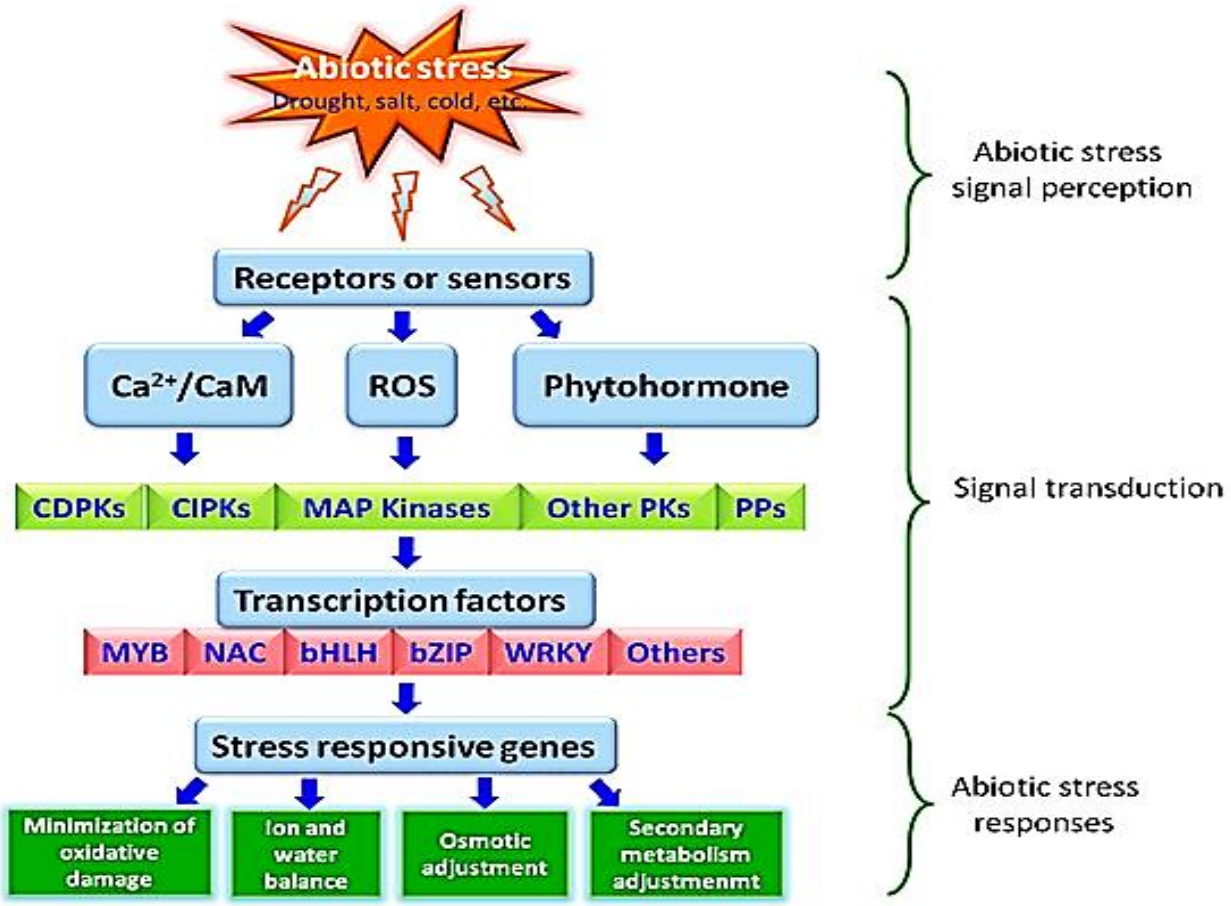
SOME OF THE PROMINENT ABIOTIC STRESS TOLERANCE MECHANISMS

- Activation of signaling factors
- Altered gene expression
- Accumulation of compatible solutes
- Synthesis of stress proteins
- Enhanced antioxidative metabolism
- Ion homeostasis and compartmentation
- Facilitated membrane transport
- Accumulation of polyamines
- Adjustment of hormonal balance

شكل 3: بعض الاليات التي يستعملها النبات لمقاومة الاجهاد.

الاستشعار والاشارات النباتية للإجهادات البيئية المختلفة

المستشعرات عبارة عن جزيئات تستشعر إشارة الإجهاد الأولية. ستبدأ المستشعرات سلسلة لنقل الإشارة داخل الخلايا وفي كثير من الحالات ، تنشط عوامل النسخ النووي للحث على التعبير عن مجموعات محددة من الجينات. قد ينظم مستشعر واحد فقط فروع سلسلة الإشارات التي يتم تشغيلها بواسطة جانب واحد من حالة الإجهاد (شكل4 و 5).

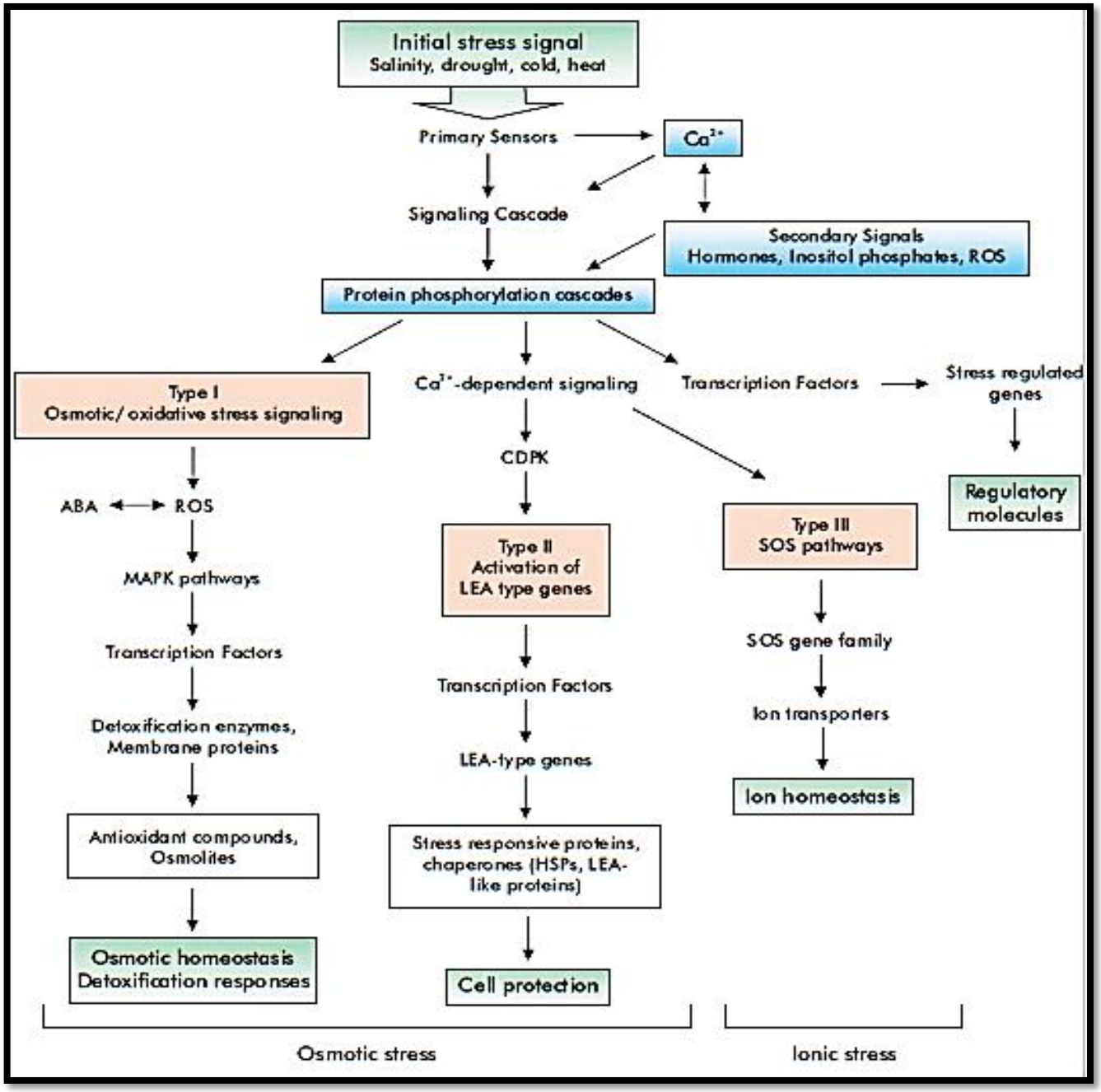


شكل4 : الية النبات في استشعار الاجهاد والاستجابة له.

مسارات نقل الإشارات الاجهادية :

يمكن تقسيم شبكات تحويل الإشارات للضغط البارد والجفاف والملح إلى ثلاث انواع رئيسية من إشارات:

1. إشارات الإجهاد الأسموزي / التأكسدي (المجس الاسموزي) والتي تنشأ من هذه الاشارات مسار الكاينيزات التي تستخدم وحدات MAPK (الكاينيزات)، التي تتضمن إنتاج إنزيمات كانسه للـ ROS والمركبات المضادة للأكسدة (المبينة في الاجهاد التأكسدي) وكذلك مركبات التنظيم الأسموزي (المبينة في الاجهاد المائي).
2. الإشارات المعتمدة على Ca^{2+} التي تؤدي إلى تنشيط جينات من النوع (Late embryogenesis abundant LEA) (مثل فئة الجينات DRE / CRT) ، وتفعيل الچينات ذات الصلة لتخليق البروتينات اللازمة وفق كل اجهاد (مثل بروتينا الصدمة الحرارية، بروتينات مضادة للاكسدة).
3. الإشارات المعتمدة على Ca^{2+} والتي تتحسس زيادة الاملاح مما تشجع مسار (SOS) الذي ينظم التوازن الأيوني. يتضمن مسار SOS الخاص بالإجهاد الأيوني



شكل 5: انواع الاستشعارات والاشارات النباتية للإجهادات البيئية.

من فوائد عمليات الاستشعار هي :

1. خطوة جوهرية في استشعار النبات بوجود الاجهاد.
2. تحفيز العمليات الحيوية لمواجهة الاجهاد ومقاومته.
3. يتوقف مدى تكيف النبات بشكل أساسي على كفاءة عمليات استشعار الإجهاد .فاكتشاف الإجهاد وتنشيط الچينات المسئولة عن التكيف في الوقت المناسب ,والعضو المناسب في النبات في منظومة متكاملة ,وتعديل النمو تبعاً لذلك ,سوف يحسن من تحمل النبات للإجهاد .كما أن فشل عمليات الاستشعار هذه في تنشيط الچينات المطلوبة في التوقيت المناسب ,وبالمعدل المناسب ,يعوق تكيف النبات للإجهاد.

محاضرة (2)

أولا- الاجهاد المائي او الجفاف (نقص الماء): Drought (Water Deficit)

هو أحد أنواع الإجهادات البيئية غير الحيوية والدي يحصل حينما يقل ماء التربة نتيجة لقلة سقوط الأمطار أو عندما يفوق فقد الماء عن طريق النتح امتصاص الماء عن طريق الجدور، وهدا بصورة مباشرة إلى تغيرات في البيئة الطبيعية للنبات(هبوط الجهد المائي للتربة) وإلى إحداث تغيرات في عملها الفسيولوجي والكيموحيوي .ويمكن استخدام عدد من المصطلحات والتعبيرات لوصف حالة الجفاف أو نقص الماء مثل الإجهاد الجفافي Drought stressأو الاجهاد التجفيفي . Desiccation stress كما استخدام مصطلح الإجهاد المائي نتيجة لنقص الماء Water deficit stress ولكن كثيرا ما يستعمل مصطلح الإجهاد المائي Water stress لتعبير عن حالة نقص الماء .لكن المصطلح الأخير يمكن أن يعني زيادة الماء أيضا أي إجهاد الفيضان . Flooding stress وفي هدا الجزء سيكون هناك تركيز على نقص الماء دون زيادته ولدا فإن استخدام مصطلح الإجهاد المائي في المناقشة الحالية المقصود منه النقص المائي أو الجفاف.

أسباب حدوث الجفاف

يحدث الجفاف عند ارتفاع درجات الحرارة وقلة التساقط مما يؤدي بالنتيجة الى انخفاض نسبة الماء الجاهز في التربة عن الحد الطبيعي الملائم لنمو النبات وفقدان في الماء بسبب عملية النتح والتبخر بالتالي تحتاج النباتات الى نظام جذري وخضري فعال لمقاومة الجفاف.

ضمن ظروف الحقل فان الشد المائي يحدث بسبب واحد او اكثر من الاسباب التالية:

1-قلة ماء التربة (قلة الجهد المائي لمحلول التربة)

2- انخفاض درجة حرارة التربة او انجماد التربة مما يسبب قلة دخول الماء وعدم كفايته في سد احتياج النبات

3- سوء تهوية الجذور وقلة قابليتها على امتصاص الماء والعناصر الغذائية

4- زيادة سرعة النتح عن سرعة الامتصاص حتى عند توفر الظروف في النقاط المذكورة في اعلاه

- اذن يحدث الجفاف عندما تكون كمية الماء الممتصة من الجذر اقل من كمية الماء المفقودة عن طريق عملية التبخر والنتح.

إن التغيرات الفسيولوجية تحت ظروف الإجهاد المائي تشمل انخفاض الجهد المائي $\psi\omega$ للنسيج النباتي والذي ينتج عن هبوط الجهد الأسموزي ψ_s وجهد الضغط ψ_p. إن تلك التغيرات تؤدي بالتأكيد إلى هبوط في معدل النمو لكثير من النباتات وقد قسم بعض الباحثين الإجهاد إلى ثلاثة مستويات:

1. الإجهاد الطفيف Mild stress : حيث ينخفض الجهد المائي للخلايا بمقدار قليل جدا من وحدات الجهد المائي(ميقا باسكال).
2. الإجهاد المعتدل Moderate stress : حيث ينخفض الجهد المائي للخلايا إلى المدى 1.2 إلى 1.5 ميقا باسكال .
3. الإجهاد الشديد Severe stress : حيث ينخفض الجهد المائي للخلايا بأقل من 1.5 ميقا باسكال .

تأثير النقص المائي (اجهاد الجفاف) على النبات:

تنتج التأثيرات السلبية للإجهاد المائي عن جفاف بروتوبلازم الخلايا، إذ أن فقدان الماء يؤدي إلى انكماش بروتوبلازم الخلايا ومنه ارتفاع تركيز المحاليل، الشيء الذي يسبب أضرارا كبيرة على المستويين البنيوي والايضي .الإجهاد المائي الشديد يمكن أن يحدث انخفاض في المحتوى المائي الإجمالي، وارباك في نمو لنبات إلى مستويات دنيا ومنه توقيف أو إبطاء بعض الوظائف الحيوية كالتركيب الضوئي، التنظيم الثغري والايضي بصورة عامة (شكل) يمكننا تلخيص مجمل تأثيرات النقص المائي على النبات في النقاط التالية:

1. يؤثر الإجهاد المائي على العلاقات المائية في الخلية حيث يغير من الجهد الكلي للماء والجهد الأسموزي وجهد الضغط، مما يسبب انغلاق الثغور الذي يؤثر بدوره على دخول CO_2 الذي يؤثر على عملية البناء الضوئي.
2. يحث على زيادة درجة الشيخوخة، تساقط الأوراق وعدم تكوين الأزهار.
3. يؤثر على الأنسجة النباتية بحيث تتعرض للعديد من التغيرات منها تغيرات إنزيمية وتغيرات في محتواها من الكاربوهيدرات والبروتينات.
4. يؤثر على الأنسجة والهرمونات النباتية بتغيير تركيزها وتتفاعل طبقا لذلك، منها حمض الأبسيسيك (ABA) السيتوكينين (Cytokinine) ، حمض الجبريلين (Geberriline) الإيثيلين (Etyline) والأكسين Auxine .
5. أوضحت الدراسات أن الإجهاد المائي يسبب زيادة في نشاط الإنزيمات المضادة للأكسدة. قد بينت الكثير من الأبحاث أن الإجهاد المائي يمكن أن يستحدث حالة من الإجهاد التأكسدي في النبات، بزيادة أشكال الأكسيجين الفعالة Réaction Oxygéne Species (R.O.S)

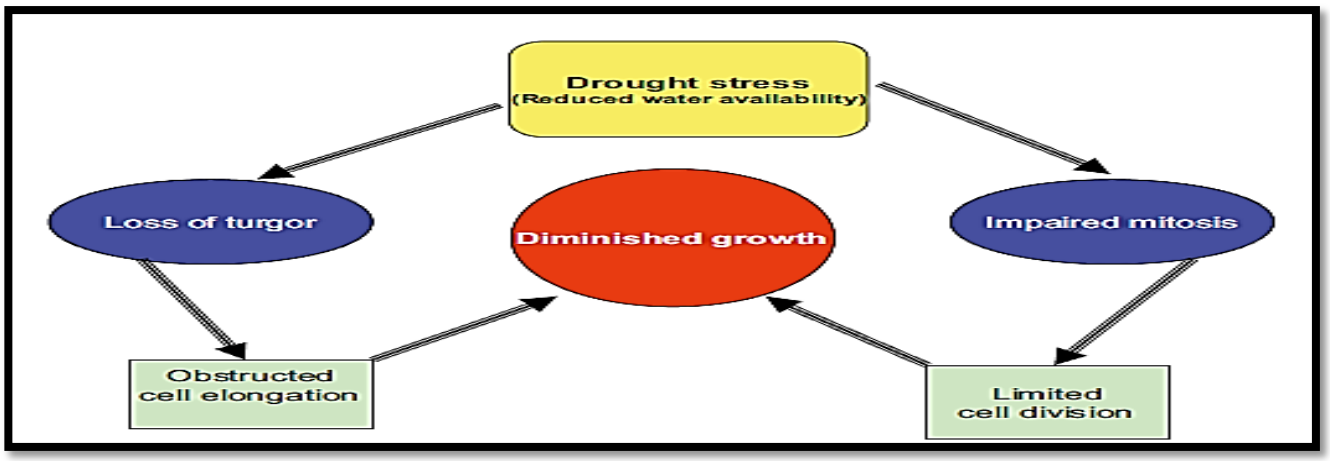
استجابة النبات للإجهاد المائي:.

اولا. من الناحية المورفولوجية : يؤثر الجفاف على جميع مراحل النمو، فهو يحور الشكل الظاهري والتشريحي للنبات و ينقص في امتلاء الخلايا مما يمنع انقسامها واستطالتها .وعندما يدوم الجفاف مده طويلة يصبح الذبول دائم ويؤدي إلى موت النبات

A. **النمو ومراحل التطور**: الجفاف أو الإجهاد المائي يؤثر سلبا على سير النمو والتطور ويعرقل النمو سواء كان ذلك على مستوى طول النبات أو قطر الساق وقصر السلاميات، عدد الأشطاء والتفريغ وإيقاف نموها أو ما يسمى عموما بالنمو الخضري،

يتأثر نمو النبات سلبا تحت ظروف الإجهاد المائي (شكل7) ودلك حسب نوع النبات والظروف البيئية. ويعزى هبوط نمو النبات تحت تلك الظروف إلى :

- تثبيط عملية الانقسام الخلوي وهذا من شأنه أن ينقص عدد الخلايا.
- تثبيط عملية الاتساع الخلوي وهذا يقلل حجم الخلايا .



(شكل 7): تأثير الجفاف على خفض النمو نتيجة تثبيطه انقسام الخلايا واستطالتها.

الأثر المباشر للإجهاد المائي على النبات يتمثل في انخفاض معدل النمو بدرجات متفاوتة حسب شدة الإجهاد ولكن أسباب ذلك الانخفاض ما زالت غير مفهومة بالكامل ، غير أنه يمكن القول إن هناك سببين أساسيين لانخفاض معدل نمو النباتات المجهدة وهما:

1. نقص الماء المتاح لخلايا النبات . ويبدو أن هذا هو السبب الرئيسي في نقص معدل النمو في الدقائق أو الساعات القليلة الأولى من تعرض النبات للإجهاد.
2. الاستجابات التركيبية والوظيفية والجزيئية للنبات . وهذه الاستجابات ربما تكون هي العامل الرئيسي الذي ينظم معدل نمو النبات على المدى الطويل .تعتمد هذه الاستجابات على عدة عوامل منها تراكم الأملاح الضارة مثل كلوريد الصوديوم داخل الخلايا ,ودرجة جفاف التربة ,وعملية الاتزان الأسموزي.

B- التكاثر والنضج : بينت الدراسات العديدة أن فترة الإزهار والنضج هي الأكثر حساسية للإجهاد المائي، وأهم عارض لذلك ظاهرة الاصفرار التي تؤدي إلى تقليص معتبر للمردود في نبات القمح حسب العديد من الباحثين . ويؤدي النقص المائي الذي يصادف مرحلة التكاثر إلى تحديد عدد السنابل وإجهاض السنيبلات في طرفي السنبلة، ويخفض من حيوية حبوب الطلع ودلك بسبب نقص الماء والعناصر الغذائية. العجز المائي الذي يصادف مرحلة النضج غير ملائم تماما ، حيث ينقص بشكل كبير من وزن وأعداد البذور والثمار نتيجة تباطؤ أو توقف هجرة المواد الغذائية المركبة في الأوراق، وهو ما قد يمثل السبب الرئيسي في محدودية المردود النهائي.

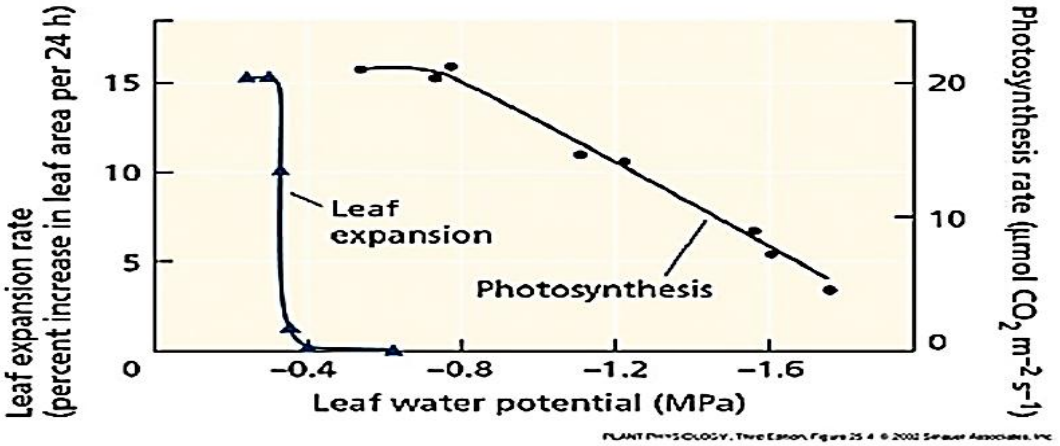
ثانيا - من الناحية الفسيولوجية:

A- التركيب الضوئي : أكدت الكثير من الأبحاث تأثير الإجهاد المائي على مختلف عمليات التركيب الضوئي ويرجع ذلك إلى تلف الأجهزة الأنزيمية للبلاستيدات ويؤدي ذلك إلى تثبيط تفاعلات البناء الضوئي ومن أهمها تفاعلات Hill reactions وهبوط في الأنظمة الضوئية وتثبيط نشاط إنزيم Rubisco فضلا عن إنخفاض في محتوى صبغات البناء الضوئي (شكل 9) . حيث يرى كثير من الباحثين أن ذلك يتم بطرق متناسقة :

1. إما بغلق الثغور أو بارتفاع المقاومة الثغرية مما يحدد انتشار التبادلات الغازية كغاز ثاني أكسيد الكربون CO_2 إلى داخل الأوراق ومنه تحديد معدل التركيب الضوئي و المردودية والإنتاجية. ان النقص المائي يؤدي الى غلق الثغور وهذا راجع إلى تراكم حمض الأبسيسيك.
2. حدوث تلف في النظام الضوئي، ويرجع ذلك إلى تغيير في تخليق صبغة كلوروفيل وكمية الكلوروفيل a / b فضلا عن انخفاض في نشاط وانتاج انزيم الـ Rubisco والإنزيمات الأخرى المرتبطة بعملية التمثيل الضوئي وفقدان الكفاءة الكيموضوئية في النظام الضوئي الثاني (photosystem II) مما يؤثر سلبا في

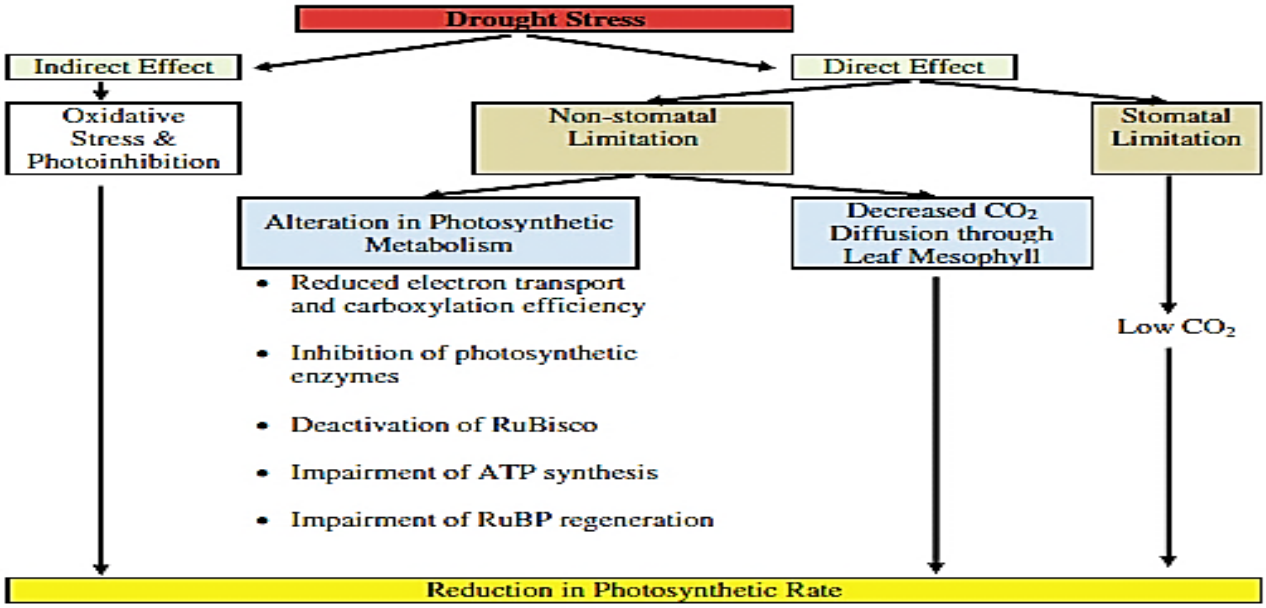
نشاط التمثيل الضوئي. وهذا راجع الى انتاج O^{-}_2 و H_2O_2 ، والذي ينتج عنه اكسدة اللبيدات في اغشية ثايلوكويد البلاستيدات وفي النهاية تحلل الكلوروفيل.

3. التقليل من المساحة الورقية .



بزيادة الشد المائي في الورقة يقل اتساع ومساحة الورقه وتنخفظ نسبة البناء الضوئي

شكل (8): الاسباب المحتملة لتثبيط عملية التركيب الضوئي جراء الاجهاد المائي. .



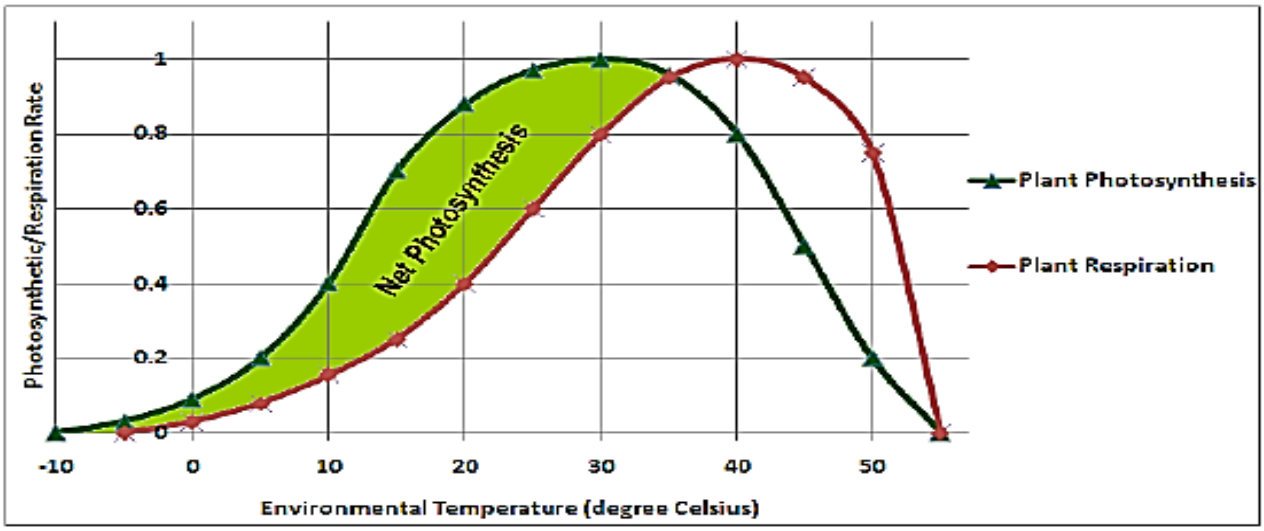
شكل9: الية تأثير الاجهاد المائي على عملية التركيب الضوئي.

