الفصل الأول

عوامل الشد البيئى: تمهيد

إن من أهم عوامل الشدّ التى تتعرض لها النباتات ، ما يلى:

أولاً: عوامل شد بيئية abiotic stresses، وتتضمن ما يلى

١-البرودة والتجمد.

٢-الحرارة العالية.

٣-التغيرات الفجائية فى درجة الحرارة (صدمة البرودة أو الصدمة الحرارية).

٤-الملوحة.

٥-نقص الرطوبة الأرضية.

٦-زيادة الرطوبة الأرضية ونقص الأكسجين فى التربة (الغدق).

٧-الأشعة (زيادة شدة الأشعة الضوئية المرئية والأشعة فوق البنفسجية UV-A، وUV-B) والفترة الضوئية غير المناسبة.

٨-المركبات الكيميائية والملوثات (العناصر الثقيلة، والمبيدات، والإيروسولات).

٩-الشد التأكسدى (المركبات النشطة فى الأكسدة — الأوزون).

١٠- الرياح وحبيبات الرمل والغبار التى تحملها الرياح.

١١- فقر التربة فى العناصر الميسرة.

١٢- الانحرافات الحادة فى كيمياء وطبيعة التربة.

ثانيًا: عوامل شد بيولوجية biotoc stresses، وتتضمن ما يلى

١- مسببات الأمراض (الفيروسات والبكتيريا والفطريات والنيماتودا).

٢- الحشرات والأكاروسات.

٣- المفترسات.

٤- القوارض (Manajan & Tuteja ٢٠٠٥، وSrivastava ٢٠٠٨).

ونقصر اهتمامنا فى هذا الكتاب على عوامل الشد البيئى وما تمثله من تحديات ومشاكل فى إنتاج الخضر، والتوصيات والوسائل التى تُمارس للحد من تلك المشاكل.

يُحدث الشد البيئى (غير الحيوى) تأثيرات متعددة على النباتات نتناولها بالتفصيل فى هذا الكتاب، ومن أبرز تلك التأثيرات زيادة إنتاج النباتات — التى تتعرض للشدّ — للإيثلين. وتؤدى المستويات العالية من الإيثلين المنتج إلى تثبيط النمو، وإحداث نضج مبكر، كما تستحث بداية مرحلة الشيخوخة؛ مما يؤدى إلى خفض إنتاجية النباتات. وقد ثبت أن مستوى الإيثلين الذى تُنتجه أوراق الفراولة يمكن استخدامه كدليل مبكر على تعرض النباتات لشدٍّ بيئى، وتحديد النباتات التى تتعرض لحالة الشد فى المزارع المائية، أيًا كان نوع ذلك الشد (Hogan وآخرون ٢٠٠٦).

التغيرات التى تحدث بالنباتات لتجنب أضرار الشد البيئى

تلجأ النباتات إلى وسائل متعددة لتتجنب بها أضرار الشد البيئى، والتى نتناولها بالشرح فيما يلى:

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.

