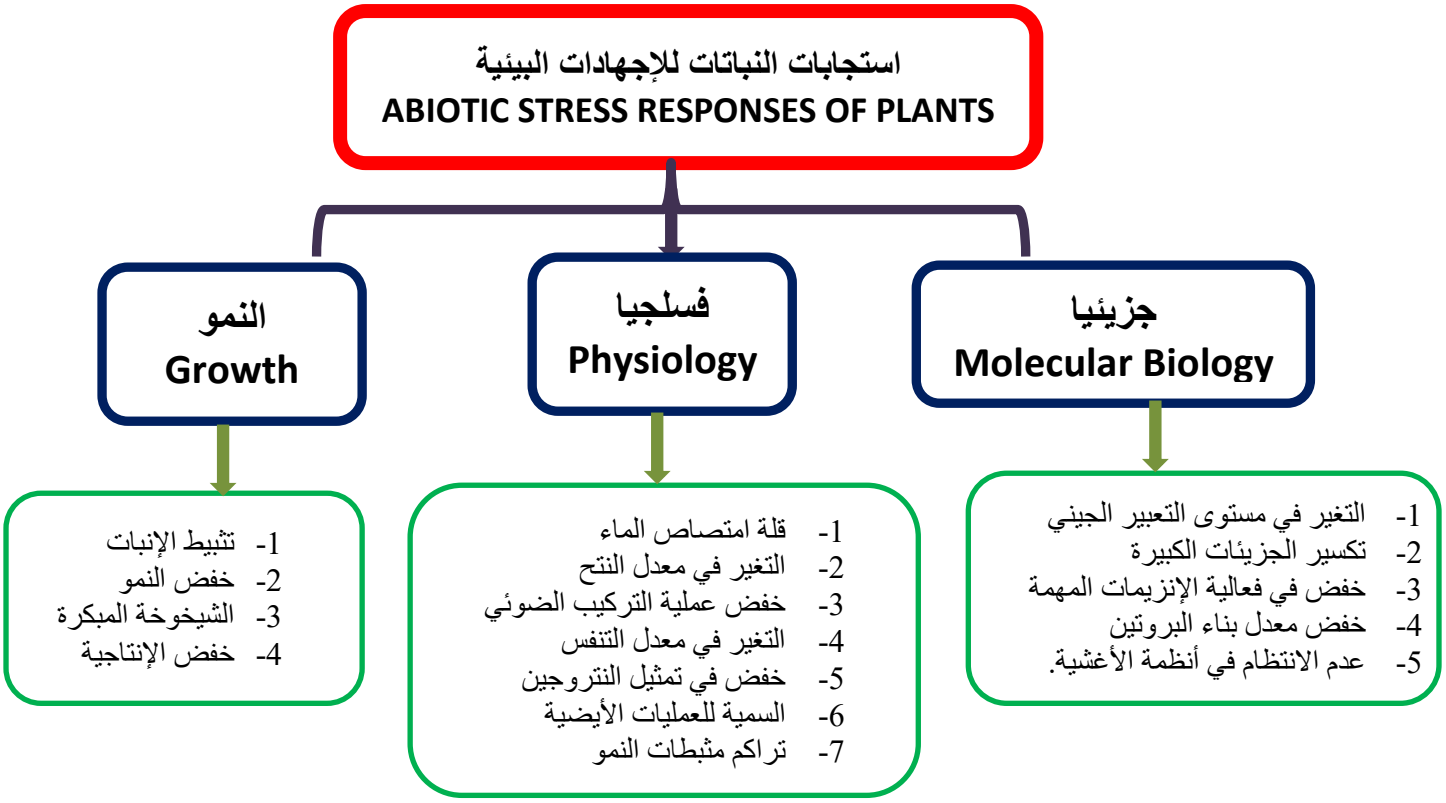
استجابات النباتات للإجهادات البيئية:

يحدث الإجهاد اللاحيوي عادة بسبب الجفاف، الملوحة، درجة الحرارة المرتفعة أو المنخفضة، الضوء، الانخفاض أو الزيادة في تركيز العناصر المغذية، المعادن الثقيلة والتلوث ... الخ والتي إما أن يكون تأثيرها منفردا لكل عامل أو قد يشترك عاملين أو اكثر مجتمعين في آن واحد وهو الغالب في الطبيعة وكما هو واضح في الشكل (1). الإجهاد الناتج عن العوامل اللاحيوية يغير من طبيعة نمو النبات وتطوره وتكاثره بشكل سلبي (الشكل 2).