B- **الاغشية والشد المائي Membrane and Water Stress**:

ان الضرر الناتج عن تأثير الشد المائي يرتبط بتأثيرات محددة تتعلق بتعديل (تغير حالة) البروتوبلازم، ان ازالة الماء اي سحب الماء، على سبيل المثال، يؤدي الى زيادة تركيز الذوائب وفق حجم البروتوبلازم مما يؤدي الى حصول الانكماش والتجعد والذي له عوارض خطيرة على سلسلة العمليات الحياتية في الخلية الحية. تتأثر سلامة الاغشية والبروتينات ايضا بعملية التعديل (التجفيف) التي بدورها تؤدي الى حصول الاختلال الوظيفي في العمليات الحياتية، على الرغم من عدم معرفة مسببات ضرر الاغشية بشكل تام وواضح، فانه من البديهي في الفهم العلمي والمنطقي بان ازالة الماء ستؤدي الى تمزق تركيب الطبقة الثنائية bilayer الاعتيادية وان خطوط القنوات التي يدخل منها الماء ستمتلئ بالمجاميع الرئيسة للفوسفوليبيدات القطبية. اي بمعنى، ستصبح الاغشية منفذة للسوائل عندما يتم تعديلها. عند حصول التميؤ، ستبقى هذه القنوات تقدم كميات كبيرة من الذائبات النافذة او الراشحة بين الحجرات او

من الخلية الى المسافات البينية بين الخلايا، فالشدود ضمن هذه الطبقة الثنائية سيجعل الليبيدات تحل محل بروتينات الاغشية مما يؤدي الى تسرب الذوائب solute leakage وتساهم بالتالي في فقد صفة الانتخابية لهذه الاغشية .على العموم، فان تشقق الاغشية وانفتاح الخلايا على بعضها ثم فقد كفاءتها يعتمد على نشاط انزيمي معين، فضلا عن تلف وتضرر الاغشية الخلوية.اوضحت العديد من الدراسات حصول الفقد في كفاءة العصير الخلوي وبروتينات مكونات الخلية الى الحد الذي يجعلها في غير طبيعتها الحياتية بالكامل عند عودة الظروف الطبيعية من حيث وفرة الماء.

C- التنفس : يزداد التنفس بزيادة الجفاف حتى يصبح عملية هدامة للنبات في درجات الحرارة العالية،



شكل 10: شكل يوضح العلاقة بين التنفس ودرجة حرارة البيئة.

يؤثر الشد المائي في فعالية الانزيمات المسيطرة على عملية التنفس ويؤثر على التراكيب الداخلية للمايتوكوندريا، ويختلف تاثير الشد على عملية التنفس من نبات الى اخر باختلاف حالة النبات من حيث توفر الغذاء المخزون عند تعرضة للشد(يقل الجهد المائي.) . يسبب نقص الماء في الأغشية الخلوية ضعف نفاذية الأوكسجين وثاني أكسيد الكربون ويؤدي ذلك إلى زيادة شدة التنفس وبالتالي حدوث اضطرابات في المسارات الحيوية لعملية التنفس والتي في هبوط حاد في عملية الفسفرة التأكسدية وكدلك في استهلاك O_2 وتحفيز تفاعلات التحلل السكري ومسار فوسفات السكر الخماسي Pentosephosphate pathway . هدا فضلا عن حدوث اضطرابات معقدة عند الإجهاد المائي القاسي في بعض النباتات حيث تبدي عملية التنفس زيادة في معدلها بسبب زيادة تركيز الإنزيمات والمركبات المشتركة في العملية ذاتها لا تلبث تلك العملية أن تهبط سريعا عند ما ينخفض الجهد المائي كثيرا . فعندما تقترب انسجه الأوراق من الذبول يتحلل ما بها من النشا وتتحول إلى سكريات دائبة .وبارتفاع كميه السكريات الدائبة تزيد من سرعه التنفس وهذا ما يلاحظ عاده عند بداية الذبول.

D- النتح : للمحافظة على المحتوى المائي الداخلي يبدي النبات جملة من الآليات، كبعض الصفات المورفولوجية للأوراق كالتنظيم الثغري والتفاف الأوراق التي تساهم فهي تقليص فقدان الماء من النبات. وظاهرة التفاف الأوراق تعتبر كمؤشر لانكماش الخلايا ووسيلة لتفادي جفاف الأنسجة بالتقليل من عملية النتح Evapotranspiration . وعليه تتمثل أهم آليات المحافظة على المحتوى المائي خلال الجفاف أو النقص المائي في تنظيم آلية فاتح وغلق الثغور، التفاف نصل الورقة وتقليص امتصاص الأشعة الضوئية. إن عملية النتح مرتبطة بعدة عوامل داخلية أو مورفولوجية أهمها المساحة الورقية، سمك طبقة الكيوتيكل Cuticule وعدد ومكان توضع الثغور Stomata على سطح الورقة . وهي من العوامل التي يتكيف معها النبات حسب شدة الإجهاد المائي . لوحظ أيضا أن ظاهرة الاصفرار Glaucescence تخفض النتح الكيوتيكلي وتؤثر بقوة على المردود وعلى فعالية استغلال الماء بتأخير موت الأوراق.

ثالثا ـ تأثير الإجهاد المائي على الخصائص البيوكيماوية

اول عملية كيموحيوية تتاثر بالجفاف هي التخليق الحيوي للـ ATP واعادة انتاج الـ ribulose bisphosphate (RuBP). وكذلك تثبيط نشاط إنزيم Rubisco

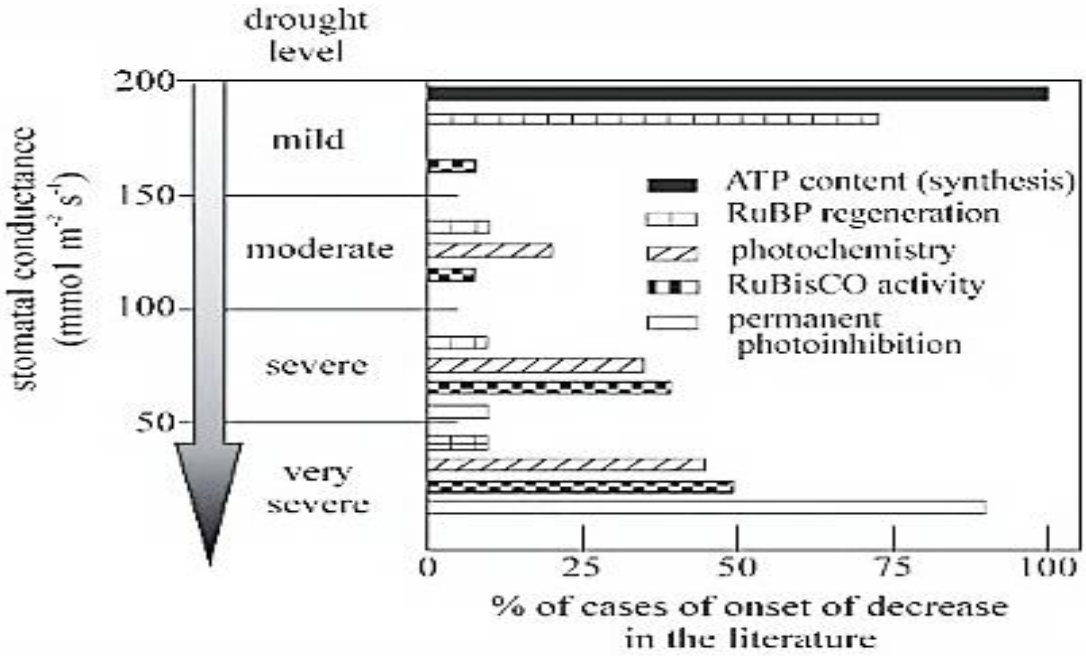


Figure *Susceptibilities of physiological and metabolic events to drought stress. This figure was adapted from Flexas and Medrano (2002). It shows the degree of stomatal conductance that occurs with each event shown under various drought levels and percentage of the study in which the decrease of the event in question occurred. ATP synthesis was the most susceptible to drought stress*

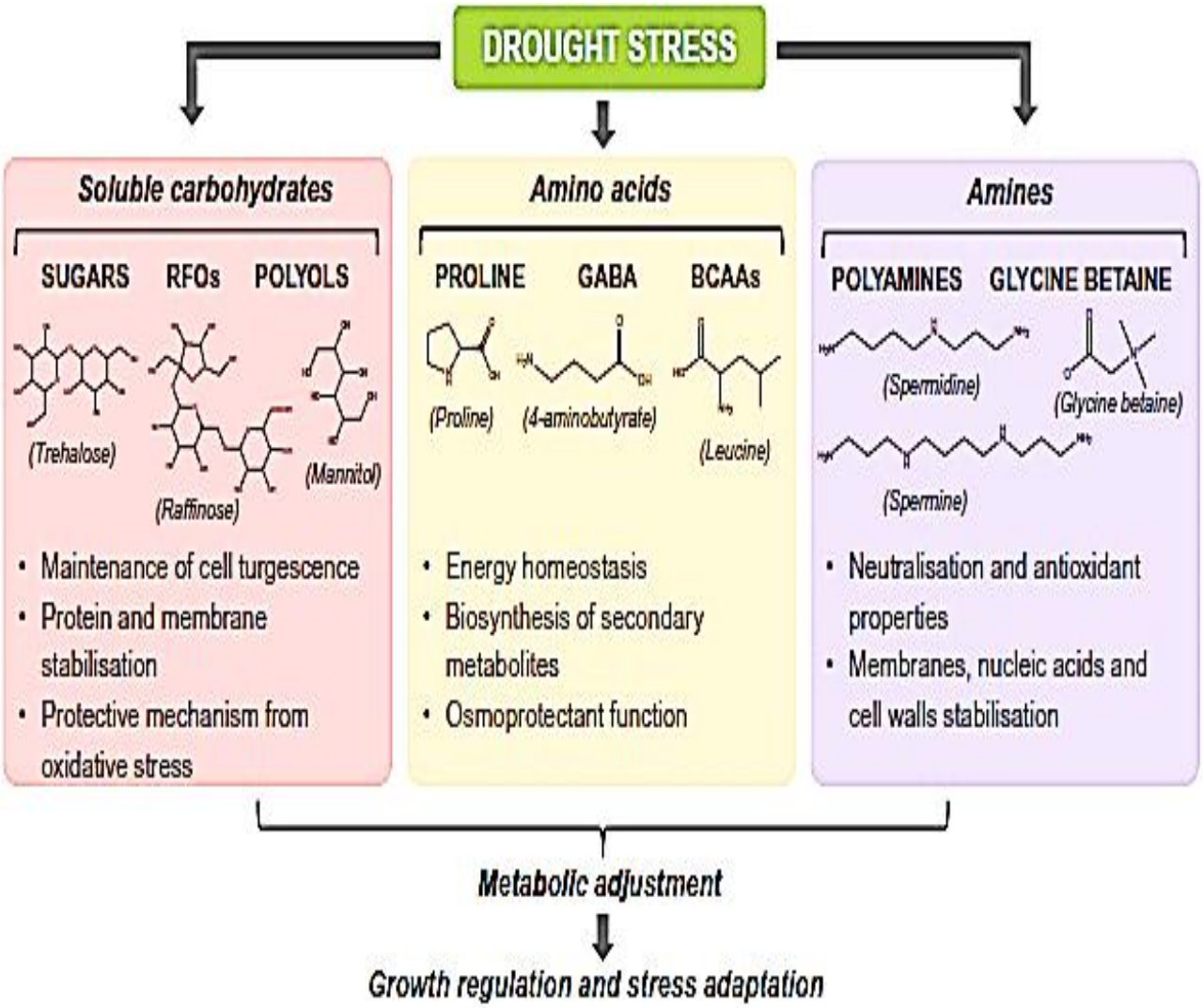
شكل 11: يوضح مدى حساسية العمليات الايضية جراء الاجهاد المائي (الجفاف).

1. إختلال التوازن الهرموني: Hormone imbalance

2 -اضطراب محتوى الأحماض النووية والبروتينات Distrubances in nucleic acid and protein

3. تراكم الذائبات: Solute accumulation -

تميل النباتات المختلفة إلى خفض الجهد الأسموزي ψ_S (جهد الدائبات potential Solute) وتدعى هده العملية بالتعديل الأسموزي Osmotic adjustment أو التنظيم الأسموزي Osmoregulation والتي من شأنها إبقاء التدرج في الجهد المائي Water potential gradient لصالح دخول الماء من التربة إلى أنسجة النبات و نظرا لخصائصها المحبة للماء فانها تحل محل جزيئات الماء اثناء الجفاف مما تحافظ على سلامة البروتينات والانزيمات، اذ يحافظ كل من Glycine betaine. وProline على انزيم الروبسكو اثناء الجفاف الحاصل بارتفاع كلوريد الصوديوم. ومن أهم مكونات عملية التنظيم الأسموزي* الأيونات اللاعضوية البوتاسيوم، الكالسيوم، المغنيسيوم، الصوديوم أو المركبات العضوية والتي تشمل Citrulline ، Mannitol، Proline، Glycine betaine، Ascorbic acid، Glutathione والسكريات الذائبة مثل (Mannitol, sorbitol, sucrose, fructans, glutamate, and oligosaccharides) والبعض منها يعمل كمضادات اكسدة مثل Polyamines, citrulline



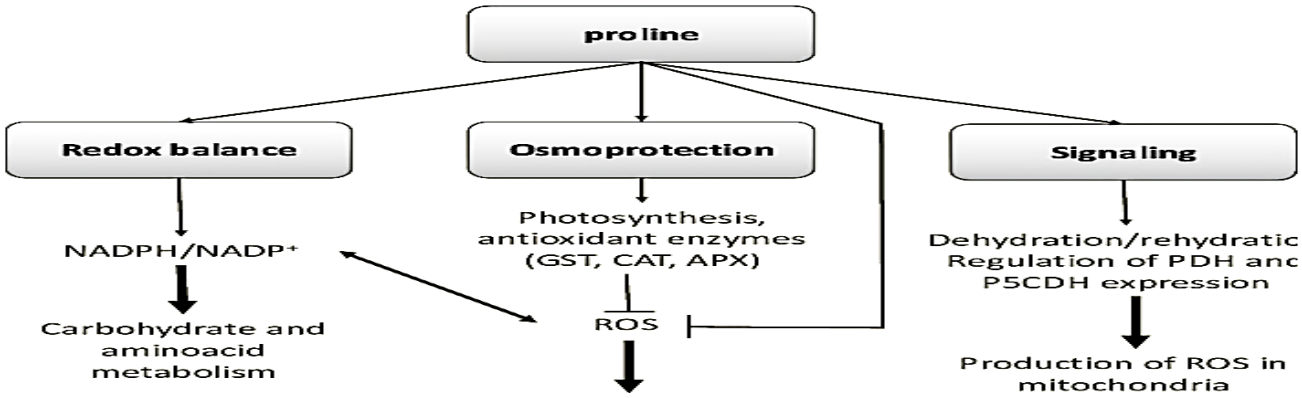
شكل 12: يوضح الية الية المنظمات الازموزية في مقاومة الاجهاد الملحي او الجفاف

البرولين : البرولين حمض أميني يمتلك خواص كيميائية مشابهه لخواص جميع الأحماض الأمينية .إلا أنه يختلف عنها في كونه ينفرد بصيغة كيميائية معينة تكون فيها المجموعة الأمنية NH_2 ليست حرة، حيث انه يحتوي على أمين ثانوي في حلقة البيروليدين الأمنية.

اهمية البرولين:

1. يساهم في خفض الجيد الأسموزي ومن ثم خفض الجيد المائي حتى تتم عملية المحافظة على التدرج في الجهد المائي بين بيئة النبات وانسجته لصالح استمرار دخول الماء الى النبات.
2. يساهم في تحفيز انزيمات المضادة للاكسدة .
3. يساهم في ايض بعض الاحماض الامينية.

2. المحافظة على انتفاخ الخلية من خلال عملية تميؤ الاغشية البلازمية (Hydration) تحت ظروف الملوحة والجفاف وهذه العملية تلعب دور كبير في انتفاخ الخلية النباتية حيث تتداخل جزيئة البرولين مع سطوح مكونات كارهة للماء (Hydrophobic) على البروتينات وهذا من شأنه ان يزيد من المساحة الكمية المحبة للماء (Hydrophilic) للجزيئات المرتبطة وهذا يؤدي بالنتيجة الى ثبات تلك المركبات تحت ظروف الجفاف والملوحة وهذا يؤكد دور البرولين في زيادة الماء المقيد في السايتوبلازم والذي يساعد في تميؤ الاغشية البلازمية والحفاظ على انتفاخ الخلية.



شكل 13: دور البرولين كاستجابة الاجهاد النبات.

محاضرة (3)

اليات مقاومة النباتات للجفاف: Mechanisms of drought resistance in plants

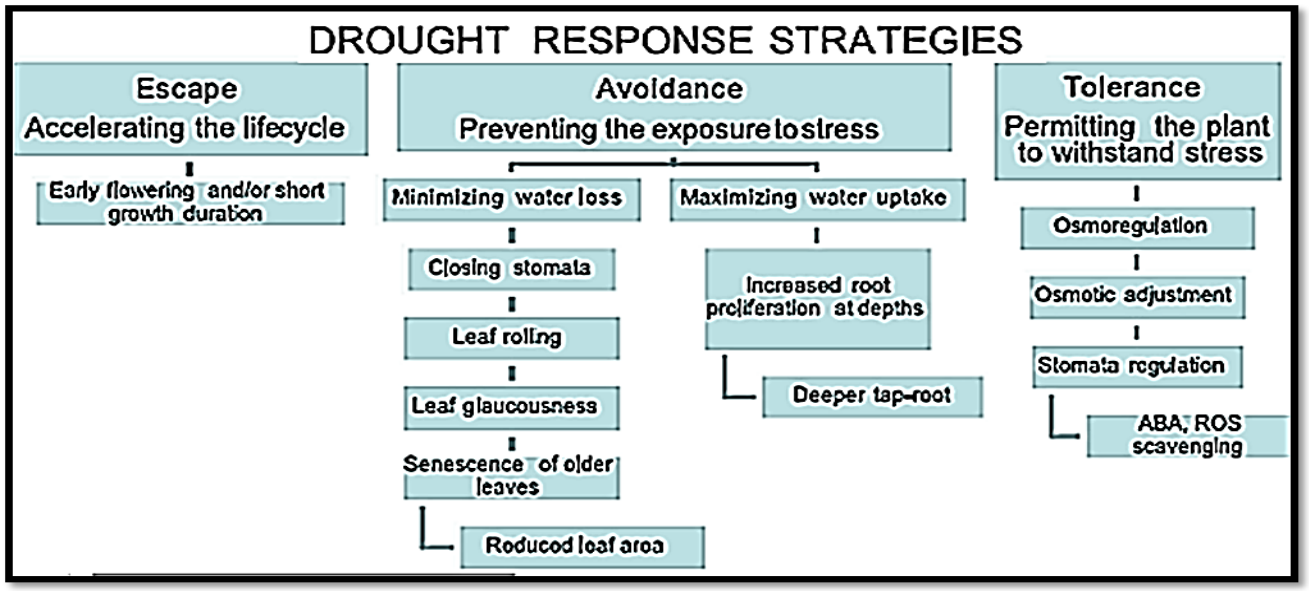
مما لا شك فيه أن النباتات المختلفة ذات اليات متباينة في مقاومتها للجفاف أو الإجهاد المائي والتي يمكن وضعها في ثلاث اليات رئيسية:

أ -الهروب من الجفاف Drought escape

ب -تفادي الجفاف Drought avoidance

ج -تحمل الجفاف Drought tolerance

ويوضح الشكل الآليات الفرعية الخاصة باستجابة النبات للاجهاد المائي .وتتلخص الية الهروب من الجفاف بأن النبات بمقدوره إتمام حياته وإنتاج البدور بسرعة قبل حدوث عجز للماء لدرجة قاسية .تمتاز بعض النباتات العشبية الحولية Ephemerals بأنه عندما تسقط الأمطار فإنها تستغل دلك من أجل الإنبات والنمو الخضري وتكوين الأزهار والبدور قبل موسم الجفاف في المناطق الصحراوية.



شكل 14: الاليات المختلفة لمقاومة النبات للإجهاد المائي (الجفاف).

أما اليات تفادي الجفاف فإنها تكون باليتين ثانويتين هما :

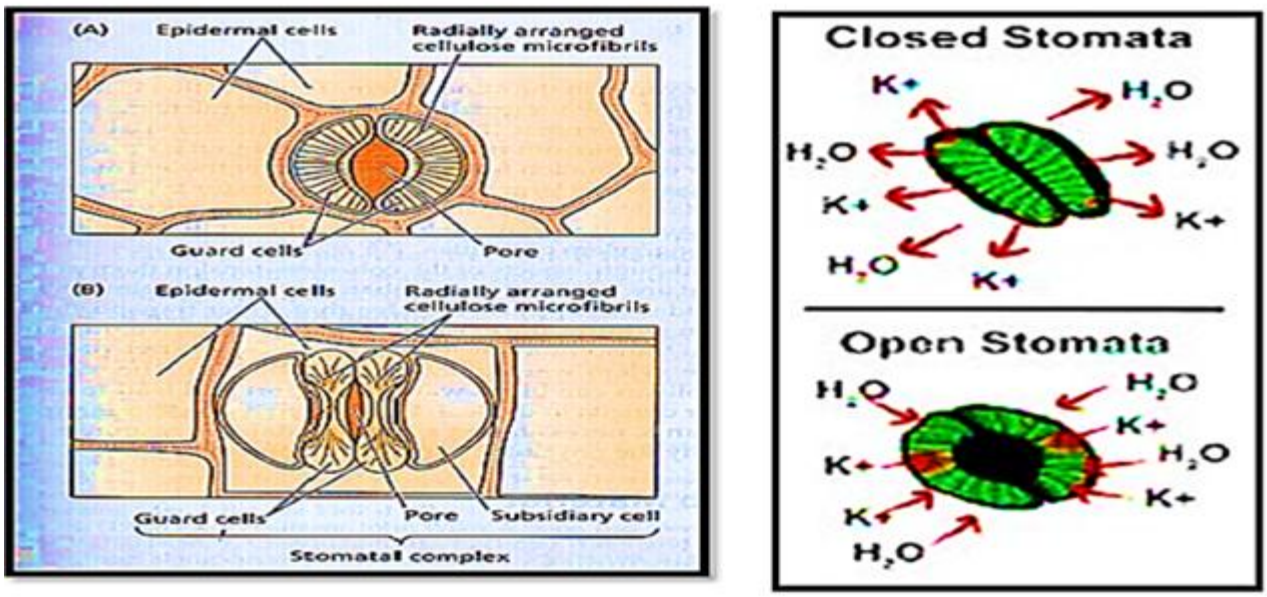
1. الية الاحتفاظ بالماء Water conservation : والتحورات الخاصة بالاحتفاظ بالماء تكون بغلق الثغور جزئيا أو كليا زيادة سمك الحاجز الأدمي لفقد الماء وتغيرات في مساحة السطح الدي يقوم بعملية النتح (الأوراق) وتكوين تراكيب خاصة خازنة للماء Water cells أو تحورات شكلية تزيد من المقاومة لانتشار الماء من التجويف الثغري إلى الهواء
2. والية الامتصاص السريع للماء . Rapid absorption of water أما التأقلم الخاص بالامتصاص السريع للماء فيكون من خلال تأقلم الجدور واندفاعها إلى أعماق التربة أو زيادة كفاءة الامتصاص.
3. النمو السريع والازهار المبكر :ويكون في المناطق الاستوائية الجافة عند نباتات الذرة البيضاء، الفول السودان .فنتائج التبكير مرتبطة بمدى حساسية النبات لفترة الإضاءة ودرجة الحرارة

واليات تحمل الجفاف تعني تحمل الهبوط في الجهد المائي للنسيج النباتي والدي يعني اليتين ثانويتين هما

1. التنظيم الأسموزي Osmoregulation: هناك بعض الاستجابات الحاصلة في النباتات نتيجة الجيد المائي منو انخفاض الجيد الازموزي الناتج من تراكم الملاح ,وتعرف هذه العملية بالتنظيم الازموزي .تؤدي عملية التنظيم الازموزي الى توليد قوة مائية سالبة في الاوراق مما يؤدي الى الحفظ على حركة الماء الى الورقة وبالتالي يؤدي الى انتفاخيها.
   تكمن اهمية التنظيم الازموزي من خلال:
   1.دوره في مساعدة الجذور لاستعادة نظارتيها وانتفاخيا بعد تجهيزها بالماء.
   2.دوره في تمكين النباتات بالمحافظة على ثغورها مفتوحة لاستقبال CO2 الضروري في عملية التركيب الضوئي تحت ظروف الاجياد (تراكم الذائبات والبرولين).
2. تحمل نزع الماء Dehydration tolerance عن طريق هرمون النمو (ABA).

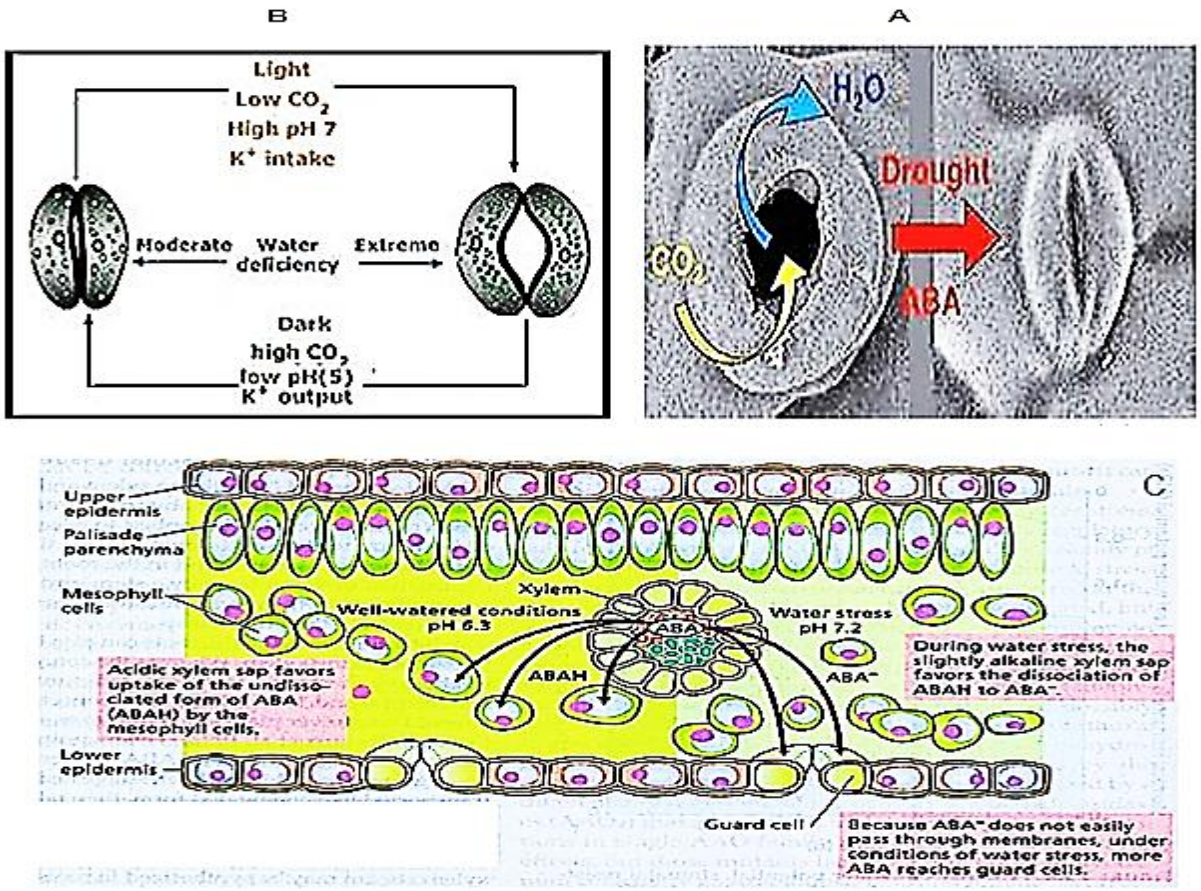
ان عملية فقد الماء عن طريق الثغور تعتمد اساسا على أيونات البوتاسيوم K^+ والكلوريد Cl^- والهيدروجين H^+ وكذلك الأحماض العضوية شكل (15). تعمل الموجات الضوئية على تنشيط مضخة البروتونات في اغشية الخلايا الحارسة مما يعمل على ضخ البروتونات خارج سيتوبلازم الخلايا الحارسة مولدا حركة نشطة للبروتونات (protone motive force) أي تدرج كهروكيميائي عبر الغشاء مما يعمل تغيرات كبيرة في الـ pH مما يؤدي الى فتح القنوات البروتينية التي تسمح بالتدفق السلبي لايونات البوتاسيوم الموجبة الى داخل الخلايا الحارسة لكي يعادل خروج البروتونات. يتم ايضا دخول ايونات الكلوريد السالبة عن طريق تزاوجها (coupled) مع بعض البروتونات العائدة عبر القنوات (Cl/H symport) (حتى يتم معادلة واتزان الشحنات الكهربائية)، هذا التراكم الايوني يعمل على زيادة الجهد الأسموزي وانخفاض الجهد المائي داخل الخلايا الحارسة مؤديا الى انتفاخ الخلايا الحارسة وبالتالي فتح الثغور

A B



شكل 15 . A الاجزاء المكونة للخلايا الحارسة B دور ايونات الـ K في فتح وغلق الثغور.