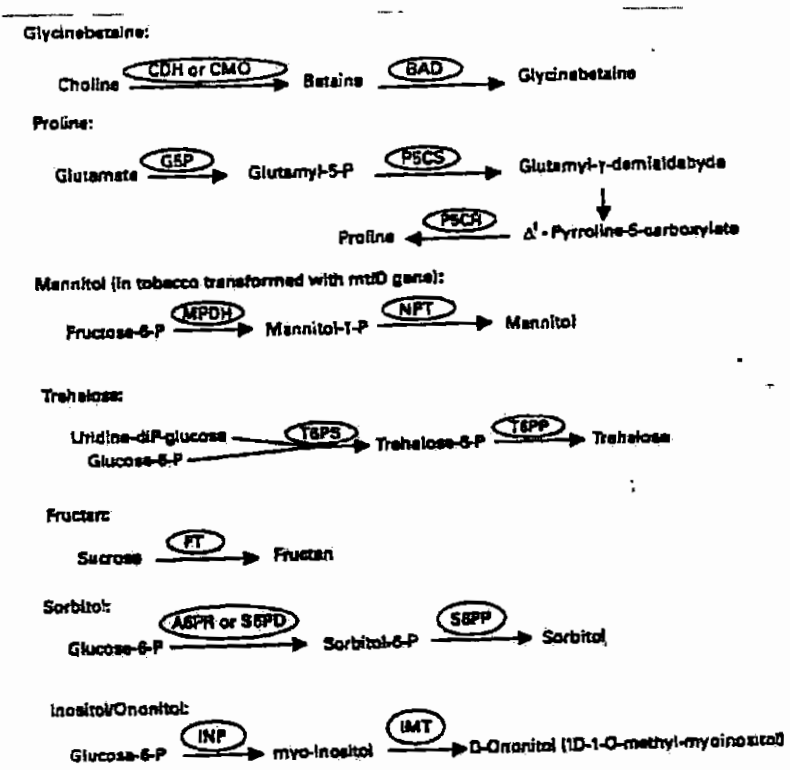
المركبات العضوية الذائبة المتوافقة

تتراكم فى النباتات لدى تعرضها لشدٍّ 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 الشدِّ 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 السكرية الأخرى، والأحماض الأمينية مثل البرولين proline، ومشتقات الأحماض الأمينية مثل الجليسين بيتين glycinebetaine. وتتراكم بعض تلك المركبات — مثل البرولين — فى كل الأنواع النباتية تقريبًا، بينما يتواجد بعضها الآخر — مثل الجليسين بيتين — فى النباتات عالية التحمل للملوحة أو للبرودة (Iba ٢٠٠٢).

تمثيل المركبات المتوافقة الحافظة للضغط الأسموزى

إن تراكم المركبات المتوافقة الذائبة osmolytes فى النباتات تحت ظروف الشدِّ الأسموزى ظاهرة معروفة. وتتضمن تلك المركبات أساسًا: البرولين proline، والتريهالوز trehalose، والفروكتان fructan، والمانيتول mannitol، والجليسين بيتين glycinebetaine. ويتم تمثيل تلك المركبات من خلال المسارات الأيضية المبينة فى شكل (١-١).



شكل (١-١): المسارات الأيضية لتمثيل المركبات المتوافقة الذائبة فى النباتات (الـ osmolytes أو الـ osmoprotectants) (Zhang وآخرون ٢٠٠٠).

A6PR: aldose-6P reductase.

BADH: betaine aldehyde dehydrogenase used by both *E. coli* and plants.

CDH: choline dehydrogenase used by *E. coli.*

CMO: choline monooxygenase used by plants.

FT: fructosyltransferase (levan).

G5P: glutamate-5-phosphotransferase.

IMT1: myo-inositol O-methyltransferase.

INPS: myo-inositol-1-P synthase.

MPDH: mannitol-1-phosphate dehydrogenase.

NPT: a nonspecific phosphatase.

P5CR: delta- pyrroline-5-carboxylate reductase.

P5CS: delta-pyrroline-5-carboxylate synthetase.

S6PD: sorbitol-6-Pdehydrogenase.

S6PP: sorbitol-6-P phosphatase.

T6PP: trehalose-6-P phosphatase.

T6PS: trehalose-6-P synthase.

السكريات الذائبة

إن من الاستجابات الشائعة لظروف الجفاف والحرارة المنخفضة والملوحة فى النباتات تراكم السكريات (على الرغم مما يحدثه الشدّ من نقص فى معدل البناء الضوئى) والمواد الذائبة الأخرى المتوافقة. تخدم تلك المركبات كحاميات أسموزية osmoprotectants، كما تقوم – فى بعض الأحيان – بجعل الجزيئات البيولوجية أكثر ثباتًا تحت ظروف الشدّ. ويعد التريهالوز أحد أهم السكريات الذائبة التى تُسهم فى حماية النباتات من حالات الشدّ الأسموزى.

