الفصل الثانى

# الأساس الفسيولوجى لتحمل الشدِّ البيئى

## الارتباط بين الاستجابات لمختلف حالات الشدِّ البيئى

غالبًا ما ترتبط حالات شد الجفاف والملوحة والحرارة والبرودة والشد التأكسدى معًا، وقد تتسبب فى أضرار خلوية متشابهة. فمثلاً تظهر أعراض شد الجفاف فى الملوحة — أساسًا — كشد أسموزى يترتب عليه اتلاف حالة الـ homeostasis وتوزيع الأيونات فى الخلية. كذلك فإن الشدَّ التأكسدى الذى — غالبًا — ما يصاحب شد الحرارة العالية والملوحة والجفاف — قد يؤدى إلى دنترة البروتينات بنوعيها الوظيفى والبنائى. وتبعًا لذلك .. فإن حالات الشدِّ المتباينة تلك غالبًا ما تُنَشِّط إشارات متشابهة للمسارات الأيضية واستجابات خلوية واحدة، مثل إنتاج بروتينات الشد، وزيادة تنشيط مضادات الأكسدة، وتراكم المواد الذائبة المتوافقة مع الحالة (Wang وآخرون ٢٠٠٣).

## تفاعلات تحمل حالات الشدِّ البيئى: المثيرات والمستقبلات والاستجابات والمسارات

يعرف الشدُّ البيئى على النباتات — عمليًا — بأنه قوة أو حالة معاكسة أو غير قياسية تثبط الوظائف الطبيعية والنظام البيولوجى لهذه النباتات.

تُفصل الخلية عما يحيط بها بحاجز فيزيائى، هو الغشاء البروتوبلازمى. هذا الغشاء منفذ — فقط — لبعض الجزيئات الدهنية الصغيرة، مثل الهرمونات الاستيرودية التى يمكنها النفاذ خلال الغشاء إلى السيتوبلازم، بينما تكون الأغشية غير منفذة للمواد الذائبة فى الماء، كالبروتينات، وغيرها من الجزيئات الكبيرة. وتبدأ الاستجابات الخلوية — أساسًا — بحدوث تفاعل بين المادة خارج الخلية وبروتين الغشاء البلازمى. وتعرف هذه المادة التى توجد خارج الخلية باسم ligand (أو المثير elicitor)، بينما يعرف بروتين الغشاء البلازمى — الذى يتحد مع هذا الجزئ

ويتفاعل معه — باسم المستقبل receptor. وتعمل عدة إشارات شد بيئية وبيولوجية) كمثيرات للخلية النباتية.

يكون أول استقبال لحالة الشدّ بواسطة المستقبلات التى توجد بالغشاء البلازمى للخلية النباتية، وتنتقل الإشارة بعد ذلك إلى السيتوبلازم؛ الأمر الذى يترتب عليه توليد مرسلات إضافية، منها الكالسيوم، والمواد النشطة فى الأكسدة reactive oxygen species (اختصارًا: ROS)، والـ inositol phosphates، وتُعدِّل هذه المرسلات الإضافية — مثل الـ inositol phosphates — من مستوى الكالسيوم. وهذا الاضطراب فى مستوى أيون الكالسيوم السيتوبلازمى يتم الإحساس به بواسطة البروتينات الرابطة للكالسيوم calcium binding proteins، وهى التى تعرف — كذلك — باسم حاسّات الكالسيوم $Ca^{2+}$ sensors. ويبدو أن هذه الحاسّات لا يوجد بها أى نشاط إنزيمى، وهى تغير من بنيتها بطريقة تعتمد على الكالسيوم. تتفاعل هذه البروتينات الحاسّة برفقائها المقابلة التى تتفاعل معها لتبدأ سلسلة تفاعلات فسفرة phosphorylation، وتستهدف جينات الشدّ الرئيسية التى تستجيب لحالة الشدّ، أو تستهدف عوامل الـ transcription التى تتحكم فى تلك الجينات. وتؤدى نواتج تلك الجينات — فى نهاية الأمر — إلى تأقلم النبات وتساعده على البقاء فى الظروف غير المناسبة. وبذا .. فإن النبات يستجيب لحالات الشد كخلايا مفردة وبالتداؤب ككائن كامل.

ويعمل أكسيد النيتريك nitric oxide كجزئ نشط فى إعطاء إشارات بيولوجية فى النباتات تحت ظروف الشدّ البيئى، وهو الذى قد يستحث تأثيرات مفيدة أو ضارة للخلايا النباتية؛ الأمر الذى يعتمد على التركيز المحلى لأكسيد النيتريك. ويتناول Arasimowicz & Floryszak-Wieczorek (٢٠٠٧) دور هذا المركب فى إعطاء الإشارات التى تقود إلى التعبير عن جينات الاستجابات الدفاعية تحت مختلف ظروف الشدّ البيئى.

