تأثير الإجهادات اللاأحيائية في نمو النباتات وتطورها وإنتاجيتها

The Influence of Abiotic Stresses on Plant Growth, Development and Productivity

تتعرض النباتات أينما وجدت إلى مجموعة من الإجهادات الأحيائية Biotic stresses (الأمراض، الحشرات، والأعشاب الضّارة)، والإجهادات اللاأحيائية Abiotic stresses (الجفاف، والحرارة المرتفعة، والملوحة، والحرارة المنخفضة...الخ)، التي يمكن أنْ تؤثر سلباً في نموها وتطورها وإنتاجيتها، وتهدد بقاءها على قيد الحياة Survival.

ما هو الإجهاد What is Stress؟ يُعرَّف الإجهاد بأنَّه انحراف معنوي عن الظروف المثالية للحياة. ويتجلى الإجهاد بحدوث تبدلات واستجابات على كل المستويات الوظيفية Functional levels للكائن الحي. ويمكن أنْ تكون مثل هذه التبدلات والاستجابات للإجهاد قابلة للعكس Reversible، أي يتمكن الكائن الحي من استعادة المستويات الوظيفية الطبيعية بعد انقضاء العامل المحدد للنمو، ولكن يمكن أنْ تُصبح مثل هذه التغيرات، والاستجابات دائمة Permanent.

أولاً- إجهاد الإشعاع الشمسي Solar Radiation Stress

يؤدي وجود كمية زائدة من الأشعة الضوئية الفعَّالة في عملية التمثيل الضوئي (PAR)، وامتصاص كمية كبيرة من الأشعة فوق البنفسجية UV Radiation إلى تعَّرض النباتات إلى إجهاد الإشعاع الشمسي Radiation stress.

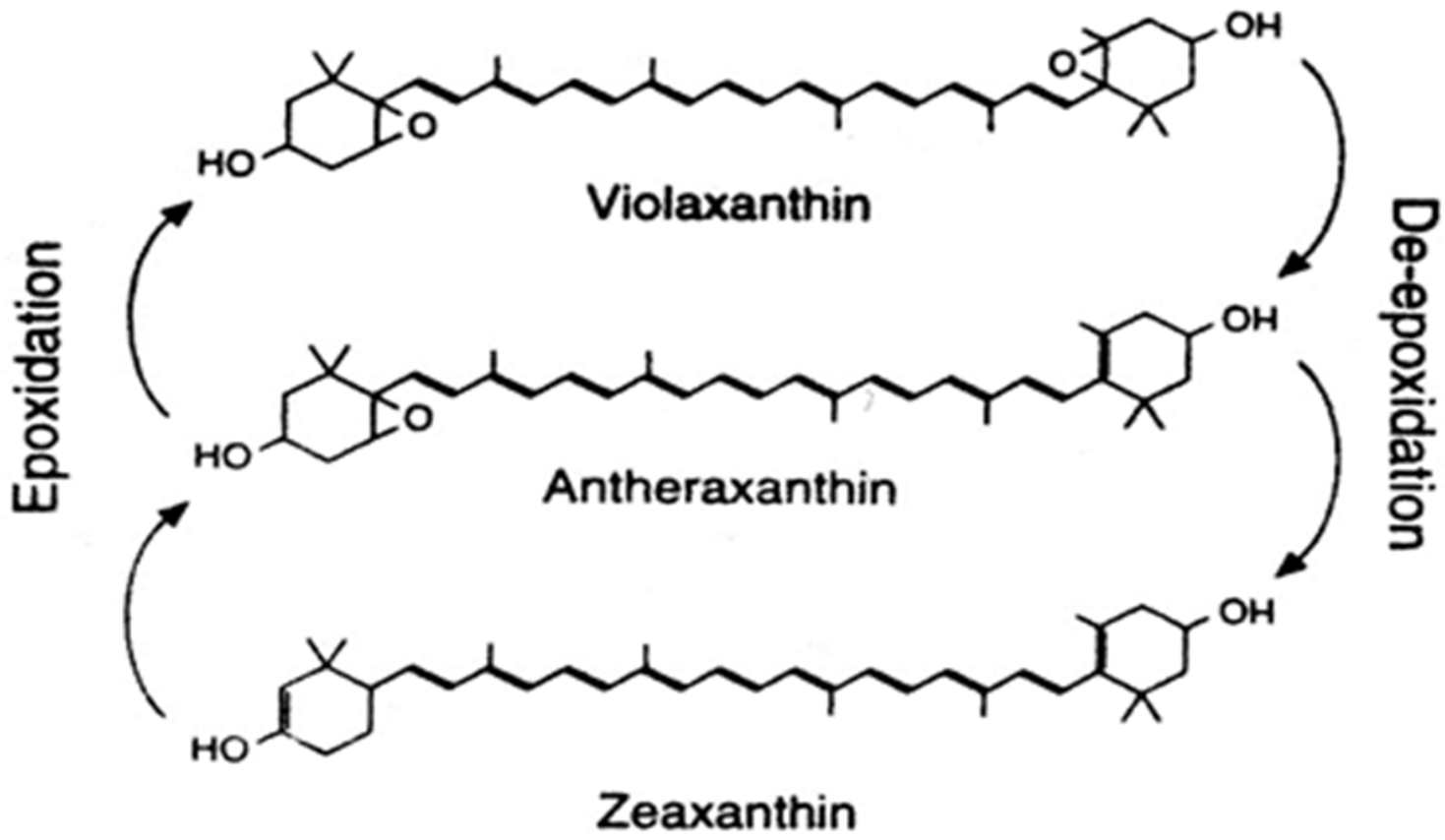
يتسم الجهاز التمثيلي في النباتات الخضراء بكفاءةٍ عالية في امتصاص الضوء واستعماله في تصنيع المركبات العضوية، ولكنّ عند الشدّة الضوئية القوية يمكن أن تتلقى لأوراق الخضراء كمية من الطاقة الضوئية تفوق الكمية التي تستطيع استعمالها في عملية التمثيل الضوئي، ما يؤدي إلى حدوث ما يُسمى التثبيط الضوئي Photoinhibition، نتيجة تخريب مركز التفاعل في النظام الضوئي الثاني الحسّاس بشكلٍ مفرط لوجود كميةٍ زائدة من الأشعة الضوئية. ويمكن أن يؤدي وجود شدّة ضوئية مرتفعة إلى تخريب الأصبغة اليخضورية، وأغشية الصّانعات الخضراء الداخلية، ويُسمى هذا اصطلاحاً الضرر الضوئي Photo damage. وعادةً ما يحدث الضرر الضوئي في الصّانعات الخضراء الموجودة في خلايا الطبقة العليا من النسيج المتوسط العمادي Palisade parenchyma، وهو ما يكون مسؤولاً جزئياً عن التراجع الحاصل في كفاءة الأوراق المفردة التمثيلية.

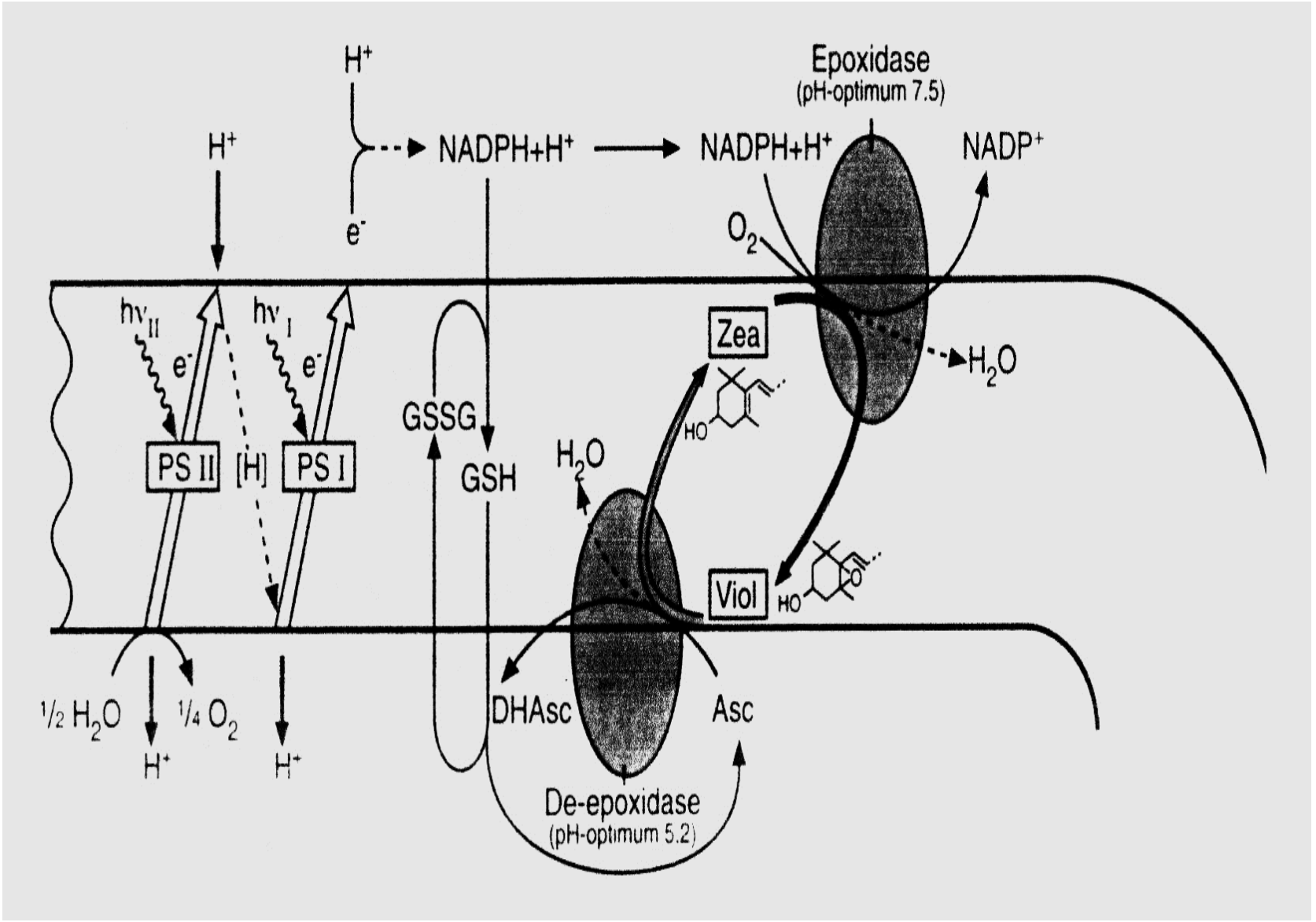
أما الأنواع النباتية الطافية في المياه Phytoplankton فتستجيب للشدة الضوئية المرتفعة بأن تنسحب نزولاً إلى طبقات المياه الأعمق، وإنّ النباتات التي تعيش ضمن الطوابق السفلية المظللة من الغابات، يمكن أن تُعاني من صدمة ضوئية Light shock عندما تتعرض بشكلٍ مفاجئ للإشعاع الضوئي الساطع Bright sunlight، وذلك بعد سقوط بعض الأشجار بتأثير العواصف، أو بعد عمليات قطع الأشجار. ويمكن أنْ تشكل حتى الإضاءة المتقطعة Sun flecks النافذة من خلال تيجان الغطاء النباتي إجهاداً ضوئياً يؤثر سلباً في نمو بادرات الأشجار.

يمكن أنْ يحدث التثبيط الضوئي في الأنواع النباتية إذا ما تعَّرضت النباتات إلى إجهاد الحرارة المرتفعة، أو إجهاد الحرارة المنخفضة، أو الجفاف Drought، أو الإجهاد الملحي Salinity stress، أو في حال نقص التربة ببعض العناصر المعدنية المغذية الكبرى، وخاصةً الآزوت، أو العناصر النادرة، أو حالات الإصابة بالمسببات المرضية، أو التعرض لمواد سامة Toxic substances، الأمر الذي يؤدي إلى تراجع معدّل التمثيل الضوئي (تثبيت الكربون في حلقة إرجاع الكربون الثلاثية)، ما يؤدي إلى تراجع استهلاك المركبات الغنية بالطاقة، ومن ثمّ تتراجع كفاءة استعمال الأشعة الضوئية الفعّالة في عملية التمثيل الضوئي (RUE)، ما يؤدي إلى حدوث التثبيط الضوئي.

