بمقدار ١٠ درجات مئوية أو أكثر. وفى قطن بيما Pima يزداد عقد اللوز ويزداد المحصول فى الأصناف المتحملة للحرارة العالية، فى الوقت الذى يزداد فيها توصيل الثغور والقدرة على البناء الضوئى. ومع زيادة درجة توصيل الثغور يقل الارتفاع فى حرارة الأوراق (عن Hall ١٩٩٢).

ولقد وجدت فى القمح تباينات كبيرة بين الأصناف فى قدرة أوراقها على خفض حرارتها canopy temperature، حيث يمكن أن يصل الانخفاض فى بعض التراكيب الوراثية إلى ١٠ درجات مئوية اقل من حرارة الهواء المحيط فى الجو الحار والرطوبة المنخفضة. وترتبط تلك الخاصية بتحمل الحرارة العالية، ويمكن قياسها — بالـ infrared thermometry، إلاّ أن تلك الاختلافات لا يمكن تحديدها فى الجو الرطب، الذى ينخفض فيه تبريد الأوراق بالبخر إلى درجة لا يعتد بها. وعلى الرغم من ذلك، فإن الأوراق تبقى على ثغورها مفتوحة لتسمح بدخول ثانى أكسيد الكربون، ويمكن أن تقود الاختلافات فى تثبيت ثانى أكسيد الكربون إلى اختلافات فى درجة توصيل الثغور، وهى الصفة التى يمكن قياسها باستعمال porometer (Reynolds وآخرون ٢٠٠١).

٢- تحمل الحرارة Heat Tolerance:

فى حالة تحمل الحرارة نجد أن الأنسجة التى ترتفع حرارتها تحافظ على وظائف حيوية معينة تكون ضرورية لعملية التحمل قد يكون منها: زيادة معدل البناء الضوئى، ونقص معدل التنفس، وعدم تراكم السموم أو إبطال مفعولها، ووجود بعض المركبات الهامة بتركيزات عالية؛ فلا يترتب على نقصها قليلاً — بفعل الحرارة العالية — تأثيرات ضارة على النبات. كما قد يحدث التحمل للحرارة العالية نتيجة زيادة ثبات البروتينات تحت هذه الظروف، أو سرعة عودتها إلى حالتها الطبيعية إذا ما حدثت لها دنترة جزئية.

الأساس الفسيولوجى لتحمل الحرارة العالية

تُظهر بعض الأنواع النباتية تحملاً كبيرًا للحرارة العالية من خلال ظواهر فسيولوجية محددة، لعل أبرزها أيض حامض الكراسيولاسيان Crassulacean Acid Metabolism

(تكتب اختصارًا: CAM). ففى هذه الحالة (حالة الـ CAM) تغلق الثغور فى أشد ساعات النهار حرارة. كما أن النباتات ذات مسار البناء الضوئى C_4 أكثر تحملاً للحرارة العالية عن النباتات ذى المسار C_3؛ لأن الأولى أكثر كفاءة فى الاستفادة من التركيزات المنخفضة لغاز ثانى أكسيد الكربون فى المسافات البينية للخلايا. كذلك تتوفر بين النباتات الـ C_4 — التى تتباين فى تحملها للحرارة العالية — اختلافات فى مدى ثبات إنزيم RuBP carboxylase فى ظروف الحرارة العالية، وفى كفاءة تمثيل الغذاء المجهز بها، وانتقاله إلى الأعضاء الأكثر تأثرًا بالحرارة العالية. هذا.. إضافة إلى صفات فسيولوجية أخرى عديدة تلعب دورًا هامًّا فى تحمل النباتات للشدّ الحرارى.

إن النباتات تستجيب للشدّ الحرارى بعدد من الآليات التى تتعامل بها مع الحرارة العالية، منها: المحافظة على ثبات الأغشية البروتوبلازمية، والتخلص من الـ ROS، وإنتاج مضادات الأكسدة، وتراكم وتعديل المركبات الذائبة المتوافقة compatible solutes، واستحثاث تفاعلات إنزيم البروتين كينيز المنَشَّط بالميتوجن mitogen-activated protein kinase (اختصارًا: MAPK) وإنزيم البروتين كينيز المعتمد على الكالسيوم calcium-dependent protein kinase (اختصارًا: CDPK)، وتنشيط الإشارات المرافقة chaperone signaling والتشفير الوراثى transcription. تُمكّن هذه الآليات — التى تتم على المستوى الجزيئى — النباتات على تحمل الشدّ الحرارى.