هذا التراكم الايوني وانخفاض الجهد داخل الخلايا الحارسة يزداد مع تقدم النهار عن طريق تكوين السكر الناتج من بدء نشاط عملية التمثيل الضوئي، خلال عملية تحلل النشا يتم تكوين حمض الفسفواينول بيروفيك (PEP) الذي يتحد مع CO_2 مكونا حمض الاكزالو استك الذي يتحول بدورة الى حمض الماليك ويعتقد ان البروتونات H^+ المستعملة في عملية الضخ البروتوني ناتجة حمض الماليكيعتقد ان التغيرات في الفتح والغلق للخلايا الحارسة والمخالفة للتنظيم البيولوجي الطبيعي للنباتات تنتج بفعل تأثير هرمونات الفتح والغلق اي السيتوكيين وحمض الابسيسيك بالترتيب حيث ان الثغور تبدو تحت تأثير آلية تشمل الفعل المتعارض لهذين الهرمونين ويتم تشجيع الثغور على الانفتاح وذلك على تراكيز من السيتوكيين، بينما يؤدي حمض الابسبسبك إلى إغلاق الثغور على نفس التراكيز، وهذان الأنزيمان يعملان على تنظيم فتح وغلق الثغور بناء على تأثيرهم على التدفق الأيوني، حيث يعمل ABA على منع خروج ايونات H من الخلايا الحارسة وبالتالي عدم دخول ايونات K ومن ثم عدم دخول الماء الذي يؤدي بدوره الى اغلاق الثغور . في الظلام يتوقف تثبيت CO2 لعدم توفر الطاقه اللازمه، يتراكم CO2 ينخفض Ph يصبح الوسط حامضي، ثم يخرج K+ ويدخل H+ ، تتكون الكربوهيدرات الغير نشطه اسموزيا (النشا) ينخفض الجهد الاسموزي ψS ويزداد جهد الماء ψw وبالتالي ينتقل الماء الى الخلايا المساعده وترتخي الخلايا الحارسه ويغلق الثغر.



شكل (16): a انتقال الـ ABA للخلايا الحارسة عند الاجهاد المائي ، b فتح وغلق الثغور خلال الليل والنهار والعمليات الفسلجية المتعلقة بها. C دور الـ ABA في عملية فتح وغلق الثغور عند الاجهاد المائي

الاجهاد الملحي Salinity (Salt stress)

الاجهاد الملحي: هو إجهاد غير حيوي رئيسي، يعد من أهم المشكلات الزراعية التي تواجه العالم، اذ تحد من نمو وإنتاجية النباتات في العديد من مناطق العالم بسبب زيادة استخدام نوعية المياه الرديئة للري وتملح التربة. يتضمن تكيف النبات أو تحمل إجهاد الملوحة سمات فسيولوجية معقدة ومسارات أيضية جزيئية أو جينية. يعد الفهم الشامل لكيفية استجابة النباتات لإجهاد الملوحة على مستويات مختلفة واتباع نهج متكامل للجمع بين التقنيات الفسيولوجية والكيميائية الحيوية أمرًا ضروريًا لتزويد مربي النباتات بالمؤشرات المناسبة وإمكانية استخدام هذه الخصائص البيوكيميائية لتطوير أنواع نباتات تتحمل البيئة المالحة في المناطق المتأثرة بالملوحة.

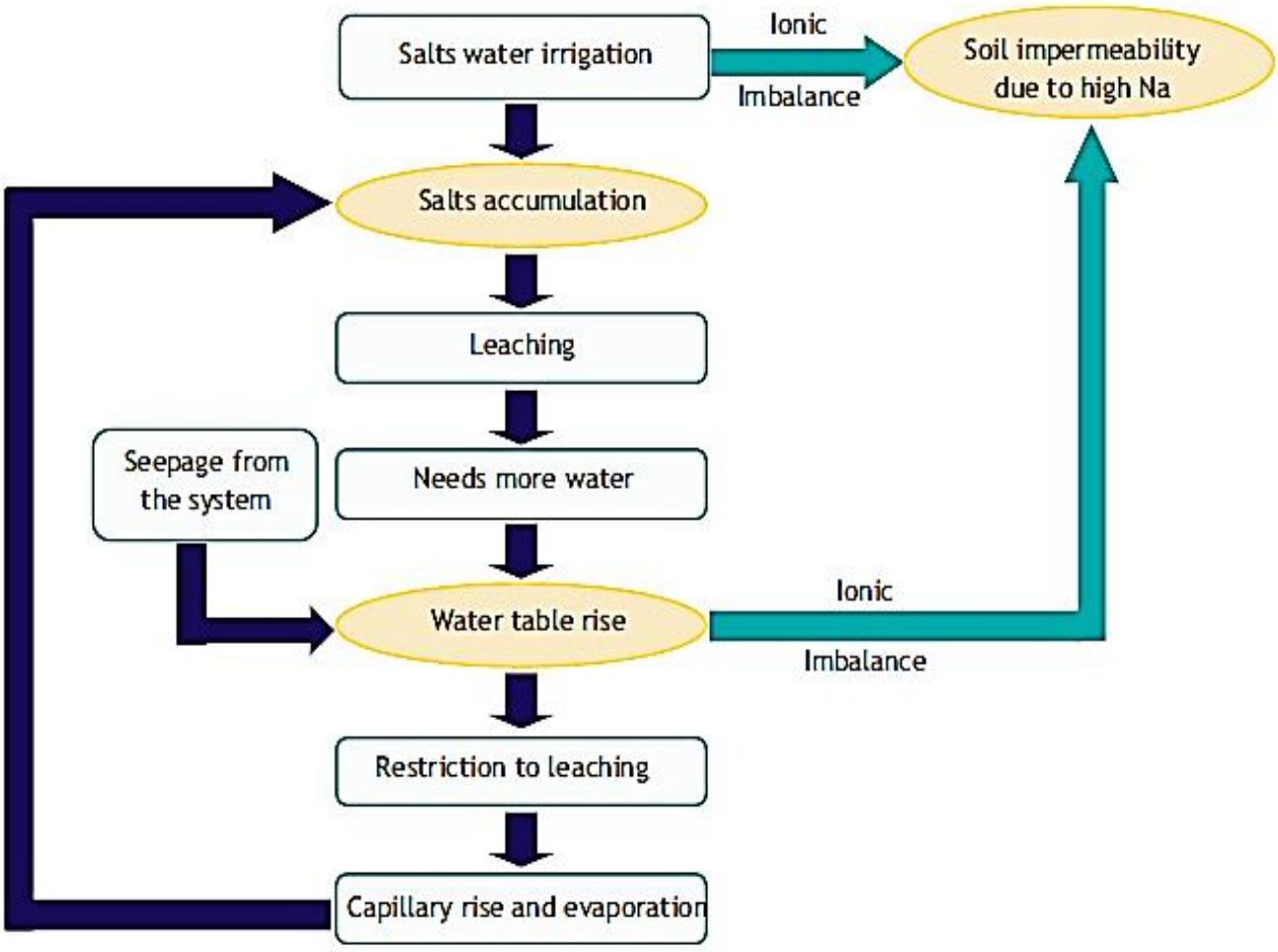
تعرف الملوحة بأنها تجمع أو تراكم الأملاح الذائبة بدرجة تفوق معدلاتها الطبيعية في التربة (ونظرا لتميز المناطق الجافة بإرتفاع التبخر وقلة الأمطار المؤدية إلى غسل التربة مما ينتج عن ذلك ترسب كمية كبيرة من الأملاح المؤثرة في نمو النبات والتي تدعى بالتربة المالح وتعتبر ملوحة التربة والمياه المالحة أحد المشاكل التي تواجه الزراعة في المناطق الجافة وشبه الجافة المروية, حيث تسبب ضياع معتبر للإنتاج النباتي وزوال الكثير من المحاصيل الحساسة للملوحة للمناطق. أن الأراضي الملحية هي التي تحتوي على نسبة عالية من الأملاح المعدنية المتعادلة بدرجة لا تسمح بنمو النباتات نموا طبيعيا ومن بين هذه الأملاح كلوريد الصوديوم والكالسيوم والمغنزيوم وغيرها, ومن الصعب تحديد نسبة الأملاح في التربة لأنها تتأثر بعدة عوامل منها: قوام التربة، نسبة الأملاح في قطاع التربة و نسبة الرطوبة في التربة نوع الأملاح الذائبة وكذلك نوع وصنف النباتات المزروعة .

إن ظاهرة الملوحة تهدد معظم الدول بما فيها العراق، وملوحة التربة هي العامل الثاني بعد الجفاف المسؤولة على الحد من نمو المحاصيل في المناطق الشبه الجافة، وهذه الظاهرة تؤثر على 19 % من الأراضي الزراعية وهي في إزدياد مستمر، تنشأ الملوحة نتيجة وجود أملاح شديدة الذوبان في التربة، ووجود نسبة تبخر عالية (سرعة نفاذية مياه الأمطار في التربة أقل من سرعة تبخرها) وبالرغم من أن تملح التربة هو أساسا ظاهرة طبيعية يبقى للإنسان يد فيها من خلال استغلاله للأراضي (خاصة الممارسات التي تؤثر على تسيير التربة و المياه و اللجوء إلى تبوير الأرض)، الشيء الذي يساهم و بكثرة في تفاقم ملوحة التربة. يكثر انتشار الأراضي المالحة طبيعيا في المناطق الجافة، وهي غالبا ما تظهر على شكل سبخات لكن يمكن أن تتشكل أيضا بعيدا عن الرؤية أين لا تكون لها علاقة بالمياه الجوفية أو بصعود مستوى المياه الجوفية .

صنف الكثير من الباحثين مصادر ملوحة التربة إلى :

1. التربة الأم : بعض الترب تحتوي على كميات كبيرة من الأيونات الذائبة منها Ca^{++} ,Na^{+} ,Cl^{-} وغيرها والتي تأتي من الصخرة الأم التي تكونت منها الترب نتيجة لعوامل التعرية، و أن متوسط نسبة الكلور والكبريت هو 0.05 % و 0.6 % على الترتيب في القشرة الأرضية أما نسبة الصوديوم المغنزيوم والكالسيوم فتبلغ من 2 إلى 3 بالمائة, والكثير من العناصر كعنصر الكالسيوم والمغنزيوم موجودة في أنواع الصخور الثلاثة النارية ,الرسوبية والمتحولة.

2. الري: معظم مياه الري في العالم مهما كانت تحتوي على بعض الأيونات الذائبة ,وتندرج حتى تصل إلى أقصى مستوى لها في المجمعات المائية , فعند الري يتبخر الماء وتبقى هناك الأملاح فتتراكم سنويا بدون حدوث عملية الغسل تبقى هذه الكمية في التربة وتتضاعف بإستمرار (شكل 17).



شكل (17): دورة افتراضية لملوحة التربة .

تصنف المياه حسب كمية الاملاح الموجودة بها في الجدول (1).

جدول (1): تصنيف المياه حسب كمية الأملاح الموجودة بها.

نـــوع المـــاء	الناقلية الكهربائية(ds/m)	تركيز الأملاح(mg / l)	استعـــمـــال المـــاء
مـــاء غير صالح	> 0.7	500 >	مياه الشرب و الري
قليل الملوحة	2 -0.7	1500 – 500	مـــاء الري
متوسط الملوحة	10 – 2	7000 – 1500	مياه الصرف الأولية و المياه الجوفية
عـــادي الملوحة	25 – 10	15000 – 7000	ميـــاه الصرف الثانوية و المياه الجوفية
ملوحة عالية جداً	45 – 25	15000 – 35000	ميـــاه جوفية عالية الملوحة
شديد الملوحة	45 <	45000 <	ميـــاه البحـــر

3 . حركة الماء:

- تحرك الماء المالح إلى السطح في المناطق الداخلية .
- تحرك الماء المالح في جوف الأرض ليظهر في المناطق الساحلية والوديان، أو قد تنتقل مياه البحر على شكل رذاذ تحمله الرياح .
- انتقال الأملاح مع مياه الأنهار من داخل القارات إلى دلتا هذه الأنهار حيث تختلط مع الأملاح المنقولة.

4. إضافة الأسمدة : تسبب إضافة الأسمدة باستمرار إلى إرتفاع تركيز أيونات الأملاح لمحلول التربة مما يؤدي إلى تملحها. ولقد اشير أن هناك مصادر أخرى للملوحة منها :

- البحيرات المالحة بعد جفافها.
- غسل التربة للمناطق المرتفعة وتجمع الأملاح في التربة المنخفضة .
- نقل النباتات الأملاح للمناطق الجافة بين الطبقات العميقة وتجمعها على السطح حيث تعمل هذه النباتات على امتصاص الماء من المحلول الأرضي المذاب فيه الأملاح عند تحلل الأعضاء فإن الأملاح تتراكم في الطبقة السطحية .

لابد من التفريق بين الاجهاد الملحي والاجهاد الايوني، ذلك ان الاول يستعمل حينما يكون تركيز الملح عاليا لدرجة معه ينخفض الجهد المائي لوسط النمو لدرجة محسوسة (0.05- 0.1 ميجا باسكال)، اما اذا كان الانخفاض في الجهد المائي طفيف وغير محسوس فان ذلك يعني ان التأثير هنا يكون بشكل اجهاد ايوني. أن الأراضي تصبح مالحة إذا زاد تركيز الملح فيها عن 1,0 % وأضاف أيضا أن الأراضي المالحة هي التي يصل فيها التوصيل الكهربائي (EC) للمستخلص المركز من تربتها إلى أكثر من 4 ميليموز/سم ويعادل ذلك تركيز 0.22 من كلوريد الصوديوم، وتصل كميته (الصوديوم) القابلة للتبادل الأيوني في الأراضي التي تسمى مالحة إلى 15 ميليموز / سم، حيث ينخفض الإنتاج بأكثر من 20 %وذلك بسبب الملوحة رغم عدم ضرر ملحي واضح على نباتات المحاصيل.

في الحقيقة ان 70% من سطح الارض عبارة عن ماء مالح، وثلث مساحة اليابسة قاحل او شبه قاحل، ونصف ترب تلك المناطق هي ترب ملحية لدرجة كبيرة ، في الواقع ان حوالي 2٪ من الأراضي المزروعة في الأراضي الجافة ، وأكثر من 45 مليونًا هكتار من الأراضي المروية (20٪ على الأقل من إجمالي المساحة المروية) قد تضررت بالفعل واصبحت اراضي عالية الملوحة (شكل 18)

شكل (18). نسبة الأراضي المروية التي تضررت بالملوحة

ان تراكم الاملاح يسبب ضررا كبيرا لتركيب التربة وفعالية النبات، فتراكم ايونات الصوديوم والكالسيوم والمغنسيوم والكلوريد والكبريتات يمكن ان تساهم في مشكلة الملوحة، التركيزات العالية من الصوديوم تسبب ضررا للنبات بشكل مباشر فضلا عن تكسير تركيب التربة وانقاص المسامية ونفاذية الماء. توصف التربة بانها ملحية اذا احتوت على تلك الايونات بشكل ذائب تؤدي الى رفع قيمة التوصيل الكهربائي لمستخلص الترة المشبعة (EC Soil extract) الى اكثر من 4 ملي سيمنز/ سم (mS/cm) وعليه فقد صنفت النباتات المختلفة حسب استجابتها الى ثلاث مستويات رئيسية:

1. النباتات الحساسة glycophytes: وهي النباتات التي تقل انتاجيتها للنصف عندما تزداد الملوحة بمدى 4-8 ملي سيمنز/ سم لمحلول التربة. فعند زيادة التركيزات ، تقترب الغلة نحو الصفر ، لأن معظم النباتات ، لن تنمو فيها النباتات الحساسة ، وتثبط بشدة أو تقتل بواسطة 100-200 Mm كلوريد الصوديوم. او هي النباتات التي يمكنها تحمل الملوحة من 2-3 غم/لتر أي ما يعادل 5,1غم/كغم تربة، والسبب هو (أن التراكيز العالية من الملح تقلل الإجهاد الأوزموزي لمحلول التربة وتسبب أجهادا مائيا للنباتات، وكذلك بسبب سمية أيونات حادة مثل Na+ كونه لا يعزل بسهولة داخل الفجوات وأخيرا التفاعل ما بين الملح والمغذيات يتسبب بحدوث عدم توازن غذائي) مثل الفاصولياء، البازلاء، العدس، البطيخ.
2. النباتات المعتدلة: وهي النباتات التي تقل انتاجيتها للنصف عندما تزداد الملوحة بمدى 8-12 ملي سيمنز/ سم لمحلول التربة او هي التي تتحمل الملح ابتدءا من 3-5 غم/لتر مثل البرسيم
3. النباتات المتحملة: وهي النباتات التي تقل انتاجيتها للنصف عندما تزداد الملوحة بمدى اكثر من 12-15 ملي سيمنز/ سم لمحلول التربة. او هي التي تتحمل 10- 18 غم/لتر . او يمكن للنباتات الملحية أن تنجو من الملوحة أكثر من 300-400 Mm مثل الطماطم، البنجر والسبانخ.

ان وجود الاملاح الذائبة في محلول التربة يؤدي الى هبوط النمو والانتاجية بطريقتين:

أ- التأثير الازموزي Osmotic Effect : إن الأملاح الذائبة في محلول التربة تخفض الجهد المائي وبالتالي تسبب نوعا من الإجهاد المائي إذ تؤثر سلبا في عملية امتصاص النبات للماء المطلوب للنمو. فعند زيادة الأملاح في قطاع التربة يزداد الضغط الأزموزى في منطقة انتشار الجذور وذلك لأن النبات لكي يتمكن من مقاومة هذه الظروف غير الملائمة في محلول التربة تقوم الخلايا النباتية برفع الضغط الأزموزى الداخلي للسايتوبلازم مما يؤدي إلى فقد النبات للطاقة الحيوية اللازمة لتطوره ونموه وبالتالي ضعف النبات وقلة إنتاجيته. ويمكن حساب قيمة الضغط الأزموزي للمحلول الأرضي من المعادلة الآتية:

الضغط الأزموزي (جـو) = التوصيل الكهربائي (مليموز.سم$^{-1}$) × 0.36

إن آلية النمو في النبات تعتمد على عملية نمو الخلايا بالتمدد أو زيادة عددها بالانقسام المايتوزي أو كلتيهما. ولكي تتمدد الخلايا لابد من زيادة حجم البروتوبلاست (وحدة المادة الحية داخل الخلية) ويتم ذلك عن طريق امتصاص الماء ونقله إلى داخل الفجوات العصارية . ولكي تحافظ الخلايا على جهدها المائي سالباً تمتص أيضا بعض الأملاح من التربة مثل الصوديوم والبوتاسيوم والكالسيوم وتنقلها إلى الفجوات مما يؤدي إلى زيادة الفجوات العصارية في الحجم وبالتالي تتمدد الخلايا بفعل ضغط الامتلاء وتنمو أنسجة النبات.

ب- التأثير الأيوني Ionic effect: وهو تأثير الايونات بفعل خصائصها الذائبة على نمو النبات وتطوره خلال دورة حياته . ويمكن تقسيم التأثير الأيوني الخاص الى نوعين من التأثيرات الثانوية وهي:

1- التأثير السام Toxic effect: وهو تراكم بعض الايونات (التي تدخل في مكونات محلول التربة) في أنسجة النبات لدرجة السمية إذ تظهر أعراض ذلك التأثير بشكل اصفرار للأوراق وظهور مناطق نخرة (ميتة)، فضلا عن ذبول أوراق كثير من النباتات وينتج عن ذلك اضطراب كبير في الفعاليات الحيوية في النبات نتيجة لتداخل الايونات وتكوين معقدات عضوية مسببة خللا في الأيض النباتي. تتزايد نسبة امتصاص الايونات السامة مثل الكلور والبورون والصوديوم عن طريق الجذور بوجود نسبة مرتفعة منها في محلول التربة وهو مايسمى بالتأثير النوعي للأملاح Specific effect. ويؤدي ارتفاع نسبة هذه العناصر في أوراق النبات إلى إعاقة التغذية وامتصاص العناصر الأخرى.كما أن زيادة تركيزها كافي لإحداث سمية أيونية للنبات. ذكرت بعض البحوث أن التأثيرات السمية لتراكم بعض العناصر تكون بشكل مباشر على الأغشية البلازمية الخارجية أو بعد دخول الايونات الى البروتوبلاست إذ يثبط النشاط الأنزيمي والبناء الحيوي للبروتينات فمثلا يعد تأثير البورون على النبات تأثيرا نوعيا إذ يؤثر على نمو كثير من النباتات إذا زاد تركيزه عن (1 ملغم.لتر$^{-1}$) في المحلول الأرضي. وكذلك زيادة تركيز عنصر الصوديوم في وسط جذور النباتات من شأنه أن يحل محل الكالسيوم في الغشاء البلازمي وبالتالي تتغير نفاذية ذلك الغشاء والذي يصبح منفذا للايونات المهمة مثل البوتاسيوم.كما تتأثر سلبا عملية البناء الضوئي بوجود أيونات الصوديوم أو الكلوريد التي تتراكم في البلاستيدات الخضراء إذ تتثبط عمليات الفسفرة الضوئية أو الأيض الكربوني. أما الأنزيمات فهي الأخرى حساسة لتلك الايونات وهذا يحدث في أنواع النباتات المختلفة سواء كانت تلك النباتات ملحية أو مقاومة أو حساسة للملوحة. وقد وضع بعض الأدلة للتأثير السام للأيونات:

- الذائبات العضوية غير ضارة للنبات بذات التركيزات التي عندها تكون الأملاح ضارة ، وإن هناك تأثيرات نوعية للأملاح لا تعتمد على التركيز .
- تختلف الأملاح في التراكيز التي عندها يبدأ تأثيرها الضار .
- وجود بعض الذائبات العضوية من شأنه أن يخفف من التأثير الضار للأملاح .
- الكالسيوم يعمل كمضاد لتأثيرات الأملاح الضارة .

2- عدم التوازن الغذائي Nutritional imbalance: تسبب الايونات الزائدة اضطراب في التغذية المعدنية للنبات وذلك بإعاقة امتصاص أيونات معينة أو حث تراكم أيونات معينة أخرى، فمثلا زيادة تركيز الصوديوم يؤدي الى خفض امتصاص الايونات الضرورية مثل البوتاسيوم والمغنسيوم والكالسيوم أو الى زيادة تركيز ايونات أخرى مثل النترات أو الفوسفات، ومن جانب آخر قد يقلل امتصاص وتراكم العناصر الثانوية مثل المنغنيز والبورون والحديد. ويمكن الاستنتاج بان العناصر المسببة للملوحة إذا ما تراكمت بكميات كبيرة في النبات تؤدي الى اضطرابات في تغذية النبات والتي تتمثل في هبوط تراكم بعض العناصر وزيادة تراكم عناصر اخرى. كذلك فان تحمل النباتات بصورة عامة للعناصر الثانوية أو العناصر الثقيلة يكون اقل من تحملها للعناصر الأساسية ففي كثير من الأحيان يمكن أن يمتص النبات كميات كبيرة من البوتاسيوم أو النترات دون أن تظهر أعراض سامة لكن زيادة تركيز بعض العناصر الثانوية (الثقيلة) منها يؤدي الى اضطراب كبير في تغذية وفعاليات النبات من خلال تداخلها

مع الفعاليات الأنزيمية أو تثبيط امتصاص العناصر الأخرى. ومن الجدير بالذكر بان الأغشية البلازمية تعد هدفا رئيسيا لتأثير العناصر الثقيلة في أيض النبات.

تأثير مستويات مختلفة من الملوحة على تراكم العناصر الرئيسية في أوراق نبات القمح (صنف يوكورا Yccora)

تركيز NaCl	ملجم/جرام وزن جاف				
مول م-٣	البوتاسيوم	الكالسيوم	المغنيسيوم	النيتروجين الكلي	الفسفور
صفر	٦١ر١	٦ر٦	٢ر٣١	٥١ر٨	٨ر٥
٥٠	٤٥ر٦	٤ر٩	٢ر٢٨	٥٧ر٥	١٠ر٠
١٠٠	٣٥ر٨	٤ر١	٢ر١٧	٥١ر٧	١٠ر٤
١٥٠	٢٩ر٣	٣ر٧	١ر٨٧	٤٣ر٩	١٣ر٤

Yasseen (1983)

محاضرة (4)

آليات مقاومة الملوحة في النباتات Mechanisms of salt resistance in plants

النباتات المتحملة للملح لها القابلية على تقليل التأثيرات على النبات بواسطة أنتاج تكيفات تشريحية، مورفولوجية وفسيولوجية مثل النظام الجذري الواسع، وغدد خازنة للملح Secreting glands على سطح الورقة. إن التأثيرات التي تسببها النسب المختلفة من الملوحة للنباتات كفيلة بموت الكثير من النباتات لاسيما الحساسة منها، أو على الأقل تعيق النمو أو تقلل من نسب الإنبات أو الحاصل، لذلك أصبح من الضروري أن يحصل النبات على التكيفات التي تسمح له بالحفاظ على ديمومة حياته ونموه.

وقد قسم بعض الدارسين ميكانيكيات التكيف (اليات المقاومة) للملوحة إلى ثلاث اشكال :

أولا- التكيفات المظهرية والتشريحية. ومنها

1- قلة عدد أوراق النبات 2- صغر حجمها
3- زيادة سمك طبقة الكيوتكل والطبقة الشمعية للأوراق 4- قلة عدد الثغور في وحدة المساحة للورقة
5- اختزال في تمايز وتكشف الأنسجة الناقلة 6- اختزال تكشف الشعيرات الجذرية

ثانيا/ وهناك آليتان رئيسيتان لمقاومة الملوحة:

اولا- آلية التفادي Avoidance mechanism: يمكن للنبات أن يتفادى الإجهاد الملحي من خلال ثلاث آليات:

1- آلية عزل الملح سلبيا Passive exclusion of salts: يمكن أن يقوم النبات بعزل وإبعاد الايونات المسببة للملوحة وذلك قد يتخذ عدة أبعاد ومستويات على مستوى الكائن الحي أو أعضاء النبات أو حتى عضياته . فيمكن أن تكون الجذور غير منفذة للأملاح وبالتالي فان النبات الذي يتميز بهذه الآلية لا يمرر الايونات المسببة للملوحة مثل الصوديوم عبر الأغشية البلازمية ، وهكذا يقوم النبات بإبعاد الايونات الضارة خارج جسم النبات. إلا أن هناك آلية عزل على مستوى أعضاء النبات إذ يمكن للنبات أن يعزل الايونات الضارة من الأعضاء ذات الأهمية الحيوية مثل الأوراق الى أعضاء أخرى أقل أهمية مثل أعناق الأوراق أو السيقان أو الجذور. وقد ارتبطت عملية مقاومة الملوحة في بعض النباتات بتدرج تناقصي للصوديوم من الجذور وحتى الأوراق ويقابل ذلك تدرج

تصاعدي للبوتاسيوم في هذا النظام . ويبدو أن عملية العزل معقدة وذلك لأن الكلوريد في مثل هذه النباتات قد يزداد في الجذور والسيقان وحتى الأوراق.