وتعمد النباتات في مثل هذه الحالة إلى التخلص من الأشعة الضوئية المحرِّضة الزائدة على شكل توهج ضوئي Fluorescence، أو التخلص منها على شكل حرارة Heat، بوساطة أصبغة الكزانثوفيل Xanthophyll pigments، وهي Zeaxanthin(Z) و Antheraxanthin (A)، أي بواسطة حلقة الكزانثوفيل Xanthophyll's cycle. حيث يتم بمشاركة الأسكوربات Ascorbate، ومركب NADPH إرجاع مركب Violaxanthin إلى Zeaxanthin عن طريق Anthraxanthin. وإنَّ عملية تحويل Violaxanthin إلى Zeaxanthin تتم حلال بضع دقائق بوجود الإشعاع الشمسي القوي، حيث ينشط الأنزيم violaxanthin de-epoxidase نتيجة ارتفاع حموضة الجزء الداخلي لغشاء الصانعة الخضراء الداخلي Lumen acidification، وذلك عند وجود طاقة ضوئية زائدة (درجة الحموضة المثلى لنشاط الأنزيم هي 5.2). ولكن تشكل Z+A وحده غير كافٍ للقيام بدوره في التخلص من الأشعة الزائدة، ولكن نتيجة ازدياد حموضة الجزء الداخلي لغشاء الثايلاكويد، سيؤدي إلى هدرجة Protonation معقدات حصد الطاقة الضوئية Light-harvesting complexes، ما يؤدي إلى حدوث تغيرات تركيبية في هذه المعقدات تحفز Z+A على التخلص من الطاقة الزائدة. وإنَّ عملية إعادة التحول من جديد إلى Violaxanthin، التي تستهلك أيضاً مركبات مرجعة، يمكن أن تتم بشكلٍ سريع بوجود شدة ضوئية منخفضة أو في الظلام.

وتبعاً لذلك، فعادةً ما تكون مستويات تشكيل مركبات Z+A، ومن ثمَّ معدل التخلص من الطاقة الزائدة أكبر في الأنواع النباتية الأكثر حساسية للأشعة الضوئية الزائدة، أي ذات معدّلات التمثيل الضوئي المنخفضة. وكلما ازدادت كفاءة النباتات في التخلص من الطاقة الضوئية الممتصة في أنظمة حصد الطاقة الضوئية، قلَّت كفاءة تحويل الطاقة الضوئية إلى طاقة كيميائية Photochemistry، ويعَّبر عن ذلك بزيادة شدّة التوهج Fluorescence(Fv/Fm).





مخطط مبسط لحلقة الكزانثوفيل في الأغشية الداخلية للصانعة الخضراء.

التكيف مع الشدة الضوئية المرتفعة: يمكن التخفيف من تأثير الأشعة الضوئية الزائدة بوساطة حركات الهروب Escape movements، مثل:

تغيير زاوية توضع الأوراق، بحيث تشكل زاوية حادة جداً مع الأشعة الشمسية الواردة، لتقليل كمية الأشعة الضوئية الممتصة، وحركة الصّانعات الخضراء ضمن الأنسجة التمثيلية. زيادة درجة التفاف الأوراق، لتقليل مساحة السطح المعَّرض بشكلٍ مباشر لأشعة الشمس، زيادة سماكة الطبقة الشمعية على سطوح الأوراق، حيث تُساعد في تقليل كمية الأشعة الضوئية الممتصة، من خلال عكس Reflection جزء كبير منها. وتعمل أصبغة الأنثوسيانين Anthocyanin في الأوراق غير الملتفة Unfolding leaves، وخاصةً في المناطق المدارية كمصفاة تعتيم Darkening filter، تحمي خلايا النسيج المتوسط التي تتركز فيها الصّانعات الخضراء. وتحت ظروف الشدة الضوئية المرتفعة فإنَّ كمية الأصبغة الوقائية Protective pigments، مثل الكاروتينات Carotenoides، والليوتين Lutens عادةً ما تزداد في الصّانعات الخضراء.

إجهاد الحرارة المرتفعة Heat Stress:

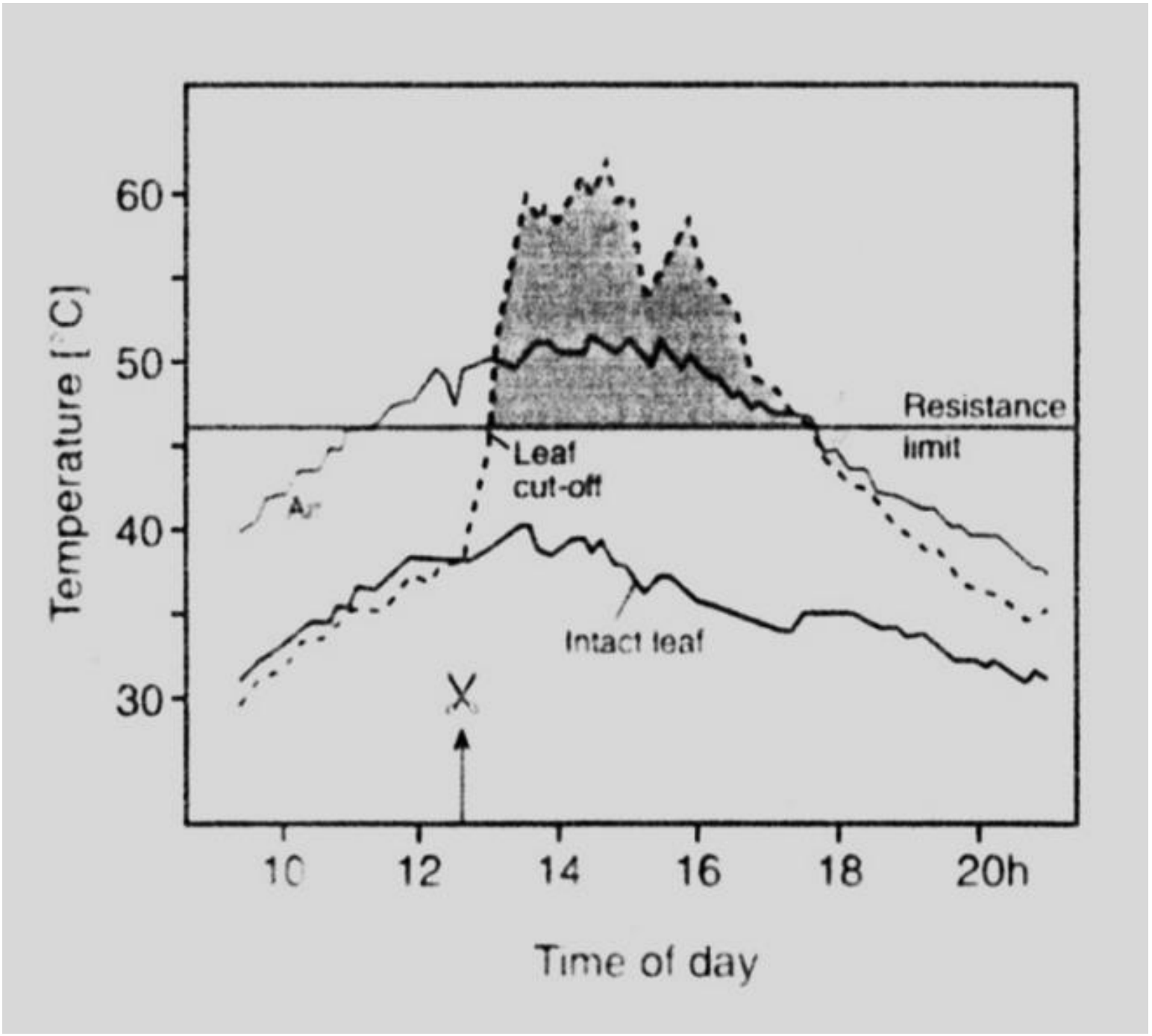
الاضطرابات الوظيفية Functional Disturbances: إنَّ الارتفاع الطفيف في متوسط درجة الحرارة (30-35 ْم) يمكن أنْ يضر Impair الأعضاء التكاثرية للنبات، في بعض الأنواع النباتية، مثل القمح Wheat، والذرة الصفراء Corn، والدخن Millet، وأصناف الرز Rice varieties، والفول السوداني Peanut، والخردل Rape، والبندورة Tomato. ويُسبب التعَّرض للحرارة المرتفعة خلال مرحلة تشكلِ الأزهار وتطور البذور Sees development حدوث العقم لحبوب الطلع Pollen sterility، الأمر الذي يؤثر سلباً في نسبة الإخصاب، والعقد، ومن ثمَّ عدد البذور المتشكلة، وتزداد نسبة الأزهار المجهضة. وتُسبب الحرارة المرتفعة تبدلات عكوسة في الحالة الفيزيوكيميائية للأغشية الحيوية، ويؤدي إلى تخريب البروتينات والمواد الدهنية المفسفرة الداخلة في تركيبها، ما يؤدي إلى تشكيل غشاء غني بالفجوات، ما يؤثر سلباً في خاصيتها الاصطفائية Selectivity، الأمر الذي يؤدي إلى خروج العديد من الذائبات المعدنية والعضوية المفيدة، فتموت الخلية النباتية. ونظراً إلى حساسية غشاء الصانعة الخضراء الداخلي الكبيرة للحرارة المرتفعة، فإنَّ تراجع معدّل التمثيل الضوئي هو أول علامات التعرض لإجهاد الحرارة المرتفعة.

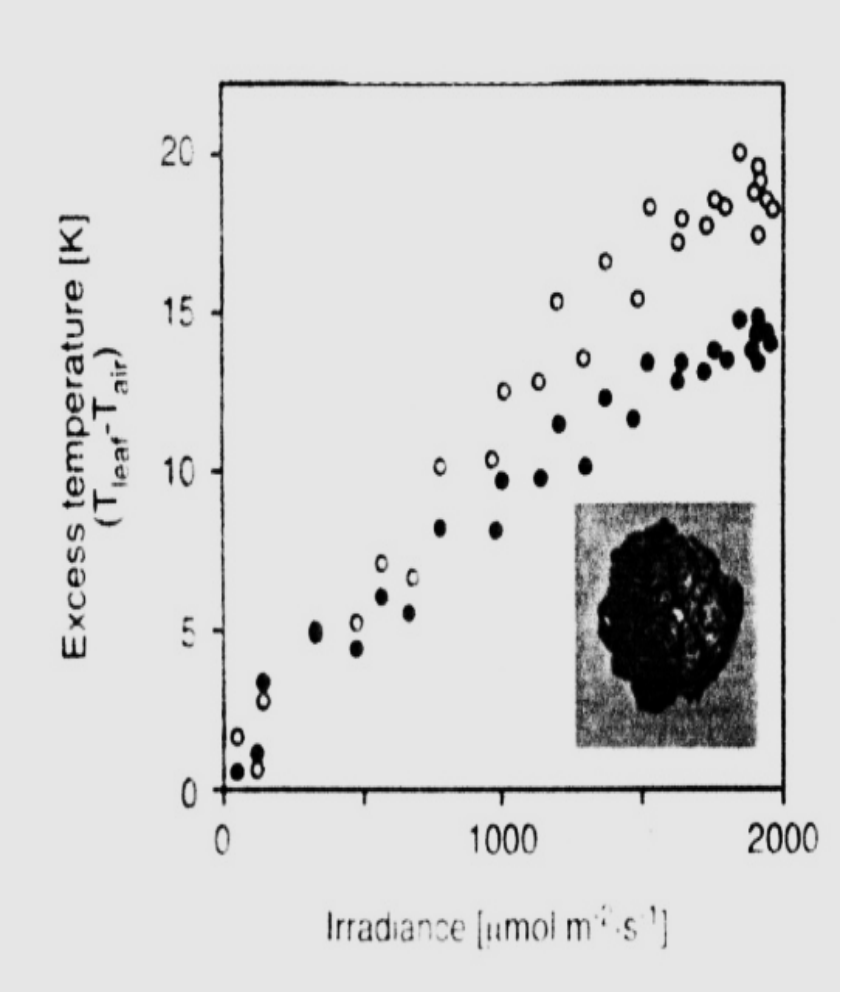
المقدرة على البقاء تحت ظروف إجهاد الحرارة المرتفعة Survival Capacity Under Heat Stress: تبقى النباتات على قيد الحياة تحت ظروف إجهاد الحرارة المرتفعة من خلال تجنب الإجهاد، من خلال التخفيف من شدة الإجهاد Mitigation، أو وقاية المكتنفات الخلوية الحسّاسة من تأثير الحرارة المرتفعة، أو بواسطة تحمل Tolerance البروتوبلاسم للإجهاد. يتمثل التخفيف من التسخين الحراري الزائد الناجم عن الإشعاع الشمسي القوي لدى نباتات بعض الأنواع النباتية من خلال:

1. تقليل زاوية الأوراق مع الساق الرئيس (يشكل زاوية حادة)، الذي يُساعد في تقليل كمية الأشعة الضوئية الواصلة إلى الأوراق Erect leaves.
2. زيادة درجة التفاف الأوراق Curling up of leaves، لتقليل مساحة المسطح المعَّرض بشكلٍ مباشر لأشعة الشمس، ما يُسهم في تقليل كمية الأشعة الضوئية الممتصة.
3. خلال فترات الجفاف الشديد، فإنَّ النباتات التي تكون فيها الطوابق الورقية متقاربة جداً، بحيث تأخذ شكل الوردة Rosette plants، فإنَّ الأوراق السفلية تحيط بالأوراق الفتية، والميرستيم القمي Apical meristem، فتحمي بذلك الأجزاء النباتية الأكثر حساسية من تأثير الحرارة المرتفعة.

