الفصل الثالث

شد الحرارة العالية (الشدّ الحرارى)

يُعَّرف الشدّ الحرارى غالبًا بالارتفاع فى درجة الحرارة لأكثر من مستوى معين حرج لمدة من الوقت تكفى لإحداث أضرار لا عودة فيها فى نمو النبات وتطوره. وعمومًا.. فإن الارتفاع المؤقت فى الحرارة فى حدود ١٠-١٥°م فوق حرارة الهواء المحيط يعتبر شدًا حراريًا أو صدمة حرارية. هذا إلا أن الشدّ الحرارى هو دالة معقدة لكل من شدة الارتفاع الحرارى، ومدته، ومعدل الزيادة فى درجة الحرارة.

أما تحمل الحرارة فيعرف بأنه قدرة النبات على النمو وإنتاج محصول اقتصادى فى ظروف الحرارة العالية. وبينما يعتقد البعض أن حرارة الليل هى العامل الأساسى المؤثر، فإن البعض الآخر يعتقد فى تأثير كل من حرارة الليل وحرارة النهار، ويعتقدون أن متوسط درجة الحرارة اليومى هو المقياس، ويعد دليلاً أفضل على استجابة النباتات للحرارة العالية، مع تأثير حرارة النهار بدور ثانوى (Wahid وآخرون ٢٠٠٧).

تقسيم النباتات حسب تحملها للحرارة

تقسم النباتات الراقية — من حيث تحملها للحرارة العالية إلى فئتين هما:

١- نباتات وسطية Mesophiles:

يتراوح الحد الأقصى لدرجة الحرارة التى يمكنها تحملها من ٣٥-٤٥°م.

٢- نباتات متوسطة التحمل للحرارة العالية Moderate Thermophiles:

يتراوح الحد الأقصى لدرجة الحرارة التى يمكنها تحملها من ٤٥-٦٠°م.

هذا.. وتموت غالبية النباتات العشبية لدى تعرضها لحرارة قريبة من ٥٠°م، بينما يمكن للأنواع الخشبية تحمل حرارة تصل إلى ٦٠°م لفترات قصيرة.

ويتحدد مدى الضرر الذى يحدث للنباتات بمدة التعرض للحرارة العالية، وبمدى توفر الرطوبة الأرضية، لتأمين معدلات نتح عالية، يمكن أن تعمل على خفض درجة حرارة الأوراق.

ونجد – بصورة عامة – أن أعضاء التخزين المتشحمة ترتفع درجة حراراتها عن حرارة الهواء المحيط بها؛ بسبب الحرارة الناتجة من النشاط الأيضى، والتى لا تتسرب منها – إلى الجو المحيط بها – بسرعة كافية. هذا.. بينما تكون حرارة الأوراق أقل من حرارة الهواء المحيط بها ببضع درجات بسبب النتح. ويستثنى من ذلك الأوراق التى تكون مواجهة تمامًا للأشعة الشمسية، حيث قد ترتفع حرارتها بضع درجات عن حرارة الهواء المحيط بها.

درجات الشدّ الحرارى الحرجة

الحرارة الحرجة threshold temperature هى الحرارة التى يبدأ بعدها نقص واضح فى النمو، ولقد تم تحديد الحرارة الحرجة الدنيا والعظمى لعديد من الأنواع النباتية. والحرارة الحرجة الدنيا هى التى يتوقف النمو والتطور إذا ما انخفضت الحرارة عنها، وكذلك الحرارة الحرجة العظمى هى التى يتوقف النمو والتطور إذا ما ارتفعت الحرارة عنها. ويبين جدول (٣–١) الحرارة الحرجة العظمى لعدد من المحاصيل الزراعية فى مراحل معينة من نموها وتطورها.

جدول (٣–١): درجات الحرارة العليا الحرجة لبعض المحاصيل الزراعية فى مراحل معينة من نموها (Wahid وآخرون ٢٠٠٧).