الشكل (2) الاستجابات الجزيئية والفسلجية للنبات عند التعرض للإجهادات البيئية

رغم ان لكل عامل من عوامل البيئة المحيطة بالنبات تأثيره الخاص على النباتات غير ان غالبية عوامل الإجهاد تنتج تأثيرات مشتركة على النبات وتبدو متشابهة. غالبا ما يكون النظام الغشائي للخلية النباتية هو الهدف المشترك لعوامل الإجهاد والذي الغشاء الخلوي في الظروف الطبيعية يؤدي العديد من العمليات الحيوية لإدامة الحياة لذلك فان جميع العمليات التي يقوم بها الغشاء الخلوي سوف تتأثر بالضغوط غير الحيوية. إن ما يعرف بالأنواع الحرة للأوكسجين والتي يطلق عليها اصطلاحا (Active oxygen species أنواع الأوكسجين الحرة) (AOS) أو قد تسمى الجذور الحرة تكون عادة مصاحبة للتفاعلات

الهوائية للخلية. الإجهادات اللاحيوية مثل الإجهاد المائي أو الملحي أو إجهاد الحرارة أو الضوء أو إجهاد نقص أو زيادة العناصر الغذائية، المعادن الثقيلة والتلوث كلها إجهادات معروفة بأنها تزيد من إنتاج AOS في النبات والتي تسبب ضرر للنظام الغشائي والعمليات الحيوية الأخرى في النبات. أنظمة مضادات الأكسدة، سواء النظم الإنزيمية وغير الإنزيمية تلعب دور مهم جدا في موازنة ومنع ضرر الأكسدة. على أي حال فان إنتاج وكفاءة أنظمة مضادات الأكسدة تعتمد على نوع النبات وتركيبه الجيني. على الرغم من ارتباط الـ AOS مع النشاط أو العمليات الهوائية في حياة النبات غير أن إنتاجها ودورها في الإجهاد وأهميتها في نقل الإيعازات بين محيط الخلية وخارجها كذلك كيفية التخلص منها وأضرارها غير واضح بالشكل المطلوب. بالإضافة إلى ذلك، تؤثر الإجهادات اللاحيوية في عملية التركيب الضوئي، التنفس، تمثيل النايتروجين، بناء البروتين والعديد من العمليات الحيوية الأخرى (لاحظ الشكل 2). لمواجهة تأثير الإجهاد والتخلص منها يطور النبات بعض الآليات المشتركة لتحمل الإجهاد إضافة إلى آليات خاصة بالإجهاد المعني كما في يلي:

1- تفعيل عوامل الإيعازات الخلوية Signalling Factors
2- تغيير التعبير الجيني Gene Expression
3- تراكم الذائبات المتوافقة Compatible Solutes
4- بناء بروتينات الإجهاد Stress Protein
5- تحسين العمليات الأيضية لإنتاج مضادات الأكسدة Antioxidants
6- الثبات والتوازن الأيوني
7- تسهيل النقل عبر الأغشية الخلوية
8- تراكم البولي أمينات Polyamines
9- تعديل التوازن الهرموني.

على الرغم من اختلاف آليات التحمل من نبات إلى آخر إلا إنها عموما تتبع نفس التسلسل للأحداث وكما موضح في الشكل (3).

الشكل (3) المسار العام لاستجابة النباتات للإجهادات البيئية.

وعلى العموم فان درجة مقاومة أو حساسية النباتات لظروف الإجهاد على نوع النبات- التركيب الوراثي- ومرحلة النمو، كما أن هناك العديد من العوامل التي تحدد درجة استجابة النبات لظروف الإجهاد البيئية مثل:

1- نوع الإجهاد الذي يتعرض له النبات.

2- عدد المرات التي يتعرض فيها النبات للإجهاد.

3- فترة التعرض لظروف الإجهاد.