ويمكن أنْ تحافظ النباتات على المعدلات الطبيعية لدرجة حرارة أجزائها الهوائية، من خلال استمرار انفتاح المسامات وفقد الماء بالنتح، لما لعملية النتح من تأثير مبرد Cooling effect.

يُلاحظ من الشكل التأثير المبرد للنتح من خلال أوراق نبات *Citrullus colocynthis* المروي بكمياتٍ كافية من المياه تحت الظروف الصحراوية. ويُلاحظ أنَّ درجة حرارة الأوراق التي يكون فيها معدل النتح عالٍ أقل بكثير (أبرد) من درجة حرارة الهواء المحيط رغم وجود شدة ضوئية مرتفعة (الأوراق غير المقطوعة Intact). ويُلاحظ أنَّ درجة حرارة الأوراق المقطوعة Cut-off (لا تقوم بعملية النتح) ارتفعت بشكلٍ سريع، وأصبحت أعلى من درجة حرارة الهواء المحيط، ووصلت درجة الحرارة إلى المستوى الذي ألحق ضرراً في الأوراق (بقع رمادية اللون)، نتيجة تعطيل التأثير المبرد لعملية فقد الماء بالنتح، حيث يؤدي التحميل الحراري الزائد Overheating إلى احتراق الأوراق Leaf firing، وحدوث الشيخوخة المبكرة لها، الأمر الذي يؤثر سلباً في حجم المسطح الورقي الأخضر الفعّال في عملية التمثيل الضوئي.


60
50
40
30
Temperature [°C]
Resistance
limit
Leaf
cut-off
Air
Intact leaf
X
10
12
14
16
18
20h
Time of day



يبين الشكل آلية التخفيف من تأثير الحرارة المرتفعة نتيجة حركة الأوراق السفلية في النوع النباتي Alpine (*Saxifraga paniculata*) الذي يأخذ شكل الوردة. وتتمثل بقيام الأوراق السفلية القديمة بإحاطة/لف مركز الوردة، محيطةً بذلك الأوراق الفتية، والبرعم القمي، وذلك عند ازدياد شدة الإشعاع الشمسي فإنَّ الأوراق الفتية المحاطة تبقى مظللة (●)، والخلايا الجنينية القمية تحافظ على درجة حرارة أقل Cooler من درجة حرارة الأوراق الخارجية (○) .

الجفاف Drought: تتعرض النباتات للجفاف عندما تكون كمية المياه المتاحة في التربة قليلة جداُ، أو عندما تصبح كمية المياه الممتصة عن طريق المجموعة الجذرية غير كافية لتعويض الماء المفقود بالنتح. ويمكن أنْ يحدث الجفاف، إما نتيجة تراجع محتوى التربة المائي Soil dryness، وازدياد معدّل فقد المياه بالتبخر High evaporation، أو نتيجة الربط الحلولي Osmotic binding للماء بالذائبات المعدنية المنحلة، كما هو الحال في الترب المتملحة Saline soils، أو نتيجة تجمد التربة Frozen soils. ويمكن أنْ يحدث الجفاف في الترب الضحلة Shallow soils، عندما تفشل النباتات في تشكيل مجموع جذري بحجم كافٍ لامتصاص كمية من المياه كافية لتعويض احتياجات النبات النتحية. وإنَّ ما يميز الإجهاد المائي (الجفاف) عن باقي الإجهادات اللاأحيائية الأخرى، أنّه لا يحدث بشكلٍ مفاجئ، ولكن يتطور ببطء، وتزداد شدته بازدياد مدتهِ، ويؤدي عامل الزمن هنا دوراُ مهماً في تحديد مقدرة النباتات على تحمل الجفاف.

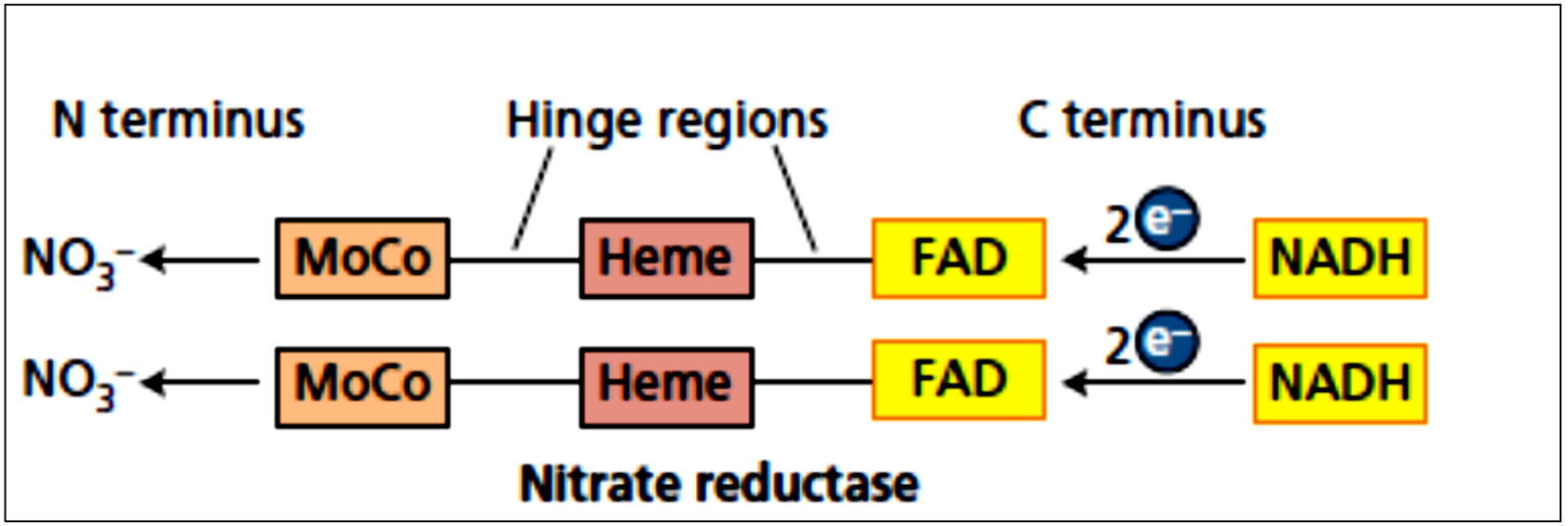
ويدل مصطلح الجفاف **Drought** على الفترة من الموسم التي تهطل خلالها الأمطار بكمياتٍ غير كافية، ما يؤدي إلى تراجع محتوى التربة المائي نتيجة استمرار عملية فقد المياه بالتبخر- نتح إلى المستوى الذي يجعل النباتات تُعاني من نقص المياه. ولا يحدث الجفاف عادةً نتيجة قلة الأمطار فقط، ما لم يترافق ذلك مع زيادة معدّل فقد المياه بالتبخر (في حال ازدياد شدة السطوع الشمسي، وازدياد سرعة الرياح، وارتفاع حرارة الوسط المحيط، وانخفاض الرطوبة النسبية الجوية RH%).

الأضرار الناجمة عن الجفاف Drought Damages: يؤدي تعرض النباتات إلى ظروف الجفاف إلى تراجع حجم الخلية النباتية **Cell volume**، وزيادة تركيز الذائبات في نسغ الخلية، وازدياد درجة تجفاف البروتوبلاسم. ويمكن القول: إنَّ الجفاف يؤثر في جميع العمليات الحيوية في النبات، ابتداءً من استطالة الخلايا النباتية وانتهاءً بعملية نقل نواتج التمثيل الضوئي من المصدر إلى المصب. إنَّ تراجع جهد الامتلاء **Turgor potential**، ومن ثمَّ تثبيط استطالة خلايا الأوراق، وتوقف نموها، وتُعدُّ استطالة الخلايا النباتية من أكثر العمليات الفسيولوجية حساسية للجفاف.

ويؤثر أيضاً الجفاف في استقلاب البروتينات وتصنيع الأحماض الأمينية. ومن بين الأنزيمات التي تثبط بشكلٍ كبير بتأثير الإجهاد المائي Nitrate reductase، حيث يؤدي تعرُّض النباتات لفترةٍ زمنية وجيزة للجفاف إلى تراجع نشاط هذا الأنزيم بنسبة 20%. وهذا ما يفسر ارتفاع تركيز النترات في النباتات المسَّمدة تحت ظروف العجز المائي، وخاصةً عند تعَّرض النباتات للإجهاد المائي لفترةٍ زمنيةٍ أطول، حيث تصل نسبة الانخفاض في فعَّالية الأنزيم Nitrate reductase إلى 50%. وتُعد أيضاً عملية التثبيت الحيوي للآزوت الجوي بوساطة العقد البكتيرية Nodules المتعايشة مع جذور المحاصيل البقولية، حسّاسة جداً لظروف الإجهاد المائي. ويؤدي تعَّرض النباتات إلى ظروف الجفاف المتزامن مع الحرارة المرتفعة خلال مرحلة الإزهار Anthesis إلى فشل عملية التلقيح Pollination، بسبب جفاف المياسم Stigma، ومن ثمَّ صعوبة مكوث حبوب الطلع عليها لفترة زمنية كافية لتشكيل الأنبوبة الطلعية Pollen tube بالطول الكافي، حيث تتطاير حبوب الطلع بمجرد هبوب الرياح. ويؤدي ذلك أيضاً إلى فشل عملية الإخصاب Fertilization، بسبب تراجع حيوية حبوب الطلع، وعدم تمكنها من تشكيل أنبوبة لقاح بالطول الكافي لاختراق القلم وصولاً إلى المبيض Ovary لإيصال الوحدات التكاثرية المذكرة إلى البويضات القابعة في المبيض، الأمر الذي يؤثر سلباً في نسبة العقد Setting، ومن ثمَّ عدد البذور/ الحبوب/الثمار المتشكلة في النبات.