المحصول	الحرارة الحرجة (م°)	مرحلة النمو
القمح	٢٦	بعد تفتح الأزهار
الذرة	٣٨	امتلاء الحبوب
القطن	٤٥	الإزهار والعقد ونمو الثمار
الطماطم	٣٠	بزوغ البادرات
الكرنبيات	٢٩	الإزهار
بقول المواسم الباردة	٢٥	الإزهار
الفول السودانى	٣٤	إنتاج حبوب اللقاح
اللوبيا	٤١	الإزهار
الأرز	٣٤	محصول الحبوب

طبيعة الأضرار التى تسببها الحرارة العالية

قسّم ليفت Levitt الأضرار التى تنشأ عن تعرض النباتات للحرارة العالية إلى ثلاث فئات، كما يلى:

١- أضرار بسيطة نسبيا:

وهى الأضرار التى تترتب على رفع الحرارة العالية لمعدلات كل من النتح والتنفس؛ حيث تؤدى زيادة النتح عن قدرة الجذور على امتصاص الماء من التربة إلى ظهور أضرار الجفاف Drought Injury، بينما تؤدى زيادة معدل التنفس عن معدل البناء الضوئى إلى ظهور أضرار نقص الغذاء Starvation Injury.

وترجع الزيادة الحادة التى تحدث فى معدل النتح – عند ارتفاع درجة الحرارة – إلى عاملين؛ هما:

أ- التأثير المباشر للحرارة على انتشار الماء Diffusion Constant of Water، الذى يزيد بارتفاع الحرارة.

ب- زيادة الفارق فى ضغط بخار الماء بين المسافات البينية لأنسجة الورقة والهواء المحيط بها؛ فنجد – مثلاً – أن ارتفاع حرارة الورقة بمقدار ٥°م عن حرارة الهواء المحيط بها يعادل حدوث انخفاض فى الرطوبة النسبية للهواء المحيط بها بمقدار ٣٠٪.

ونجد تحت ظروف الحقل أن أضرار الجفاف تكون مصاحبة للحرارة العالية إلى درجة يصعب معها فصل تأثير العاملين فى المحصول، حتى مع توفر الرطوبة الأرضية أحيانًا.

ومن الطبيعى أن يتوقف النمو النباتى عند ارتفاع الحرارة إلى مستوى يقل عن الحرارة التى تقتله فى الحال. وكلما ازدادت فترة تعرض النباتات لدرجة الحرارة التى يتوقف عندها نموه احتاج إلى فترة أطول ليستعيد نموه الطبيعى بعد عودة الحرارة إلى الاعتدال. ويمكن إظهار الضرر التدريجى الذى يحدث إبّان تعرض النباتات للحرارة

العالية بقياس معدل التنفس. فبعد فترة من التعرض للحرارة العالية ينخفض معدل التنفس تدريجيا إلى أن يتوقف تمامًا مع انتهاء مخزون الغذاء فى النبات، لأن الحرارة المثلى للتنفس تزيد على تلك التى تناسب البناء الضوئى.

٢- أضرار متوسطة الشدة:

ترجع الأضرار المتوسطة الشدة للحرارة العالية إلى تأثيراتها المباشرة على المراحل الأيضية الحساسة للحرارة، والتى يترتب عليها نقص فى أحد المركبات الهامة للنبات، أو تراكم مركبات معينة إلى درجة السمية؛ مثل تراكم الأمونيا فى الحرارة العالية.

كما يدخل ضمن الأضرار المتوسطة الشدة للحرارة العالية كل من: دنترة البروتينات، وسيولة الدهون (وما يترتب عليها من حدوث أضرار بالأغشية الخلوية)، وفقدان الأحماض النووية، وخاصة حامض الـ RNA.

٣- أضرار شديدة:

تحدث الأضرار الشديدة نتيجة لحدوث تفاعلات كيميائية معينة فى درجة الحرارة الشديدة الارتفاع، يترتب عليها موت الأعضاء النباتية حتى المنخفضة الرطوبة منها؛ مثل البذور. ومن أمثلة 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 جدًا، حيث يتراوح من ٧١ — ١٢٠ لعديد من الأنواع المحصولية (عن Stevens ١٩٨١).

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 تبطئ 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 للشدّ الحرارى تتضمن تحفيز التعبير عن مجموعة مُن بروتينات الصدمة الحرارية heat shock proteins، وبروتينات أخرى ذو علاقة بالشدّ، وإنتاج المركبات النشطة فى تفاعلات الأكسدة reactive oxygen species (اختصارًا: ROS).