وقد تعود التغيرات التى يستحثها الشدّ فى التعبير الجينى إلى تكوين هرمونات، مثل

حامض الابسيسك، وحامض السلسيلك، والإثيلين. وهذه الجزيئات قد تضخم من الإشارة الأولى، لتبدأ دورة أخرى من الإشارات التى قد تسلك نفس الطريق، أو تستعمل مركبات مختلفة كلية لساراتها (Mahajan & Tuteja ٢٠٠٥).

ولقد أمكن عزل جين الفراولة FaOLP2 (وهو: osmotin-like protein؛ اختصارًا: OLP)، ويعتقد أنه يشفر لتكوين بروتين بادئ يحتوى على ٢٢٩ حامض أمينى. وقد أدى تعريض الفراولة لأى من المحفزات البيئية مثل حامض الأبسيسك أو حامض السلسيلك أو التجريح الميكانيكى إلى تحفيز حث الجين FaOLP2 فى خلال ٢-٦ ساعات من المعاملة؛ بما يعنى أن هذا الجين ربما يفيد فى حماية النباتات من حالات الشدّ ذات العلاقة بالضغط الأسموزى العالى (Zhang & Shih ٢٠٠٧).

**ومن بين الاستجابات النباتية لبعض حالات الشدّ البيئى، ما يلى:**

- يمكن أن يزداد تعبير الجين المسئول عن تمثيل بروتين الصدمة الحرارية heat schock protein بمقدار ٢٠٠ ضعف بفعل التعرض للشدّ الحرارى إذا ما واكب ذلك نقص فى تعبير الجينات المسئولة عن النشاط الحيوى الطبيعى للخلايا housekeeping genes.

- كذلك ينتج عن التعرض للصدمات الحرارية زيادة فى الكالسيوم بالسيتوبلازم، وهو الذى يتحد مع الكالموديولين calmodulin لتنشيط إنزيم الـ glutamate decarboxylase؛ مما يؤدى إلى زيادة تراكم الـ 4-aminobutyric acid، الذى يتواجد فى عدد من استجابات الشدّ.

- ويرتبط الغدق بحالة غياب الأكسجين عن الجذور anoxia، التى ينتج عنها تثبيط نشاط إنزيم الـ ACC oxidase. ويتم تمثيل الـ ACC فى الجذور فى تلك الظروف، وهو الذى ينتقل من خلال الخشب إلى النموات الخضرية، حيث يتحول إلى إثيلين، الذى يستحث حالة تدلى أنصال الأوراق إلى أسفل epinasty.

- ويحدث الشدّ الضوئى عندما يزيد معدل امتصاص الفوتونات (وحدات الكم

الضوئى) عن معدل استخدامها. وفى تلك الحالات تتكون مركبات الـ ROS بما فى ذلك فوق أكسيد الأيدروجين ومشتقات الأيدروكسيدات والـ superoxides. وأهم وسائل الدفاع هى: الـ alternative oxidase system، والـ xanthophylls cycle. كما تؤدى أضرار الأوزون والأشعة فوق البنفسيجية إلى إنتاج مركبات الـ ROS التى تتحلل بإنزيمات الـ redox الخلوية بمساعدة جزيئات مضادات الأكسدة (عن Cassells & Doyle ٢٠٠٣).

ولمزيد من التفاصيل حول الاستجابات الجزيئية فى النباتات لمختلف عوامل الشدّ البيئى (شدّ البرودة والتجمد، وشدّ الحرارة العالية، وشدّ الملوحة، وشدّ الجفاف) .. يراجع Shinozaki & Yamaguchi-Shinozaki (١٩٩٩).

### تعديل وضبط الضغط الأسموزى

تؤثر خاصية تعديل وضبط الضغط الأسموزى osmotic adjustment فى تحمل عديد من حالات الشدّ، وهى شدّ نقص الرطوبة الأرضية، والشدّ الحرارى، وشدّ البرودة، وشدّ الملوحة.

## المركبات العضوية الذائبة المتوافقة

تتراكم فى النباتات لدى تعرضها لشدّ ملحى أو لجفاف أو لحرارة منخفضة مركبات عضوية ذات قدرة عالية على الذوبان وذات وزن جزيئى منخفض تعرف باسم المركبات الذائبة المتوافقة compatible solutes. تتواجد هذه المركبات فى صورة ثابتة داخل الخلايا ولا تدخل فى عمليات الأيض بسهولة، كما لا يكون لها أى تأثير على وظائف الخلية حتى مع تراكمها بتركيزات عالية. ولا تُعرف على وجه التحديد وظائف تلك المركبات فى الكائنات الحية، ولكن نظرًا لأن كثيرًا من حالات الشدّ البيئى تُسبب جفافًا للخلايا، فإن تراكم تلك المواد ربما يلعب دورًا فى زيادة الضغط الأسموزى الداخلى؛ مما يمنع فقد الماء من الخلايا.

ومن أبرز المواد الذائبة المتوافقة المانيتول manitol والتريهالوز trehalose والكحولات