إن التريهالوز trehalose عبارة عن مركب مُختزِل يتكون من جزيئين من الجلوكوز disaccharide of glucose ويلعب دورًا فسيولوجيًّا هامًّا كواق ضد حالات الشدّ غير البيولوجى فى عدد كبير من الكائنات، منها البكتيريا والخمائر واللافقاريات. ولقد وجد أن التريهالوز يثبت (يمنع تدهور) الإنزيمات والبروتينات والأغشية الليبيدية التى فقدت رطوبتها، وكذلك يحمى التراكيب الحيوية من الأضرار التى يمكن أن تحدث لها أثناء تعرضها للجفاف.

ويبدو أن معظم الأنواع فى المملكة النباتية لا يتراكم فيها التريهالوز بكميات

محسوسة، وذلك باستثناء النباتات شديدة التحمل للجفاف التى تُعرف باسم "النباتات التى تبعث فيها الحياة" resurrection plants. هذا.. إلاّ أن الاكتشاف الحديث الخاص بوجود جينات متماثلة (متشابهة homologus) لتمثيل التريهالوز فى *Selaginella lepidophylla*، و*Arabidopsis thaliana*، وعديد من الأنواع النباتية المحصولية يفيد بأن القدرة على تمثيل التريهالوز قد تكون أمرًا شائعًا فى المملكة النباتية.

البروتينات الزائبة

يُعرف عديد من البروتينات النباتية التى يُستحث تكوينها استجابة للشدّ الملحى، وتقسم تلك البروتينات إلى مجموعتين مختلفتين، هما: بروتينات الشدّ الملحى التى تتكون استجابة للشدّ الملحى فقط، والبروتينات المصاحبة للشدّ، وهى التى تتراكم استجابة — إلى جانب الشدّ الملحى — لكل من شدّ الحرارة والبرودة والجفاف والغدق وزيادة ونقص العناصر المغذية.

يمكن أن توفر البروتينات التى تتراكم فى النباتات التى تنمو فى الظروف المحلية مخزونًا من النيتروجين، يمكن إعادة استخدامه بعد انتهاء حالة الشدّ، وقد تلعب دورًا فى التعديل الأسموزى. وقد يتم تمثيل تلك البروتينات لدى تعرض النباتات لظروف الشدّ، أو قد تتواجد طبيعيًا بتركيزات منخفضة، ثم تزداد لدى تعرض النباتات لظروف الشد. ومن أمثلة تلك البروتينات بروتين الأوزموتين osmotin فى التبغ، وهو ٢٦ كيلو دالتون (26 kDa)، والجرمين germin (وهو أيضًا ٢٦ كيلو دالتون ولكنه مختلف عن الأوزموتين) فى الشعير، وبروتين ٢٢ كيلو دالتون فى الفجل، وبروتينات أخرى عديدة، بالإضافة إلى الأنواع المختلفة من بروتينات الـ LEA فى الأرز على سبيل المثال (Ashraf & Harris ٢٠٠٤).

الأحماض الأمينية والأميدات

تتراكمَ الأحماض الأمينية فى النباتات الراقية فى ظروف الشدّ الملحى. ومن بين الأحماض الأمينية الهامة: الآلانين alanine، والأرجنين arginine، والجليسين glycine، والسيرين serine، والليوسين leucine، والفالين valine، بالإضافة إلى الحمض الإيمينى imino acid: البرولين proline، والأحماض الأمينية غير البروتينية: الستروليين citroline، والأورنيثين ornithine. كذلك تتراكم الأميدات amides مثل: الجلوتامين glutamine، والأسباراجين asparagine فى النباتات التى تتعرض للشدّ الملحى.

وقد وجد أن الأحماض الأمينية الحرة الكلية فى الأوراق تكون أعلى فى سلالات دوار الشمس والقرطم والجرجير المتحملة للملوحة عما فى السلالات الحساسة للملوحة.

