الشديدة الارتفاع، يترتب عليها موت الأعضاء النباتية حتى المنخفضة الرطوبة منها، مثل البذور. ومن أمثله هذه التفاعلات زيادة معدل فقد البروتينات عن معدل تمثيلها؛ الأمر الذى يترتب عليه حدوث فقد فى الإنزيمات، وأضرار بالأغشية الخلوية. وقد يحدث الضرر نتيجة زيادة معدل هدم المركبات الهامة، أو نقص معدل تمثيلها، أو لكلا السببين.

وتتميز الأضرار المباشرة للحرارة العالية عن الأضرار غير المباشرة فى أن ظهورها يمكن أن يحدث بعد فترة قصيرة من التعرض للحرارة العالية. ونجد — على سبيل المثال — أن الـ $Q_{10}$ لدنترة البروتين عالٍ جدًّا، حيث يتراوح من ٧١–١٢٠ لعديد من الأنواع المحصولية.

## التغيرات الفسيولوجية التى تصاحب الشد الحرارى

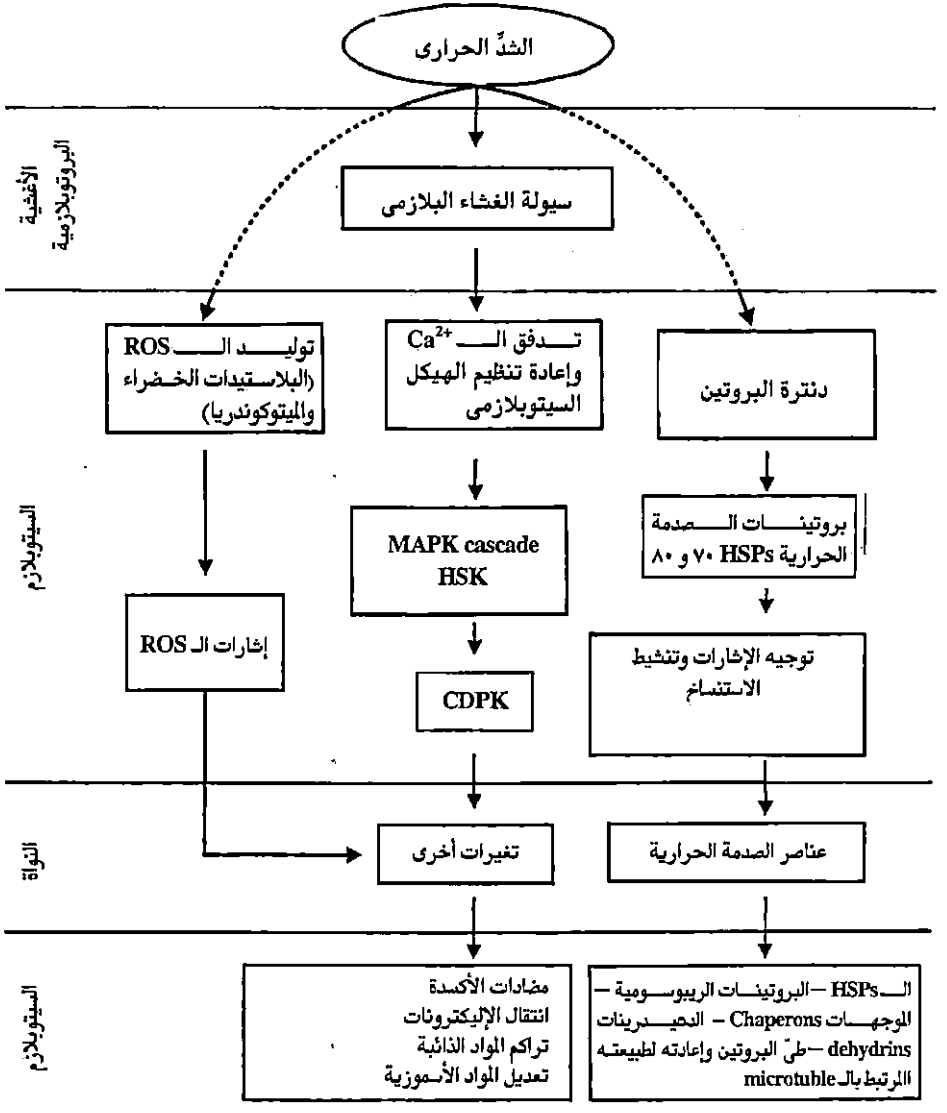
يعد الشدّ الحرارى الذى تسببه الحرارة العالية مشكلة زراعية كبيرة فى كثير من المناطق بالعالم؛ فيمكن للحرارة العالية — سواء أكانت عرضية أم مستمرة – أن تُحدث تغيرات كثيرة مورفولوجية وتشريحية وفسيولوجية وكيميائية حيوية؛ وهى التى تؤثر فى النمو والتطور، وتقود إلى خفض كبير فى المحصول الاقتصادى. ويمكن الحد من التأثيرات السيئة للشدّ الحرارى بتربية أصناف جديدة قادرة على تحمل تلك الظروف، ويتعين لتحقيق هذا الهدف الإلمام الكامل بالاستجابات الفسيولوجية النباتية للحرارة العالية، وآليات تحمل الحرارة، والاستراتيجيات الممكنة لتحسين تحمل النباتات للحرارة العالية.