ومن أهم آليات تحمل الحرارة، ما يلى:

١- ثبات الأغشية البلازمية تحت ظروف الشدّ.

٢- الثبات الحرارى للـ photosystem II.

٣- ج- سرعة انتقال نواتج البناء الضوئى.

٤- د- حركة مخزون الساق من الغذاء المخزن فيه.

٥- هـ - التنظيم الأسموزى (Singh ١٩٩٣).

إن القدرة على استمرار عملية البناء الضوئى بمعدلات عالية فى ظروف الشدّ الحرارى ترتبط إيجابيًّا بتحمل الحرارة. وتتأثر تلك القدرة فى القمح — على سبيل المثال– بصفة بقاء الأوراق خضراء حتى مرحلة متأخرة من التطور النباتى (صفة stay-green)، فضلاً عن وجود تباينات واسعة بين أصناف القمح فى المحتوى الكلوروفيلى للأوراق وفى معدل البناء الضوئى فى ظروف الشدّ الحرارى. وترتبط صفة تحمل الحرارة — كذلك — بدرجة توصيل الثغور فى ورقة العلم. ومن بين الصفات التى ترتبط بتحمل الحرارة درجة ثبات الأغشية البروتوبلازمية تحت ظروف الشدّ (التى يعبر عنها بدرجة التسرب الأيونى)، وهى التى قيست فى ورقة العلم وقت تفتح الأزهار، والتى وجد أنها ترتبط بدرجة الثبات فى طور البادرة (Reynolds وآخرون ٢٠٠١).

أيض حامض الكراسيولاسيان CAM

يتميز الـ CAM بحدوث تغيرات يومية فى محتوى الأحماض العضوية، يقابلها تغيرات عكسية فى المواد الكربوهيدراتية، فنجد أن حامض الماليك يتراكم تدريجيًّا أثناء الظلام، بينما تختفى المواد الكربوهيدراتية. ويعقب ذلك — خلال فترة الضوء التالية — اختفاء حامض الماليك وظهور المواد الكربوهيدراتية نتيجة لتمثيل غاز ثانى أكسيد الكربون — الناتج من حامض الماليك — بواسطة النباتات ذات المسار الأيضى C3 . وعليه.. فإن الـ CAM يعرَّف بأنه "تدفق الكربون" Carbon Flow من خلال حامض الماليك المتكون فى الظلام؛ حيث يصبح حامض الماليك هو مصدر الكربون لتمثيل غاز ثانى أكسيد الكربون فى عملية البناء الضوئى.

كذلك يتميز الـ CAM بأن الثغور تفتح ليلاً وتغلق نهارًا، وبذا.. فإن غاز ثانى أكسيد الكربون الخارجى يخزن فى حامض الماليك ليلاً، ثم يستعمل فى البناء الضوئى فى النباتات ذات المسار C_3 خلال النهار التالى.

وأخيرًا.. فإن النباتات التى يحدث فيها الـ CAM تتميز أيضًا بكونها عصيرية، وباحتواء أوراقها وسيقانها على عدة طبقات من الهيبودرمز hypoderms (تحت البشرة)

التى تحيط بخلايا برانشيمية كبيرة تحتوى على بلاستيدات خضراء، ويوجد فيها فجوات كبيرة لخزن الماء، وكمية صغيرة من السيتوبلازم المحيط بتلك الفجوات. ويعتقد أن الـ CAM يحدث فى هذه الخلايا، وأن الفجوات الكبيرة التى توجد بها هى لتخزين حامض الماليك.

ونظرًا لانغلاق الثغور أثناء النهار فى النباتات التى يحدث فيها الـ CAM.. فإن حصة النتح Transpiration Ration (وهى نسبة وزن الماء المفقود بالنتح إلى وزن الكربون المكتسب بالبناء الضوئى) تكون منخفضة فيها؛ حيث تتراوح من ٤٠– ٧٢، مقارنة بنحو ١٠٠–٣٠٠ فى النباتات ذات المسار C_4، وأكثر من ٥٠٠ فى النباتات ذات المسار C_3 التى لا يحدث فيها الـ CAM.