ويعد تراكم البرولين أحد أكثر الظواهر شيوعًا فى كثير من ذوات الفلقتين، ووحيدات الفلقة — تحت ظروف الشد الملحى — على الرغم من أنه لم يتراكم فى بادرات الشعير استجابة لشدّ كلوريد الصوديوم. هذا.. إلاّ أن البرولين يتراكم استجابة لشدّ الجفاف كذلك. ويفيد البرولين فى تنظيم تراكم النيتروجين المستعمل، وهو نشيط جدًّا أسموزيًّا، ويُسهم فى ثبات الأغشية البلازمية، ويخفف من إتلاف كلوريد الصوديوم للأغشية البلازمية، وهو لا يثبط نشاط الإنزيمات حتى ولو تراكم بتركيزات أعلى من التركيزات المثلى.

هذا.. إلا إنه لا توجد تلك العلاقة الموجبة بين تراكم البرولين وتحمل الملوحة فى بعض النباتات؛ فقد وجد أن تراكم البرولين يزداد فى أصناف الطماطم الحساسة للملوحة عما فى الأنواع البرية، كما لم يمكن الاعتماد على محتوى البرولين كدليل حساس للشدّ الملحى فى فول الصويا؛ ووجدت علاقة عكسية بين تراكم البرولين وتحمل

الملوحة فى كل من *Vigna mungo* والأرز والطماطم (عن Ashraf & Harris ٢٠٠٤).

متعددات الأمين

تحتوى المركبات المتعددة الأمين polyamines على مجموعتى أمين أو أكثر، وأكثرها شيوعًا فى النباتات الراقية: البوترسين putrescine، والاسبرميدين spermidine، والاسبرمين spermine، كما تتواجد ثنائيات الأمين: diaminoprpane، و cadaverine وإن كانت أقل شيوعًا.

ويمكن بناء على دور متعددات الأمين البيولوجى تقسيمها إلى مجموعتين، هما:

- مجموعة تضم البوترسين والـ cadaverine ودورهما شبيه بدور الأوكسينات والجبريلينات، وذلك فيما يتعلق باستطالة الخلايا وتكوين الجذور.
- مجموعة تضم الاسبرميدين والاسبرمين، وهما — مثل السيتوكينينات — ينظمان انقسام الخلايا وتكوين الأعضاء organogensis، وشيخوخة النبات.

تقوم متعددات الأمين فى الـ pH المتعادل بحماية الدنا DNA والرنا RNA، كما تقوم بحماية البروتوبلازم، وتنشيط انقسام الخلايا أثناء تكوين الأجنة، وتؤخر الشيخوخة فى معظم النباتات، إلاّ إن دورها فى المحافظة على ثبات الأغشية البلازمية مشكوك فيه، كما أن دورها فى التعديل الأسموزى صغير مقارنة بالمركبات النيتروجينية الأخرى.

يتباين تراكم مختلف متعددات الأمين فى مختلف النباتات التى تتعرض للملوحة ما بين التراكم والانخفاض وعدم التأثر. فقد وجد إنه — تحت ظروف الشدّ الملحى — يزداد البوترسين فى كل من الأرز والقطن والفول، بينما لم يتأثر تركيزه فى الشعير، كذلك يزداد الاسبرميدين فى الأرز وإن كان قد وجد أنه ينخفض فى ذات المحصول فى

دراسات أخرى، أما الاسبرمين فقد وجد أنه ينخفض فى الأرز. ويبدو أن تراكم متعددات الأمين لا يكون تحت تأثير الشدّ الملحى فقط، حيث إنه يحدث فى ظروف شد أخرى (Ashraf & Harris ٢٠٠٤).