يؤثر الشدّ الحرارى على النمو النباتى فى جميع مراحل تطوره، إلاّ أن الحد الحرارى يختلف كثيرًا بين مختلف مراحل النمو. فمثلاً .. قد تبطء الحرارة العالية إنبات البذور أو تمنعه كلية حسب النوع النباتى ومستوى الشدّ، وفى المراحل التالية قد تؤثر الحرارة العالية سلبًا على البناء الضوئى، والتنفس، والعلاقات المائية، وثبات الأغشية، ومستويات الهرمونات ومنتجات الأيض الأولية والثانوية. كذلك نجد فى

جميع مراحل التطور النباتى أن الاستجابة للشدِّ الحرارى تتضمن تحفيز التعبير عن مجموعة من بروتينات الصدمة الحرارية heat shock proteins، وبروتينات أخرى ذو علاقة بالشدِّ، وإنتاج المركبات النشطة فى تفاعلات الأكسدة reactive oxygen species (اختصارًا: ROS).

وتُحدث الحرارة العالية جدًّا أضرارًا شديدة بالخلايا، وقد تموت فى خلال دقائق نتيجة لحدوث انهيار مدمر لنظام الخلية. وفى درجات الحرارة المتوسطة الارتفاع قد لا تحدث الأضرار أو يحدث موت للخلايا إلا بعد فترة طويلة من التعرض لها. ومن الأضرار المباشرة للحرارة العالية دنترة البروتين وتكتله، وزيادة سيولة دهون الأغشية الخلوية. أما الأضرار غير المباشرة — والتى تكون أبطأ حدوثًا — فتشمل تثبيط الإنزيمات فى البلاستيدات الخضراء والميتوكوندريا، وتثبيط تمثيل البروتين، وتحلل البروتين، وفقد لسلامة وتمام الأغشية البروتوبلازمية. كذلك يؤثر الشدُّ الحرارى على سلامة الـ microtubules. تؤدى هذه الأضرار فى نهاية الأمر إلى فقر شديد فى الغذاء المجهز، وتثبيط للنمو، وخفض فى تدفق الأيونات، وإنتاج مركبات سامة ومواد نشطة فى الأكسدة ROS.

وبعد التعرض للحرارة العالية مباشرة وتلقى الإشارات الدالة عليها تحدث تغيرات على المستوى الجزيئى تحور التعبير الجينى وتراكم الدنا الناسخ؛ مما يقود إلى تمثيل البروتينات ذات العلاقة بحالة الشدِّ كإستراتيجية لتحمل الشدِّ (شكل ٥-١). ويُعد التعبير عن بروتينات الصدمة الحرارية heat shock proteins (اختصارًا: HSPs) أحد أهم استراتيجيات التأقلم. تتراوح الـ HSPs فى الكتلة الجزيئية بين حوالى ١٠ إلى ٢٠٠ كيلو دالتون kDa، ولها وظائف حافظة chaperone functions، وتلعب دورًا فى إعطاء إشارات التشفير خلال الشدِّ الحرارى. وتؤدى قدرة التحمل العائدة إلى الـ HSPs إلى تحسين الخصائص الفسيولوجية لعمليات مثل البناء الضوئى، وتقسيم توزيع الغذاء المجهز، واستخدامات الماء والعناصر، وثبات الأغشية البروتوبلازمية؛ مما يجعل نمو وتطور النبات ممكنًا (Wahid وآخرون ٢٠٠٧).




شكل (٥-١): التغيرات الفسيولوجية التى تصاحب الشدّ الحرارى (عن Wahid وآخرين ٢٠٠٧).

MAPK, vmitogen activated protein kinases,
HAMK, heat shock activated MAPK,
HSPs, heat shock proteins,
HSK, histidine kinase.
ROS, reactive oxygen species,
HSE, heat shock element,
CDPK, calcium dependent protein kinase, and