البناء الضوئى ذو المسار C_4

للمسار الضوئى C_4 مميزات خاصة فى ظروف الحرارة العالية والجفاف — مقارنة بالمسار C_3 – فهو يفيد فى تركيز غاز ثانى أكسيد الكربون فى خلايا الحزم؛ الأمر الذى يسمح باستمرار دورة كالفن Calvin Cycle فى ظروف أفضل بالنسبة لتركيز غاز ثانى أكسيد الكربون المُحَدِّد لمعدل البناء الضوئى أثناء ارتفاع درجات الحرارة.

وبرغم أن هذه الخاصية التى توجد فى النباتات الـ C_4 تزداد أهميتها للنبات مع ارتفاع درجة الحرارة — وخاصة عندما يكون هذا الارتفاع مصاحبًا بزيادة فى شدة الإضاءة — إلاّ أنه تقل أهميتها فى الحرارة المنخفضة، وتنعدم تمامًا فى الإضاءة الضعيفة ومع ذلك فلا تعرف أية مساوئ للمسار الأيضى C_4.

التباين فى ثبات إنزيم RuBPcase فى الحرارة العالية

إن الإنزيم الرئيسى فى عملية البناء الضوئى فى النباتات ذات المسار C_3 هو ribulose bisphosphate carboxylase (اختصارًا: RuBPcase)، وهو إنزيم حساس للحرارة العالية. وتوضح الدراسات التى أجريت فى هذا الشأن وجود اختلافات وراثية

فى مدى ثبات هذا الإنزيم بين الأصناف التى تختلف فى مدى تحملها للحرارة العالية.

فمثلاً.. تعقد ثمار صنف الطماطم سالادت Saladette فى الحرارة العالية نسبيًا، بينما لا يحدث ذلك فى الصنف الحساس روما Roma، وقد أرجع ذلك — جزئيًا — إلى اختلاف الصنفين فى مدى تأثر البناء الضوئى فيهما بالحرارة العالية، حيث كان الصنف سالادت أقل تأثرًا. وبمقارنة نشاط إنزيم RuBPcase فيهما .. وجد أن تعريض الإنزيم خارج النبات *in vitro* لحرارة ٥٠°م لمدة ساعة خفض نشاطه بمقدار ٧٥٪ فى الصنف روما، بينما لم يكن للمعاملة أية تأثيرات على نشاطه فى الصنف سالادت.

التباين فى كفاءة انتقال الغذاء المجهز إلى الأعضاء النباتية الأكثر تأثرًا بالحرارة العالية

تلعب القدرة على نقل الغذاء المجهز — بكفاءة عالية — تحت ظروف الحرارة العالية دورًا هامًّا فى النباتات التى تزرع لأجل ثمارها أو بذورها. فمن المعروف أن سقوط الأزهار والثمار الحديثة العقد يعد أمرًا شائع الحدوث فى درجات الحرارة العالية، وتلزم زيادة كفاءة انتقال الغذاء من أماكن تصنيعه بالأوراق إلى تلك الأعضاء النباتية لتجنب سقوطها؛ نظرًا لزيادة معدل التنفس؛ ومن ثم زيادة استهلاك المواد الكربوهيدراتية أثناء ارتفاع درجة الحرارة. ولقد وجد أن صنف الطماطم سالاديت — الأكثر قدرة على العقد فى الحرارة العالية عن الصنف الحساس روما — أكثر كفاءة فى نقل الغذاء المجهز من الأوراق إلى الأزهار والثمار الحديثة العقد أثناء ارتفاع درجة الحرارة. وتتوفر أدلة على أن هذا التحسن فى كفاءة انتقال الغذاء المجهز فى الصنف سالاديت مرده إلى زيادة سرعة تحلل السكروز المتوفر بأوراقه إلى فركتوز وجلوكوز، حيث ارتبط معدل انتقال المواد الكربوهيدراتية بقوة بنسبة السكروز: الفركتوز والجلوكوز. كذلك نقص محتوى الأوراق من النشا — فى هذا الصنف — بسرعة كبيرة فى الحرارة العالية مقارنة بالصنف روما؛ مما يدل على أن الغذاء المجهز ينتقل — فى الصنف سالاديت — بمعدلات عالية من أماكن تصنيعه إلى حيث تحتاج إليه الأزهار والثمار الحديثة العقد خلال فترات ارتفاع درجات الحرارة.