2- آليات استبعاد الملح الفائض Extrusion of extra salts: هذه الآليات معنية بالتخلص من الملح الفائض إما بطريقة الإفراز Secretion أو الإخراج Excretion أو الاستبعاد Extrusion، وجميع تلك الآليات لا بد من حدوثها بالية نشطة (صرف طاقة) . كما إن معظم حالات آلية العزل التي نوقشت غير معروفة فيما إذا كانت بشكل سلبي Passive أو نشط Active وعليه فان هناك عدم وضوح بهذا الخصوص . ويمكن أن تتخذ تلك الآليات أشكال مختلفة فقد تكون عملية التخلص من الايونات الضارة الى الأوراق القديمة (إخراج) ويقوم بعد ذلك النبات بالتخلص من تلك الأوراق بتساقطها أو يكون ذلك بإبعاد الايونات (استبعاد) الى غدد ملحية Salt gland التي تتألف من خلايا جامعة للملح أو مخرجة له. كذلك فان بعض النباتات ذات مثانات في نسيج البشرة Epidermal bladders كما في أنواع Atriplex إذ تتم عملية ضخ الايونات ضد التركيز الى تلك التراكيب. وقد ذكرت التقارير أن أكثر أنظمة الإخراج فعالية هو ما وجد في الطحلب الأخضر الملحي Dunaliella tertiolecta وحينما ينمى هذا الطحلب في كلوريد الصوديوم بتركيز (0.5 – 3.5 مولار)، فانه يقوم باستحثاث عملية سحب البروتينات بزيادة الملوحة مما يشير الى تبادل $Na^+:H^+$ ويعد هذا بمثابة مضخة إخراج للصوديوم Na^+ -extrusion pump. وثمة ملاحظة في نبات الأرز إذ يقوم بعزل الصوديوم وذلك بالحفاظ على مستوى عالي من البوتاسيوم.

ان التوازن الأيوني والتحمل مع الملح عن خلال الحفاظ على الأيونات عن طريق امتصاص الأيونات والاختيارية ليست كذلك مهم فقط لنمو النبات الطبيعي ولكنه ضروري أيضًا في عملية النمو أثناء إجهاد الملح (Cai واخرون ،2020).بغض النظر عن طبيعتها ، لا يمكن للنباتات السكرية والنباتات الملحية تحملها تركيز الملح العالي في السيتوبلازم. ومن ثم ، فإن الفائض يتم نقل الملح إما إلى الفجوة أو عزله في الانسجة القديمة التي يتم التضحية بها في النهاية ، وبالتالي حماية نبات من إجهاد الملوحة، الشكل الرئيسي من الملح الموجود في التربة هو كلوريد الصوديوم ، لذلك فهو مهم يركز البحث على دراسة آلية النقل من أيون الصوديوم والتخاص منه . يدخل السيتوبلازم ثم يتم نقله إلى الفجوة عبر مضخة Na + / H (Na+/H+ antiporter). يوجد نوعان من مضخات H^+ في غشاء الفجوة هما H^+-ATPase (V-ATPase) و vacuolar pyrophosphatase (V-PPase). هذه V-ATPase هي المضخة H + الأكثر انتشارًا داخل الخلية النباتية. في الظروف الطبيعية، حيث يلعب دور مهم في الحفاظ على التوازن المذاب وتنشيط النقل الثانوي. اما تحت حالة الإجهاد تعتمد على بقاء النبات على قيد الحياة على نشاط V-ATPase . في دراسة على نباتات متحملة للملوحة hypocotyls مثل Vigna unguiculata ، لوحظ أن زيادة نشاط المضخة VATPase عند تعرضها لإجهاد الملوحة ولكن في ظل ظروف مماثلة ، تم تثبيط نشاط V-PPase ، بينما في حالة نبات الملوحة Suaeda salsa، تم تنظيم النشاط بواسطة V-ATPase بينما لعب V-PPase دورًا ثانويًا.

إن آليات الإخراج أو الإفراز لغرض التخلص من الملح الزائد يمكن أن تحصل داخل الخلية الواحدة ، وتقوم كثير من النباتات المقاومة للملوحة بتنظيم تركيز الايونات الضارة وإبعادها عن العضيات المهمة مثل البلاستيدات الخضراء أو المايتوكوندريا أو السايتوبلازم الى عضيات اقل أهمية مثل الفجوات وذلك لان تراكم الايونات المسببة للملوحة مثل الصوديوم في البروتوبلازم من شأنه أن يعطي المجال لتراكم ذائبات عضوية في السايتوبلازم تساعد في عمل موازنة أزموزية داخل الخلية بعملية التنظيم الأزموزي Osmoregulation، فضلا عن إن تلك المركبات العضوية توفر نوعا من الحماية للنظام الأنزيمي ضد الايونات الضارة التي قد تتراكم في السايتوبلازم.

3- التخفيف Dilution: تقوم بعض النباتات بالنمو السريع والمستمر وخلال ذلك تمتص الماء بكميات كبيرة لمنع زيادة تركيز العناصر وهذا يؤدي الى تكوين خلايا بارنكيمية كبيرة مما يجعل الأوراق أكثر سمكا وان عملية غلق الثغور تحت ظروف الملوحة من شأنه أن يحافظ على المحتوى المائي والذي يؤدي الى ظاهرة التخفيف. ويطلق

مصطلح العصارية أو التشحم Succulence على ظاهرة زيادة المحتوى المائي في أنسجة النبات المعرض لتركيز عالي من الملح.

ثانيا- آلية التحمل Tolerance mechanism: يمكن للنبات أن يتحمل الملح من جراء تراكم الايونات ويبدو أن هذه الآلية هي عكس آلية التفادي ويمكن تلخيص الآليات الفرعية لها كما يلي:

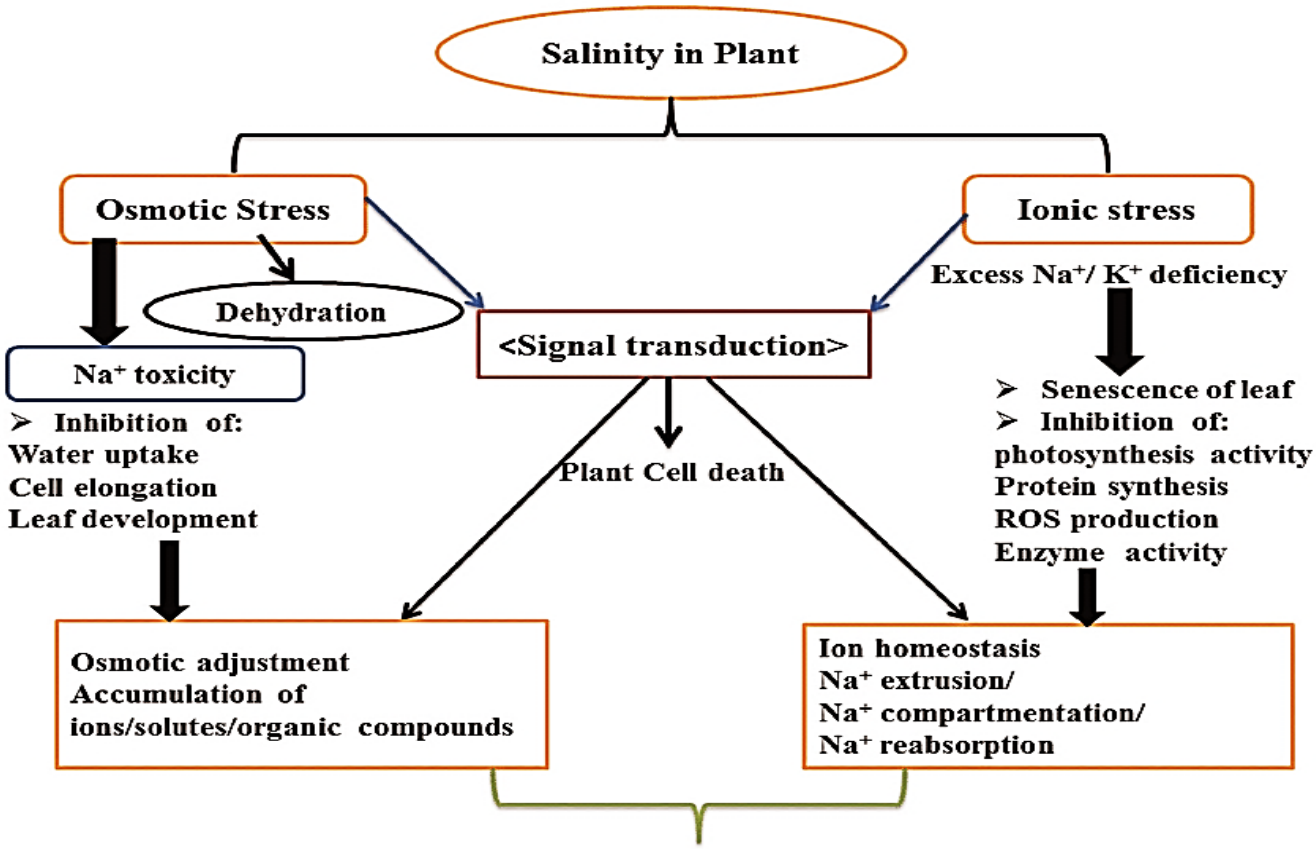
1- التنظيم الأزموزي Osmoregulation: تقوم كثير من النباتات بتحمل الإجهاد الأزموزي الناجم عن الأملاح بعملية التنظيم الأزموزي وذلك بنوعين من الآليات:

أ- تفادي نزع الماء Dehydration avoidance: يمكن أن يقوم النبات بتفادي نزع الماء وذلك بزيادة تركيز الايونات أو الذائبات بشكل عام لدرجة يستمر معها تدفق امتصاص الماء الى جسم النبات. إن عملية تراكم الذائبات سواء كان مصدرها الايونات الموجودة في بيئة النبات أو أنها عضوية يقوم النبات ببنائها داخليا تسمى التنظيم الازموزي Osmoregulation أو التعديل الأزموزي Osmotic adjustment ومما لا شك فيه أن عمليات امتصاص الايونات يكون بآلية نشطة (بصرف طاقة) وبناء الذائبات من خلال تحليل المركبات الكربوهيدراتية والبروتينية المعقدة الى مركبات بسيطة ذائبة إنما هي عمليات مكلفة من حيث الطاقة، فضلا عن تقييد الكثير من المركبات الذائبة المهمة من اجل الاستمرار في خفض الجهد الأزموزي لاستمرار امتصاص الماء. وهناك اعتقاد جازم بان هبوط نمو وإنتاجية النباتات بفعل الملوحة إنما هي نتيجة للتنظيم الأزموزي بين النبات وبيئته.

ب- تحمل نزع الماء Dehydration tolerance : أما آلية تحمل نزع الماء فان النبات يتعايش مع ظروف فقدان الانتفاخ ولكن لابد من إيقاف نمو النبات وإبقاء الخلايا في حالة عدم النمو Non growing state.

2- تحمل نقص المغذيات Tolerance of nutrient deficiency: يمكن لبعض النباتات المتحملة للملوحة أن تديم عملية امتصاص البوتاسيوم تحت ظروف الملوحة مما يجعلها في وضع تقوم بعملية التحمل وذلك بتفادي نقص المغذيات.

3- تحمل الضرر الابتدائي غير المباشر Tolerance of primary indirect strain تشمل هذه الآلية التخلص من المواد السامة التي قد تتراكم بفعل التعرض للملوحة ، أو تفادي تثبيط النمو بفعل التأثير الأزموزي للأملاح وذلك بآلية التنظيم الأزموزي، ويمكن أن يكون ذلك بآلية تحمل الأنزيمات Enzyme tolerance إذ أن بعض الأنزيمات تتحمل تراكيز عالية من الأملاح دون أن يتأثر نشاطها . ويمكن لبعض النباتات أن تغير مساراتها الحيوية الخاصة بعملية تثبيت CO_2 (حسب بيئتها) من المسارات ثلاثية الكربون C3 Pathways الى المسارات رباعية الكربون C4 Pathways أو المسارات الخاصة بالنباتات المتشحمة وذلك إن الإنزيم (Phosphoenole Pepco (pyruvate carboxylase قد يتحفز بكلوريد الصوديوم وبالتالي قد تتنشط خصائص التحمل للملوحة.



شكل19: تأقلم النبات استجابة للظروف الملحية

محاضرة (5)

الاجهاد الحراري : Heat Stress

تعد درجة الحرارة من العوامل الأساسية والمحددة لمراحل نمو النبات المختلفة ابتداء من عملية الإنبات . ويمكن اعتبار المدى الحراري بين° 35 - 5 م ملائما لإنبات معظم بذور النباتات. وعلى المستوى الخلوي فإن العمليات الأيضية كالتنفس والبناء الضوئي والتفاعلات الأنزيمية الأخرى تتأثر كثي ر بدرجات الحرارة فإنها تزداد أو تُسرع في تفاعلاتها ولغاية درجة مئوية معينة (عادة أقل من° 40 م). إذ أن درجة الحرارة أكثر من 40 °م تؤدي إلى إبطال مفعول الأنزيمات مما يسبب عدم إكمال ذلك التفاعل المعني. والمعروف أن درجة حرارة الجو تصل أحيانا إلى قيمة عالية اكثر من° 40 م ، فقي فصل الصيف على سبيل المثال تصل درجة الحرارة نهار ا إلى أكثر من° 50 م في المناطق الصحراوية والجافة، لكن النباتات تحافظ على درجة الحرارة داخل أجسامها بحيث لا ترتفع عن الحد المؤثر وذلك من خلال عدد من الأمور من أهمها ما تقوم به من تبديد الحرارة في عملية النتح Transpiration التي يفقد جسم النبات حرارة كبيرة .كما أن ارتفاع الحرارة يسبب زيادة في عملية النتح في النبات فضلا عن التبخر بشكل عام مما يؤدي إلى الجفاف الذي قد يهلك النباتات.

ان درجة الحرارة تؤثر في الغطاء النباتي اما بصورة مباشرة او غير مباشرة والتأثير المباشر يكون بطريقتين هما :

١ -التاثير في الفعاليات الفسيولوجية وبالتالي يتاثر النمو والحجم.

٢ -تاثير الحرارة ياتي من خلال تحديده للانواع التي يمكنها العيش في مناطق معينة أي تتوزع الانواع النباتية، وعليه تصنف النباتات حسب استجابتها لدرجات الحرارة إلى ثلاث فئات:

- نباتات الحرارة الواطئة **Psychrophiles** : وهي النباتات المحبة للبرودة وتضم النباتات التي تنمو وتتم دورة حياتها في أوساط تتراوح درجة حرارتها بين 0- 20م.
- نباتات الحرارة المعتدلة **Mesophiles** : وهي النباتات المحبة للحرارة المعتدلة وهي نباتات تنمو وتتم دورة حياتها في درجات حرارة تتراوح بين 10 - 30 م وأي درجة حرارة أعلى من 35 م تسبب لها إجهادا حراريا.
- نباتات الحرارة العالية **Thermophiles** : وهي النبات المحبة للحرارة المرتفعة وهي نباتات تنمو وتتم دورة حياتها في درجات حرارة حتى 45م

من الطرق التي يمكن أن يحدث بها الإجهاد الحراري الضار بالنباتات هي:

1. زيادة حرارة الهواء.
2. زيادة حرارة التربة.
3. إرتفاع درجات الحرارة في النهار أو المساء. أن التذبذب الحراري أو التباين الكبير بين حرارة الليل و النهار ذو تأثير بالغ على النباتات .

- درجات الحرارة الحدية: هي درجات الحرارة التي يستطيع النبات عندها النمو، وهناك ثلاث درجات حدية لكل نبات:

1. درجة الحرارة الدنيا Minimum temperature: و هي أقل درجة حرارة يمكن للنبات النمو فيها ، إلا أن العمليات الحيوية تكون متدنية بشكل كبير ، و تبلغ الدرجة الحدية الدنيا لمعظم النباتات خمس درجات مئوية.
2. درجة الحرارة المثلى Optimum temperature : و هي درجة الحرارة التي يمكن للنبات النمو فيها ، حيث تكون العمليات الحيوية للنبات في أعلى مستوياتها و تختلف هذه الدرجة حسب نوع النبات.
3. درجة الحرارة القصوى Maximum temperature: وهي أعلى درجة حرارة يمكن للنبات النمو فيها و تكون العمليات الحيوية للنبات في أدنى مستوياتها ، و تبلغ الدرجة الحدية القصوى للنبات أربعة و خمسون درجة مئوية. هذا و تختلف الدرجات الحدية باختلاف النوع النباتي . كما تختلف الدرجة الحدية للعمليات الفسيولوجية في النوع النباتي فلكل عملية فسيولوجية درجاتها الحدية الخاصة.

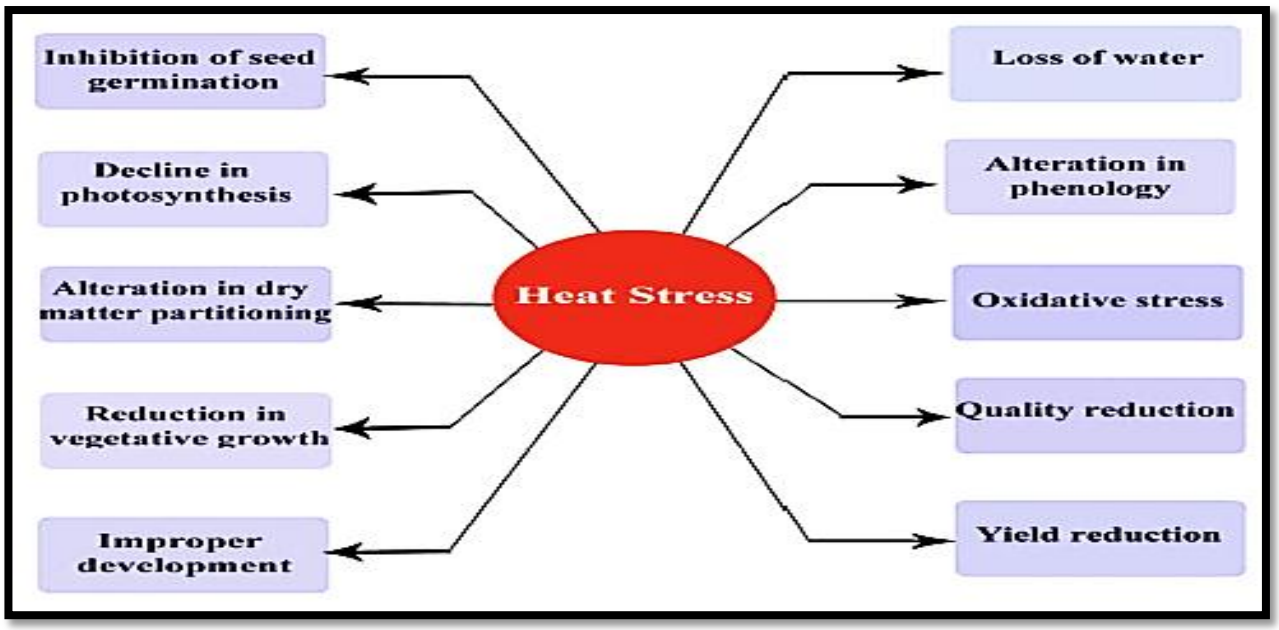
لكن لدرجة الحرارة المرتفعة جملة من الاضرار البالغة للنبات ومنها:

1. .تأثير درجة الحرارة على البناء الضوئي :يتوقف معدل البناء الضوئي إلى جانب العوامل البيئية المختلفة من إضاءة وتركيز ثاني أكسيد الكربون وغيره.
2. تزايد معدلات الهدم: بارتفاع درجات الحرارة عن الحد الأقصى تزداد عمليات الهدم في النبات أي زيادة عملية التنفس. وعملية الأيض في النبات تعتمد على التوازن بين عملية البناء الضوئي Photosynthèse وعملية الهدم أو التنفس Respiration وهذه تختلف بين نبات وآخر ،

إن تأثير درجة الحرارة معقد في عملية التنفس شأنها في ذلك شأن تأثيرها في العمليات الحيوية الأخرى . على العموم تؤدي زيادة الحرارة إلى زيادة عملية التنفس أو الهدم والعكس صحيح أيضا وهذا حسب نوع النبات، فنباتات المناطق المعتدلة الحارة يتوقف فيها التنفس في مجال حراري بين0.0 - 05 درجات مئوية تحت الصفر، أما نباتات المناطق الباردة كبعض المخروطيات أو الصنوبريات ***Pinus sp.*** ، لا تتوقف فيها عملية التنفس بانخفاض الحرارة إلى10 -20 درجة مئوية تحت الصفر .و في الدرجات العالية أكثر من 45 درجة مئوية تتأثر فيها عملية التنفس أكثر من عملية البناء الضوئي .لذلك فإن النباتات التي تعيش في مستوى الطبقات السفلى في الغابات بالمناطق المعتدلة حيث درجة الحرارة غير مرتفعة يكون عندها صافي الزيادة اليومية مرتفعا لما يقوم به النبات من عملية البناء الضوئي مما يمكنه من النمو بصورة جيدة بالرغم من أن قوة الإضاءة ضعيفة داخل الغابة، وعليه فإن درجة الحرارة المثلى للتنفس تكون أعلى منه في عملية البناء الضوئي.

3. تأثير درجات الحرارة على الامتصاص: ينخفض معدل امتصاص الماء في كثير من طراز النباتات اذا انخفض درجة حرارة التربة إلى درجة قريبة من الصفر أو دون درجة التجمد.

4. الجفاف: عند ارتفاع درجات الحرارة يتزايد معدل فقد النبات للماء عن طريق الثغور بعملية النتح مسببا الجفاف، وتتزايد هذه العملية سواء بالتبخر من سطح التربة أو بعملية النتح ، يصبح التوازن المائي بين الوسط الخارجي والوسط الداخلي للنبات سالبا أي كمية الماء المفقودة عن طريق النتح تفوق كمية الماء الممتصة بواسطة الجهاز الجذري مسببة بلزمة بروتوبلازم الخلايا، فيبدأ النبات بالذبول وغالبا ما تؤدي إلى موت النبات بتوقف العمليات الأيضية المختلفة التي تعتمد على الماء وطبيعته.
5. تاثير درجات الحرارة على الانبات: ان بذور أي نوع نباتي معين مجال حراري للانبات ولا تنبت في درجات الحرارة أعلى أو أقل من هذا المجال.
6. تاثير درجات الحررة على الازهار والتلقيح والاخصاب وكذلك سقوط الازهار والثمار.
7. حدوث أمراض نباتية ، و من أهمها: إحتراق حواف الأوراق، لفحة ثمار الشمس في الفاصوليا و الطماطم والبطيخ و الفلفل و الباذنجان و الخس و التفاح و الكمثرى و المانجو و الحمضيات و الموز و التين و ثمار الرمان، القلب المائي في ثمار التفاح، تساقط الثمار الصغيرة في حزيران، تجوف ثمار الطماطم.



شكل (20): تأثير الاجهاد الحراري على النبات.

الآليات الفسيولوجية والكيموحيوية والجزيئية لتحمل الإجهاد الحراري في النباتات

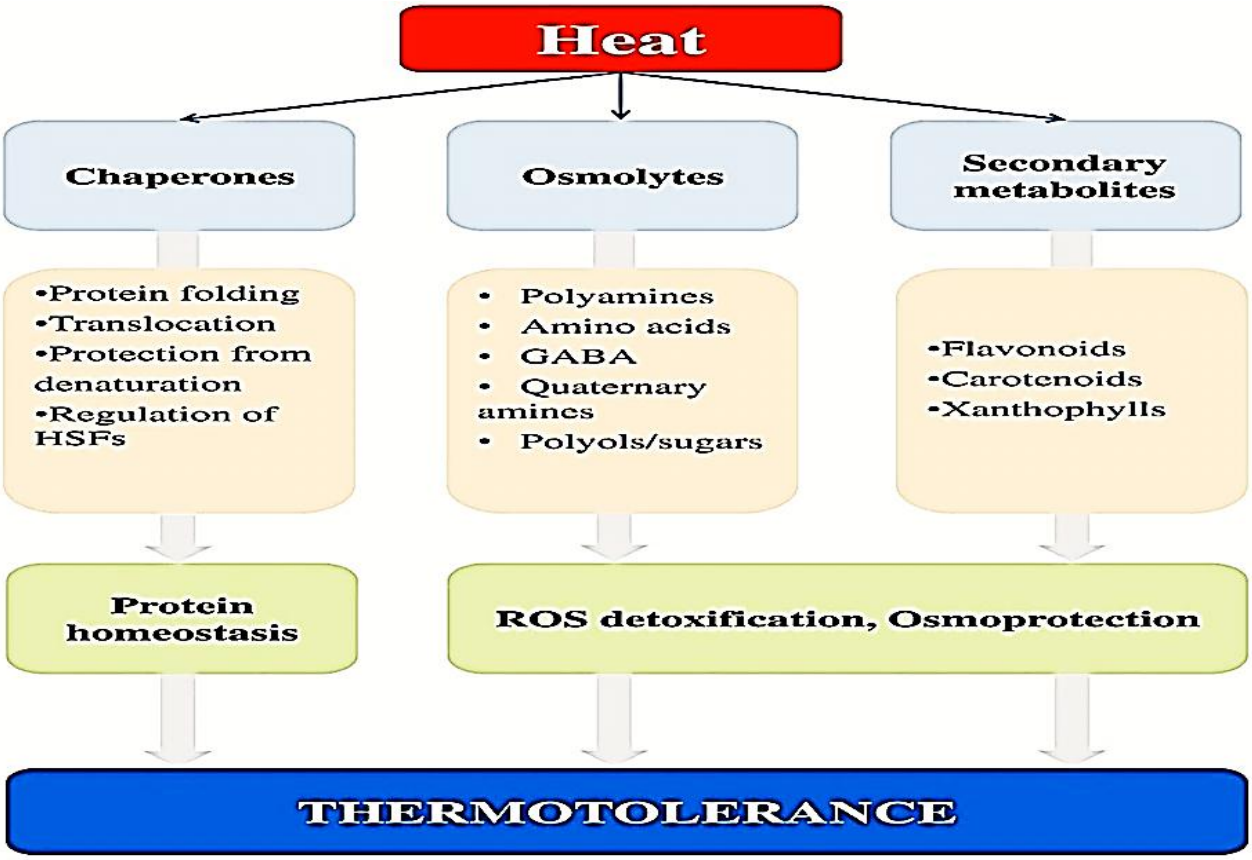
تتفاوت استجابات النبات للإجهاد الحراري حسب درجة الحرارة والمدة ونوع النبات. في أقصى الاجهاد الحراري ، قد يحدث تلف خلوي أو موت خلوي في غضون دقائق ، مما قد يؤدي إلى انهيار كبير في التنظيم الخلوي. يؤثر الإجهاد الحراري في معظم عمليات النبات مثل الإنبات ، والنمو ، التنمية والتكاثر والغلة. الإجهاد الحراري يؤثر بشكل مختلف على استقرار مختلف البروتينات والأغشية وأنواع RNA وبناء الهيكل الخلوي ، ويغير كفاءة التفاعلات الأنزيمية في الخلية مما يحصل ارباك في العمليات الفسيولوجية الرئيسية لها مما يؤدي الى اختلال توازن الايض في النبات. يمكن لبعض النباتات الاستجابة لتحمل درجات الحرارة العالية وذلك بتكوين نوع من القدرة على تحمل الضرر.

طورت النباتات استجاباتها لتطرف الحرارة ببعض الميكانيكيات المختلفة ، تشريحية وفسيولوجية لضمان النمو عند تعرضها لدرجات الحرارة العالية، يمكن ان تصنف الى:

1- الاستجابة طويلة المدى (تجنب او تفادي الاجهاد) : ويقصد بها التكيف من الناحية المورفولوجية والفينولوجيا مثل: التبريد بالنتح، تغير تركيب الدهون بالأغشية، وجود شعيرات ومواد شمعية على سطح الورقة لعكس الحرارة، التفاف الأوراق وتغيير اتجاهاتها لتلافي أشعة الشمس الحارة، نمو أوراق صغيرة مجزأة لتقليل

سمك الطبقة المحيطة وبالتالي زيادة عملية فقد الحرارة. تمتلك بعض الأعشاب الصحراوية أوراق ذات شكلين لتفادي الحرارة الزائدة ومن أمثلة تلك الأعشاب Encelia farinose الذي يعطي أوراق خضر عديمة الشعيرات في الشتاء وتستبدل بأوراق بيض زغبية في الصيف للغرض أعلاه.