الجليسين بيتين

يتكون الجليسين بيتين glycine betaine من الكولين choline؛ حيث يتم تمثيله من خلال خطوتى أكسدة للكولين بواسطة الإنزيمين: cholinemonooxygenase، وbetaine aldehyde dehydrogenase، ولقد أمكن عزل الجينين المسئولين عن التشفير لهذين الإنزيمين من بعض النباتات، وجرت محاولات لنقلهما – منفردين — بطرق الهندسة الوراثية لبعض النباتات لتمثيل الجليسين بيتين، إلاّ أن عدم توفر كميات كافية من الكولين والمادة الوسطية: بيتين ألدهيد betaine aldehyde حال دون تحقيق الهدف من عملية التحول الوراثى. هذا إلا إنه عندما حُوِّل الأرز وراثيًّا بالجين الخاص بتمثيل الإنزيم betaine aldhyde dehydrogenase، ثم عُومل الأرز المحول بـ betaine aldehyde خارجيًّا، فإن النباتات تراكم بها كميات كبيرة من الجليسين بيتين، وأظهرت تحملاً جيدًا لكل من الملوحة والحرارة المنخفضة.

البوليولات

تعد البوليولات من المركبات العضوية الذائبة المتوافقة التى تلعب دورًا فى التنظيم الأسموزى تحت ظروف الشدّ الملحى، وهى عبارة عن كحولات polyhydric، وهى تتواجد فى طررز غير حلقية وأخرى حلقية، ويشيع تواجدها فى المملكة النباتية. وأكثرها تواجدًا يتضمن البوليولات غير الحلقية: المانيتول mannitol، والجليسرول glycerol، والسوربيتول، وكذلك البوليولات الحلقية: الـ ononitol، والـ pinitol. وعمومًا.. يُعتقد أن البوليولات تتراكم فى السيتوبلازم فى بعض النباتات المحبة للملوحة

للتغلب على الاضطرابات الأسموزية التى تحدثها التركيزات العالية للأيونات غير العضوية التى تتراكم فى الفجوات العصارية. وإلى جانب دور البوليولات فى التنظيم الأسموزى، فإنها تفيد كذلك كمضادات للأكسدة.

تتراكم البوليولات فى عديد من الأنواع النباتية استجابة لظروف الشدّ الملحى وشدّ الجفاف (Ashraf & Harris ٢٠٠٤).

ولقد بُنىّ الاهتمام بالـpolyols فى بادئ الأمر على أساس دورها فى النبات كحاميات أسموزية osmoprotectants، وذلك بسبب كونها من المواد العضوية الذائبة المتوافقة compatible solutes. إلا أنه تبين — فيما بعد — أن الـ polyols تلعب دورًا أكبر فى تحمل عوامل الشدّ البيئى باعتبار فاعليتها الكبيرة كمضادات للأكسدة antioxidants (Williamson وآخرون ٢٠٠٢).

تكوين مضادات الأكسدة

تتوفر أدلة قوية على أن إنتاج المواد النشطة فى الأكسدة reactive oxygen species (اختصارًا: ROS) يزداد ويُحفز فى النباتات استجابة لعوامل شدّ بيئى مختلفة، مثل: الملوحة، والجفاف، والغدق، والحرارة الشديدة الارتفاع والشديدة الانخفاض، وشدة الإضاءة العالية، ومعاملات مبيدات الحشائش، ونقص العناصر المغذية، وكذلك استجابة للشدّ الحيوى. وتتميز النباتات ذات المحتوى العالى من مضادات الأكسدة بالمقاومة العالية لأضرار الأكسدة التى تُحدثها المركبات النشطة فى الأكسدة (عن Ashraf & Harris ٢٠٠٤).

تعمل المركبات النشطة فى الأكسدة (ROS) كجزيئات تعطى الإشارة لقدح وتنسيق استجابات النبات لحالات الشدّ. ويعد تنظيم الجهاز الدفاعى المضاد للأكسدة الذى يعادل تفاعلات الأكسدة والتفاعلات المضادة للأكسدة ضروريًا لتحديد مصير النبات. ويتكون هذا

النظام الدفاعى من مدى من مضادات الأكسدة الأولية الإنزيمية وغير الإنزيمية. وهى عبارة عن إنزيمات حامية ومركبات ذات وزن جزيئى منخفض، مثل حامض الأسكوربيك والجلوتاثيون glutathione والمركبات الفينولية (Tseng وآخرون ٢٠٠٧).