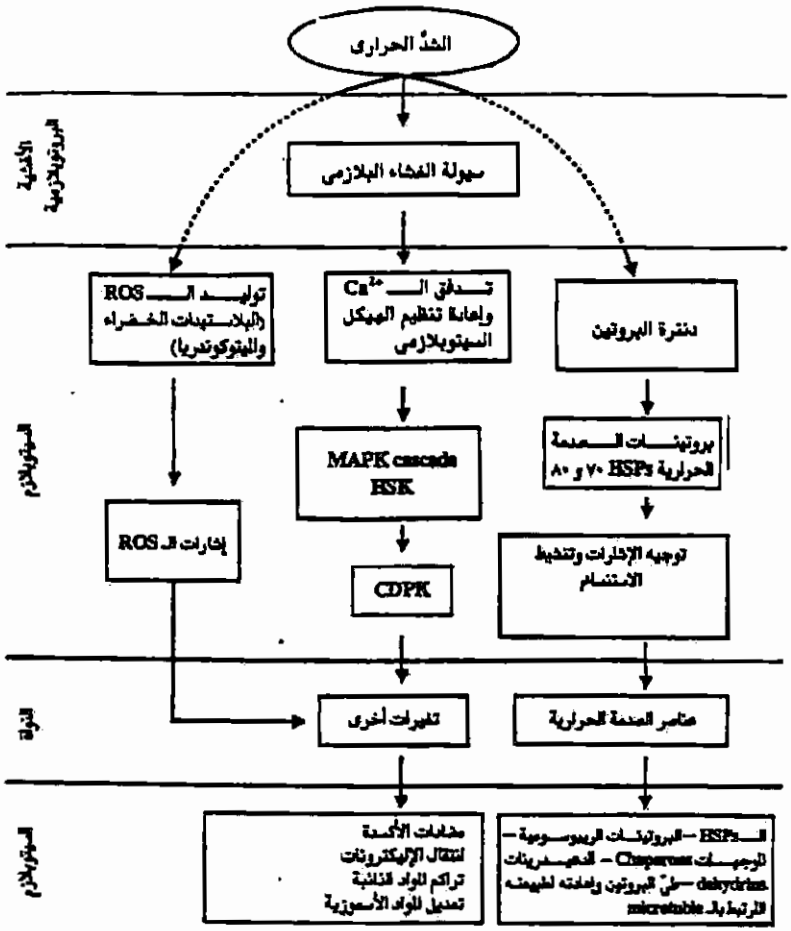
وتُحدث الحرارة العالية جدًّا أضرارًا شديدة بالخلايا، وقد تموت فى خلال دقائق نتيجة لحدوث انهيار مدمر لنظام الخلية. وفى درجات الحرارة المتوسطة الارتفاع قد لا تحدث الأضرار أو يحدث موت للخلايا إلا بعد فترة طويلة من التعرض لها. ومن الأضرار المباشرة للحرارة العالية دنترة البروتين وتكتله، وزيادة سيولة دهون 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 (٣-١). 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).

إن الحرارة العالية (الشدِّ الحرارى) تؤثر على النباتات من عدة وجوه، كما يلى:

١- يزداد معدل التنفس، وهو الذى يعد أكثر تحملاً للحرارة العالية عن البناء الضوئى؛ بما يعنى أن الشدَّ الحرارى قد يقود إلى استهلاك قدرًا أكبر من المواد الغذائية المجهزة عما ينتج من عملية البناء الضوئى؛ أى إنه يحدث استنزاف متوالٍ لعملية البناء الضوئى، وذلك أمر ذو علاقة وثيقة بكمية المحصول المنتجة.



شكل (٣–١): التغيرات الفسيولوجية التى تصاحب الشدّ الحرارى (عن Wahid وآخرين ٢٠٠٧).

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

٢- تعد عملية البناء الضوئى شديدة الحساسية للشدّ الحرارى، وخاصة الـ Photosystem II (أو التحلل الضوئى للماء واختزال ثانى أكسيد الكربون) الذى يُثَّبط بسرعة كبيرة بفعل الحرارة عن Photosystem I. هذا.. وقد تفقد مختلف الإنزيمات التى تقع خارج غشاء الـ thylakoid ثباتها بفعل الحرارة؛ مما يؤدى إلى وقف عملية البناء الضوئى.