2- الاستجابة قصيرة المدى (تحمل او مقاومة الاجهاد): ويقصد بها مقاومة او تحمل الاجهاد وميكانيكيات الاقلمة مثل: بروتينات الاجهاد، Osmoprotectants، كانسات الجذور الحرة (مضادات الاكسدة) AntiOxidants ، النقل الايوني واي عامل ممكن ان يشارك في موجات الايعازات الخلوية (الشكل 21).



شكل (21): استجابة النبات لتحمل ومقاومة الإجهاد الحراري من خلال ثلاث عمليات مختلفة.

اجريت دراسات مستفيضة على تأثير الزيادة المفاجئة لدرجة الحرارة في تأقلم النباتات والكائنات الدقيقة لظروف ارتفاع درجات الحرارة القاتل. وقد كانت خلاصة تلك الدراسات بان هناك بروتينات معينة يجري بناؤها تحت ظروف الارتفاع المفاجئ لدرجة الحرارة تعرف ببروتينات الصدمة الحرارية Heat shock proteins (HSPs)) . وشخصت ناسخات خاصة بتلك البروتينات (mRNAs) بعد فترة قصيرة من الصدمة الحرارية (3 – 5 دقائق) ووجد أن الخلايا أو النباتات المستحثة لبناء تلك البروتينات تبدي تحملا حراريا ايجابيا إذ يمكن أن تتحمل درجات حرارة كانت سابقا تقتل تلك الخلايا أو النباتات. واتضح في السنوات الأخيرة أن تلك البروتينات تمثل عوامل حماية للبلاستيدات الخضر والأنوية، فضلا عن إن قسما منها أنزيمات مرتبطة بآليات التحمل الحراري مثل ثبات البروتينات والتشبع للأحماض الدهنية الخاصة بدهون الأغشية.

محاضرة (6)

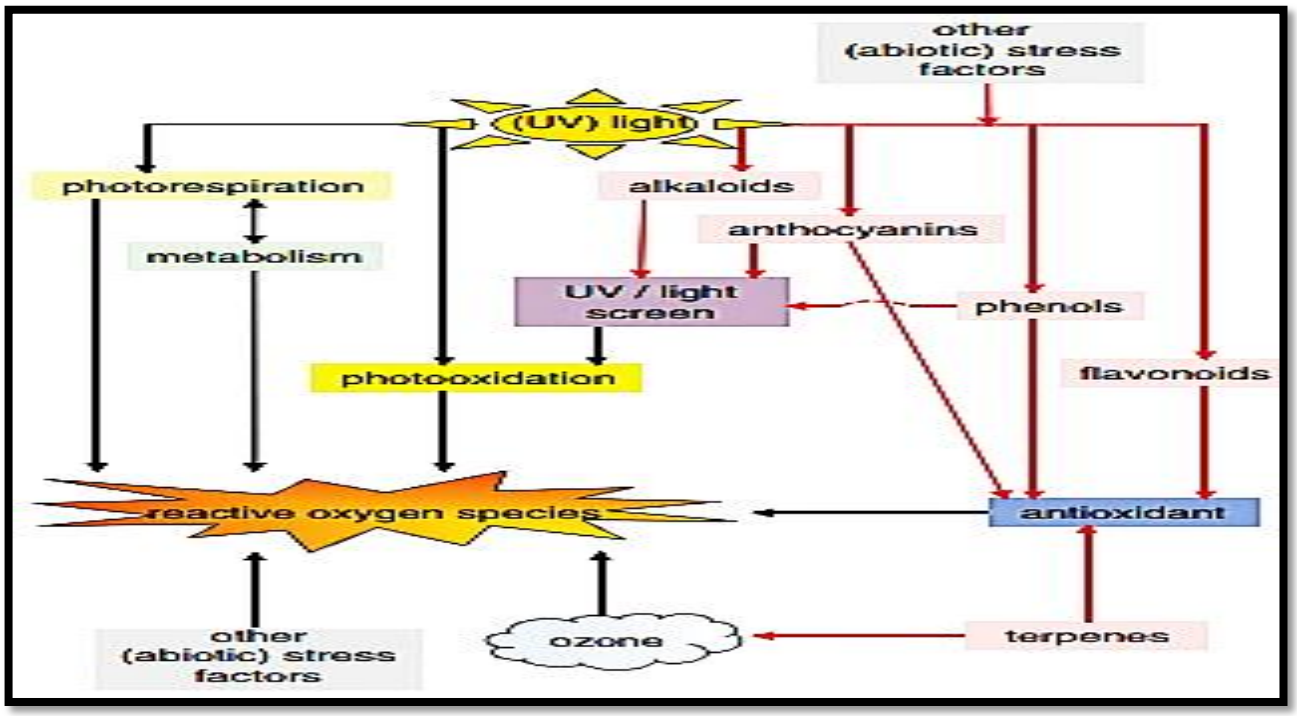
مقاومة الاجهاد الحراري عن طريق انتاج مركبات الايض الثانوي (كمضادات اكسدة):

جميع الكائنات الحية لديها الأيض الأساسي الذي يوفر لها الجزيئات الأساسية (الأحماض النووية، الدهون، البروتينات، الأحماض الأمينية و الكربوهيدرات) في المملكة النباتية فضلاً عن هذا تنتج النباتات عدد كبير من المركبات التي ليست مستمدة مباشرة من عملية التمثيل الضوئي و إنما تأتي نتيجة للتفاعلات الكيميائية اللاحقة من التفاعلات الكيميائية المختلفة لمركبات الأيض الأولي (شكل 22) و تسمى هذه المركبات بمركبات الأيض الثانوي ، المتمثلة في المركبات الفينولية و التربينات و الستيرويدات والقلويدات وغيرها من المركبات.

المركبات الثانوية هي مجموعة من الجزيئات تنتج بكميات صغيرة، ويتوقف إنتاجها على العائلة، الجنس و النوع ، لديها العديد من الوظائف المهمة في النبات، إذ تؤدي دورا مهما في تكيف النباتات لبيئتها، فهي تعمل بطريقة فعالة جدا في تحمل النباتات لمختلف الإجهادات، ضد الجفاف والأشعة فوق البنفسجية UV و ضد آكلات الأعشاب، و تثبيط الهجوم الممرض من البكتيريا والفطريات و الحشرات المفترسة.

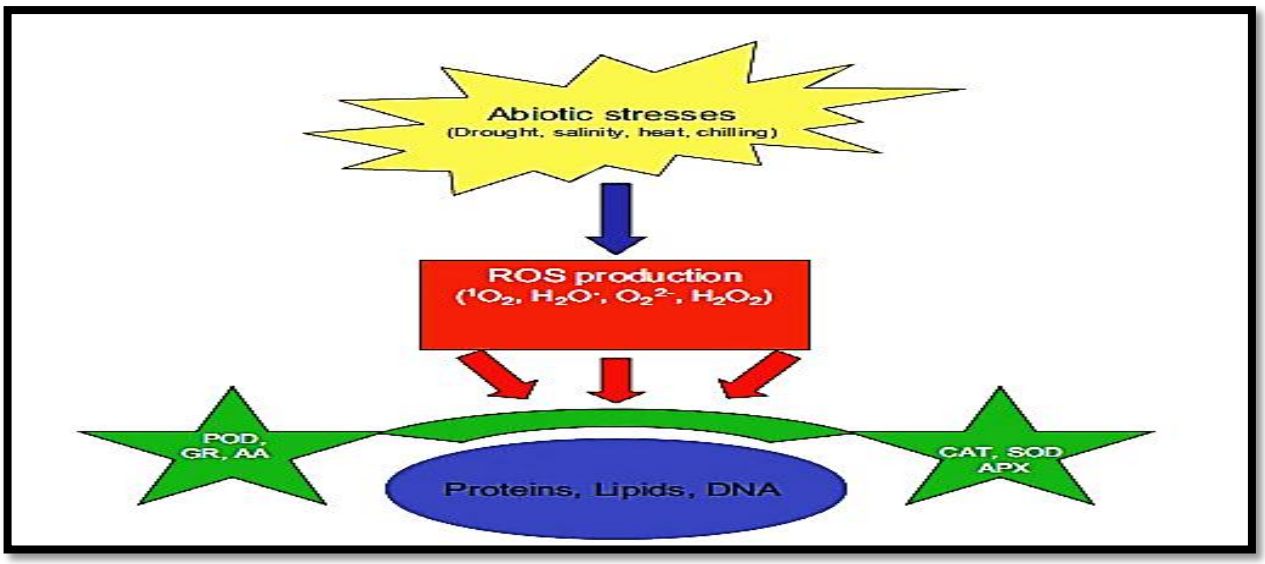
في الوقت الحاضر، العديد من هذه المركبات تستخدم في الطب الحديث، وتُعد هذه الجزيئات هي أساس المكونات النشطة الموجودة في النباتات الطبية، ومن المحتمل أن تمثل مصدرا كبيراً لمختلف العوامل العلاجية. تصنف مركبات الأيض الثانوي على أساس التخليق الحيوي لها، فتقسم على أساس المركبات الأولية المنتجة منها أو يكون وفقا إلى البنية الكيميائية المنتمية لها إلى ثلاث عائلات رئيسة هي التربينات، الفينولات والقلويدات.

عند تعرض النبات لظروف الإجهاد Stress (المائي ، الحراري ، الضوئي) يؤدي الى انتاج Reactive oxygen species (ROS) او المسمى بالجذور الحرة Free radicals مثل(O^{-}_{2}) Superoxide radicals ، ($OH^{\bullet}$) Hydroxy radicals ، (H_2O_2) Peroxy radicals ، ($^1O_2^{\bullet}$) Singlet Oxygen radicals



شكل (22): اغلب الاجهادات الغير حيوية تحفز الاجهاد التاكسدي من خلال توليد أنواع الأكسجين التفاعلية (ROS)، الذي يعمل النبات بدوره الى انتاج مركبات الايض الثانوي كمضادات اكسدة مثل alkaloids ، Anthocyanins ، Flavonoids ، بعض المركبات الفينولية Phenolic compounds ، Terpenes.

وهي مواد مؤكسدة قوية جدا وتقوم سريعا بمهاجمة الجزئيات البيولوجية Biomolecules مثل جزئيات DNA مما يؤدي الى خلل شديد في عمليات الايض واختلال وظيفي لايمكن اصلاحه او تعويضه، ولاجل ازالة الاثر السام الناتج من تفاعلات الـROS ينتج النبات مركبات لاهمة عديدة (مضادة للاكسدة) .



شكل (23): تأثير الاجهاد الغير حيوي على انتاج الجذور الحرة، التي تسبب الضرر التأكسدي وضعف الاداء الوظيفي للخلية، ولتفادي الجذور الحرة المؤكسدة ينتج النبات مركبات انزيمية او غير انزيمية)

عند تعرض النبات لظروف الاجهاد يؤدي الى نقص شديد في امتصاص العناصر خاصة الفسفور مما يؤدي الى تثبيط تفاعلات دورة (كربس) وهذا بدوره يؤدي الى تراكم حامض البيروفيك Pyrovic acid الذي يعتبر المادة الاساس في التخليق الحيوي لمركب الفالين المسؤول عن مسار تخليق كثير من مركبات الايض الثانوي، كذلك وجد ان الاجهاد الحراري يؤدي الى حدوث إضطرابات في التحولات الغذائية بالخلايا فمثلا يزيد معدل الهدم (التنفس) مما يؤدي الى زيادة انتاج الـ phosphoenolpyruvate الذي يساعد الى حدوث مسار الشيكميك، الذي يعد مفتاح لتخليق الكثير من مركبات الايض الثانوي.

دور بروتينات الصدمة الحرارية في مقاومة النبات للإجهاد الحراري:

يدفع الضغط وارتفاع درجة الحرارة المفاجئة الى تخليق عائلة جديدة من البروتينات ذات كتلة جزيئية منخفضة يعرف بروتينات الصدمة الحرارية (Heat Shock Proteins (HSPs إما غير موجودة أو موجودة في مستويات جدا منخفضه في الأنسجة غير المعرضة للإجهاد. تعتبر بروتينات الإجهاد الحراري (HSPs) وعوامل الصدمة الحرارية (HSFs) من العوامل الرئيسية لتحمل الاجهاد الحراري في النباتات، وهذه كلها مسيطر عليها من خلال العديد من جينات الصدمة الحرارية" (HSGs) ، والتي تشفر HSPs عند التعرض على مدى 15 دقائق الى بضع ساعات في درجات الحرارة 5 -15 درجة مئوية فوق درجة الحرارة المثلى للنبات والتي تحمي الخلايا من تأثير الاجهاد الضار. كشف التحليل البروتيني أن الاجهاد الحراري يمكن أن يقلل من دور البروتينات في التمثيل الضوئي والطاقة والتمثيل الغذائي وتنظيم البروتينات المرتبطة بالمقاومة. يتم تجميع هذه البروتينات في خمس فئات في النباتات ، وفقًا لوزنها الجزيئي: Hsp100 ، Hsp90 و Hsp70 و Hsp60 وبروتينات الصدمة الحرارية الصغيرة (الجدول 2).

1. HSP100: يعمل على الحفاظ على السلامة الوظيفية لعديد من البتيدات الرئيسية، مما يساعد على تحلل البولي ببتيدات التالفة، وإعادة ذوبان مجاميع البروتين من خلال التفاعلات مع نظام مساعد sHSP ، يتطلب ATP لإتمام عمله.
2. HSP90: من اكثر بروتينات الصدمة الحرارية وفرتا في نباتات المختلفة حقيقية وغير حقيقية النواة، مرافق تنظيمي للإجهاد الحراري المرتبط بنقل الإشارة وينجز طي البروتين، وإزالة السموم الأيضية ، وتنظيم المستقبلات ، ونقل البروتين. يتطلب ATP لوظيفته. ويمكنه الارتباط مع بروتينات اخرى مثل calmodulin, actin, tubulin, kinases، والبروتينات المستقبلة. ويؤدي دور كمنظم نمو وتطور النبات في تلك الظروف كما وجد ان هناك خمسة جينات من نوع هذا الصنف من HSP90 (Glycine max) في

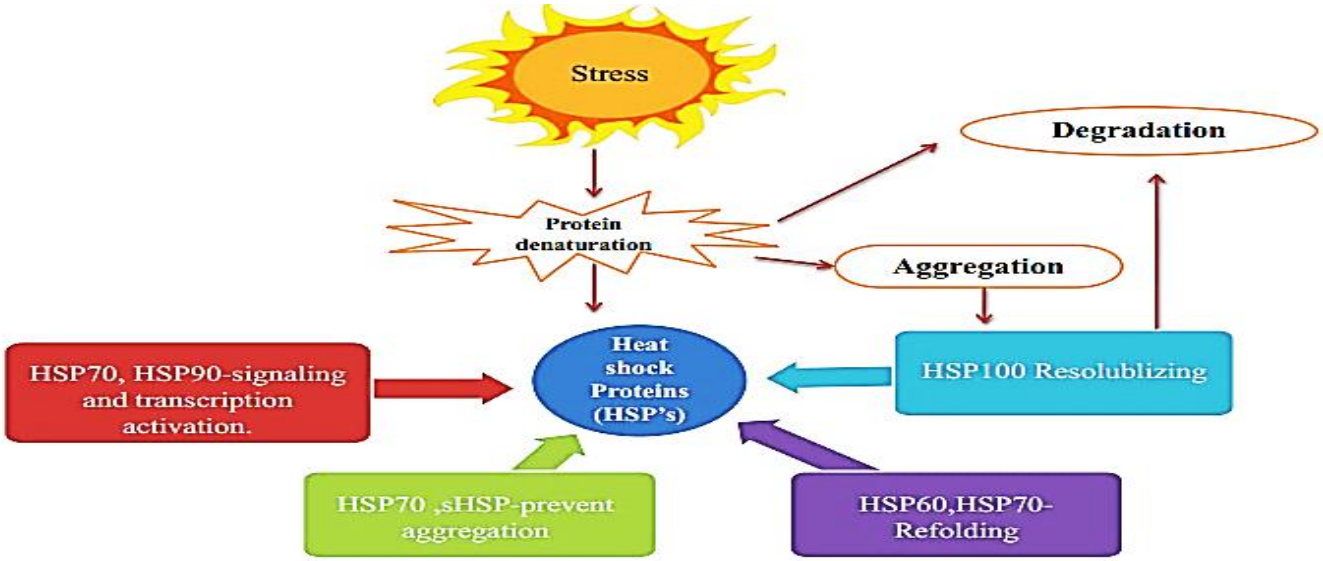
نبات Arabidopsis أدت إلى تقليل اكسدة الدهون وفقدان الكلوروفيل و إنتاج أعلى للكتلة الحيوية وعقد الازهار والاثمار تحت الاجهاد الحراري .

3. HSP70. وظيفته منع تفكيك المجاميع الجزيئية أثناء الإجهاد الحراري ، المساعدة في إعادة التشكيل والتحلل البروتيني للبروتينات غير الطبيعية، التثبيت الأولي للبروتينات ، وإزالة السموم الأيضية ، اطلاق ATP المعتمد على الارتباط. يعد Hsp70 أحد أكثر فئات عائلة بروتينات الصدمة الحرارية حفظًا. في النباتات والحيوانات ، يضمن HSP70 طي البروتين المناسب أثناء النقل إلى موقعه ووظائفه النهائية كمرافق للبروتينات المصنعة حديثًا لمنع تراكمها على شكل تكتلات. كما يعد HSP70 من اكثر المرافقات حفظًا التي لوحظت في النباتات والبكتيريا والحيوانات. ترتبط هذه البروتينات مع العديد من المرافقات المشاركة في أنشطة خلوية متنوعة. فقد لوحظ ان التعبير عنه ادى إلى منع تدهور وتجزئة الحمض النووي أثناء حالات الاجهاد الحراري في التبغ. كما أدى تعبير Chrysanthemum Hsp70 في A. thaliana إلى زيادة التحمل ضد الجفاف والملوحة والضغط الحراري.
4. (HSP60) والذي يوجد في البلاستيدات الخضراء ،الذي يساعد على تجميع وحدات كبيرة وصغيرة من Rubisco إلى وظيفية الانزيم. تعمل كماكنات تجميع متخصصة التي تعتمد على ATP ، ودورها في تطور الجنين ، وتطور الشتلات في بعض النباتات ، كمرافق في التجميع اللاحق للبروتينات المتعددة بعد الترجمة.
5. HSP20 تتطلب تطوير البلاستيدات الخضراء أثناء التهاب الغدد العرقية المقيّح ، وتجنب التجميع ، والمرافق المشترك ، وتشكيل المركب الجزيئي عالي الوزن (oligo-meric) ، والذي يعمل كمصفوفة لتثبيت البروتين غير المطوي. مطلوبة HSP40، HSP70 وHSP100 للافراج عنها.

تم تصنيف HSPs ذات الأوزان الجزيئية من 100-104 كيلو دالتون إلى عائلة HSP100. في النباتات

جدول (2): خمسة اصناف من بروتينات الصدمة الحرارية، حجمها وموقعها في الخلية النباتية.

HSP class	Size (kDa)	Examples (Arabidopsis / prokaryotic)	Cellular location
HSP100	100–114	AtHSP101 / ClpB, ClpA/C	Cytosol, mitochondria, chloroplasts
HSP90	80–94	AtHSP90 / HtpG	Cytosol, endoplasmic reticulum
HSP70	69–71	AtHSP70 / DnaK	Cytosol/nucleus, mitochondria, chloroplast
HSP60	57–60	AtTCP-1 / GroEL, GroES	Mitochondria, chloroplasts
smHSP	15–30	Various AtHSP22, AtHSP20, AtHSP18.2, AtHSP17.6 / IBPA/B	Cytosol, mitochondria, chloroplasts, endoplasmic reticulum



شكل24: اهمية بروتينات الصدمة الحرارية في مقاومة الاجهاد الحراري.

محاضرة (7)

إجهاد الضوء: Light stress

أهمية الضوء في حياة النبات:

للضوء تأثيرات عديدة ومختلفة على نمو النبات واكمال دورة حياته . ولابد من الاخذ بنظر الاعتبار الامور الاتية قبل التطرق الى الفعاليات الفسيولوجية ذات العلاقة :

اولا- شدة الضوء وكميته Light intensity and quantity

يعبر عن شدة الضوء بكميته الستلمة في وحدة المساحة ولفترة معينة من الزمن . وتتاثر بعوامل مختلفة تشمل مكونات الهواء الجوي حيث تقوم الغازات الموجودة كالنتروجين والاوكسجين (اللذان يمثلان النسبة العظمى من مكونات الهواء) بامتصاص كميات من الاشعاعات الضوئية ذات الامواج القصيرة الطول ، لذا يلاحظ بان الاشعة فوق البنفسجية Ultraviolate ذات اطوال موجية اقل من (290) مليمايكرون لاتصل الى سطح الارض . فضلا عن رطوبة الهواء التي هي الاخرى تمتص جزءا من الاشعاعات ذات الموجات الطويلة والاشعة تحت الحمراء ، لذا فان شدة الضوء تقل حوالي 4% في الايام الغائمة . كما ان الجزيئات الصلبة الموجودة في الهواء كدقائق الغبار والدخان وغيرها تقوم هي الاخرى بحجب جزءا من الاشعة الضوئية مما يقلل من شدته . ان لزاوية سقوط الاشعة الشمسية تأثيرا على شدة الضوء حيث كلما كان مسار الضوء بمسافة اطول سوف تقل شدته من خلال مروره بطبقات اكثر من الغلاف الجوي . لذا تكون شدة الضوء في المناطق الاستوائية عالية بسبب الوضع العمودي للشمس وكلما كان التوجه نحو القطبين قلت شدة الضوء . كما ان لطوبوغرافية الارض تاثيرا على شدة الضوء من خلال اتجاه سطح الارض بالنسبة لمسار الاشعة الشمسية وكمية الضوء المستلمة .

ثانيا- نوعية الضوء Light quality

يقصد بنوعية الضوء تركيب طول الموجة المؤثرة ، فالبناء الضوئي على سبيل المثال يتاثر باللونين الاحمر والازرق من الضوء بدرجة كبيرة مقارنة بالالوان الاخرى . ويكون اعلى امتصاص للصبغات النباتية المسؤولة عن امتصاص الطاقة الضوئية وتحويلها الى طاقة كيمياوية كالخيضور يقع على اللونين المذكورين . وفي عملية انبات البذور فيلاحظ بان اللون الاحمر بطول موجة 730 مليمايكرون و666 مليمايكرون هما المؤثران في صبغة الفايتوكروم phytochrome التي لها علاقة بعملية الانبات . حيث يبلغ اعلى امتصاص لهذه الصبغة عند طول موجي (666) مليمايكرون التي تعرف بصبغة الفايتوكروم الحمراء (Pr) ، وكذلك عند طول موجي (730) مليمايكرون التي تعرف بصبغة الفايتوكروم فوق الحمراء (Pfr) . وتلعب هاتان الصبغتان دورا كبيرا في عمليات ايضية اخرى مثل تزهير النباتات واستطالة السلاميات . وفي البيئات المائية يلاحظ ان الموجات الحمراء اقل نفاذية من الموجات القصيرة كالموجات الزرقاء لذا يلاحظ ان بعض الطحالب كالحمراء تتمكن من العيش في مناطق عميقة لقدرتها من الاستفادة من الموجات الزرقاء من الضوء في عملية استمرار نموها .

ثالثا- طول الفترة الضوئية Photoperiod

في الوقت الذي يستمر ضوء النهار اثنتي عشرة ساعة عند خط الاستواء فانه يختلف باختلاف خطوط العرض . فقد يصل عند خطوط العرض العليا اربع وعشرين ساعة في اليوم لفترة من السنة . وللفترة الضوئية اهمية لبعض العمليات الفسيولوجية مثل عملية التزهير Flowering . ولكل نبات فترة ضوئية حرجة Critical photoperiod التي يزهر النبات عند التعرض لها . وعليه تقسم النباتات الى ثلاثة مجاميع رئيسة هي :

1- نباتات طويلة النهار Long-day plants

وهذه النباتات تزهر عندما تتعرض لفترات ضوئية يومية اطول من الفترة الضوئية الحرجة لها كالقمح والشعير والبرسيم الاحمر والشوفان والشوندر واللفت والسبانخ والفجل .

2- نباتات قصيرة النهار Short-day plants

وتزهر هذه النباتات عند تعرضها لفترات ضوئية يومية اقصر من الفترة الضوئية الحرجة لها كالرز والذرة الصفراء والدخن والتبغ وقصب السكر وفول الصويا .

3- نباتات معتدلة النهار Day-neutral plants

وتتمثل بتلك النباتات التي ليس لها فترة ضوئية حرجة أي بمعنى ان عملية التزهير لاعلاقة لها بطول تلك الفترة كالطماطة والخيار والفاصوليا وعباد الشمس والقطن .

ويمكن استعراض عدد من الفعاليات الفسيولوجية والمظهرية التي لها علاقة بالضوء :

1- عملية البناء الضوئي Photosynthesis

يعد الضوء المصدر الاساسي للطاقة التي تمتصها الصبغات النباتية كاليخضور والكاروتينات والفايكوبلينات المنتشرة في الاجزاء النباتية الخضراء . وتتحول هذه الطاقة الممتصة الى طاقة كيمياوية يستفاد منها في تحويل ثنائي اوكسيد الكاربون الجوي بوجود الماء الى مادة عضوية على شكل مركبات كاربوهيدراتية . وتحتاج عملية البناء الضوئي اساسا الموجات الحمراء والزرقاء من الطيف الضوئي والتي تمتصها الصبغات النباتية بنسب متفاوتة . ان معظم النباتات لاتستخدم اكثر من 1% من مجموع الاشعاع الكلي في هذه العملية ، كما انها تختلف فيما بينها في نسب ماتحوله من ثنائي اوكسيد الكاربون مع الاخذ بنظر الاعتبار شدة الضوء .

2- الانبات Germination

تحتاج بعض بذور النباتات الى التعرض للضوء لكي تنبت ويحتاج البعض الاخر الى الظلام في حين ان اكثر النباتات لاتحتاج بذورها الضوء او بعبارة اخرى ليس للضوء او الظلام أي تأثير على انباتها التي من امثلتها معظم المحاصيل الزراعية . وهناك صبغات حساسة للضوء الاحمر كالفايتوكروم التي تلعب دورا في عملية انبات بعض بذور النباتات . ان بذور نبات الخس يتم انباتها بعد تعرضها للضوء ، كما يفضل تعريض بذور نباتي التبغ والجزر للضوء لتحفيزها على الانبات بينما تثبط عملية الانبات لبذور بعض النباتات كانواع من العائلة القثائية والعائلة البصلية . وعلى هذا الاساس يتم اختيار العمق المناسب عند عملية البذر بالنسبة الى قرب او بعد البذور عن مصدر الضوء .

3- تكوين صبغة اليخضور Chlorophyll synthesis

تتكون صبغة اليخضور (الكلوروفيل) من تحول مركب البروتوكلوروفيل protochlorophyll بعد تعرضه الى الضوء لذا يلاحظ ان البادرات او النباتات التي يحجز عنها الضوء سيتعذر تكون صبغة اليخضور مما يجعلها بلون شاحب يميل الى الاصفرار .

4- تكوين الهرمونات Hormones' formation

تتأثر بعض الهرمونات في تكوينها وانتشارها عند تعرض الجزع النباتي الذي يحويها الى شدة اضاءة عالية كما يحدث لهرمون الاوكسجين Auxin المتواجد في القمة النامية للنباتات مما يثبط عمله في نموذلك الجزء المضيء او المرض للضوء العالي او يسبب في انتقال الهرمون الى الجزء البعيد عن مصدر تلك الاضاءة العالية وبذلك يكون نمو الجزء البعيد افضل واسرع مما يسبب انحناء القمة النامية الى اتجاه الضوء وهذه الظاهرة تسمى بالانحناء الضوئي Phototropism .

5- نمو الاوراق وتشريحها Leave growth and anatomy

للضوء كعامل بيئي تأثير على نمو الاوراق حيث يلاحظ انها تكون اكثر سمكا واصغر مساحة واكثر خشونة عند تعرضها الى ضوء اشعة الشمس اذا ماقورنت عن تلك التي تعيش في الظل . وقد يلاحظ مثل هذا الاختلاف في النبات نفسه بين الاوراق العلوية والاوراق السفلية وللسبب ذاته . كما ان شدة الضوء العالية

تجعل من بعض النباتات باحتواء اوراقها على خلايا عمادية وباكثر من صف من الخلايا في العكس من ذلك يصاحبه ظهور الخلايا الاسفنجية بكثرة . وكما هو معروف في تشريح النبات بان الخلايا العمادية ذات الوجود الكبير من البلاستيدات الخضر سوف تستغل الطاقة الضوئية بصورة اكثر كفاءة من خلايا النسيج الاسفنجي . ومن هذا المفهوم يلاحظ ان للضوء تاثيرا ليس فقط على المظهر الخارجي للورقة وانما على تشريحها الداخلي ايضا .