4- درجة الإجهاد (شدة الإجهاد)

5- المرحلة العمرية للنبات.

6- التركيب الوراثي

7- وجود بعض العوامل المنشطة المشجعة لمضاعفة آثار الشد وشدة الإجهاد.

دور مركبات الأوكسجين الفعالة

(ROS) Reactive Oxygen Species

الأوكسجين يعد من العناصر الضرورية لنمو النبات بشكل طبيعي، غير أنه يمكن أن يسبب تكوين مركبات فعالة كنواتج جانبية من عمليات حيوية مثل التنفس والبناء الضوئي. يتحول جزيء الأوكسجين إلى سوبر أوكسيد باكتساب الكترون واحد، يدخل السوبر أوكسيد في سلسلة من التحولات تنتهي بتكوين فوق أوكسيد الهيدروجين ومركبات الهيدروكسيل، هذه الجزيئات الثلاثة (السوبر أوكسيد، وفوق أوكسيد الهيدروجين ومركبات الهيدروكسيل) تعمل كمركبات أوكسجين فعالة Reactive oxygen species (ROS) يمكن أن تلحق ضررا بالأحماض النووية والبروتينات والدهون. إن بالإمكان زيادة معدل تكون هذه المركبات نتيجة زيادة نشاط بعض الإنزيمات (مثل الأوكسيديزOxidase والبيروكسيديزperoxidase) بسبب ظروف الإجهاد الخارجية . وتنتج غالبية مركبات ROS من عضيات الخلية المختلفة ولكن أيضا يمكن لإنزيمات موجودة في جدار الخلية (Diamine oxidase) أو الغشاء البلازمي (NADPH oxidase) أن تساهم في ذلك.

توجد في النباتات إنزيمات خاصة لإزالة ROS (مثل الكتاليز CAT، والبيروكسيديز APX والسوبر أوكسيد دسميوتيز SOD). وتزداد مستويات ROS بسبب اختلال الاتزان بين معدل تكوينها وكفاءة إنزيمات الخلية في إزالتها. يؤدي تعرض النبات للإجهاد إلى الإخلال بهذا الاتزان مسبباً إجهادا مؤكسدا

يمكن لبعض ROS أن تعمل كإشارات ثانوية لا سيما فوق أوكسيد الهيدروجين الذي يتميز بطول فترة عمر النصف وقدرته على الانتشار خلال الدهون والأوساط المائية.

تأثير الجذيرات الحرة Free radicals على الخلية النباتية

تعرف الجذور الحرة بأنها أنواع كيميائية (ذرات أو جزيئات) تملك إلكترون أو أكثر حر في المدار الخارجي. وجود إلكترون حر يجعل هذه الأنواع غير مستقرة وأكثر نشاطية مع نصف عمر قصير. تنتج الخلايا المؤكسدات والأنواع النشطة بتراكيز ضعيفة خلال العمليات الأيضية، ويكون هذا الإنتاج مسيطر عليه بواسطة جهاز دفاعي مضاد للأكسدة، عدم استقراريه هذه الأنواع يجعل من الصعب مراقبتها في الأوساط البيولوجية، كثير من التفاعلات البيولوجية تقوم بأكسدة مواد التفاعل والتي يكون فيها الأوكسجين الجزيئي هو المستقبل النهائي للإلكترونات الذي يدخل في تشكيل الأنواع الأوكسجينية النشطة ROS. ومن أهم تأثيرات الجذيرات الحرة على الخلية النباتية هي:

1- مهاجمة الجزيئات البايلوجية Bimolecular مثل (RNA و DNA) مما يؤدي إلى خلل واضح في العمليات الحيوية داخل النبات Metabolism.
2- أكسدة وتحطيم الأغشية الليبيدية بواسطة انزيم Lipoxygenase activity.
3- تعجيل دخول النبات في مرحلة الشيخوخة Senescence.
4- انخفاض واضح في النشاط المرستيمي ونقص استطالة الخلايا.
5- زيادة معدل تنفس الخلايا واستهلاك جزء كبير من الطاقة.
6- نقص إمداد الخلايا والأنسجة النباتية باحتياجاتها الأساسية من نواتج التحولات الغذائية.
7- فقدان التوازن الهرموني داخل الخلايا.
8- نقص في تصنيع البروتين والأحماض النووية.
9- حدوث سمية في داخل الخلايا نتيجة تراكم الأيونات السامة داخلها مثل الكلور والصوديوم.
10- يسبب الأوزون عمليات بيوكيميائية ضارة، حيث يهدم جزيئات البروتين والدهون والأغشية البلازمية.