٣- يقل أو يتوقف انتقال المواد الغذائية المجهزة من الأوراق إلى أعضاء التخزين بفعل الحرارة العالية، كما قد تضعف الحرارة ذاتها من نمو أعضاء التخزين الاقتصادية؛ مما يقلل من انتقال المواد الكربوهيدراتية إليها.

٤- قد تُحدث الحرارة العالية تغيرات هيكلية فى البروتينات (مما قد يؤثر فى وظائفها، وقد تقود إلى دنترتها، وتحفز من قابليتها للتعرض للإنزيمات المحللة لها). هذا إلاّ أن دنترة البروتين لا تحدث إلا فى الحرارة الشديدة الارتفاع.

٥- قد تؤثر الحرارة العالية على تركيب الأغشية البلازمية وثباتها، وهى أمور تتعلق بمحتواها المائى والبروتينى والدهنى والتفاعلات فيما بينها. فمع ارتفاع درجة الحرارة تصبح الدهون سائلة بدرجة متزايدة؛ مما قد يؤثر على وظيفة الأغشية، وحتى على ثبات بروتيناتها. كذلك يتأثر تركيب الأحماض الدهنية بالحرارة، وقد يرتبط ذلك بانخفاض فى محتوى الأغشية من الأحماض الدهنية غير المشبعة. يحدث ذلك كله بصورة تدريجية، مع قابلية عودة الحالة لما كانت عليه عند زوال الشد الحرارى، طالما لم يحدث موت للخلايا.

٦- يزداد تمثيل بروتينات الصدمات الحرارية heat shock proteins (وهى مجموعة من نحو ١٢ بروتينًا تتواجد بصورة طبيعية فى الخلايا) عند التعرض للشدّ الحرارى. ويستغرق حدوث الزيادة فترة تتراوح بين ٢٠-٣٠ دقيقة فى البكتيريا وعدة ساعات فى النباتات. هذا.. وتُنتج بروتينات الصدمة الحرارية - كذلك - استجابة

لكل من الأشعة فوق البنفسجية، والإيثانول، والإصابات الفيروسية. ويبدو أن هذه البروتينات تكون ضرورية للنباتات، لكن تزداد الحاجة إليها وبكميات أكبر فى الحرارة العالية، وبعضها يلعب دورًا فى تحمل الحرارة العالية (عن Singh ١٩٩٣).

ولقد أظهر الفحص المقارن للاستجابات النباتية لكل من الحرارة العالية والمنخفضة تشابهًا فى بعض الخصائص واختلافًا فى خصائص أخرى. ويدل وجود استجابات أيضية وفسيولوجية متماثلة على أن بعض عوامل القدرة على التحمل تستجيب لكل من شدّ الحرارة العالية والحرارة المنخفضة.

فمثلاً.. نجد أن الأيض المضاد للأكسدة والشدّ التأكسدى الذى تسببه العناصر النشطة فى الأكسدة active oxygen species (اختصارًا: AOS) يشكل جانبًا رئيسيًّا من الشدّ الحرارى فى النباتات، كما وجد ارتباط مماثل بينها وبين شدّ البرودة. ومن الاستجابات الأخرى الشائعة فى حالات مختلفة من الشدّ إنتاج المواد الذائبة المتوافقة compatible solute production، التى يعتقد بأنها تثبت البروتينات، وتثبت تركيب الأغشية الثنائية الطبقة، وتوفر مواد أسموزية غير سامة، وديهيدرينات dehydrins، وبروتينات لا تعرف لها وظيفة، بالإضافة إلى بروتينات الصدمة الحرارية. ومن بين بروتينات الصدمة الحرارية يلعب HSP 101 دورًا رئيسيًّا وخاصًّا فى تحمل الشدّ الحرارى (Sung وآخرون ٢٠٠٣).

ولقد تأكد توافق تحمل الشدّ الحرارى مع تحمل شدّ البرودة فى كل من الفاصوليا الخضراء، والشوفان، والذرة، واللوبيا، إلا أن ذلك التوافق ليس عامًّا حتى فى المحاصيل التى أسلفنا بيانها. فمثلاً.. لم تكن سلالة الفاصوليا Haibushi التى أنتجت لتحمل الحرارة العالية متحملة للحرارة المنخفضة، ولم يوجد ارتباط بين تحمل الإنبات فى الحرارة المنخفضة وتحمل الحرارة فى اللوبيا (عن Rainey & Griffiths ٢٠٠٥).