ويرتبط بهذا الأمر – كذلك – ما وجد من بطء تكوّن الكالوس فى الأنابيب الغربالية للصنف سالاديت – خلال فترات ارتفاع الحرارة – مقارنة بما يحدث فى الصنف روما الحساس للحرارة.

التباين فى استجابة إنزيم Nitrate Reductase للحرارة العالية

أوضحت دراسة أجريت على ثلاث سلالات من الذرة مرباة تربية داخلية وحساسة للحرارة العالية، وثلاث أخرى أكثر تحملاً للحرارة وجود اختلافات بينها فى نشاط كل من إنزيمى Nitrate Reductase، وNitrite Reductase، حيث لم يثبط نشاط إنزيم الـ Nitrate Reductase فى السلالات المتحملة للحرارة، وفى إحدى السلالات الحساسة – لدى تعريضها لحرارة ٤٠–٤٥ °م – مقارنة بالسلالتين الحساستين الأخريين (عن Stevens ١٩٨١).

تمثيل بروتينات الصدمة الحرارية

يذكر Hernandez & Vierling (١٩٩٣) أن تعريض النباتات لصدمة الحرارة العالية يؤدى إلى تكوين بروتينات ذات وزن جزيئى منخفض فى السيتوبلازم. حدث ذلك فى جميع النباتات التى درست؛ وهى: البسلة، وفول الصويا، واللوبيا، وفاصوليا تبارى *Phaselous acutifolius*، والبرسيم الحجازى؛ عندما عرضت بذورها أو أوراقها لدرجة حرارة ٤٠ °م لمدة ٤ ساعات، بينما لم يمكن عزل هذه المركبات البروتينية فى الأوراق التى لم تعرض لمعاملة الحرارة العالية.

وتجدر الإشارة إلى أن البروتينات التى تتكون نتيجة التعرض لصدمة الحرارة العالية – والتى تعرف باسم Heat Shock Proteins – اكتشفت أولاً فى حشرة الدروسوفيلا ميلانوجستر، ثم فى النباتات. ويعرف منها ثلاث مجموعات مختلفة؛ كما يلى:

الأولى (Group I): تتراوح بين ٦٨ و١٠٤ kDa وتوجد فى البكتيريا، والحيوانات، والنباتات.

الثانية (Group II): تتراوح بين ٢٠ و٣٣ kDa.

الثالثة (Group III): تتراوح بين ١٥ و١٨ kDa، ولا توجد إلا فى النباتات الراقية.

تنتج هذه البروتينات لدى تعريض النباتات لحرارة تقترب من ٤٠ °م. وفى الذرة يبدأ إنتاج هذه البروتينات بعد ٢٠ دقيقة فقط من معاملة الحرارة، مع إنتاج مجموعة أخرى منها (تتراوح بين ٥٢ و ٦٢ kDa) بعد ٤ ساعات من التعرض للحرارة. ويتوقف إنتاج تلك البروتينات — بشدة — بعد ذلك حتى مع استمرار تعرض النباتات للحرارة العالية (عن Hale & Orcutt ١٩٨٧).

إن الاستجابة للصدمة الحرارية هى تفاعل يسببه تعرض نسيج من كائن حى أو خلايا لشدٍّ مفاجئ، ويعبّر عنه بتعبير عابر فى بروتينات الصدمة الحرارية (HSPs). ويعد التركيب الأولى لهذا البروتين ثابتًا فى كائنات متباينة من البكتيريا ووحيدات الخلية حتى النباتات والحيوانات. ولذا.. يُعتقد بعلاقتها الوثيقة بحماية الكائنات الحية من الشدِّ الحرارى.