على العموم، فان ROS هي أنواع من الأوكسجين والتي هي في حالة اكثر تفاعلية من الأوكسجين الجزيئي وبذلك ينخفض الأوكسجين بدرجات مختلفة. وكمثال علي ذلك ROS الأولي هو السوبر أوكسايد ($O2^{-\bullet}$) والذي يتكون بواسطة الكترون واحد (معادلة 1). هذا التفاعل يساعد بواسطة انزيم NADPH-Oxidase (معادلة 2) وابعد من ذلك فان اختزال الأوكسجين ينتج بيروكسيد الهيدروجين H_2O_2. وهذا يرفع من تطافر السوبر أوكسايد (معادلة 3) والذي يحصل تلقائيا خصوصا عن عند الـ PH المنخفض. عموما، ان هذه التفاعلات يمكن ان تساعد بواسطة عائلة من الإنزيمات تعرف بـ Superoxide dismutase (SOD). لذلك، تحت الظروف الفسلجية، حالما يتكون السوبر أوكسايد ($O_2^{-\bullet}$) سيتكون الـ H_2O_2 حتما. تفاعلات أخرى تقود إلى تكوين جذور هايدروكسيل ($OH^{\bullet}$) خصوصا في حظور الايونات المعدنية من

خلال تفاعل Fenton or Haber-Weiss reactions. جذر الهايدروكسيل فعال جدا بعمر قصير جدا لذا سيتفاعل بسرعة مع أول جزيئة تواجهه. كتعديل، Myeloperoxidase يساعد على تكوين Hypochlorous acid (HOCl) بينما السوبرأوكسايد ($O2^{-\bullet}$) لربما يتفاعل مع أوكسيد النتريك ($NO^{\bullet}$) لتكوين جزيئة فعالة نسبيا أيضا (Peroxynitrite) (المعادلة4).

1- $O_2 + e^- \longrightarrow O_2^{-\bullet}$ (superoxide)

2- $2O_2 + NADPH \longrightarrow 2O_2^{-\bullet} + H^+$

3- $2O_2^{-\bullet} + H^+ \longrightarrow H_2O_2 + O_2$

4- $NO^{\bullet} + O_2^{-\bullet} \longrightarrow OONO^-$ (Peroxynitrite).

لذلك فإنها تؤدي إلى تكوين بالتالي أنايونات السوبرأوكسايد ($O2^{-\bullet}$) (Superoxide anions)، وموجات من إنتاج ROS امر جدا محتمل. بعض ROS خصوصا H_2O_2 تعتبر جزيئة مفتاحية للإيعازات الخلوية وبعضها يؤدي إلى توقف العمليات الفسلجية تماما، تأثيرات والتي تعتمد على التراكيز التي تستلم من الخلية. على أية حال، لتكون ناقل للإيعاز في الخلية فان - ROS يجب: (1)- ينتج في الخلية عندما يستحث فيها. (2) ينتج بالخلية أو بالخلية القريبة منها. (3) يجب أن يزال ليوقف الإشارة أو يعكسها. ومن الواضح إن H_2O_2 والسوبرأوكسايد ($O2^{-\bullet}$) تتوافق هذه الشروط بهما.

يعد الأوكسجين سلاحا ذو حدين، شأنه بذلك شأن العديد من عوامل النمو في حياة النبات، فالأوكسجين كما هو معلوم أساسي جدا في تنفس الكائنات الحية، غير أن تعرض النبات لزيادة الأوكسجين (الأكسدة) تلحق أضرارا بالغة لعمليات ووظائف الخلية. وذلك لان الأوكسجين الجزيئي (Molecular O2) يبدأ بالانخفاض بالخلية ليكون ROS، وبالذات منه جذر -O2 وH2O2 اللذين يتفاعلان مع عدة مركبات خلوية مسببه موت الخلايا. يتكون ROS في النباتات بكميات عالية عند حدوث الشد، غير ان بعض النباتات تمتلك آلية ضد الأكسدة (Mechanism Antioxidant) للحد من التأثير السلبي لمركبات ROS في النبات. تبدأ بعض الجينات في النبات بمعالجة الموقف عن طريق الايعاز لتخليق مركبات مضادة للأكسدة (بروتينات).