6- التواقت الضوئي Photoperiodism

للفترة الضوئية اليومية اهمية واضحة في نمو معظم النباتات . ويطلق على تجاوب النباتات لمثل هذه الفترة بالتواقت الضوئي . فعلى سبيل المثال تتاثر عملية الازهار في بعض النباتات بطول الفترة الضوئية photoperiod وعلى اساسها قسمت النباتات الى مجاميع ثلاث رئيسة كما وضحت سابقا . مما ان توزيع النباتات جغرافيا يتاثر وفق متطلبات الفترة الضوئية للمجاميع النباتية التي تخضع ازهارها للفترة الضوئية المعينة وبذلك تتمكن من نشر بذورها بكفاءة عالية .فضلا عما ذكر اعلاه فان الضوء له تاثير واضح في تكوين الاعضاء التكاثرية وفتح وغلق الثغور في النباتات .

إجهاد نقص الإضاءة :

هو الضرر الذي يصيب النبات عند تعرضه لشدة ضوئية أقل مما اعتاد عليه النبات (النباتات الاستوائية .) يؤثر الضوء بشكل مباشر على البناء الضوئي حيث تقل عملية البناء الضوئي عند شدة إضاءة مساوية أو أقل من النقطة الحرجة للضوء (وهي الفترة التي يزهر النبات عند التعرض إليها)، وعندها يكون معدل التنفس أعلى من معدل البناء الضوئي مما يعرض النبات للمجاعة نتيجة زيادة عمليات الأكسدة عن البناء ، خصوصا عند تعرض النبات لشدة إضاءة منخفضة عن الحد الحرج لفترة زمنية طويلة .وتختلف النقطة الحرجة من نبات لأخر باختلاف النوع النباتي ، ولكنها أقل من 2 % من ضوء الشمس بشكل عام، وقد يؤثر نقص أو انخفاض الشدة الضوئية في شكل النبات من حيث:

أ .مساحة الأوراق.

ب لون الأوراق .

ج- وطول السلاميات.

وهذه الخواص تعود جزئيا إلى قلة الأشعة البنفسجية والزرقاء في الظل.

ثانيا : إجهاد زيادة الإضاءة:

هو الضرر الذي يصيب النبات عند تعرضه لشدة ضوئية أكبر مما اعتاد عليه النبات (نباتات المناطق الباردة)، وينشأ من زيادة كمية الضوء الساقط على الأوراق عن كمية الضوء المستخدمة في عملية البناء الضوئي سواء نشأ ذلك عن زيادة كمية الضوء أو نشأ عن انخفاض معدل البناء عند تعرضه لإجهاد آخر مثل الجفاف أو البرد مع ثبات كمية الضوء الساقط ، ويؤدي التعرض لشدة ضوئية عالية لفترة زمنية طويلة إلى:

1. تحطيم ضوئي لأصباغ البناء الضوئي (أكسدة ضوئية Photo Oxidation -) بعد عملية تثبيط للبناء الضوئي. يزداد معدل اختزال CO_2 مع زيادة كمية الضوء الممتصة بواسطة الكلورفيل إلى إن يصل إلى التشبع. زيادة كمية الضوء الممتص على كمية الضوء المستخدم في البناء الضوئي تسبب تحطم ضوئي لأصباغ البناء الضوئي وتسمى العملية(الأكسدة الضوئية)وتعتمد هذه العملية على الضوء والأوكسجين. كما يسبق هذه العملية بفترة من الزمن تثبيط للبناء الضوئي، إن تثبيط البناء الضوئي يحدث نتيجة أضرار تحدث في جهاز البناء الضوئي وليس نتيجة نقص أصباغ البناء الضوئي.
2. رفع درجة حرارة النبات ويتبعه زيادة معدل النتح (ضرر ثانوي .)
3. زيادة الطاقة الحركية الجزيئات الأصباغ والعضيات المكونة للخلية مما يؤدي إلى خلل في العمليات الأيضية نظرا لارتفاع درجة حرارة النبات.

4. تثبيط النشاط الإنزيمي لإنزيمات البناء والتنفس بارتفاع درجات الحرارة.
5. تحول الدهون (في الأغشية) إلى دهون غير مشبعة نتيجة أكسدتها مما يزيد من سيولتها وبالتالي التأثير على خاصية النفاذية للأغشية.
6. تؤثر زيادة الشدة الضوئية على نمو النبات بشكل عام بسبب تأثيرها على نشاط الأوكسينات(هرمون النمو) حيث وجد أن لزيادة الشدة الضوئية عن الحد الذي يتحمله النبات تأثير ضار على الأوكسينات حيث تعمل على تكسير وتحطيم الأوكسين وتحويله إلى مركبات أيضية غير نشطة بواسطة الآكسدة الضوئية خصوصا في وجود صبغة الرايبوفلافين.

طرق الحماية (تحمل الاجهاد الضوئي) من زيادة الضوء:

1. التبديد الحراري للطاقة (حالة تنظيم انتقال وتوزيع الطاقة كاستجابة لتغيرات التوزيع الطيفي.).

2. امتصاص الضوء السائد بواسطة اصباغ اخرى غير الكلوروفيل (وظيفة الكاروتينات هي ثنائية امتصاص الضوء والحماية الضوئية)

- تحويلها الى طاقة تركيب ضوئي (خمود كيموضوئي)
- تبديد حراري للطاقه (الخمود اللاكيموضوئي) عن طريق دورة الزانثوفيل التي تحدث في أغشية الثيلاكويد.

3. تغير وضع الأوراق بحيث تكون موازيه لأشعة الشمس فيقل امتصاصها للضوء.

4. تغير وضع البلاستيدات في الخلية، ففي نبات الـ Elodea تتجمع البلاستيدات عند الجدار الخلوي لتقليل امتصاص الضوء، وهذا الوضع لا يمنع التثبيط الضوئي عند التعرض إلى ضوء شمس كامل لفترة طويله.

5. استمرار أيض الكبريت مهم لمنع أو تقليل التثبيط الضوئي.

- **حالة تنظيم انتقال وتوزيع الطاقة كاستجابة لتغيرات التوزيع الطيفي.**

ان تفاعلات التمثيل الـ CO_2 في النبات تتطلب توفير طاقة (ATP و NADPH) وبالمقابل ان توفير تلك الطاقة تتطلب تدفق ثابت للإلكترونات من خلال نظامي (PSII+PSI)، لكن اذا كان الضوء لم يكن كافيا لإشباع النظامين بالطاقة الضوئية لن يكون هنالك انتقال للالكترونات بالشكل الكافي وبالتالي ينعكس سلبا على عملية التمثيل الضوئي ومن ثم النبات ككل.

وفي ظل الظروف الطبيعية فان كمية الضوء الواصلة الى النظامين (PSII+PSI) ليس بالضرورة ان تكون متوازنة او ثابتة، مثلا ان اقل طاقة مطلوبة لاثارة P700 (171kj) اما الطاقة المطلوبة لإثارة P680 (175kj)، مع الاخذ بنظر الاعتبار ان كلا النظامين يختلفان في عدد الهوائيات ومجموعة من العوامل الاخرى التي تؤثر في قدرة امتصاص الضوء كل على حدة.

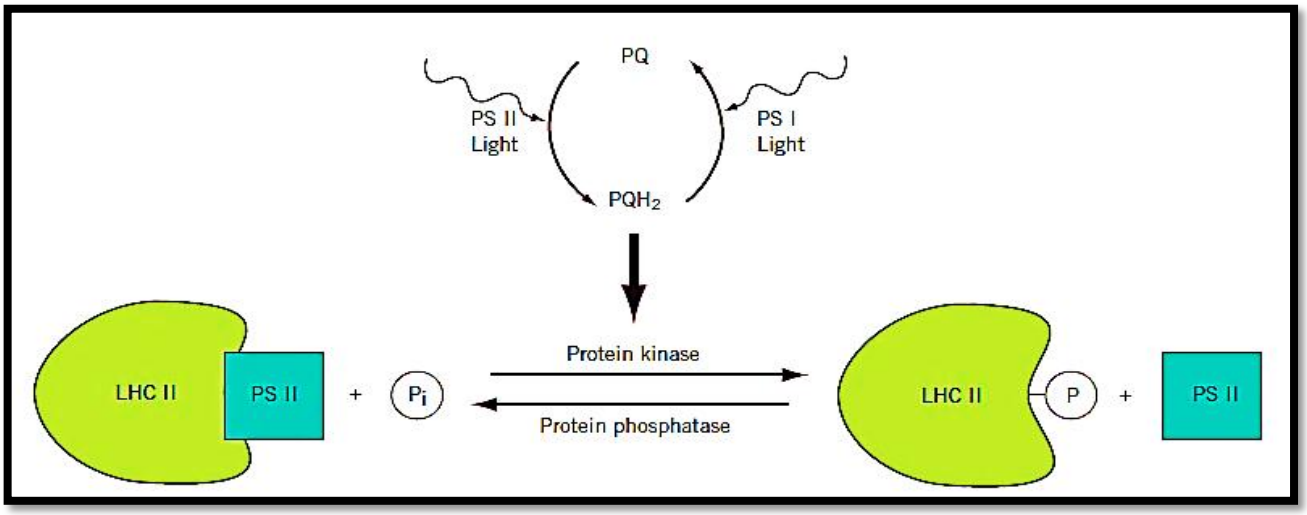
غالبا ما يواجه النبات حالات اخرى تتطلب التدابير السريعة في كمية الطاقة الموجودة التي تغذي (PSII+PSI)، حيث نجد ان نباتات التي تنمو تحت الظل تكون اكثر عرضة للتقلبات المفاجئة في حال تعرضت للضوء المباشر عبر الظلة من خلال الشقوق. او عند ظهور الشمس المفاجئة بعد فترة احتجابها خلف السحاب بشكل واسع، في تلك الحالات تتعرض ورقة النبات الى عشر اضعاف الطاقة خاصة عندما تتوجه مباشرة الى (PSII) فان تأثيره يكون شديد الاثر. او ان الاوقات المختلفة من النهار (شدة ضوء مختلفة) فامتصاص الضوء يكون نحو احد النظامين، فالطاقة الحاصلة في احدهما سوف تختلف عن الاخر.

ولحل تلك المشكلة لابد من وجود ميكانيكية لتوزيع الطاقة بين النظامين وهي ان اغشية الثايلوكويد تحتوي على protein kinase الذي يفسفر جذر الثريونين على بروتينات احد الهوائيات المربط بأحد اسطح الغشاء، هذا المعقد البروتيني هو (LHCII) شكل (25).

فعندما يكون (LHCII) مفسفر فانها تنقل طاقة اكثر الى PSI. عند توهج PSII سوف يعمل على تراكم الذي بدوره يزيد من فعالية انزيم protein kinase الذي يعمل على فسفرة جذر الثريونين LHCII الذي بدوره يؤدي الى انتقال LHCII خارج اطباق الكرانا الى الجزء الذي ليس فيه اطباق، ربما بسبب التفاعل المتنافر مع الشحنات السالبة مع الاغشية المتجاورة، وان هذا الانتقال الجاني للـ LHCII سيحول توازن الطاقة نحو PSI الموجود في غشاء الحشوة وبعيد عن PSII الموجود في اطباق الكرانا وهذه الحالة تسمى state 2 .

اما عند زيادة توهج PSI سيتاكسد البلاستوكوانين PQH2 الى PQ مما يؤثر على تثبيط عمل انزيم protein kinase و تحفيز انزيم protein phosphatase الذي بدوره يؤدي الى عكس الفسفرة (نزع الفسفور) لـ LHCII، وبالتالي يعود الـLHCII ثانيا الى الكرانا ويكون النظام في حالة state 1.

((الناتج الصافي هو السيطرة الدقيقة على توزيع الطاقة بين النظامين وبالتالي تسمح بالاستخدام الامثل للطاقة))



شكل (25) :- تنظيم انتقال وتوزيع الطاقة كاستجابة لتغيرات التوزيع الطيفي.

- **وظيفة الكاروتينات هي ثنائية امتصاص الضوء والحماية الضوئية.**

ان اجهزة التركيب الضوئي تعمل بكفاءة عالية لكي تمتص اكبر كمية للضوء وتحويلها الى طاقة كيميائية ، وعلى مستوى الجزيئات فان الطاقة في الفوتون الارتجاجية عالية جدا، فأجهزة التركيب الضوئي تحت الظروف العادية قادرة على التعامل مع الطاقة، اما في الظروف الغير عادية غير قادرة على التعامل مع جميع هذه الطاقة. فالطاقة الفائضة ربما تؤدي الى انتاج مواد سامة وتسبب تلف النظام اذ لم يكن التخلص منها بطريقة او اخرى.

ان الكاروتينات هي نوع من الصبغات والتي تكون مرتبطة مع بروتينات مركز التفاعل والهوائيات وهي احد مكونات الغشاء. ان طاقة الضوء الممتصة بواسطة الكاروتينات تنتقل مباشرة للكلوروفيل لذلك يطلق عليها بالصبغات الاضافية ، كما تلعب الكاروتينات دورا مهما في الحماية الضوئية photoprotection حيث ان غشاء التركيب الضوئي (الكرانا) يمكن ان يتلف بسهولة بالطاقة الزائدة الممتصة اذا لم تخزن هذه الطاقة على شكل طاقة كيميائية لذلك نحتاج الى نظام حماية.

ونظام الحماية هذا عبارة عن صمام امان يحرر الطاقة الفائضة قبل ان تحدث ضرر للكائن، وعندما تخزن الطاقة في الكلوروفيلات في حالة التوهج يتم صرفها بسرعة اما:

1. بالوميض او فقدها على شكل حرارة.
2. تحويلها الى طاقة تركيب ضوئي لذلك يطلق على حالة التوهج بعد فقد الطاقة بالخمود quenched واذا لم تخمد جزيئات الكلوروفيل بسرعة بالطريقتين اعلاه فانها قد تتفاعل مع الاوكسجين الجزيئي وينتج ما يسمى بالاوكسجين الاحادي المتوهج $^1O_2$* وهذا شديد التفاعل حيث يؤدي الى تلف العديد من مكونات

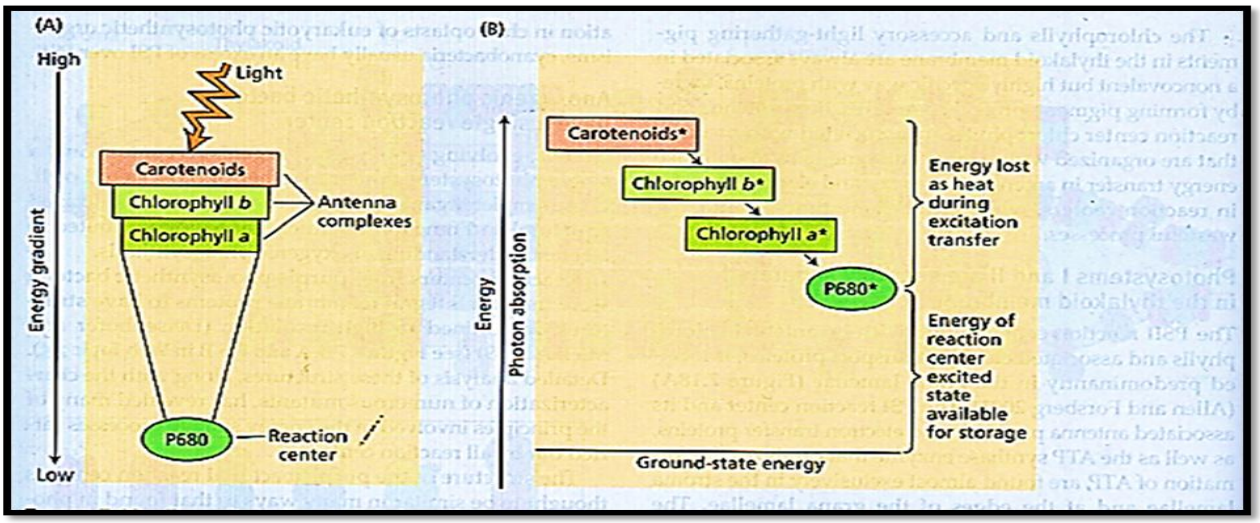
الخلية خاصة اللبيدات. توفر الكاروتينات الحماية من خلال اخماد حالة التوهج في الكلوروفيل وان حالة التوهج في الكاروتينات سوف لن تحمل طاقة كافية لتكوين $^1O_2$* لذلك تفقد طاقتها وتعود الى حالة الاستقرار (ground stste) على شكل حرارة شكل (26).

3. وقد وضعت حديثا اكبر عملية تنظيم لنقل طاقة التوهج الى مركز التفاعل وهذه العملية تعرف بالخمود اللاكيموضوئي NPQ (non-photochemical quenched) ان هذه العملية تبين ان جزء كبير من التوهج في نظام الهوائيات تخمد بالتحويل الى حرارة وهي نوع من الحماية ضد التوهج العالي والتلف الناتج عنه.

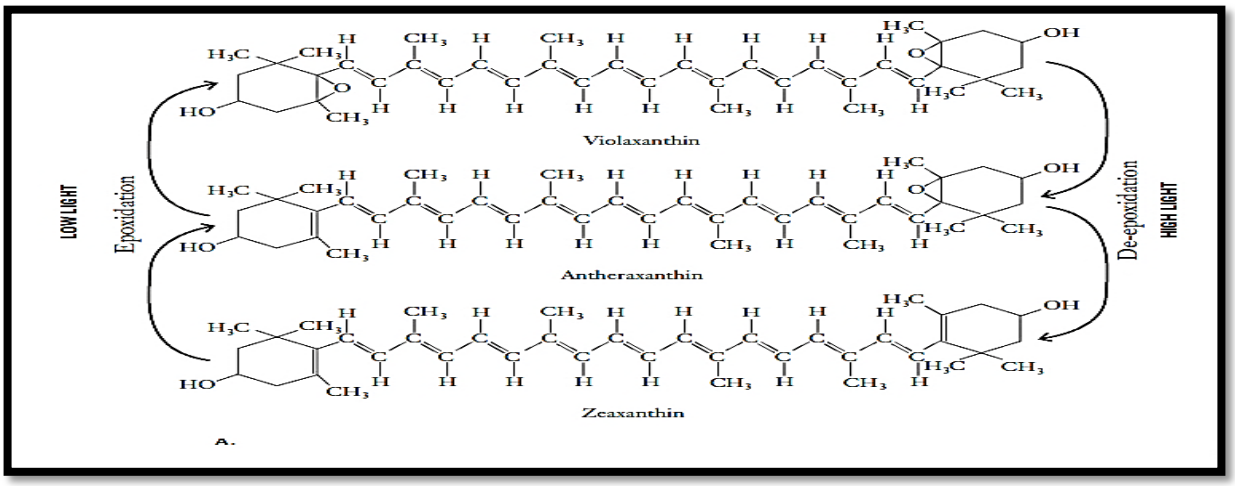
وقد وجد ان انواع معينة من الكاروتينات تسمة الزانثوفيلات Xanthophylls لها بعد تنظيمي في هذه العملية ، حيث ان اثنين من الزانثوفيلات هما Violaxanthin + Zeaxanthin والناتج الوسطي Antheraxanthin وهذه الكاروتينات يمكن ان تتحول بفعل انزيم epoxidase وانزيم de- epoxidase الموجودة في البلاستيدات الخضراء (شكل 27 و 28).

ان النظام الضوئي العالي ينشط الخمود اللاكيموضوئي ينشط انزيم وانزيم de- epoxidase ليحول Violaxanthin الى Zeaxanthin بفقد ذرتي من O_2, وان Zeaxanthin لا يتمكن من تحويل الطاقة الى PSII عبر الكلوروفيل chl b،

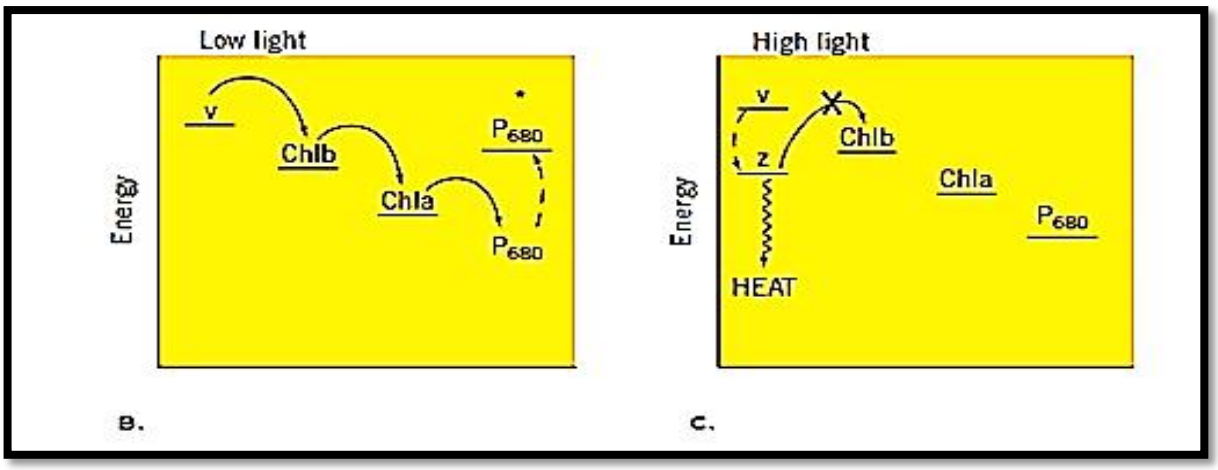
اما النظام الضوئي الواطئ فانه ينشط انزيم epoxidase لنتج عنه تراكم Violaxanthin الذي له القابلية على تحويل الطاقة المتوهجة الى chl b ومن ثم الى chl a وبعدها الى مركز التفاعل في PSII، لذلك فان Zeaxanthin مرتبط مع حالة الخمود وبالتالي حماية الكلوروفيل.



شكل (26) :- التخلص من الطاقة الضوئية بعملية الخمود الكيموضوئي.

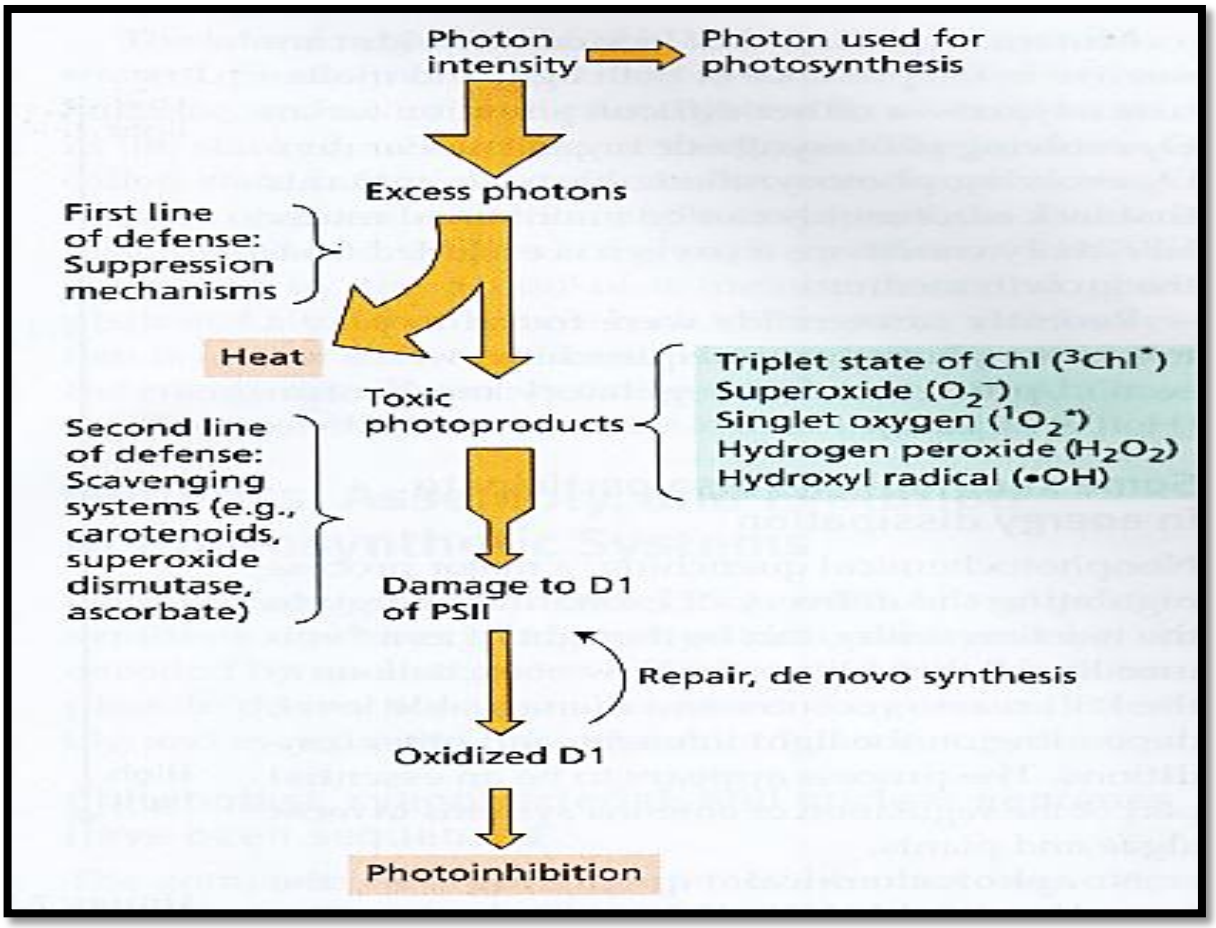


شكل (27) :- التخلص من الطاقة الضوئية العالية من خلال عملية الخمود اللاكيموضوئي.



شكل (28) :- شكل يوضح عملية الخمود اللاكيموضوئي.

فالمرحلة الاولى للدفاع هي التخلص من الطاقة الضوئية عن طريق تحويلها الى حرارة وفقدها واذا لم تكن هذه الميكانيكية وتكونت مركبات سامة مثل ($H2O2+ {}^1O_2* + chl*+ O^{2-}$) فان خط الدفاع الثاني هو انتاج مركبات لاهمة مثل الاسكوربيت والكاروتينات، واذا فشلت هذه الميكانيكية سوف يحصل تلف للبروتين D1 وهو من بروتينات النظام الضوئي PSII مما يؤدي الى التثبيط الضوئي photoinhibition وان البروتين المصنع الجديد D1 يدخل الى مركز التفاعل PSII لتكوين وحدة وظيفية شكل (29).

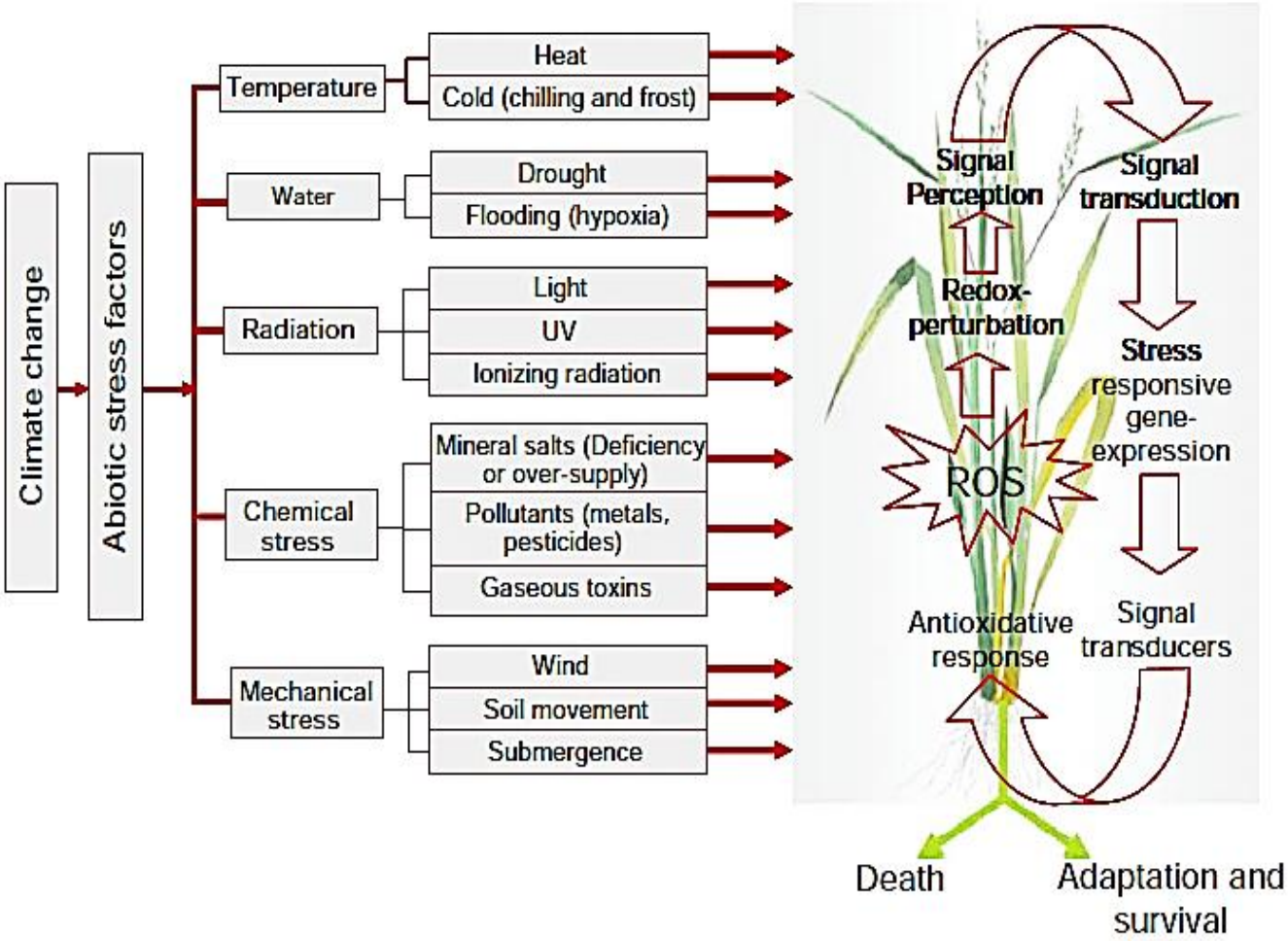


شكل (29) :- مراحل التخلص من الطاقة الضوئية العالية والوسائل الدفاعية من قبل النبات.