ويعتمد حث إنتاج الـ HSPs على الحرارة التى ينمو عليها الكائن الحىّ بصورة طبيعية. وفى النباتات الراقية تستحث الـ HSPs — بصورة عامة — بالتعرض لحرارة ٣٨–٤٠ °م لمدة قصيرة. وتتواجد الـ HSPs بأحجام جزيئية متباينة، وجميعها تتميز بارتباطها ببروتينات غير ثابتة التركيب البنائى. وتلعب تلك البروتينات أدوارًا فسيولوجية هامة كموجهات chaperons جزيئية. وبالإضافة لوظائفها فى طىّ البروتينات بعد التعبير عنها مباشرة، وتحويل البروتينات إلى تراكيب مناسبة للانتقال عبر الأغشية البروتوبلازمية، فإنها تمنع تكتل البروتينات المدنترة، وتحفز إعادة جزيئات البروتينات المتكتلة إلى طبيعتها. ولهذه الوظائف للـ HSPs علاقة وثيقة بالمقاومة للحرارة وأنواع أخرى متباينة من حالات الشدِّ البيئى.

تقسم الـ HSPs إلى خمس فئات على أساس اختلافها فى الوزن الجزيئى، وهى HSP 100، وHSP 90، وHSP 70، وHSP 60، و الـ HSPs ذات الوزن الجزيئى

الصغير sm HSP، وهى تتواجد فى كل من السيتوبلازم وعضيات الخلية مثل النواة، والميتوكوندريات، والبلاستيدات الخضراء، والشبكة الإندوبلازمية.

وتعد الـ HSPs ذات الوزن الجزيئى المنخفض (١٥–٣٠ كيلو دالتون kDa) أكثرها تنوعًا. فمثلاً.. يعمل الـ HSP 18.1 فى البسلة (وهو سيتوبلازمى من class 1 sm HSP) على منع تكتل البروتينات التى تكون مدنترة بفعل الحرارة، وإعادة تنشيطها.

ويتميز الـ HSP 70 بثبات تركيبه الأولى عبر عديد من أنواع الكائنات الحية، وهو يعمل كموجه جزيئى؛ فيعطل تفاعل جزيئات البروتينات فيها وفيما بينها؛ فهو — مثلاً — يُسّهل انتقالها عبر الغشاء البلاوتوبلازمى، ويربطها بالشبكة الإندوبلازمية، ويمنع تكتل البروتينات المدنترة. وجميع هذه الوظائف تعتمد على الـ ATP. ويعتقد كذلك أن للـ HSP 100، و HSP 90 وظائف مماثلة كموجهات جزيئية، ولكن لا توجد دلائل قوية على ارتباطها بالشدّ الحرارى فى النباتات.

ولقد أمكن التعرف فى الجزر على جين يشفر لتمثيل بروتين الصدمة الحرارية HSP 17.7، الذى يلعب دورًا هامًّا فى قدرة خلايا ونباتات الجزر على تحمل الشدّ الحرارى (عن Malik ١٩٩٩).

وتتجمع البروتينات — كذلك — عند تعرض النباتات لبعض حالات الشد الأخرى؛ مثل التعرض للمعادن الثقيلة، والأشعة فوق البنفسجية، والجفاف.

وربما تفيد البروتينات — التى تتكون عند التعرض للمعادن الثقيلة — كمركبات مخلبية لتلك العناصر؛ الأمر الذى يفقدها تأثيرها السام. وقد تفيد البروتينات التى تتكون عند التعرض للأشعة فوق البنفسجية فى تمثيل الصبغات الفلافونية التى تمتص تلك الأشعة الضارة. وقد تشارك البروتينات التى تتكون عند التعرض لظروف الجفاف فى تمثيل بعض المركبات النيتروجينية — مثل البرولين، والبولى أمينات polyamines، والبيتين betaine — التى تتكون فى النباتات التى تتعرض لظروف الجفاف.

وبصورة عامة.. فإن مجموعة من المركبات النيتروجينية تتراكم فى النباتات التى تتعرض لظروف بيئية قاسية – جوية كانت، أم أرضية – ومن أكثر هذه المركبات شيوعًا ما يلى:

١–الأميدات amides: الجلوتامين glutamine، والأسبرجين aspargine.