تمثيل النترات Nitrate Assimilation: تقوم النباتات بتمثيل معظم النترات الممتصة من قبل الجذور إلى مركباتٍ عضوية ومعدنية. وتتمثل الخطوة الأولى من هذه العملية بإرجاع النترات Nitrate إلى نتريت Nitrite في السيتوبلاسم، ويُسمى الأنزيم الذي يتوسط هذا التفاعل Nitrate reductase: ويُعد أنزيم Nitrate reductase من البروتينات التي تحتوي على عنصر الموليبدنيوم في الأنسجة النباتية الخضراء، لذلك تؤدي أعراض نقص الموليبدنيوم إلى تراكم النترات نتيجة تراجع نشاط هذا الأنزيم.

$$NO_3^- + NAD(P)H + H^+ + 2\,e^- \rightarrow NO_2^- + NAD(P)^+ + H_2O$$



ويعمل ألأنزيم المُسمّى Nitrite Reductase على تحويل النتريت (NO_2^-)، -الذي يُعد من الشوارد ذات المقدرة التفاعلية المرتفعة والسّامة بشكلٍ كبير- إلى أمونيوم. حيث تعمل الخلايا النباتية بشكلٍ مباشر وسريع على نقل النتريت السام من السيتوبلاسم إلى الصّانعات الخضراء في الأوراق، والبلاستيدات في الجذور.

$$NO_2^- + 6\,Fd_{red} + 8\,H^+ + 6\,e^- \rightarrow NH_4^+ + 6\,Fd_{ox} + 2\,H_2O$$

تمثيل الأمونيوم Ammonium Assimilation: حتى تتمكن الخلايا النباتية تجنب سمية الأمونيوم تعمل على تحويلها بشكلٍ سريع – تحويل الأمونيوم الناتجة من إرجاع النترات، والتنفس الضوئي photorespiration– إلى أحماضٍ أمينية Amino acids، بوجود أنزيم Glutamine synthetase (GS) على النحو الآتي:

$$Glutamate + NH4 + + ATP \rightarrow glutamine + ADP + Pi$$

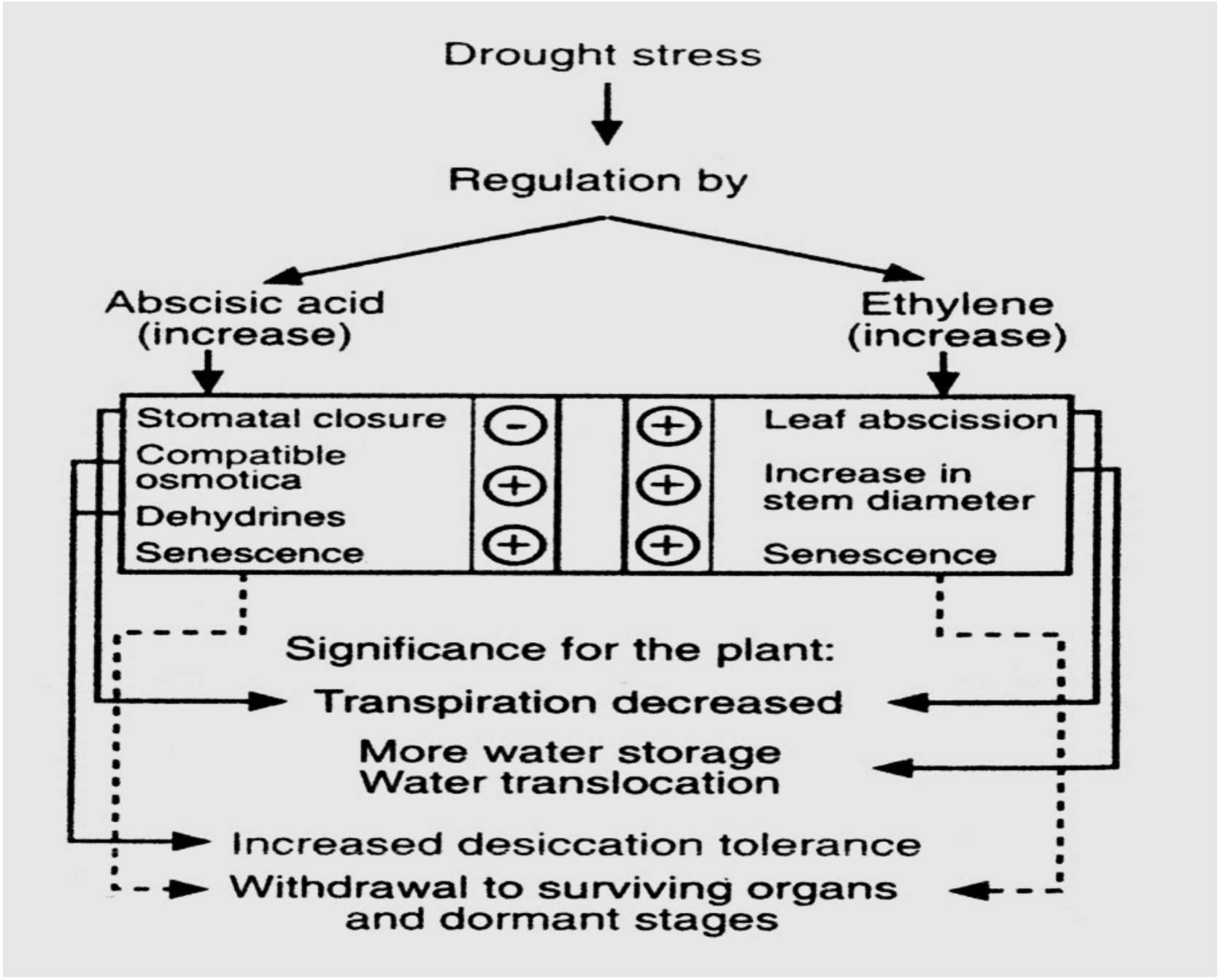
ويعمل وجود تركيز مرتفع من الغلوتامين glutamine في الصّانعات على تحريض أنزيم Glutamate synthase، الذي ينقل مجموعة الأميد Amide group من الغلوتامين إلى مركب 2-oxoglutarate لتشكيل جزيئتين من مركب الغلوتامات Glutamate، وفق الآتي:

$$Glutamine + 2\text{-}oxoglutarate + NADH + H^{+} \rightarrow 2\ glutamate + NAD^{+}$$

$$Glutamine + 2\text{-}oxoglutarate + Fd_{red} \rightarrow 2\ glutamate + Fd_{ox}$$

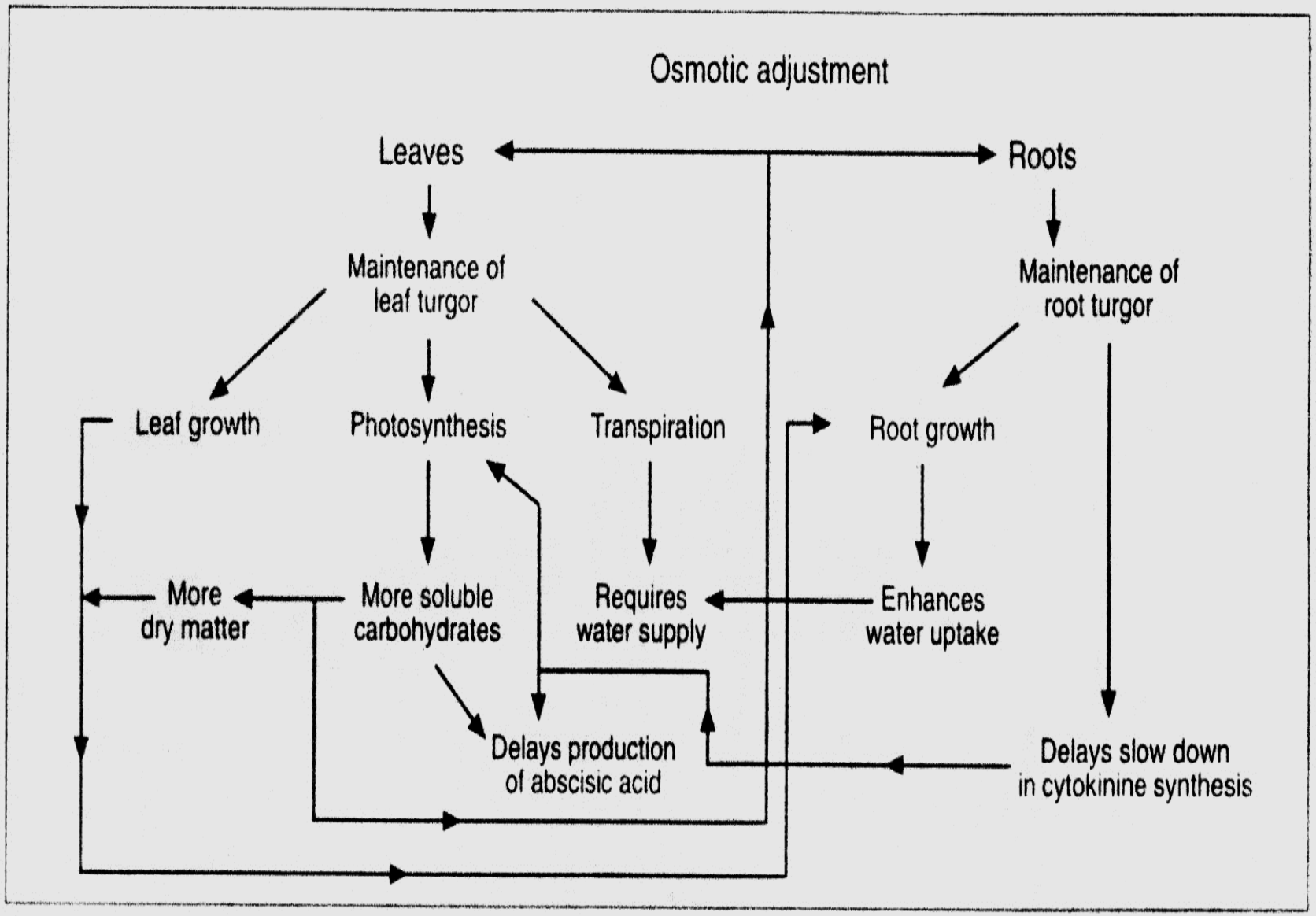
ويؤدي تعرُّض النباتات إلى مستوى معتدل Moderate من الإجهاد المائي إلى تحفيز Trigger تصنيع حمض الأبسيسيك (ABA) في الجذور، ثمَّ تُنقل هذه الإشارة الكيميائية من الجذور إلى الأجزاء الهوائية Root to shoot chemical signal، وتحث مسامات الأوراق على الانغلاق لتقليل معدل فقد الماء بالنتح. يلاحظ من الشكل أنَّ ازدياد تركيز حمض الأبسيسيك يؤدي إلى تراجع (-) الناقلية المسامية Stomatal conductance، وازدياد معدّل تصنيع الذائبات العضوية التوافقية Compatible organic solutes، وازدياد معدل تصنيع بعض البروتينات الوقائية مثل Dehydrines، والشيخوخة المبكرة للأوراق Premature leaf senescence.

ويُلاحظ بالمقابل ازدياد معدّل تساقط الأوراق Leaf abscission، الذي يُقلل بدوره من معدّل فقد الماء بالنتح، نتيجة تقليل مساحة المسطح الأخضر المعرَّض بشكلٍ مباشر لأشعة الشمس. ويؤدي إلى زيادة قطر الساق Stem diameter، الأمر الذي يُسهم في زيادة مقدرة النبات على تخزين كمية أكبر من الماء، وإيصالها إلى الأوراق لتعويض الماء المنتوح.


Drought stress
Regulation by
Abscisic acid (increase)
Ethylene (increase)
Stomatal closure
Compatible osmotica
Dehydrines
Senescence
Leaf abscission
Increase in stem diameter
Senescence
Significance for the plant:
Transpiration decreased
More water storage
Water translocation
Increased desiccation tolerance
Withdrawal to surviving organs and dormant stages

استجابة النباتات لظروف الجفاف:

1. تغير في توزيع نواتج التمثيل الضوئي بين أجزاء النباتات المختلفة، لزادة معدّل نمو الأجزاء الأرضية، وعادةً ما تزداد نسبة الجذور إلى الأجزاء الهوائية Root/shoot ratio.
2. ظهور بعض الصفات الشكلية التكيفية (تزداد كثافة الزغب، وتصبح الأفرع والأوراق شوكية، وتزداد سماكة الطبقة الشمعية، وزيادة نسبة الأجزاء الأرضية إلى الهوائية...الخ). والصفات الفيزيولوجية المتمثلة بتقليل الناقلية المسامية مع المحافظة على الانفتاح الجزئي لها لضمان تفعيل التاثير المبرد لعملية النتح، ما يضمن استمرار انتشار غاز الفحم، واستدامة اخضرار الأوراق Stay green.
3. التبكير بالإزهار، وتسريع عملية نضج البذور، وتضرر الأجزاء الزهرية (تراجع حيوية حبوب الطلع، انخفاض عدد البويضات، وازدياد نسبة الزهيرات المجهضة).
4. وفي حال استمرار الجفاف، وازدياد شدتهِ، يصبح معدّل الهدم أعلى من معدّل البناء، الأمر الذي يُسِّرع من شيخوخة الأوراق القديمة، وتموت وتتساقط، ويتراجع معدّل صافي التمثيل الضوئي Net Assimilation rate (NAR).