تتضمن العناصر النشطة فى الأكسدة (الـ ROS) أنيونات السوبر أوكسيد superoxide anions (O_2^-)، وفوق أكسيد الأيدروجين (H_2O_2)، وشق الأيدروكسيل hydroxyl radical ($^{\bullet}OH$)، والـ singlet oxygen ($^1O_2$). تُحدث تلك العناصر أضرارًا للخلايا بأكسدة محتوياتها. وتزيد هذه العناصر فى النباتات عند تعرضها لحالات الشدّ البيئى، مثل الحرارة المنخفضة، والجفاف، وشدة الإضاءة العالية، وغيرها.

تُنتج هذه المركبات (الـ ROS) خلال عمليات الأيض الهوائية الطبيعية عندما تتسرب إليكترونات من سلاسل انتقال الإليكترونات electron transport chains فى الميتوكوندريات والبلاستيدات الخضراء، وتتفاعل مع الأكسجين (O_2) فى غياب مستقبلات أخرى.

تشترك ١٠ إنزيمات فى وقف التأثير السام للعناصر النشطة فى الأكسدة فى النباتات الراقية، وهى (عن Ahmed وآخرين ٢٠٠٨):

- Superoxide dismutase
- Catalase
- Glutathione peroxidase
- Glutathione S-transferases
- Phospholipids-hydroperoxide glutathione peroxidase
- Ascorbate peroxidase
- Guaiacol type peroxidase
- Monodehydroascorbate reductase
- Dehydroascrobate reductase
- Glutathione reductase

وبينما يتواجد الإنزيم CAT فى الجسيمات الصغيرة microbodies لجميع النباتات، فإن باقى الإنزيمات يتوزع وجودها بين البلاستيدات الخضراء، والسيتوبلازم، والميتوكوندريات، والجسيمات الصغيرة (Iba ٢٠٠٢).

تمتلك النباتات القدرة على التخلص من السوبر أوكسيد بمساعدة إنزيم الـ superoxide dismutase (اختصارًا: SOD)، الذى يحفز عملية الـ dismutation للـ superoxide إلى فوق أكسيد الأيدروجين والأكسجين، والذى يُعد هامًا فى منع اختزال الأيونات المعدنية، ومن ثم تمثيل الـ hydroxyl radicals. ويمكن استبعاد فوق أكسيد الأيدروجين بإنزيم الـ ascorbate peroxidase الذى يقع فى أغشية الـ thylakoid.

ولمزيد من التفاصيل عن العناصر النشطة فى الأكسدة ROS ومضادات الأكسدة وإرسال الإشارات فى النباتات (signaling) .. يُراجع Ahmad وآخرون (٢٠٠٨).

كذلك تُنتج النباتات أكسيد النيتريك nitric oxide استجابة لكل من شد الجفاف والملوحة والحرارة، وكذلك عند التعرض للإصابات المرضية، وسريعًا ما يتفاعل أكسيد النيتريك مع كل من العناصر النشطة فى الأكسدة ROS وحامض الأبسيسك والهرمونات الأخرى وينظم تمثيل الإيثلين بصورة مباشرة أو غير مباشرة (Cheng وآخرون ٢٠٠٥).

معاملات متنوعة للتغلب على أضرار بعض حالات الشدّ البيئى

توصل الباحثون إلى عديد من المعاملات التى تُفيد فى تغلب النباتات على أضرار مختلف حالات الشدّ البيئى؛ الأمر الذى نتناوله بالتفصيل فى الفصول التالية من هذا الكتاب. ونستعرض فيما تبقى من هذا الفصل جانبًا من التأثيرات التى تُحدثها معاملات ذات تأثيرات إيجابية على أضرار أكثر من حالة من حالات الشدّ البيئى، مع تناولها بتفصيلات أكثر تحت مختلف حالات الشدّ فى الفصول التالية.