محاضرة (8)

الاجهاد التأكسدي:

عند تعرض النبات لأنواع الاجهادات المختلفة انفة الذكر فان تلك الاجهادات ينتج عنها الجذور الحرة للأوكسجين



شكل30 : تصور النبات والاستجابة لعوامل الإجهاد اللاأحيائية المرتبطة بتغير المناخ. تؤدي الزيادة الناتجة في ROS أو اضطراب الأكسدة التي تدركها الخلايا النباتية إلى تحفيز نقل الإشارة مما يؤدي إلى التعبير الجيني الذي يحدد تكيف النبات أو موته.

يمثل الاوكسجين % 21 من مكونات الهواء الجوي .رغم أن الاوكسجين في حالته الطبيعية لا يشكل خطر الى النبات , إلا أن حدوث بعض العمليات الأيضية في وجوده يؤدي إلى تكوين العديد من الشقائق شديدة النشاط الكيمائي إذا ما قورنت بجزيء الاوكسجين ذاته يطلق عليها إجمالاً شقائق الاوكسجين الفعالة (Reactive oxygen species: ROS) . من المعروف ان انواع الاوكسجين النشطة Activated oxygen species هي المادة الرئيسية والهادمة للخلايا والانسجة النباتية تحت ظروف الاجهاد .

هذه المواد تعتبر مواد مؤكسدة قوية جدا وتقوم سريعا بمهاجمة الجزيئات البايولوجية مثل جزيئات DNA مما يودي الى خلل شديد في العمليات الايضية واختلال وظيفي لا يمكن اصلاحه أو تعويضه مما يؤدي الى موت خلايا الانسجة النباتية، تنتج الثلاثة شقائق الأول من تفاعلات النقل الإلكتروني اذا تمت في وجود الاكسجين المثار ($^1O_2$:Singlet oxygen).بينما ينتج الاوكسجين المثار نتيجة امتصاص الطاقة الضوئية بواسطة جزيئات متخصصة مثل الكلوروفيل ونقلها إلى جزئ الأكسجين ,مما يغير توزيع إلكتروناته ,بحيث يزداد نشاطها الكيميائي مما يجعل الاوكسجين المثار عاملا مؤكسدً شرسا. النباتات الخضراء مصممة لكي تعيش بشكل طبيعي .رغم ذلك توجد لدى النباتات آليات للتكيف للإجهاد على الأقل خلال فترات وجيزة من دورة حياتها .تتباين كفاءة هذه الآليات من مجموعة نباتية لاخرى ، فالنباتات الصحراوية والملحية تمثل قمة التكيف للإجهاد ,ثم تتبعها النباتات الوسطية التي يمكن أن تتحمل درجات طفيفة من الإجهاد ولفترات محدودة غير أن ذلك يأتي على حساب نمو النبات وإنتاجيته ,ثم

ينتهي الأمر الى زيادة تكوين شقائق الاوكسجين الفعالة ,مما يعرض النبات للإجهاد التأكسدي .يحدث هذا في جميع النباتات بما في ذلك النباتات ,الملحية والصحراوية إذا زادت درجة الإجهاد عن حدود تحمل النبات.

توليد وانتاج الانواع الاوكسجينية الفعالة (ROS):

هناك العديد من تفاعلات الاكسدة ضرورية لحياة الكائنات الحية اذ لا يمكن للحياة ان تستمر بدونها فهي تحتاج الى الاوكسجين لاتمام عمليات الاكسدة للحصول على الطاقة الضرورية لإداء وظائفيا تنتج تلك التفاعلات مركبات وسطية تدعى الجذور الحرة free radicals او تدعى انواع الاوكسجين الفعال Reactive Oxygen Species (ROS) .

Free radicals	Nonradicals
Superoxide ($O_2^{-\bullet}$)	Hydrogen peroxide (H_2O_2)
Hydroperoxyl (HO_2)	Singlet oxygen ($^1O_2$ or $^1\Delta g$)
Hydroxyl group ($HO^\bullet$)	Ozone (O_3)
Peroxyl ($ROO^\bullet$)	Hypochlorous acid (HOCl)
Alkoxyl ($RO^\bullet$)	Peroxynitrite ($ONOO^-$)

تعرف الجذور الحرة : بانيا اية ذرة او جزيء يمتلك الكتروناً غير مزدوج في مدارها الخارجي , لذا تكون هذه الجذور غير مستقرة و تميل للتفاعل مع جزيء اخر للوصول الى حالة الاستقرار من خلال الحصول على الالكترون المقصود مما يؤدي الى تكوين جذر حر و تدعى هذه المرحمة بمرحمة البدء Initiation

تفاعل (1)

$$A + B \longrightarrow A + B$$

جذر له زوج من الكترونات — جذر حر — جذر له زوج من الكترونات — جذر حر

بعدها تبدا عملية التعاقبpropagation بإنتاج اعداد اخرى من الجذور الحرة .

تفاعل (2)

$$B + C \longrightarrow B + C + D$$

وعند تفاعل الجذر الحر مع جذر اخر تصل الاكسدة الى مراحلها النهائية Termination اذ يحصل تعادل للجذور الحرة. تفاعل (3)

$$A + B \longrightarrow AB$$

وتشير الدراسات ان أي تأثير غير طبيعي مسببا الاجهاد في النبات سواء كان احيائياً biotic stressام تاثيراً غير احيائي Abiotic stress يؤدي الى خلل اوضعف في سلسلة نقل الالكترونات في الخلايا الحية مما ينتج عنيا توليد عدد من الانواع الاوكسجينية النشيطة Reactive oxygen species (ROS) او تسمى احيانا بالجذيرات الحرة Free radicals . و صنفت هذه الجذور على صنفين الاول و يضم عناصر الاوكسجين الفعالة مثل ايون super oxide anion (O^-_2) و بيروكسيد الهيدروجين hydrogen peroxide (H_2O_2) و جذر الهيدروكسيل hydroxyl radical (OH)

اما الصنف الثاني فيضم عناصر النتروجين الفعال Reactive Nitrogen Species (RNS) مثل جذر Nitroxide و Peroxynitrite.. تعد هذه المواد مؤكسدات قوية في الخلايا الحية وكما تقوم سريعا بمهاجمة

المكونات الخلوية البايولوجية مثل اكسدة الاحماض الدهنية غير المشبعة في الاغشية والبروتينات والخلايا وكما تحدث تغيرات وراثية في DNA مما يؤدي الى خلل في العمليات الايضية للخلايا وحصول تلف الاغشية الخلوية وان ارتفاع معدلات ROS تسبب ضرر واسع في DNA والبروتينات و الدهون و بالتالي تؤثر على الوظائف الخلوية و تؤدي الى خلل دائم لعمليات الايض وموت النبات

Free radicals	Nonradicals
Nitric oxide ($NO^{\bullet}$ or NO) (+2)	Nitrous acid (HNO_2) (+3)
Nitric dioxide ($NO_2^{\bullet}$) (+4)	Nitrosonium cation (NO^+) (+3)
Nitrate radical ($NO_3^{\bullet}$) (+5)	Nitrous anhydride nitrite (NO_2^-) (+3)
	Nitroxyl anion (NO^-) (+1)
	Peroxynitrite ($ONOO^-$) (+5)
	Dinitrogen trioxide (N_2O_3) (+3)
	Dinitrogen tetraoxide (N_2O_4) (+4)
	S-nitrosoglutathione (GSNO)

ان من بين الجذور الحرة يعد جذر الهيدروكسيل الاكثر ضررا في الخلية و ذلك لفعاليتها العالية في هدم و تحطيم اشرطة الـDNA ، مما يصعب على الخلية الحية اصلاح هذا الضرر على الرغم من مقدرتها لإصلاح الضرر في المادة الوراثية الناتج من الجذور الاخرى, فضلا ان جذر الهيدروكسيل يتكون بشكل رئيس من تلامس ايونات الحديد او النحاس مع بيروكسيد الهيدروجين H_2O_2 او من خلال تجاذبه مع جذور السوبر اوكسايد O_2^- عند وجود الايونات بمستويات معينة داخل الخلية الحية و ان الاجزاء الرئيسية التي يمكن ان تتولد فيها ROS هي الكلوروبلاست والبروكسيسومات والمايتوكوندريا شكل (31). ,ان هذه المكونات تمتلك الاليات الدفاعية ضد تلك الجذيرات السامة.

انROS من الممكن ان ينتج حتى في الظروف الطبيعية بسبب الاجهاد البيئي ، مما يؤدي الى ارتفاع مستويات هذه الجذور الحرة ولذا تمتلك الخلايا الحية اليات دفاعية مضادة للاكسدة و التي تقسم الى مضادات انزيمية وغير انزيمية. و ان مضادات التأكسد الانزيمية و غير الانزيمية تعمل عمى تنظيم تراكيز الجذور الحرة ومنها بيروكسيد الهيدروجين.

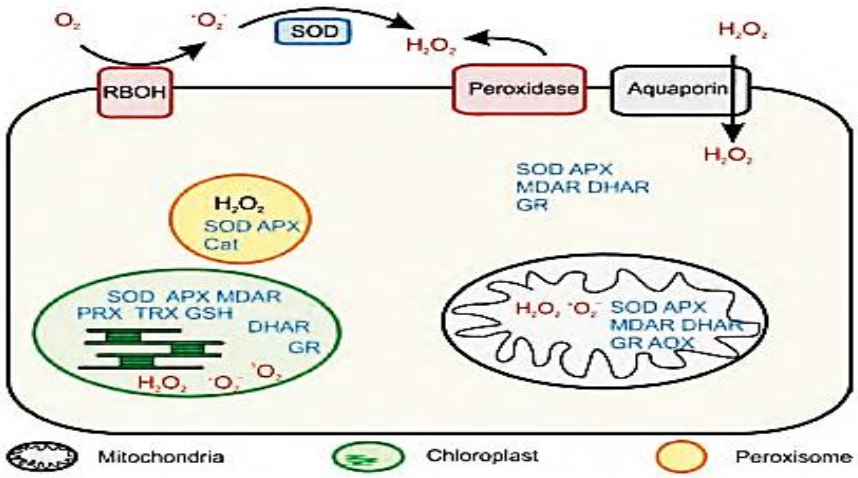


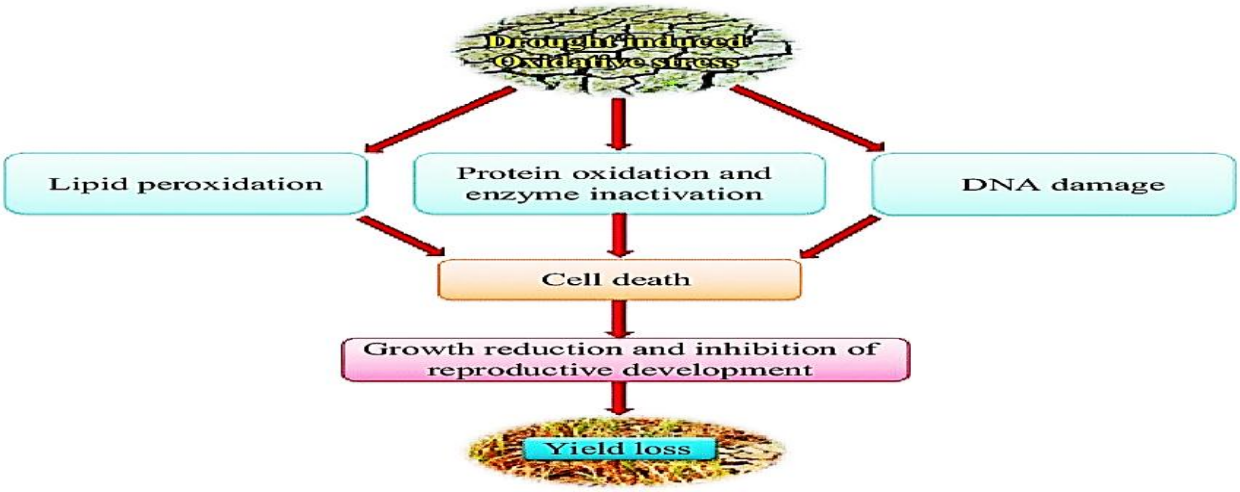
Fig. 4. Sites of reactive oxygen species (ROS) production and enzymatic ROS scavengers. Scavengers are indicated by grey letters. Abbreviations: SOD – superoxide dismutase; APX – ascorbate peroxidase; MDAR – monodehydroascorbate reductase; DHAR – dehydroascorbate reductase; GR – glutathione reductase; CAT – catalase; AOX – alternative oxidase; PRX – peroxiredoxin; TRX – thioredoxin. *See* Chapter 5, p 93.

شكل31: مواقع نشوء ROS والانزيمات المضادة لها .

الدور الفسيولوجي لمجاميع الاوكسجين النشطة (ROS) في الانسجة:

جذيرات الاوكسجين الناتجة في الخلايا النباتية يمكنها ان تؤدي دورا ميما في العمليات الفسيولوجية مثل :

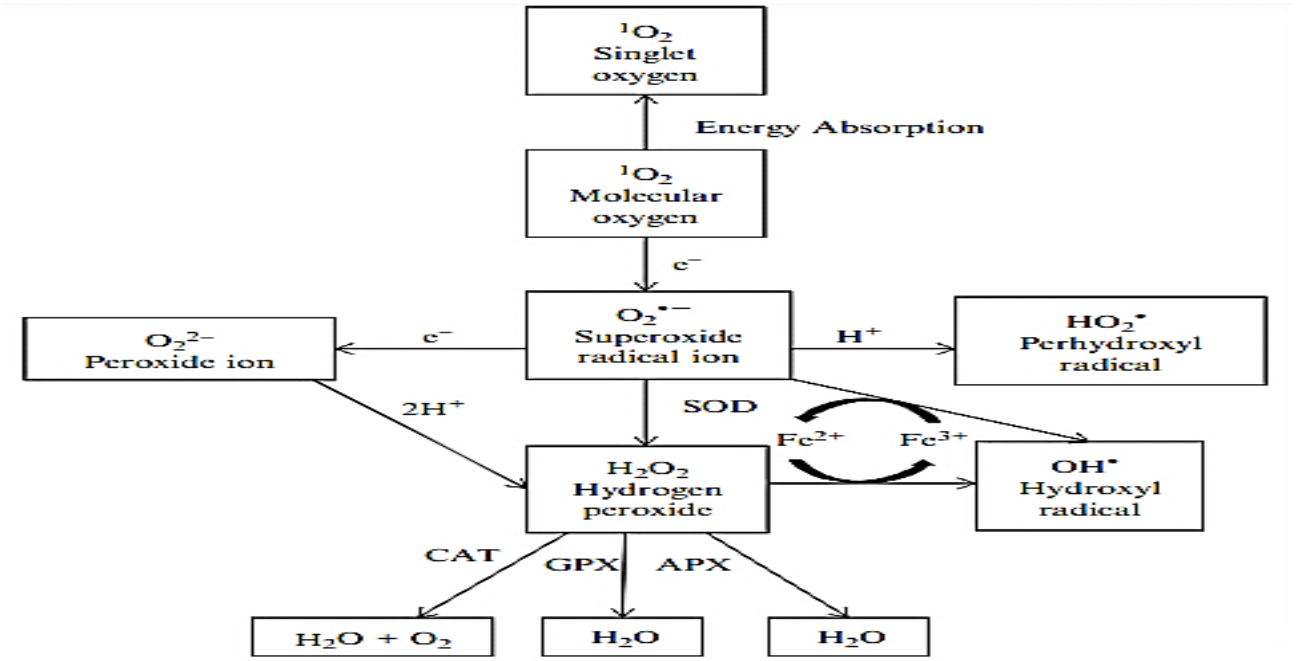
1. تلف الخلايا (تحطيم DNA ، اكسدة البروتينات والدهون)
2. تشجيع الشيخوخة
3. الاكسدة الايضية



شكل32: دور الاجهاد التاكسد على نمو وحاصل النبات.

يتم انتاج Superoxide radicals (O2) في الكلوروبلاست من خلال التفاعل PSI هذا الاوكسجين النشط يتم السيطرة عليه من خلال تحويله الى H_2O_2 واذا لم يتم ازالة O_2 في صورة H_2O_2 و الناتج منPSI في الكموروبلاست فان تثبيت CO_2 الى كربوهيدرات سوف يتوقف خلال ثوا ن مما يؤدي لحدوث ذبول واضح، يقوم الانتاج المستمر من H_2O_2 الناتج من O_2 من خلال PSI تثبيط بعض انزيمات دورة كالفن وكذلك اكسدة و هدم نواتج عملية البناء الضوئي و الاصابة المايكروبية او الفايروسية ينتج عنيا زيادة في انتاج oxygen free radical و كذلك Nitrogen oxide (NO) ويحدث بين جذيرات الاوكسجين واكسيد النتروجين تفاعلا ينتج عنه peroxynitrite و هذا المركب يسبب اكسدة خلايا الانسجة النباتية و كذلك احداث طفرات من خلال اكسدة و نترتة الجزيئات الحيوية.

ان انزيم SOD يعد الخط الاول ضد تأثيرات ROS لذلك الكلوروبلاست حيث يتم انتاج ايون السوبروكساید السالب O_2^- خلال تفاعل النظام الضوئي الاول, وان عدم السيطرة على هذا الاوكسجين النشط سوف يسبب توقف عملية تكوين الكاربوهيدرات من CO_2، لذا يكون في الكلوروبلاست تواجد انزيم Fe-SOD فيما يتواجد Mn-SOD في المايتوكوندريا والبراكسيسوم في حين يكون موقع Cu/Zn-SOD في الكلوروبلاست, اذ تعمل جميعها على تحويل O_2^- الى التفاعل الضوئي الاول PSI او بالنقل المباشر للطاقة المثارة من الكلورفيل عند انتاج O_2^- سوف يؤدي الى تثبيط لبعض الفعاليات الحيوية لاسيما انزيمات دورة كالفن و اكسدة و هدم لنواتج البناء الضوئي و احلال للأغشية الخلوية . لذلك يجب التخلص من H_2O_2 و يكون ذلك بوساطة انزيمات المضادة للاكسدة لاسيما انزيمي CAT, POD.



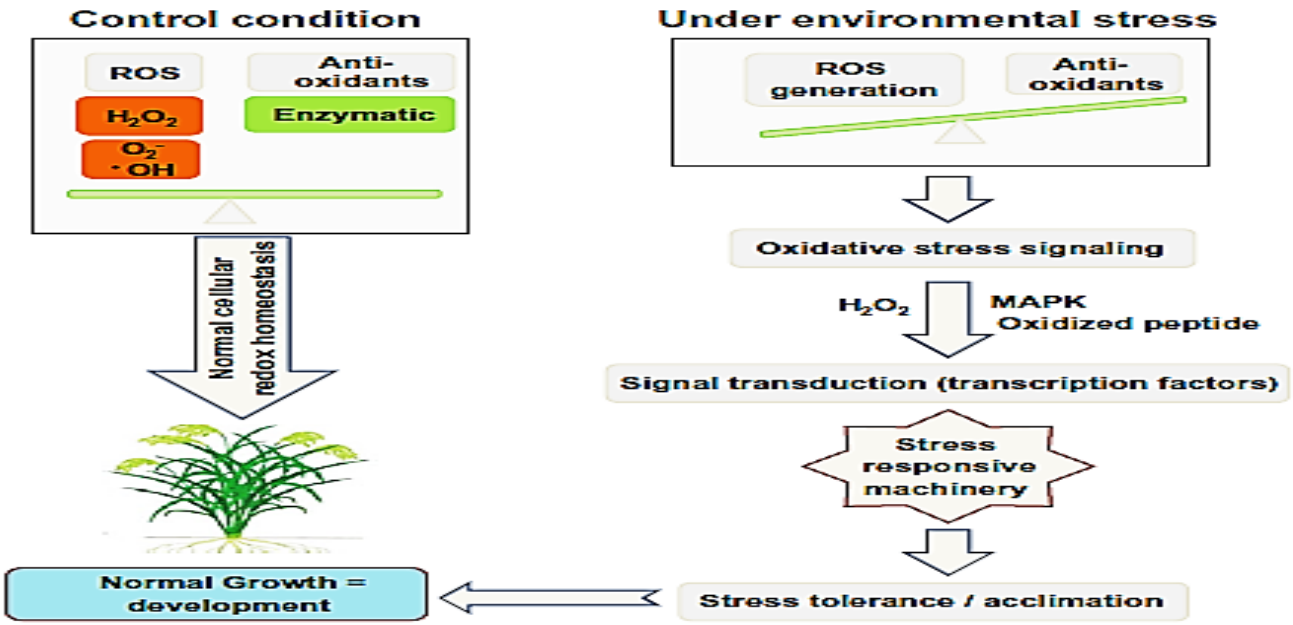
شكل33: دور الانزيمات المضادة للأكسدة في التخلص من الجذور الحرة للأوكسجين.

محاضرة (9)

الية النبات في مقاومة الاجهاد التأكسدي الناتج من الاجهادات البيئية الاخرى:

يفترض أن تؤدي شقائق الاوكسجين الفعالة وظيفة مزدوجة أثناء الإجهاد المائي, من الممكن أن تعمل:

1. كإشارة ثانوية للإجهاد إذا تكونت بتركيزات قليلة في الخلايا فتحفز جينات مقاومة الإجهاد،
2. في التراكيز العالية يفقد النبات السيطرة على هذه الشقائق فإنها تعرض النبات حينئذ للإجهاد التأكسدي الذي يؤدي إلى اضرار بالغة في الخلايا وربما موته .

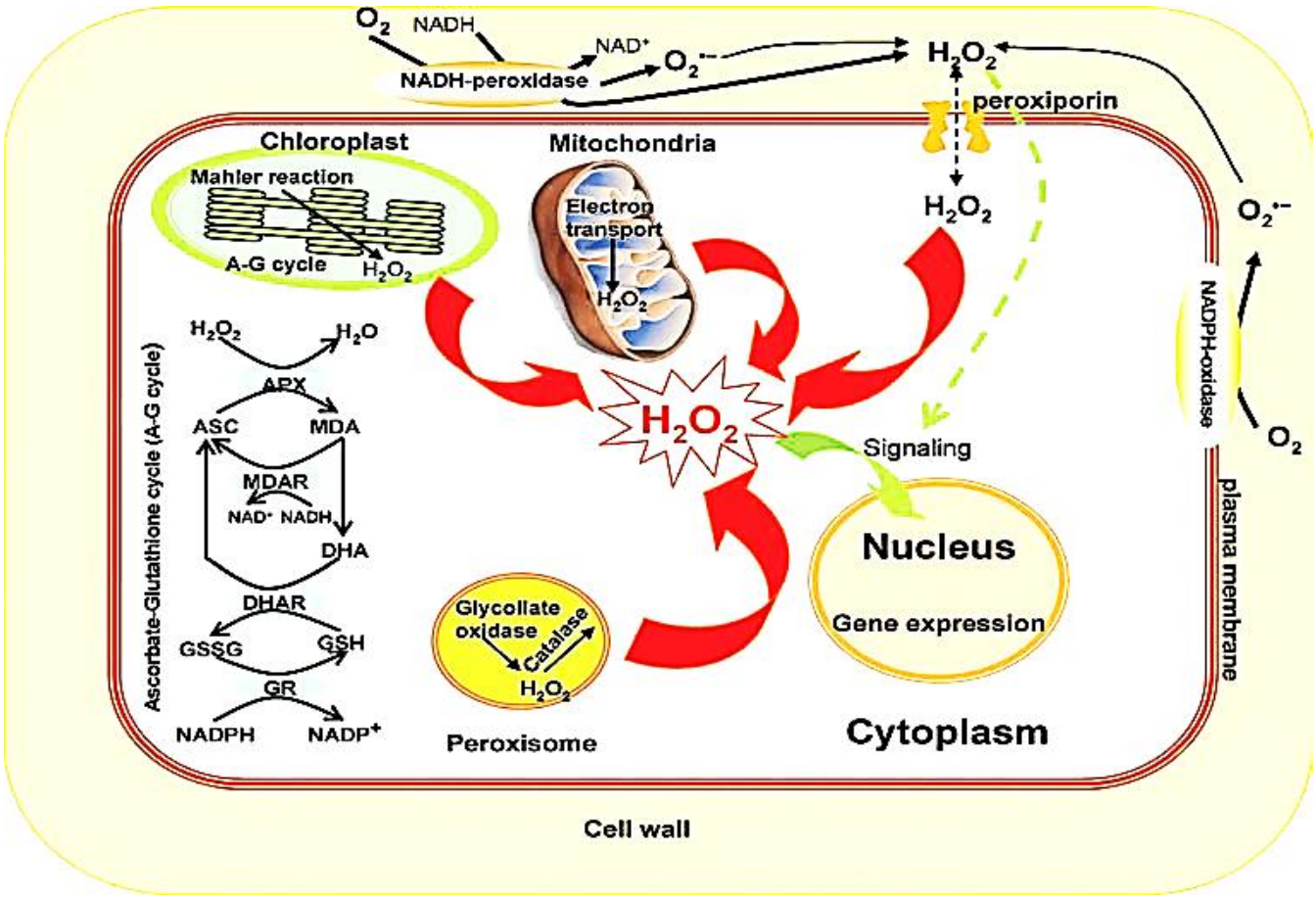


شكل (34): أثران مفترضان لشقائق الأكسجين الفعالة أثناء الاجهاد .يمكن أن تعمل كإشارات ثانوية تحفز جينات الاجهاد إذا تكونت بتركيزات قليلة تخضع لتحكم النبات ولكنها تضر بالخلايا إذا تكونت بتركيزات عالية.

تتكون شقائق الاوكسجين الفعالة في النباتات الخضراء حتى لو كانت نامية في وفرة من الماء وفي ظروف بيئية طبيعية، غير أن تركيزات تلك الشقائق تتباين:

- فالأوكسجين المثار وشقائق الهيدروكسيل تتكون بتركيزات قليلة جداً،
- بينما تنتج النباتات كلا من فوق أكسيد الهيدروجين والسوبر أكسيد بمعدلات عالية في الظروف الطبيعية. والبلاستيدات من أكثر عضيات الخلية إنتاج لِلشقائق الاوكسجين الفعالة.