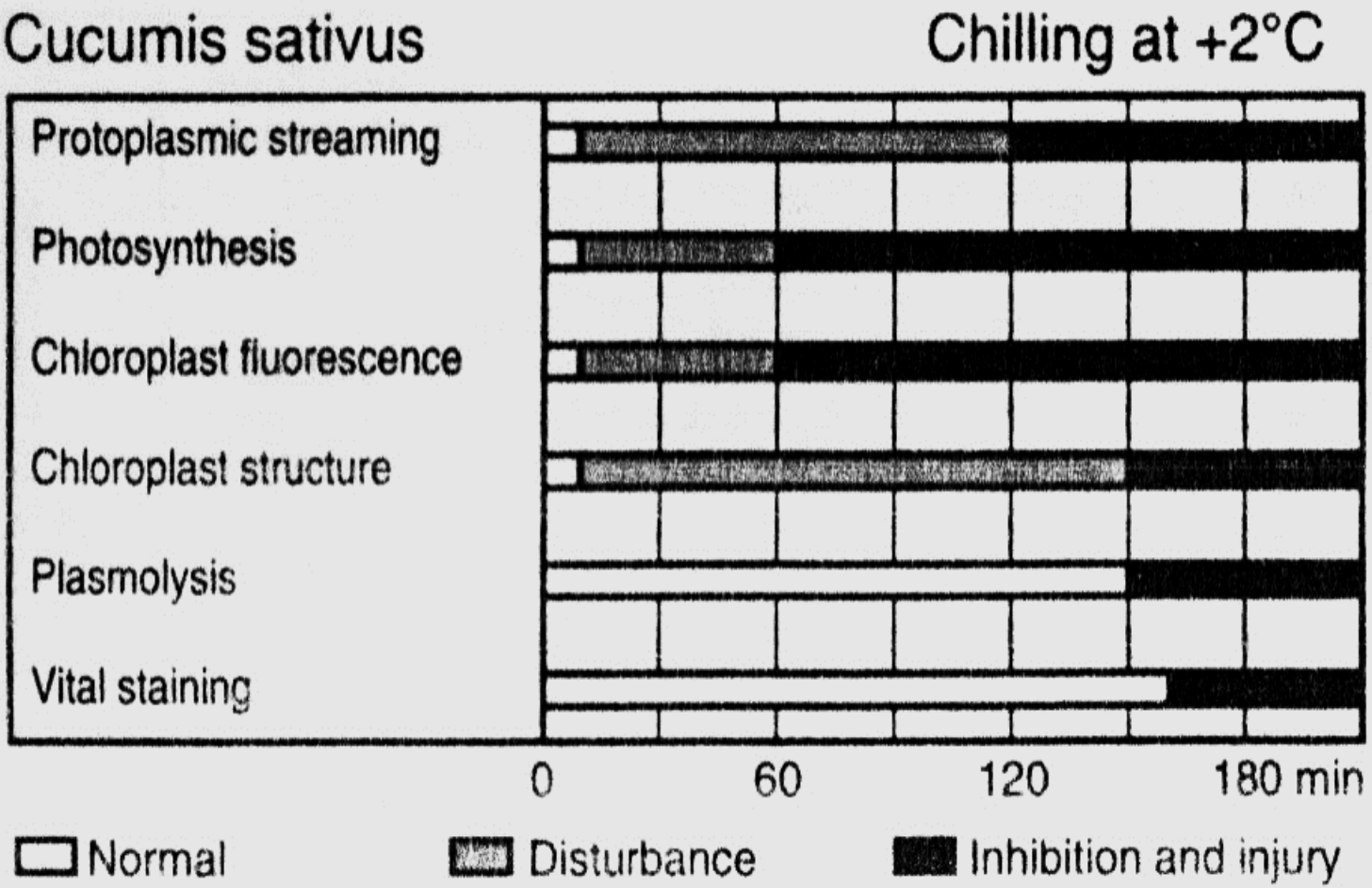


التأثيرات الناتجة عن التعديل الحلولي في الأوراق والجذور.

إجهاد الحرارة المنخفضة والصقيع Low Temperature and Frost Stress

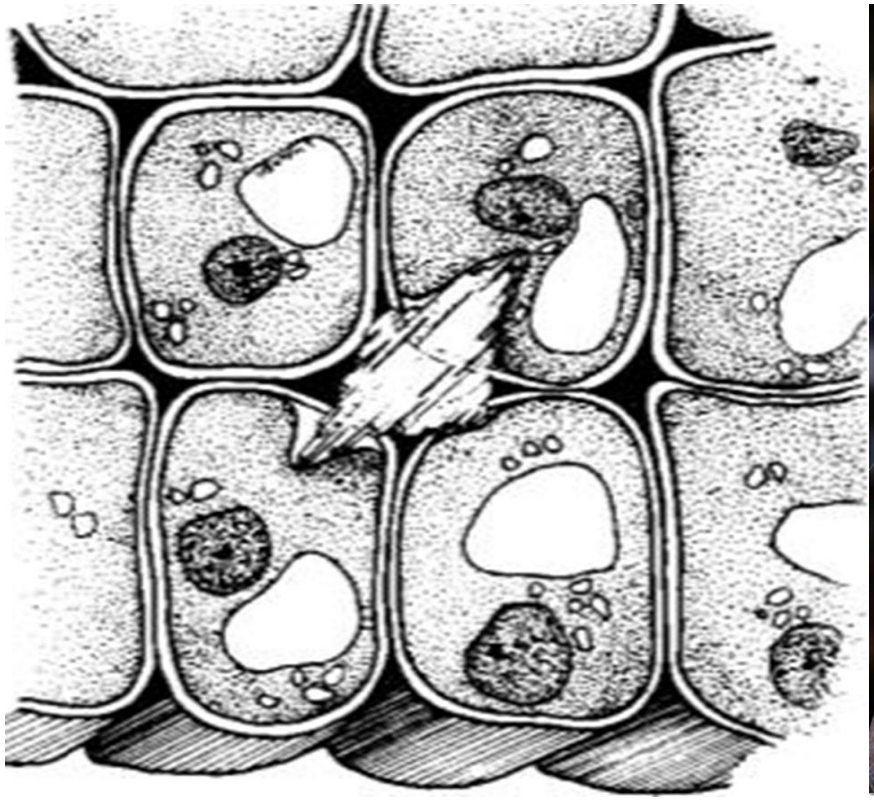
يؤدي انخفاض الحرارة إلى تراجع سرعة التفاعلات الكيميائية، الأمر الذي يؤدي بشكلٍ متزايد إلى انتقال تفاعلات الاتزان Equilibrium reactions باتِّجاه تحرير الطاقة Energy release. وتبعاً لذلك، سوف تقل كمية الطاقة الاستقلابية المتاحة، الأمر الذي يؤثر سلباً في معدّل امتصاص الماء والعناصر المعدنية المغذية، ويتراجع معدّل التصنيع الحيوي، ويتراجع معدّل التمثيل الضوئي وتصنيع المادة الجافة، الأمر الذي يؤثر سلباً في نمو النباتات وتطورها وإنتاجيتها.

ويتمثل التأثير الأوَّل الملاحظ للحرارة المنخفضة في توقف جريان البروتوبلاسم Protoplasmic streaming، ويلي ذلك مباشرةً، تدهور عملية التمثيل الضوئي، ويُعزى ذلك بشكلٍ رئيس إلى تراجع الناقلية المسامية، ومن ثمَّ معدّل عملية التبادل الغازي، الأمر الذي يؤثر سلباً في صافي انتشار الكربون، ومن ثمَّ كمية غاز الفحم المتاحة في مراكز التثبيت ضمن الصّانعات الخضراء، بالإضافة إلى تراجع كفاءة النبات في تحويل الطاقة الضوئية إلى طاقة كيميائية، ويدلل على ذلك من ارتفاع قيم التوهج الضوئي اليخضوري Chlorophyll fluorimetry، وتُعد هاتان الظاهرتان من طرق الكشف المبكر عن تأثير إجهاد الحرارة المنخفضة.



تضرر العديد من وظائف الخلية النباتية في أوراق الخيار الحساسة للصقيع عند زيادة فترة التعريض للحرارة المنخفضة.

وإنَّ النباتات المتحملة لدرجات الحرارة المنخفضة (فوق نقطة التجمد)، يمكن أنْ تتضرر إذا ما انخفضت درجة الحرارة إلى ما دون نقطة التجميد، نتيجة تشكل البللورات الثلجية **Ice formation**. وإنَّ الأنسجة النباتية الحسّاسة لتشكل البلورات الثلجية تموت مباشرةً فور تشكل هذه البللورات، في حين يمكن أنْ تبقى أنسجة النباتات المتحملة للتجمد **Freezing-tolerant** على قيد الحياة لفترةٍ زمنية محددة حتى بعد تشكل البللورات الثلجية، ثمَّ لا تلبث أنْ تموت تدريجياً.



Two Days After Hail Storm
(Mostly Minor Injury)

أشكال الضرر في النباتات الحسّاسة للبرودة -Injury Patterns in Chilling Sensitive Plants: إنَّ بعض الأنواع النباتية ذات الأصل المداري **Tropical origin**، يمكن أنْ تتضرر بشكلٍ مميت **Lethally damaged** عند درجات حرارة تتراوح بين 5-10 مْ. ويعتمد حجم الضرر، وسرعة تطوره، على درجة البرودة، وطول فترة التعرض للبرودة، وسرعة التحول من البرودة إلى إعادة التسخين **Rewarming**. ويؤدي حدوث التغيير المفاجئ في درجة الحرارة إلى موت النبات مباشرةً، بتأثير الصدمة الحرارية **Temperature shock**. ويتمثل التأثير الأولي في تحول المكونات الدهنية **Lipid components** في الأغشية الحيوية من الحالة السائلة البللورية **Liquid-crystalline** الطبيعية، إلى الحالة الهلامية الصلبة **Solid gel**، يتبعه انفصال بروتينات الأغشية الحيوية، ما يؤدي إلى ازدياد نفاذية **Permeability** الأغشية الحيوية، نتيجة فقد خاصيتها الاصطفائية، فتفقد الأغشية الحيوية سيطرتها على دخول الذائبات المعدنية والعضوية وخروجها، وعملية تبادل نواتج الاستقلاب **Metabolites**، والشوارد المعدنية بين مكونات الخلية المختلفة، ويمكن أنْ تنزح العديد من مكونات الخلية المهمة (شوارد معدنية، أحماض عضوية، أحماض نووية، فيتامينات...الخ) إلى خارج الخلية النباتية، وقد تدخل بعض المواد السّامة التي تودي بحياة الخلية النباتية.

أشكال التجمد وضرر التجمد Freezing Patterns and Freezing injury:

يتشكل الجليد بدايةً في الأجزاء النباتية التي تبرد بسرعة، وتكون محتوياتها قابلة للتجمد. وتتمثل تلك الأنسجة بالحزم الوعائية، والفراغات بين الخلوية التي يتشكل فيها الماء بفعل التكاثف Condensation. ويحدث التجمد تدريجياً عند انخفاض درجة الحرارة إلى ما دون الصفر المئوي. ويمكن أنْ تحول الفراغات الهوائية دون استمرار نمو الجليد، وكذلك يتوقف تطور الجليد عندما يصطدم بالجدر الخلوية المتغلظة (نتيجة تراكم الكيوتين واللغنين) Cutinized cell walls. ويمكن أنْ تتجمد البروتوبلاسم إذا كانت تحتوي على نسبةٍ مرتفعة من الماء، إذا لم تتم تقسيتها من قبل، من خلال تعريضها للتبريد العميق بشكلٍ مسبق، وتتشكل البللورات الثلجية Ice crystals بشكلٍ مفاجئ ضمن الخلية النباتية، ويمكن أنْ تؤدي إلى تخريب البروتوبلاسم وموت الخلية. عموماً، يحدث تشكل الجليد أولاً ضمن الفراغات الخلوية Intercellular spaces، ثمَّ يتطور ليملأ المساحة بين الجدر الخلوية والبرتوبلاسم، وهذا يُسمى اصطلاحاً Extracellular ice formation. وإنَّ تشكل الجليد له تأثير مشابه لتأثير الهواء الجاف، لأنَّ ضغط بخار الماء فوق الجليد أقل من ضغط بخار الماء فوق المحلول السائل فائق البرودة Super cooled solution. وهذا سيؤدي إلى خروج الماء من البروتوبلاسم، التي تنكمش إلى أقل من ثلثي حجمها، ويزداد تبعاً لذلك تركيز الذائبات فيها.