تحكم النباتات في تركيز مركبات الأوكسجين الفعالة (ROS)

إذا كان تكون مركبات الأوكسجين الفعالة أمرا حتمياً فإن النباتات في المقابل لديها آليات للتحكم في مستويات هذه المركبات بحيث لا تصل إلى درجة السمية للخلايا. تتكون هذه المنظومة من مجموعة من المكونات الإنزيمية وغير الإنزيمية تعمل على إزالة أو قمع Scavenging مركبات الأوكسجين الفعالة وذلك بخطوات متناهية الدقة تشمل منظومة الإزالة هذه إنزيم السوبر أوكسيد دسميوتيز (Superoxide Dismiutase: SOD) وعناصر دورة الأسكوربات – جلوتاثيون (Ascorbate- glutathione cycle) الإنزيمية وغير الإنزيمية وإنزيم الكتاليز (Catalase: CAT) ، وتوجد هذه المكونات في عامة أجزاء الخلية باستثناء الكتاليز الذي يوجد أساساً في البيروكسيسوم ويختص بهدم فوق أوكسيد الهيدروجين الناتج من التنفس الضوئي. إن مركبات ROS يجب أن تبقى تراكيزها تحت سيطرة الخلية إذ إن زيادتها يدمر الخلية ويعجل عمليات الشيخوخة. وللكشف عن معدل تكون مركبات الأوكسجين الفعالة يمكن قياس بعض الأعراض المصاحبة لتراكمها مثل أكسدة الدهون. يدل مدى تفعيل جينات إنزيمات إزالة ROS أو نشاط الإنزيمات ذاتها على مدى كفاءة النبات في مقاومة الإجهاد التأكسدي المترتب على التعرض للإجهاد المائي، فزيادة تفعيل تلك الجينات أو زيادة النشاط الإنزيمي أو كليهما يعد دليلا على قدرة النبات على مقاومة الإجهاد التأكسدي.

أنواع الجذور الحرة Types of free radicals

من المعروف إن أنواع الأوكسجين النشطة Activated oxygen species هي المادة الرئيسية والهادمة للخلايا والأنسجة النباتية تحت ظروف الإجهاد وهذه الأنواع الأوكسيجينية هي:

1- Superoxide radicals O2-
2- Hydroxy radicals OH•
3- Single Oxygen radicals O2
4- Peroxy radicals H2O2
5- Alkoxyl radicals Ro
6- Atomic Oxygen radicals O-
7- Sulfar Monoxide radicals (SO-)
8- Semi quinine free radicals
9- Photolytic Ozonation radicals (O3)

هذه المواد تعتبر مواد مؤكسدة قوية جدا وتقوم سريعا بمهاجمة الجزيئات البايولوجية مثل جزيئات DNA مما يودي إلى خلل شديد في العمليات الأيضية واختلال وظيفي لا يمكن إصلاحه أو تعويضه مما يؤدي إلى موت خلايا الأنسجة النباتية.

المصادر:

صقر، محب طه.2006. أساسيات كيموحيوية وفسيولوجيا النبات. كلية الزراعة-جامعة المنصورة. مصر. ع ص230.

ياسين، بسام طه. 2001. أساسيات فسيولوجيا النيات. كلية العلوم. جامعة قطر.ع ص 634.

https://en.wikipedia.org/wiki/Reactive_oxygen_species

Sharma, P., A.B. Jha, R.S.Dubeyand M. Pessarakli. 2012. Reactive Oxygen Species, Oxidative Damage and Antioxidative Defense Mechanism in Plants under Stressful Conditions. Hindawi Publishing Corporation, J.of Botany. Volume 2012, Article ID 217037, 26 pages doi:10.1155/2012/217037.