أثناء عملية البناء الضوئي تقتنص الطاقة الضوئية ثم تنقل إلى النظامين الضوئيين الأول والثاني (Photosystem I and Photosystem II) في أغشية البلاستيدات الخضراء . يعقب ذلك سلسلة من تفاعلات الأكسدة والاختزال(تفاعلات الضوء والظلام) من خلال انتقال الإلكترونات التي تنتهي بوصول الإلكترونات إلى ثاني أكسيد الكربون .غير أن الإلكترونات احيانا تنتقل إلى مستقبلات أخرى منها الاوكسجين، في النظام الضوئي الأول يختزل الاوكسجين باكتساب الإلكترونات من بعض مكوناته منتجا فوق أكسيد الهيدروجين والسوبر أكسيد من خلال تفاعل ميلر، يسري 10 % من إلكترونات البناء الضوئي إلى تفاعل ميلر، رغم أن هذا يعد تسرباً للإلكترونات ,فإنه يعتقد أنه يزيد من كفاءة منظومة نقل الإلكترونات الأساسية عن طرق تخفيف العبء عنها بشكل مؤقت، من ناحية اخرى يتكون الاوكسجين المثار عن طريق نقل الطاقة من الكلوروفيل إلى الاوكسجين . من مصادر شقائق الاوكسجين الفعالة أيضًا التنفس الضوئي ينتج فوق أكسيد الهيدروچين من أكسدة الجلايكولات في البيروكسيسوم بواسطة الجلايكولات أوكسيديز (شكل 35) والبيروكسيسوم يحتوي على إنزيم الكتاليز الذي يهدم فوق أكسيد الهيدروجين الناتج في الظروف الطبيعية . بالإضافة إلى ذلك ,تساهم الميتوكوندريا في إنتاج السوبر أكسيد ,ولكن بكميات أقل مما تنتجه البلاستيدات والبيروكسيسومات من شقائق فعالة ، ويحتمل أن يتحول1-2% من الاوكسجين الذي يستهلك في التنفس الميتوكونديري إلى سوبر أكسيد.



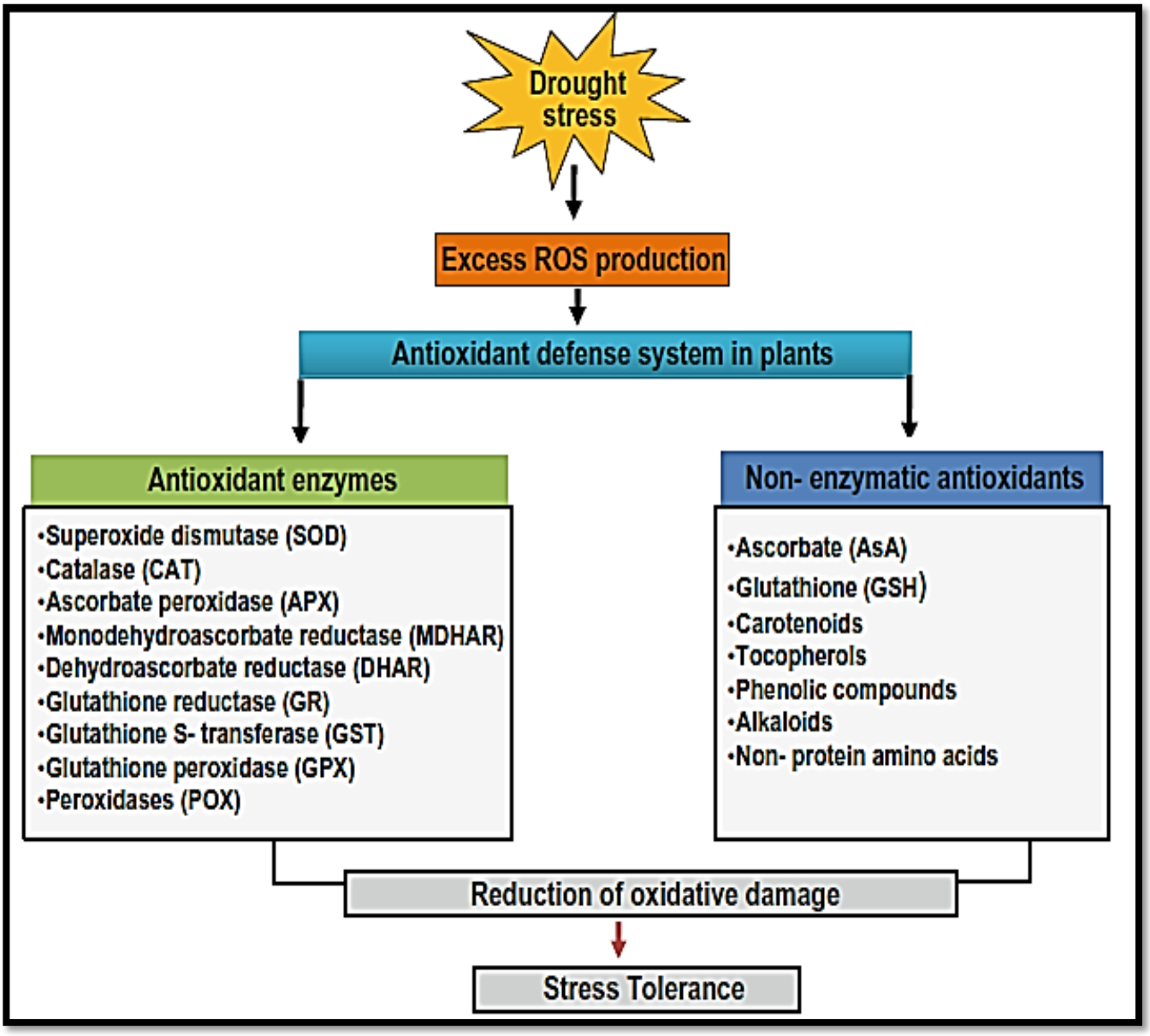
شكل (35): مصادر فوق اكسيد الهيدروجين H_2O_2 في الخلية النباتية.

مضادات الاكسدة:

إذا كان تكون الجذور الحرة للاوكسجين الفعالة امرا حتميا ، فإن النباتات في المقابل لديها آليات للتحكم في مستويات هذه الشقائق ,بحيث لا تصل إلى درجة السمية للخلايا وذلك من خلال منظومة دقيقة من مضادات الاكسدة (الإنزيمية وغير الانزيمية) تعمل على ازالة او كنس (Scavenging) مركبات الاوكسجين الفعالة وذلك بخطوات متناهية الدقة تشمل منظومة الازالة هذه إنزيم Superoxide Dismiutase (SOD) ، وعناصر دورة (Ascorbate- glutathione cycle) الانزيمية وغير الانزيمية وانزيم (Catalase: CAT)، توجد هذه المكونات في عامة اجزاء الخلية باستثناء Catalase, الذي يوجد اساسا في البيروكسيسوم ويختص بهدم فوق أكسيد الهيدروجين الناتج من التنفس الضوئي، ومن اهم الاليات التي تعمل على تقليل الاثر للإجهاد التأكسدي هي انتاج:

اولا- مضادات التأكسد الانزيمية

ثانيا- مضادات التأكسد الغيرانزيمية



شكل 36: اجهاد التأكسد وانتاج مضادات التأكسد لمقاومة الاجهاد.

اولا- مضادات التأكسد الانزيمية

تعرف على انها مركبات بروتينية تمتلك موقع اً حساساً تتكون من عدد من الاحماض الامينية الفعالة لها دور في منع الجذور الحرة من التفاعل مع المكونات الخلوية والتفاعل من تأثيراتها.

1- انزيمات الكلوتاثيون **Glutathione enzymes**

تعد الاكثر انتشارا وهي مجموعة انزيمات يدخل في تركيبها ببتيد الكلوتاثيون و يتكون من ثلاثة احماض امينية هي(L-Glutamyl,L-ysteink, Glycine) يوجد في معظم الكائنات الحية الهوائية المعيشة اذ تستطيع الخلية صنعه داخليا من الاحماض الامينية , ليذا الببتيد خاصية مضادة للأكسدة اذ يعد عاملا مختزلا يمكن اكسدته و اختزاله مرة اخرى, يوجد الكلوتاثيون في الخلية بالشكل المختزل و يتم اختزاله بوساطة انزيم GSH reductase الذي يستطيع التفاعل مع المواد المؤكسدة, و تعمل انزيمات الكلوتاثيون على تحطيم جذر بيروكسيد الهيدروجين الحر.

2- الكلوتاثيون ردكتيز **Galutathione reductase**

هو احد انواع انزيمات الكلوتاثيون, يحفز هذا الانزيم تفاعل اختزال الكلوتاثيون ثنائي الكبريت GSSH الى الكلوتاثيون GSH اذ يحتاج كل مول من الكلوتاثيون المتاكسد الى مول من NADPH لاختزاله الى GSH يعمل هذا الانزيم على تحفيز النبات الى مسمك بديل للطاقة عند الاجهاد

3- انزيم الكلوتاثيون بيروكسيديز **Glutathion Peroxidase enzymes**

يعد هذا الانزيم من عائلة البيروكسديز الذي يدخل في تركيب الكلوتاثيون, له دور في حماية الخلايا و البلاستيدات إذ تكمن فعاليته في اختزال مركبات الهيدروبروكسديز الدهنية السامة الى الكحولات واختزال بيروكسيد الهيدروجين السام الى ماء , و يدخل عنصر السلينيوم selenium بدلا من الكبريت في الكلوتاثيون إذ يصبح هذا الانزيم اكثر كفاءة في حماية النبات واثبتت الدراسات ان له دور في اطالة عمر الخلايا والمحافظة على عدم شيخوختها بتأثير الاجهادات.

4- انزيم الكاتليز **Catalase enzymes**

يتكون من اربع مجاميع من الحديد,يعمل على اختزال جزيئة واحدة من البيروكسيد كمادة ةلهبة للالكترون الى جزيئة اخرى من جذر البروكسيد مكونا جزيئة ماء,يعد هذا الانزيم من الانزيمات الشائعة في النبات في عمليتي البناء الضوئي و التنفس و له فعالية في تحويل 40 مليون جزيئة بيروكسيد الهيدروجين الى ماء و اوكسجين في الثانية الواحدة, يتكون هذا الانزيم من اربع سلاسل ببتيدية تتالف كل سلسلة من 500 حامض اميني.

5- انزيم **Thirodoxine enzyme (TXR)**

يتكون هذا الانزيم من الثايروكسين و يوجد في جميع الكائنات الحية و يكون موقعه الفعال في جزيئتين من الحامض الاميني السيستين و يعد هذا الانزيم عاملا مختزلا له القابلية على التخلص من انواع الاوكسجين المثار و لو دور في حماية البروتينات من الاجهادات.

6- انزيم **Superoxid Dismutase SOD**

يوجد هذا الانزيم بثلاثة اشكال حسب موقعو في النظام الخلوي اذ يوجد(Mn_SOD) في المايتوكوندريا والبيروكسيسوم, ويوجد انزيم (Cu/Zn SOD) و (Fe-SOD) في الكلوروبلاست

جدول 3: اهم الانزيمات المضادة للتاكسد والكانسة للـ ROS.

Antioxidative enzymes	Function	Cellular Compartments
Superoxide dismutase (SOD)	$2O_2^{\bullet -} + 2H \rightarrow H_2O_2 + O_2\uparrow$	Chl, Mit, Cyt
Ascorbate peroxidase (APX)	$2ASC + H_2O_2 \rightarrow 2MDHA + 2H_2O$	Chl, Mit, Per, Cyt
Monodehydroascorbate reductase (MDHAR)	$MDHA + NAD(P)H \rightarrow NAD(P)^+ + ASC$	Chl, Mit, Per, Cyt
Dehydroascorbate reductase (DHAR)	$2GSH + DHA \rightarrow GSSG + ASC$	Chl, Mit, Per, Cyt
Glutathione reductase (GR)	$2NADPH + GSSG \rightarrow 2NADPH + 2GSH$	Chl, Mit, Per, Cyt
Glutathione peroxidase (GPX)	$2GSH + H_2O_2 \rightarrow GSSG + 2H_2O$	Chl, Mit, Cyt
Glutathione S-transferase (GST)	$RX + GSH \rightarrow HX + R\text{-}S\text{-}GSH$	Cyt, Nu
Catalase (CAT)	$2H_2O_2 \rightarrow 2H_2O + O_2\uparrow$	Per
Peroxiredoxin (Prx)	$H_2O_2 + 2R\text{-}SH \rightarrow R\text{-}S\text{-}S\text{-}R + 2H_2O$	Chl, Mit, Per, Cyt

Chl: chloroplast, Cyt: cytosol, Mit: mitochondria, Nu: nucleus, Per: peroxisome.

مضادات التأكسد غير الانزيمية :

تعرف مضادات الاكسدة غير الانزيمية على انها مركبات موجودة بصورة طبيعية او قد يقوم النبات بإنتاجها, تعمل هذه المركبات على تثبيط او تأخير عملية الاكسدة من خلال فعلها كمانح للهيدروجين او الكترون ومن ثَمَّ تتداخل مع الجذور الحرة و المواد المؤكسدة من خلال تكوين مركبات غير حاوية على جذور حرة, تحتوي الخلايا على انواع مختلفة من مضادات التأكسد غير الانزيمية التي تعمل على منع التأثيرات الضارة و المتلفة لانواع الاوكسجين الفعال و من هذه المضادات:

1. Ubiquinal : مركب حلقي يدخل في انزيمات السمسمة التنفسية اذ يعمل عمى نقل الالكترون كما يعد كمضخة للإلكترون لو فعالية في حماية الدهون من الاكسدة.
2. حامض اليوريك : Uric acid - يعد مضاد اكسدة قوي للتخلص من الجذور الحرة ويعد الناتج النهائي لأيض البيورينات اذ يتحول الهايتوزنثين الى حامض البوريك بمساعدة الانزيم Xanthin oxidase
3. Metatonine يعد من مضادات الاكسدة الفعالة التي تغير الغشاء الخلوي بسيولة و يختلف هذا المضاد عن باقي مضادات الاكسدة الاخرى بسبب عدم امكانية اختزاله و اعادته الى شكله الاول مرة اخرى لان تفاعله مع المواد المؤكسدة يكون نواتج ثابتة في النهاية.
4. α-Liopic acid : و هو حامض داخل خلوي يعمل كعامل مساعد لانزيم α-Dehydrognase ، ان وجود هذا المركب بصورة حرة يكسبه فعالية مضادة لاكسدة فيتامين C و يختزل Liopic acid الى Dihydroliopic acid(DHLA) و يعد مضاد اً لكل انواع الاوكسجين الحرة.

5. فيتامين C: Ascorbic acid (Vit. C) يعد من الفيتامينات الذائبة في الماءو هو شائع الانتشار في العديد من النباتات, السبب في كونه حامضاً نتيجة لوجود مجموعة Enediol التي يقع بين ذرتي الكاربون رقم 3, و هذه المجموعة تسلك سلوك الحامض احادي الكاربوكسيل و لها قوة اختزالية كبيرة، و لحامض الاسكوربك وظائف متعددة فيه يعمل للمحافظة على سلامة الانسجة الرابطة و مقاومة الاكسدة و ذلك لقدرته على اخذ الاوكسجين من المحاليل المائية و اكسدته بسيولة مكونه مركب Dihydro ascorbic acid ويحفز هذا التفاعل بوساطة ايونات المعادن, كما يعمل بميكانيكية تعتمد على قدرة الحامض على منح الهيدروجين لوقف التفاعل المتسلسل للجذور الحرة من خلال تكوين جذور حرة خاصة بو غير نشيطة
6. فيتامين Vitamen E : يعد هذا الفيتامين من مضادات الاكسدة الطبيعية و هو من الانواع الذائبة في الدهون ,و يتكون الفيتامين من 8 وحدات مقسمة على مجموعتين وتميز باحتوائها على سلسلة جانبية مشبعة اما الذائبة فتحتوي على سلسلة جانبية غير مشبعة و تشمل كل مجموعة الفا وبيتا وكاما وسكما تعمل كمضادات اكسدة بميكانيكية اعطاء الهيدروجين للجذور الحرة
7. الكاروتينويد Carotenoid: هي صبغات حمراء او صفراء من مكونات فيتامين A تكثر في النباتات هيكلها كاربوني متعدد الايزويرين polyisoprem و تقسم الى ثلاثة اقسام رئيسية هي الكاروتيدات و الزانثوفيلات وسابقات الكاروتنويدات procarotenoids و تعد الكاروتيتويدات من مضادات الاكسدة القوية التي تتفاعل مع الاوكسجين الفعال , البيتاكاروتين هو الاكثر نشاطا و فعالية في حماية مكونات الخلية من خطر الاوكسجين النشط الى الشكل الاكثر ثباتا, O_2 إذ تتمكن جزيئة واحدة من البتاكاروتين من قنص 250 - 1000 جزيئة من الاوكسجين الفعال، لها دور فعال في حماية النبات من تأثير اجهاد الاشعة فوق البنفسجية.
8. الفلافونويدات Flavonoids: هي مركبات ايضية ثانوية تنتجها بعض اصناف النباتات ومن اهم انواعها الانثوسيانين , tannic acid , myricetin , qurcetin , حامض chrorogenic ، تعد هذه المركبات الاكثر فعالية و تعمل كمضادات اكسدة كاسرة للجذور الحرة مانحة للهيدروجين لها القدرة على تثبيط انزيم Liopoxygenaseويحفز انزيمات الكلوتاثيون و الكاتاليز عند التعرض للاجهاد.
9. المركبات الفينولية Phenol compound: و هي عبارة من منتجات ثانوية في النبات فنيل الانين بمسار الاستين ا Shinkimic acid تتميز باحتوائها على حلقة فينول , من ابرز هذه المركبات , salicylic acid Caffeic acid.
10. الانثوسيانين Antocyanin : :هي مركبات ايضية ثانوية مسؤولة عن اللون الازرق و الاحمر و الارجواني في النبات لها قابلية على تثبيط الجذور الحرة و من ابرز مكوناتها, Cyaniding و Malvidin.
11. السلينيوم Selenium: عنصر معدني له دور مهم في نظام مقاومة الاكسدة اذ يعد من اهم العناصر كونه يدخل كعامل مساعد في انزيم glutathione peroxidase و لوحظ نقص هذا العنصر يقمل من انتاج انزيمات المضادة للاكسدة

الطرق اللازمة لتقليل اثر الاجهاد التأكسدي على النبات: هناك العديد من الطرق المتبعة في هذا المجال منها:

1. اتباع الطرق المتبعة لتقليل الاجهادات البيئية التي تم التطرق اليها في المحاضرات السابقة.
2. استعمال مضادات التأكسد الانزيمية والغير انزيمية . ونود هنا تسليط الضوء على مركب الكلوتاثيون Glutathione الذي تشتق منه اغلب الانزيمات المضادة للتأكسد ، حيث وجد هناك تأثير ايجابي عند اغلب الباحثين عند اضافته على النبات وتاثيره في تقليل الجذور الحرة للاوكسجين.

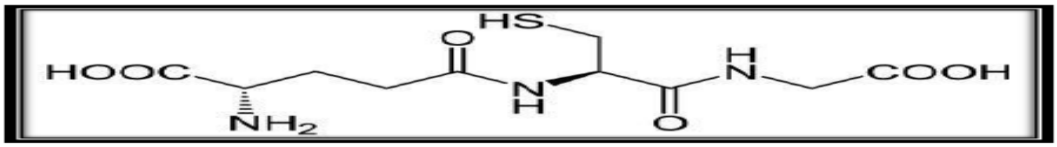
الكلوتاثيون Glutathione

من مجموعة Glutamate , Ketogloglutarate وهو عبارة عن ببتيد ثلاثي يتكون من ثلاثة احماض امينية هي glutamic , cycteine ، glycine. ويوجد في عدد كبير من الخلايا بدائية النواة و قد وجد في

السنوات الاخيرة في الخلايا حقيقة النواة، و يعد الكلوتاثيون من مضادات الاكسدة , موجود في الكلى و الكبد و الانسجة الاخرى في الخلايا الحيوانية , و تعد اللحوم الطازجة مصدرا له ,و يوجد في الفواكه و الخضروات , كذلك يوجد في الحبوب و منتجات الالبان بكيمات قليلة

للكلوتاثيون دور في حماية الخلايا من السرطان و ذلك لكونه يرتبط مع المركبات الكيمائية المطفرة كما يعمل بشكل مباشر او غير مباشر في المحافظة على مستويات مضادات الاكسدة الاخرى مثل فيتامين C و E بيتاكاروتين، كما انه يشترك في تركيب و اصلاح الحامض النووي DNA و يعمل على تعزيز الاستجابة المناعية يتواجد الكلوتاثيون بحالتين GSH مختزلة و GSSH مؤكسدة، فضلا عن منعه الاكسدة وازالة السموم في الخلايا النباتية, له دور في مسارات Glutathione ascorbate و Jasmonic acid والهرمونات النباتية.

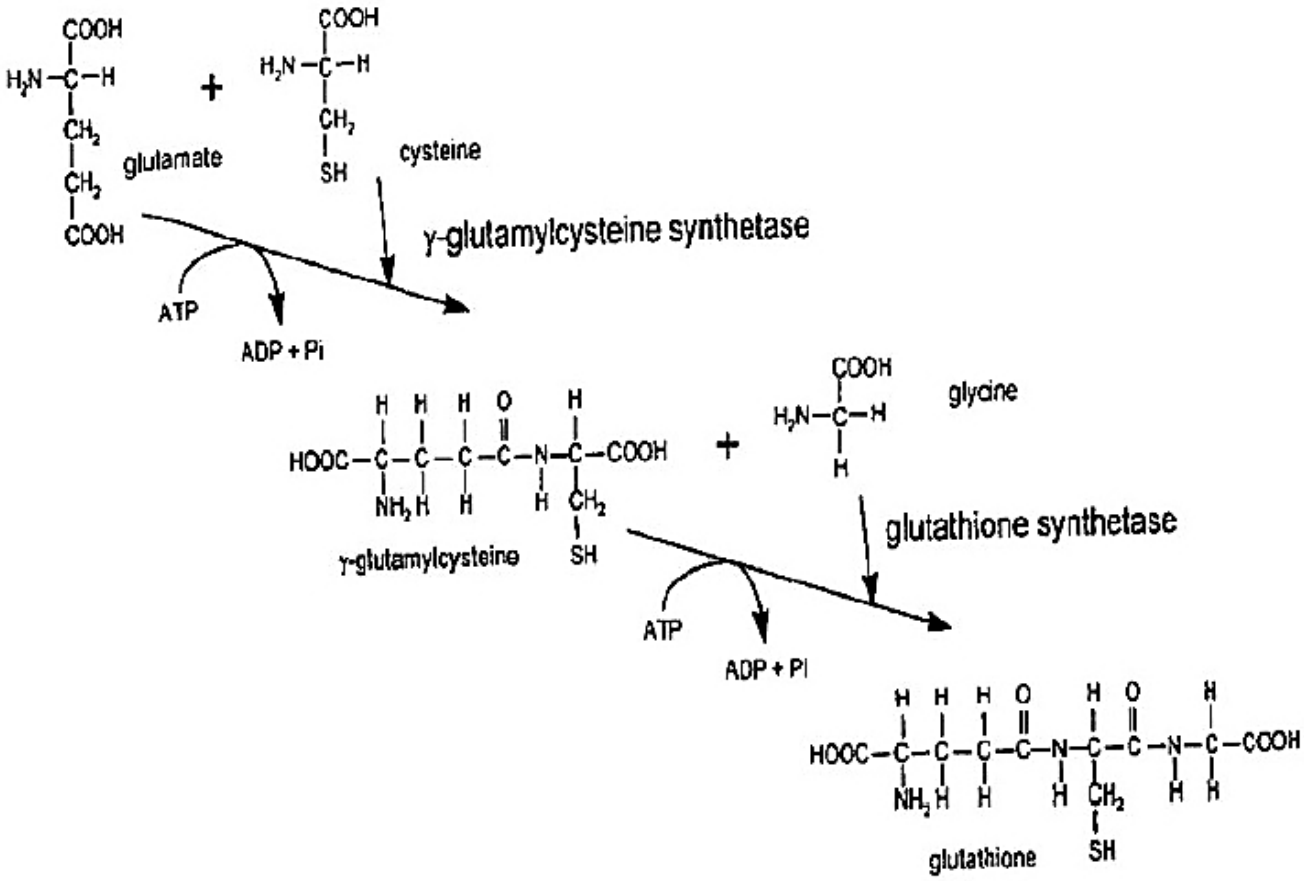
للكلوتاثيون دور في عملية التمثيل الغذائي لبروكسيد الهيدروجين في البلاستيدات الخضراء وله دور في مقاومة انواع الاجهاد، كما يقوم بتنظيم عمل الجين ويساهم بتكوين مادة Phytochetation و يعمل كمادة اساس لـ , glutathione-S- transferas وهو بذلك يساعد في حماية الخلية، كما انه يعمل على تنظيم دورة الخلية وحمايتها من الاكسدة , وان مستوى الكلوتاثيون يتذبذب في الخلية.



شكل 37: التركيب الكيميائي لـ glutathione

البناء الحيوي للكلوتاثيون ودوره الفسيولوجي:

البناء الحيوي للكلوتاثيون يحتاج الى انتاج ATP و هذا يؤدي الى تكوين y-glutamylcysteine (Y-EC) من , L-glutamate , L-cystine، يتبع ذلك تكوين الكلوتاثيون باضافة glycine الى النهاية الطرفية لـ Y-EC كما موضح في الشكل (38).



شكل 38: مسار التخليق الحيوي للكلوتاثيون

يتواجد في الخلايا النباتية و هو منخفض الوزن الجزيئي, يعمل عمى ازالة انواع الاوكسجين التفاعلية (ROS) يعمل الكلوتاثيون على ازالة الاجهاد عن طريق ارتباط الكلوتاثيون مع الجزيئات ثم تقوم الانزيمات بالارتباط بالسطح الخارجي لـ glutathione كما ان الكموتاثيون يشارك في مرحلة النمو وبناء الـ DNA من دورة الخلية وله دور في المرحلة قبل الجنينية لتطور الجذر و يعمل ايضا على تجميع anthocyanin كما يمثل دورا في عملية الموت المبرمج للخلايا مقاومة الامراض وله دور في تمايز الخلايا. والية عمل الكلوتاثيون كمضاد اكسدة :

1. يتفاعل مع الاوكسجين الذري و السوبر اكسيد و الهيدروكسيل و بذلك يعمل بطريقة مباشرة على اسر الجذيرات الحرة.
2. يعمل على زيادة ثبات تركيبة اغشية النبات بوساطة ازالة Acycleperoxide المتكون من تفاعل Lipid peroxidation
3. عامل مختزل و الذي يعيد دورة الاسكوربيك من الشكل المتأكسد الى الشكل المختزل بوساطة انزيم dehydro ascorbate reductase.
4. GSH يختزل dehydro ascorbate بوساطة عملية غير انزيمية عندpH =7

جدول4 : مضادات الاكسدة الانزيمية وغير الانزيمية ودورها وموقعها في الخلية النباتية.

Enzymatic antioxidants	Reaction catalyzed	Subcellular location
Superoxide dismutase (SOD)	$O_2^{\bullet}-+O_2^{\bullet}-+2H+\rightarrow 2H_2O_2+O_2$	Peroxisomes, mitochondria, cytosol, and chloroplast
Catalase (CAT)	$2H_2O_2 \rightarrow O_2+2H_2O$	Peroxisome and mitochondria
Ascorbate peroxidase (APX)	$H_2O_2+AA \rightarrow 2H_2O+DHA$	Peroxisomes, mitochondria, cytosol, and chloroplast
Monodehydroascorbate reductase (MDHAR)	MDHA+NADPH → AA+NADP+	Mitochondria, cytoplasm, and chloroplast
Dehydroascorbate reductase (DHAR)	DHA+2GSH → AA+GSSG	Mitochondria, cytoplasm, and chloroplast
Glutathione reductase (GR)	GSSG+NADPH → 2GSH+NADP+	Mitochondria, cytoplasm, and chloroplast
Guaiacol peroxidase (GPOX)	$H_2O_2+GSH \rightarrow H_2O+GSSG$	Mitochondria, cytoplasm, chloroplast, and ER
Glutathione peroxidase (GPX)	$ROOH/H_2O_2+GSH \rightarrow ROH/H_2O+GSSG$	Mitochondria, cytosol
Glutathione S-transferase (GST)	R-O-OH+GSH → R-OH+GS-OH → GS-SG	Mitochondria, cytosol
Polyphenol oxidase (PPO)	Monophenol $\xrightarrow{O_2}$ Diphenol $\xrightarrow{O_2}$ Quinone	Chloroplast

Non-enzymatic antioxidants	Function	Subcellular location
Ascorbic acid (AA) and reduced glutathione (GSH)	Need enzymes for scavenging ROS	Cytosol, chloroplast, mitochondria, peroxisome, and apoplast
α-Tocopherol	Detoxifies products of membrane LPO	Membrane
Carotenoids	Protect the photosynthetic apparatus by quenching a triplet sensitizer (Chl), $^1O_2$, and other harmful free radicals	Chloroplasts
Flavonoids	Direct scavengers of H_2O_2 and $^1O_2$ and $OH^{\bullet}$	Vacuole
Proline	Scavenger of $OH^{\bullet}$ and prevent damages due to LPO	Mitochondria, cytosol, and chloroplast