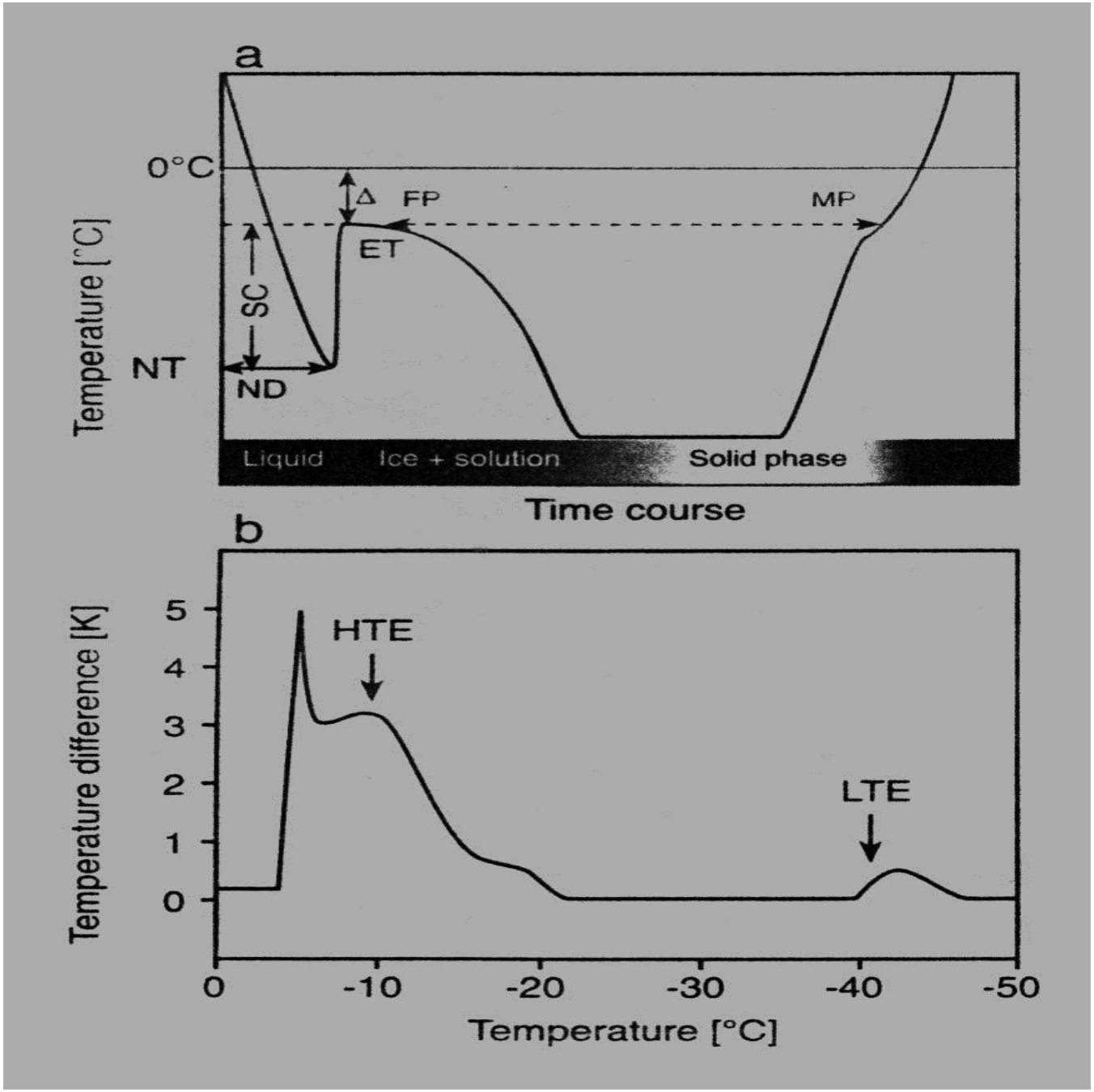
ويؤدي التجفاف الشديد للبروتوبلاسم بسبب خروج الماء منها باتجاه طبقة الجليد إلى تخريبها، ومن ثمَّ موت الخلية النباتية. يتمثل التأثير الأول للحرارة المنخفضة في اختلال استقرار الأغشية الحيوية Destabilization. وتؤدي البرودة الشديدة إلى تحول المواد الدهنية المفسفرة في الأغشية الحيوية من الحالة البللورية السائلة إلى الحالة الهلامية الصلبة، ويزداد نشاط الأنزيم المحلل للمواد الدهنية Phospholipase-D، فتزداد سرعة تحطم المواد الدهنية المفسفرة، وتتخرب الأغشية، وتموت الخلايا النباتية. أما في حال البرودة المعتدلة Moderate strain، فإذا ما تمكنت الخلية من تجاوز المرحلة الحرجة كعدم استقرار الأغشية الحيوية، فسوف يزداد نشاط الأنزيم Phospholipase-D-transferase، الذي يؤدي إلى تشكل بعض المركبات المسؤولة عن استقرار الأغشية الحيوية، مثل Phosphatidyl choline، و Phoaphatidyl ethanolamine، التي تُكسب النبات تحملاً أكبر للبرودة من خلال المحافظة على استقرار الأغشية الحيوية وسلامتها Membrane integrity.

آليات مقارعة إجهاد الصقيع Surviving Frost Stress

منع الصقيع Frost prevention: يمكن تحقيق ذلك بشكلٍ أساسي من خلال العزل الحراري **Thermal insulation** للأجزاء النباتية الحسّاسة لتقليل معدّل فقد الحرارة منها. ويمكن أنْ يتم ذلك من خلال قيام الأوراق بلف الأجزاء النباتية الحسّاسة وتحميها من عملية التبادل الحراري. ويُساعد أيضاً خفض نقطة التجمد والوصول إلى نقطة البرودة الفائقة في تأخير تجمد الماء في الأنسجة النباتية، وذلك من خلال زيادة تركيز الذائبات في الخلايا النباتية، لأنّ نقطة تجمد المحاليل المركزة أقل (تتراوح بين 1- إلى 5- ْم)، أي يمكن أنْ تُبرَّد إلى درجة حرارة أقل من نقطة التجمد دون أن تتجمد بشكلٍ مباشر. عموماً، عندما تتعرض النباتات لإجهاد الحرارة المنخفضة تبدأ درجة حرارة الأنسجة النباتية بالانخفاض بشكلٍ موازٍ للتبريد الحاصل في درجة حرارة الهواء المحيط، يعقب ذلك ارتفاع مفاجئ في درجة حرارة الأنسجة النباتية، نتيجة تحول الماء إلى بللورات ثلجية، إذ يرافق هذه العملية فقداً في الحرارة. ويدلل هذا الارتفاع في حرارة الأنسجة **Exotherm** إلى بداية عملية التجمد. ويمكن المحافظة على استمرار حالة التبريد الفائق دون حدوث التجمد، إذا ما احتوت الأنسجة النباتية على موانع تشكل البللورات الثلجية **Nucleation barriers**. ويمكن أن يُساعد وجود البروتينات المضادة للصقيع **Antefixes proteins** في ضبط تشكل البللورات الثلجية وتطورها، وعادةً ما تتركز هذه البروتينات في الأجزاء بين الخلوية الحية **Apoplast** في المحاصيل النجيلية.

ولكن إذا ما تمَّ تجاوز العتبة الحرجة لمستوى التبريد العميق، فإنَّ هذه الحالة المستقرة سوف تنهار، وتبدأ البللورات الثلجية Ice crystals بالتشكل داخل الخلايا النباتية. وتمتلك بعض البذور، والبراعم، وأنسجة القلف Bark tissues آلية وقاية ثالثة، تُسمى التجميد في أنسجة إضافية "Extra tissue freezing"، وتتضمن هذه الآلية حركة الماء من الأنسجة النباتية إلى أنسجة مجاورة أقل حساسية للصقيع، وأقل أهميةً من الناحية الوظيفية، أو إلى فراغات أخرى، حيث يتجمد الماء فيها، وتُساعد حركة المياه من داخل تلك الأنسجة الأكثر حساسية إلى زيادة تركيز الذائبات فيها، ما يُساعد في زيادة مقدرتها على التبريد العميق، ويؤخر بدء حدوث التجمد وتشكل البللورات الثلجية.

تتوقف درجة ثباتية واستقرار الأغشية السيتوبلاسمية بتأثير الحرارة المنخفضة على طبيعة الأحماض الدهنية المكونة للمواد الدهنية المفسفرة الداخلة في تركيب الأغشية السيتوبلاسمية. وتتكون المواد الدهنية الداخلة في تركيب الأغشية السيتوبلاسمية في الأنواع الحسّاسة للبرودة من نسبةٍ مرتفعة من الأحماض الدهنية المشبعة، التي تتصلب بسرعة إذا ما انخفضت درجة الحرارة إلى ما فوق الصفر المئوي، وتتحول إلى حالة شبه متبلورة Semi crystalline state، وتفقد بذلك الأغشية الحيوية خاصيتها الاصطفائية، ما يؤثر سلباً في حياة الخلايا النباتية، والمقدرة على استعادة النمو، في حين تكون نسبة الأحماض الدهنية غير المشبعة أكبر في المواد الدهنية التي تدخل في تركيب الأغشية السيتوبلاسمية للأنواع النباتية المقاومة للبرودة، التي تتطلب درجات حرارة أقل حتى تتصلب، وتفقد البروتينات خاصتها الوظيفية، والأغشية الحيوية خاصيتها الاصطفائية. عموماً، يحتاج تشكل البلورات الثلجية في جدران الخلية النباتية، أو البروتوبلاسم إلى وجود تراكيب تُسمّى نقاط نويات الجليد Ice nucleation points، التي تنمو عليها البلورات الثلجية. عموماً، تفتقر بروتوبلاسم الأنواع النباتية المتحملة للبرودة لمثل هذه النويات، ما يسمح لها بالتبريد العميق إلى درجات حرارة أقل من درجة التجمد دون أن يحدث تشكل للبلورات الثلجية.


a
0°C
NT
Δ
FP
MP
ET
SC
ND
Temperature [°C]
Liquid
Ice + solution
Solid phase
Time course
b
Temperature difference [K]
5
4
3
2
1
0
HTE
LTE
0
-10
-20
-30
-40
-50
Temperature [°C]

الإجهاد الملحي Salt stress: تُعَّرف البيئات المتملحة بتلك التي تحتوي على تركيز مرتفع من الأملاح الذَّوابة. ويحدث التملح الثانوي تحت ظروف الزراعة المروية، عند اعتماد طريقة الري بالغمر أو بالتطويف، باستعمال مياه ذات نوعية سيئة (تحتوي على تركيز مرتفع من الأملاح الذوّابة)، وفي حال غياب الصرف العميق، سوف يرتفع منسوب الماء الأرضي، وتصعد المياه المحملة بالأملاح بالخاصية الشعرية، ولاسيما خلال فصل الصيف الجاف والحار، وتؤدي الحرارة المرتفعة إلى تبخر الماء، في حين تتزهر الأملاح فوق سطح التربة، وعلى مرَّ السنين تصبح الترب متملحة.

تأثير تركيز الأملاح المرتفعة في النبات: يتمثل تأثير ارتفاع تركيز الأملاح الذوّابة في محلول التربة بنوعين من التأثيرات: **التأثير الحلولي Osmotic effect:** حيث تعمل جزيئات الملح على مسك جزيئات الماء، مقللةً بذلك من عدد جزيئات الماء الحرة (يصبح الجهد المائي أكثر سلباً)، فيقل فرق التدرج في الجهد المائي بين النبات والوسط المحيط، فتقل كمية المياه الممتصة. **السُمية الأيونية النوعية Specific ionic toxicity:** إذْ يسبب ارتفاع تركيز بعض الشوارد السامة المعدنية، وخاصةً شاردتي الصوديوم (Na^+)، والكلور (Cl^-) في سيتوبلاسم الخلية النباتية البروتينات، والأغشية الحيوية.