٢–الأحماض الأمينية: أرجنين، وبرولين، وسترولين، وأورنثين.

٣–الأمين amine بوترسين putrescine.

ويتوقف نوع المركب النيتروجينى المتراكم على كل من النوع النباتى، وطبيعة حالة الشّدة البيئية.

وقد اقترح Rabe (١٩٩٠) نظرية افتراضية مؤداها أن أية حالة تعرض لظروف بيئية قاسية – يحدث بسببها استنفاد الجلوكوز من النبات، أو نقص فى معدل نموه، أو كلاهما – يؤدى إلى تراكم النيتروجين النشادرى NH_3 والأمونيومى NH_4^+– فى النبات – مبكرًا – خلال فترة تعرض النبات للشدّ البيئى. ويؤدى تخلُّص النبات من الأمونيا الحرة الزائدة فى الخلايا إلى تراكم مركبات تحتوى على النيتروجين فيها؛ مثل المركبات التى تقدم بيانها.

أهمية ثبات الأغشية البروتوبلازمية

يُستدل من عدة دراسات على وجود علاقة بين ثبات الأغشية البروتوبلازمية فى الحرارة العالية – كما يستدل عليها من قياسات التسرب الأيونى من الأقراص الورقية – وبين القدرة على تحمل الحرارة العالية. ثبت ذلك فى عديد من المحاصيل، منها – على سبيل المثال – القمح، والذرة الرفيعة، والطماطم، وفول الصويا، والفاصوليا، والبطاطس (عن Hall ١٩٩٢).

ويرتبط ثبات الأغشية البرتوبلازمية بمدى سيولتها. ويتحدد مدى سيولة تلك الأغشية (membrane fluidity) بكل من التركيب الدهنى للغشاء، ودرجة تشبع دهون الغشاء،

ودرجة الحرارة. وتعد التغيرات التى تحدثها الحرارة فى سيولة الأغشية أحد النواتج الفورية لحالات الشدّ الحرارى، وقد تشكل موقعًا لتلقى تأثيرات الشدّ. ويستدل على أهمية سيولة الأغشية البلازمية فى تحمل الشدّ الحرارى من عدد من الدراسات. فمثلاً.. وجدت فى فول الصويا طفرة تتسبب فى نقص فى عدم تشبع الأحماض الدهنية، وكانت متحملة بقوة لشدّ الحرارة العالية. أما فى شدّ البرودة فيبدو أن الزيادة فى درجة عدم تشبع الأحماض الدهنية تعد عاملاً حاسمًا لقيام الأغشية بوظيفتها بكفاءة تحت تلك الظروف (Sung وآخرون ٢٠٠٣).

أهمية كالسيوم العصير الخلوى

يزداد تركيز الكالسيوم الموجود فى العصارة الخلوية cytosolic Ca^{2+} بحدة لدى حدوث انخفاض أو ارتفاع حاد فى درجة الحرارة، إلاّ أن ديناميكية التغيرات فى تركيز الكالسيوم بالعصارة يختلف فى حالة التعرض للحرارة العالية عنها فى حالة التعرض للبرودة، فنجد أن تركيز الكالسيوم العصارى يرتفع فى خلال دقائق من التعرض لصدمة البرودة، بينما يبدأ فى الزيادة خلال مرحلة العودة إلى الوضع العادى بعد التعرض لصدمة حرارية.

يبدو — كذلك — أن تركيز كالسيوم العصارة الخلوية يرتبط باكتساب خاصية التحمل للشدّ الحرارى، فالمعاملة الحرارية المعتدلة التى تستثير تطوير التحمل الحرارى المكتسب تمنع الارتفاع فى كالسيوم العصير الخلوى بعد التعرض للشدّ الحرارى، كذلك فإن تحضين النباتات فى حرارة منخفضة — يمكن أن تحفز تطوير تحمل برودة مكتسب — يحفز الارتفاع الثانى فى تركيز كالسيوم العصير الخلوى الثنائى الارتفاع (bi-modal) الذى يواكب صدمات البرودة (Sung وآخرون ٢٠٠٣).