تنظيم محتوى الأملاح Regulation of Salt Content: تستطيع الأنواع النباتية المحبة للملوحة Halophytes أنْ تنظم محتواها من الأملاح بعدة طرائق:

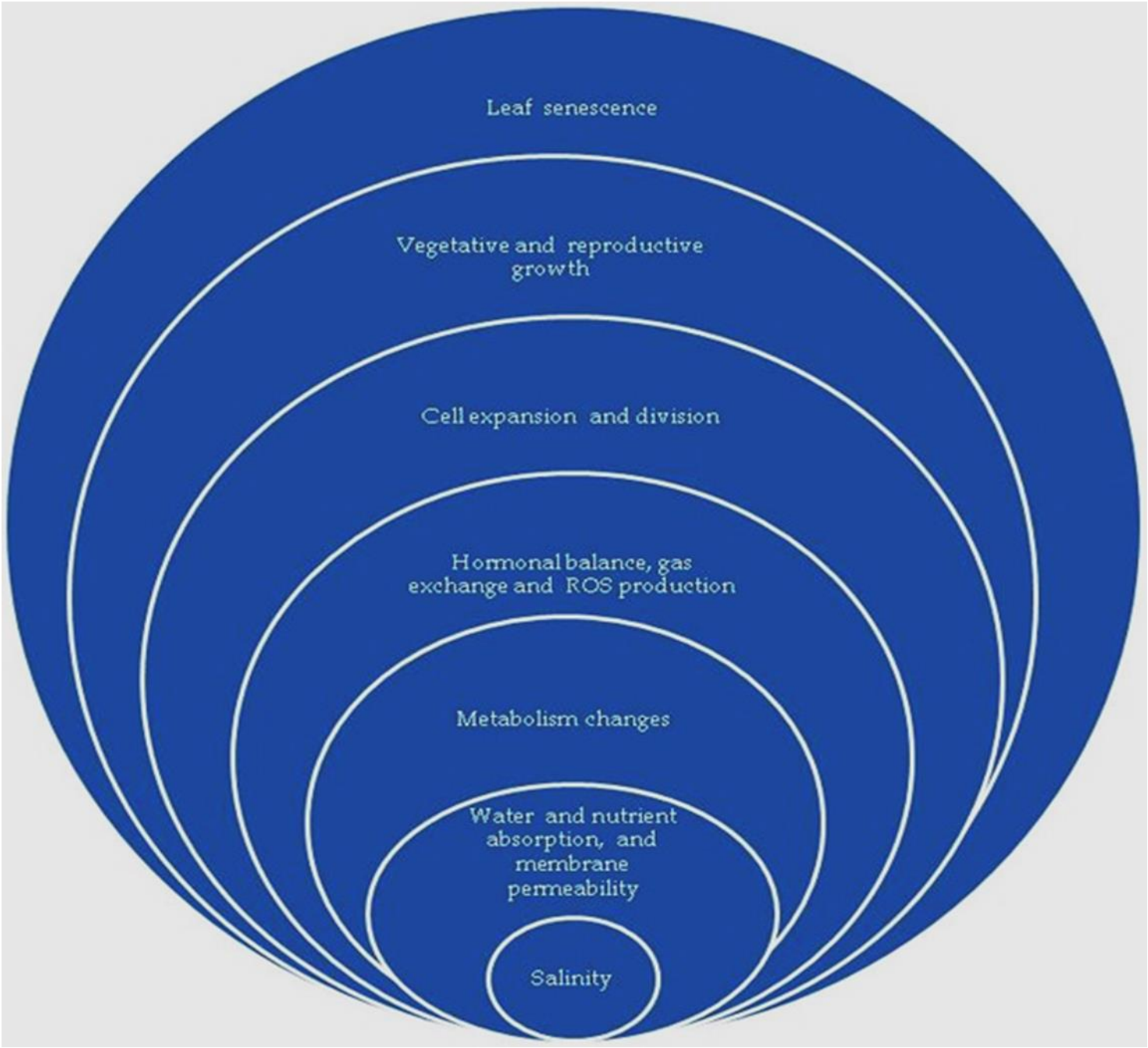
طرد الأملاح Salt exclusion: لقد طورت الأنواع النباتية العديد من آليات طرد الأملاح، فعلى سبيل المثال، تمتلك أنواع المانغروف (النباتات الشاطئية) Mangrove species وسائل تنقية في الجذور Filtration in the roots تمنع ملوحة الماء في الأوعية الناقلة Conducting systems من الارتفاع بشكلٍ كبير.

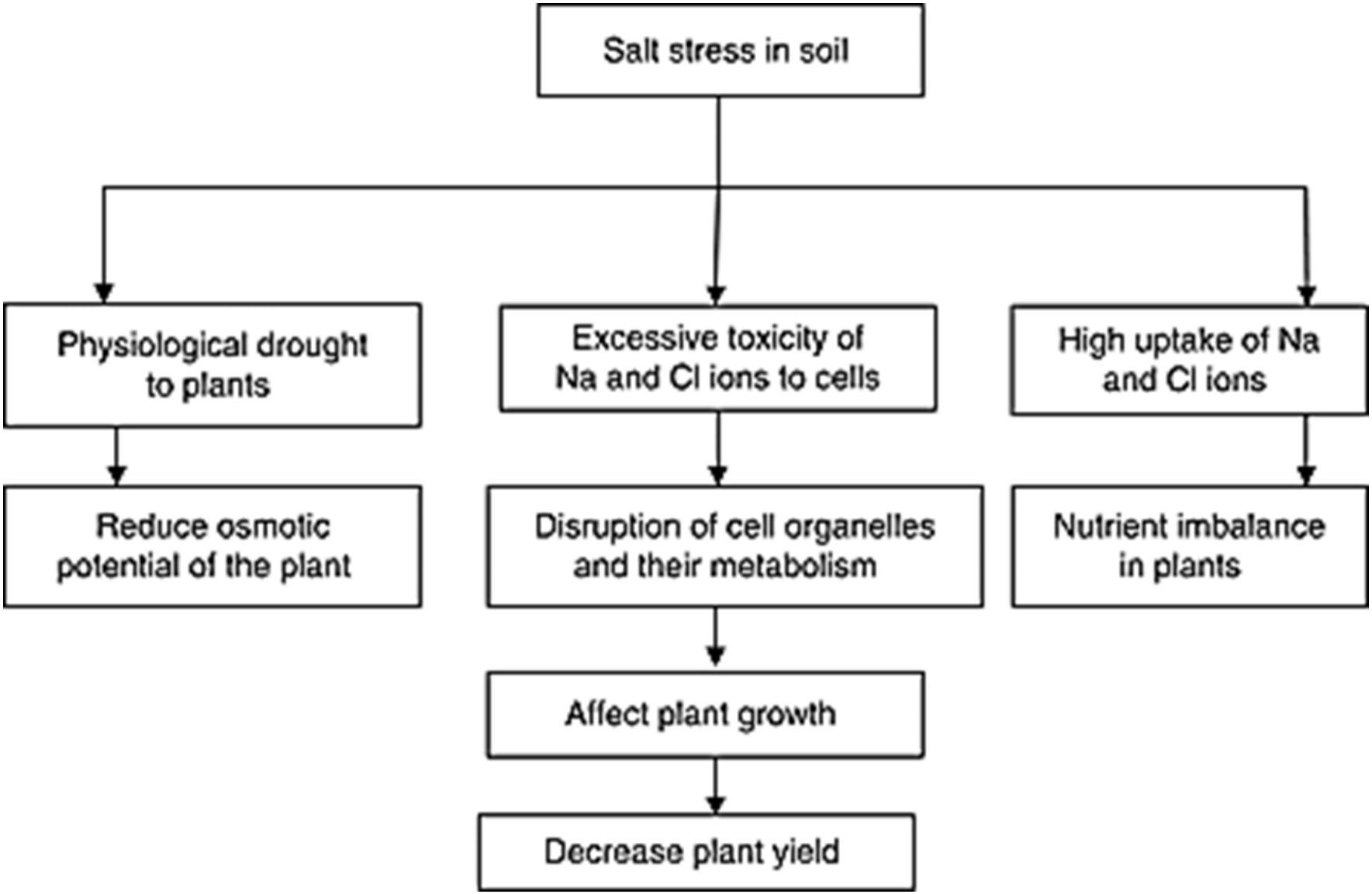
إزالة الأملاح Salt elimination: يستطيع النبات أن يتخلص بنفسه من الأملاح الزائدة من خلال الأملاح عن طريق غدد متخصصة عند سطوح الأوراق والسوق، أو من خلال التخلص من أجزاء النباتات المحمّلة بكمياتٍ كبيرة من الأملاح.

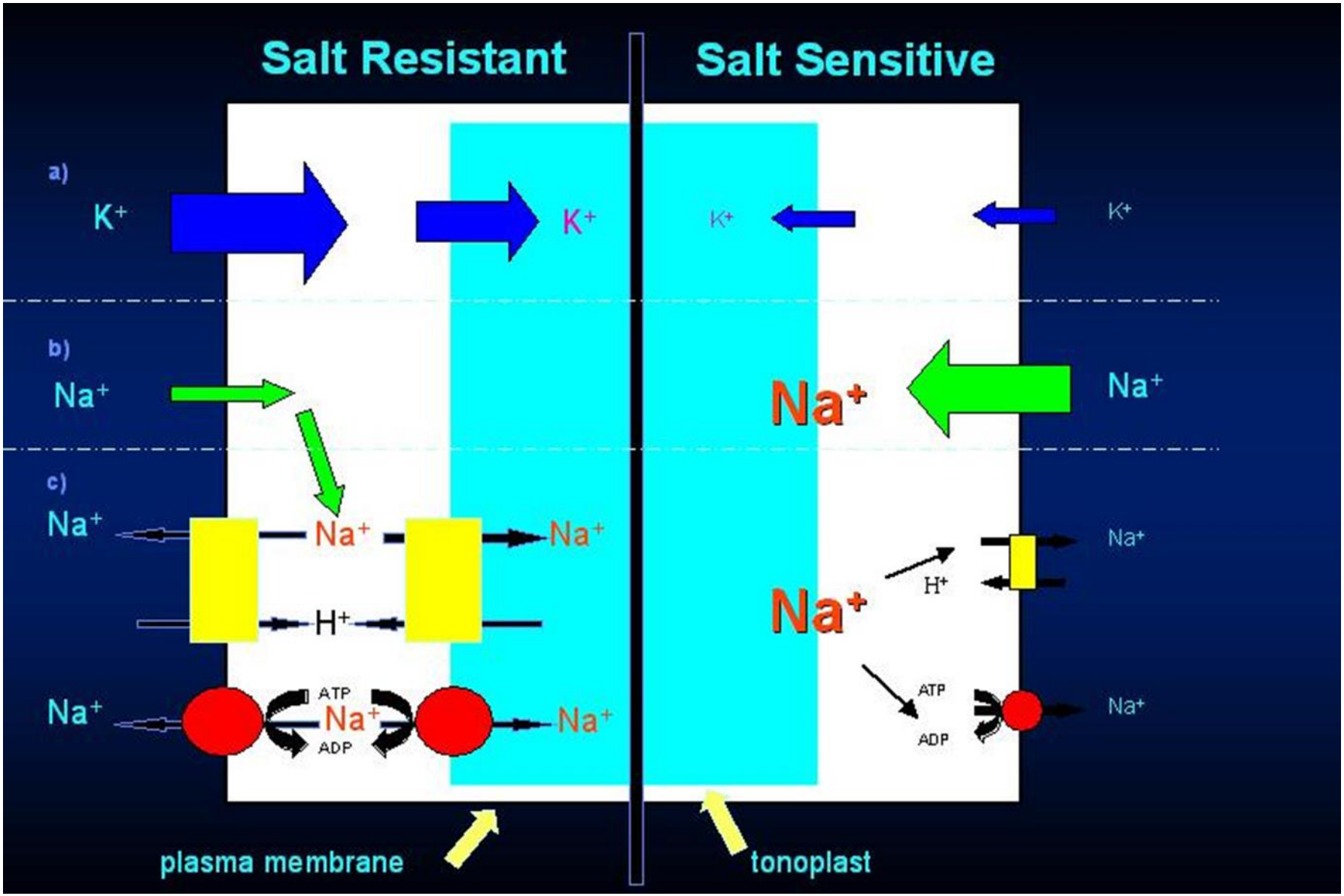
تمديد الأملاح Salt dilution: إنَّ تأثير الأملاح في البروتوبلاسم لا ينجم عن الكمية الكلية للأملاح، بل عن تركيز تلك الأملاح Salt concentration. إذا يُمكن النبات من امتصاص كمية من الماء وتخزينها، فإنه يستطيع أنْ يحافظ على تركيز معقول وثابت للأملاح لفترة زمنية طويلة.

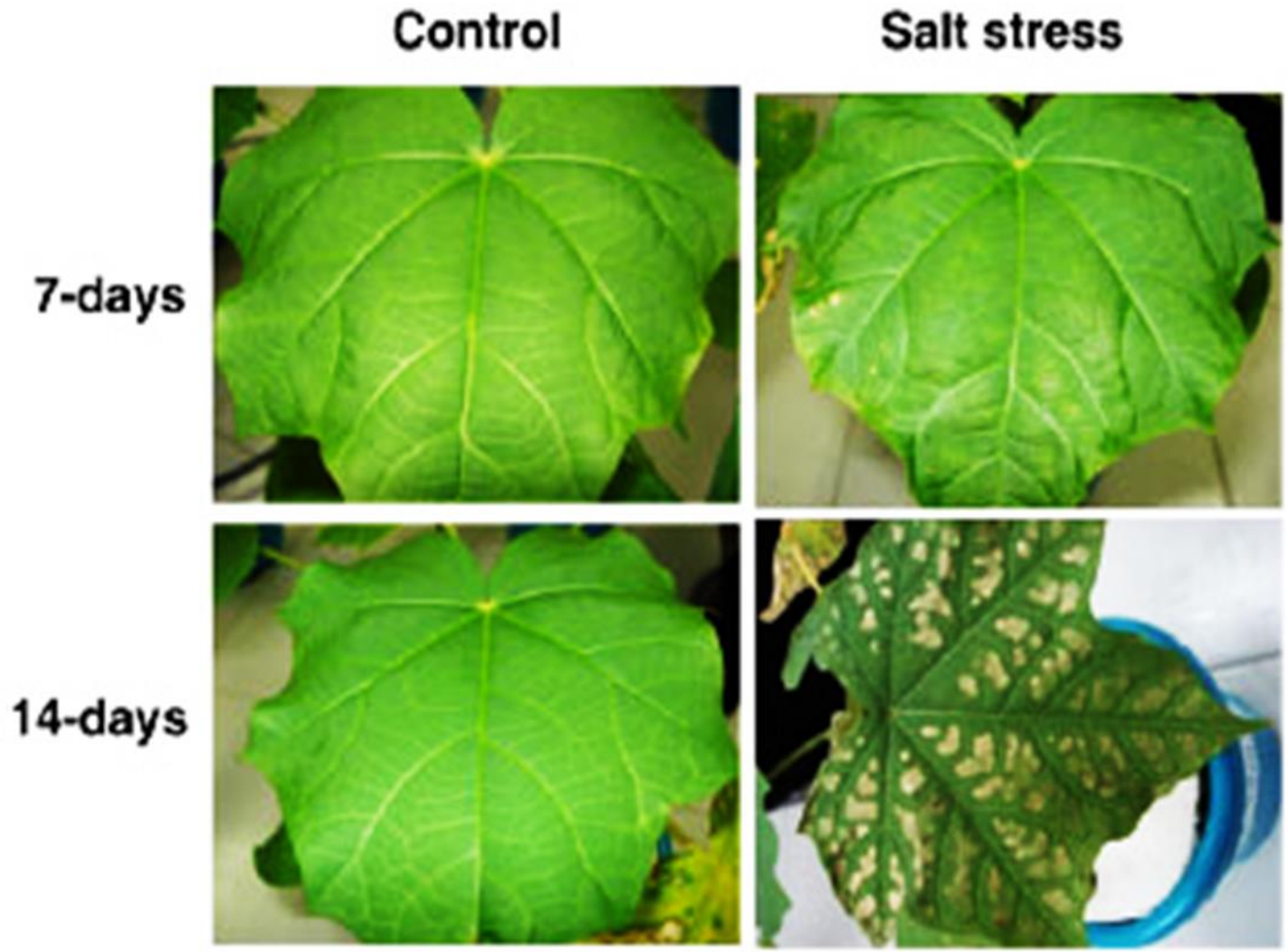
التكيفات الشكلية استجابة للملوحة: تُعد التكيفات الشكلية من أهم آليات تحمل الملوحة وضوحاً (النمو المتقزم). وتُسبّب الملوحة بالإضافة إلى النمو المتقزم العديد من التغييرات التركيبية، وتتضمن هذه التبدلات ما يلي:

1. أوراق صغيرة وقليلة العدد: لتقليل حجم المسطح الورقي الذي يتم عن طريقة فقد الماء بعملية النتح بهدف المحافظة على امتلاء الخلايا النباتية.
2. ازدياد عصارية الخلايا النباتية Succulence، التي تحدث نتيجة ازدياد استطالة خلايا النسيج العمادي Palisade cells، وتعمل على تمديد التركيز الأيوني الداخلي وتقليل سطح الورقة بشكلٍ معنوي.
3. ازدياد سماكة طبقة القشيرين Cuticle، والطبقة الشمعية على سطح الأوراق التي تعيق تدفق الماء وتقلل من فقد الماء بالتبخر- نتج.
4. تراجع تمايز وتطور الأنسجة الوعائية، وهذا ما يُقلّل من ناقلية الماء Water conduction ووصوله إلى الأوراق، ومن ثمّ تقليل معدل فقد الماء بالنتح.
5. تغلظ الجذور بشكلٍ مبكر، لتقليل التأثير الكاوي للأملاح في الجذور لأنّها معرّضة بشكلٍ مباشر للوسط المتملح.

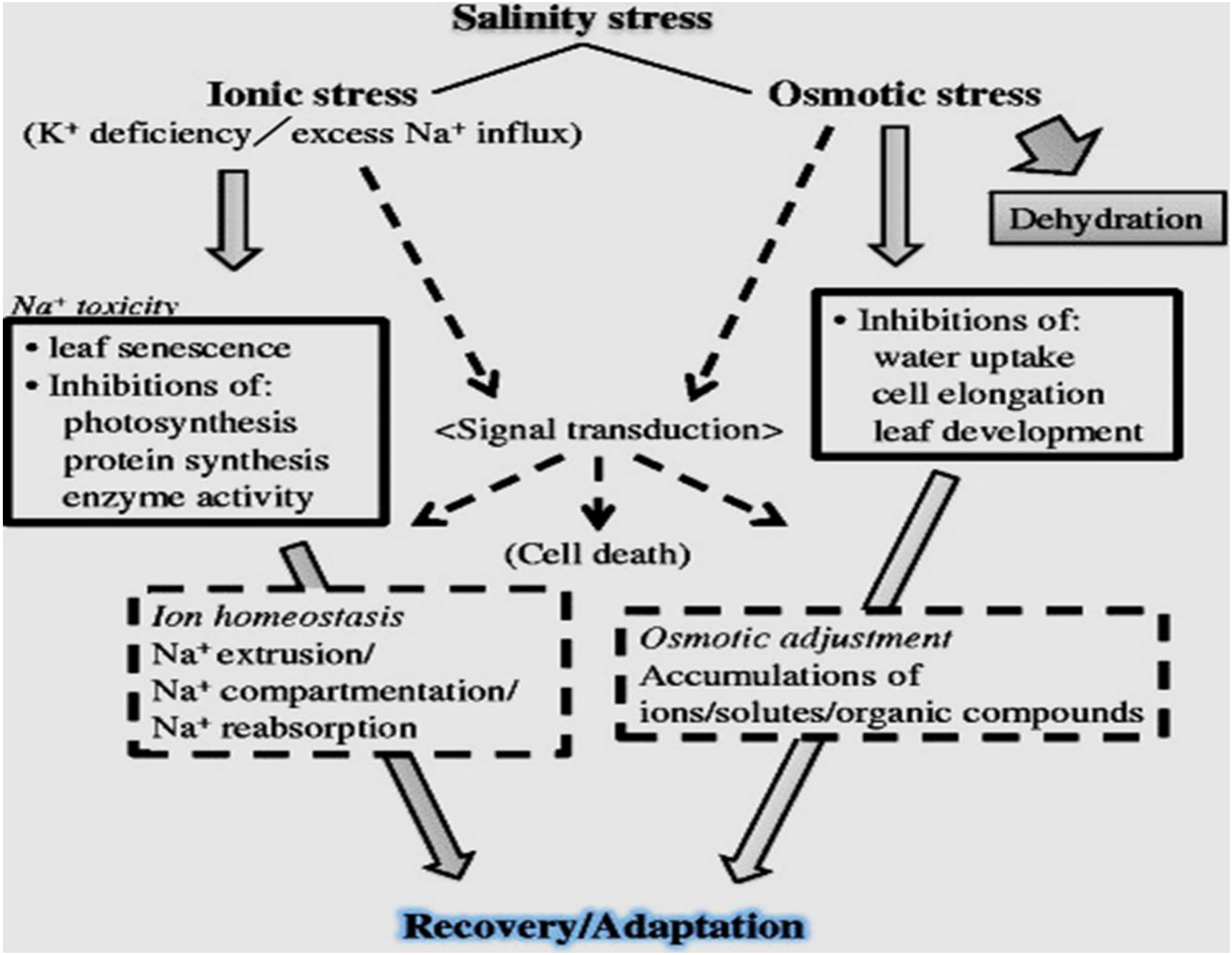

Leaf senescence
Vegetative and reproductive growth
Cell expansion and division
Hormonal balance, gas exchange and ROS production
Metabolism changes
Water and nutrient absorption, and membrane permeability
Salinity


Salt stress in soil
Physiological drought to plants
Excessive toxicity of Na and Cl ions to cells
High uptake of Na and Cl ions
Reduce osmotic potential of the plant
Disruption of cell organelles and their metabolism
Nutrient imbalance in plants
Affect plant growth
Decrease plant yield


Salt Resistant
Salt Sensitive
a)
K+
K+
K+
K+
b)
Na+
Na+
Na+
c)
Na+
Na+
Na+
H+
H+
Na+
Na+
ATP
Na+
ADP
ATP
ADP
Na+
plasma membrane
tonoplast



Leaf toxicity symptoms in jatropha curcas young plants cultivated in absence and presence of NaCl (100mM) during stress period.


Salinity stress
Ionic stress
(K+ deficiency / excess Na+ influx)
Osmotic stress
Dehydration
Na+ toxicity
• leaf senescence
• Inhibitions of:
photosynthesis
protein synthesis
enzyme activity
<Signal transduction>
• Inhibitions of:
water uptake
cell elongation
leaf development
(Cell death)
Ion homeostasis
Na+ extrusion/
Na+ compartmentation/
Na+ reabsorption
Osmotic adjustment
Accumulations of
ions/solutes/organic compounds
Recovery/Adaptation

الممارسات الزراعية لتقليل انخفاض الغلة في البيئات المتملحة

1. الري بشكلٍ خفيف ويومي بعد الزراعة بواسطة المرشات Sprinklers system إلى أن يتم الإنبات، بعدئذٍ نقوم بإتباع طريقة الري بين الخطوط.

2. غسل الأملاح من سطح التربة قبل الزراعة لتسمح بإنبات البذور واسترساء البادرات قبل أن تتراكم الأملاح، وتصل إلى مستوياتٍ يمكن أن تعيق الإنبات، أو تلحق الأذى بالبادرات.

3. تحضير مهد البذور بطريقة تتراكم فيها الأملاح في قمة الأثلام، وتزرع بعدئذٍ البذور في بطن الخط، أو في الثلث السفلي من الثلم.

4. تغطية التربة بالبقايا النباتية أو المادة العضوية Mulch، لتقليل فقد الماء بالتبخر، لأنَّ ارتفاع حرارة التربة يعمل على صعود الماء المحمل بالأملاح بالخاصية الشعرية إلى سطح التربة، حيث يتبخر الماء وتتزهر الأملاح فوق سطح التربة، بالإضافة لزيادة كمية الماء الممتصة من قبل النبات وزيادة غسيل وصرف الأملاح إلى قطاعات التربة العميقة بعيداً عن منطقة انتشار الجذور.