**إجهادات أخري**

**Other stesses**

**إجهاد الضوء**

**Light stress**

الضوء عامل بيئي مهم لحياة النبات ويؤثر على جميع مراحل تكشف النبات. قد يكون الضوء عاملاً مجهداً للنبات وينشأ إجهاد الضوء إما نتيجة نقص الإضاءة (إجهاد نقص الإضاءة) **(Deficit light stress)** ويسمى كذلك (إجهاد الظل) **(Shade stress)** أو نتيجة زيادة الإضاءة (إجهاد زيادة الضوء) **(Excess light stress)**.

**إجهاد نقص الإضاءة (إجهاد الظل)**

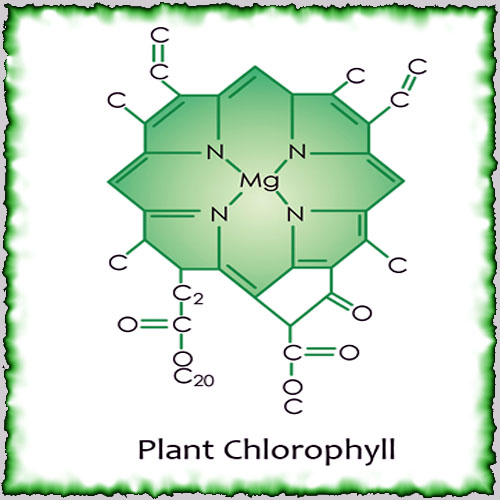
الضوء مهم لنمو جميع الكائنات ذاتية التغذية **(Autotrophic)** لأنه مصدر الطاقة والبناء الضوئي. تقسّم النباتات بيئياً حسب إحتياجها النسبي للضوء إلى:

* نباتات محبة للضوء **(Heliophytes)** وهي النباتات التي تنمو بشكل أفضل في ضوء الشمس الكامل.
* نباتات غير محبة للضوء **(Sciophytes) (نباتات الظل)** **(Shade plants)** وهي نباتات تنمو بشكل أفضل في الضوء الخفيف **(الخافت)**.

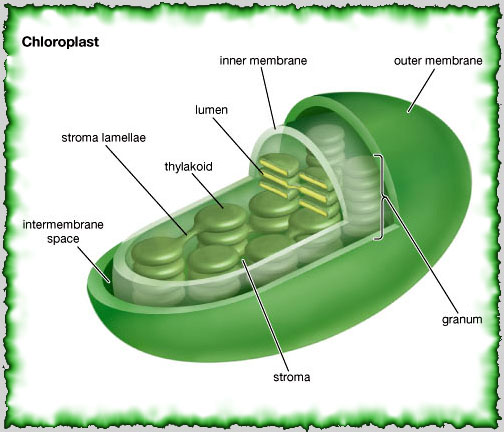
وتسمى النباتات التي تستوطن الظل ولا توجد في الأماكن المفتوحة للشمس نباتات الظل الإجبارية **(Obligate shade)**. يؤثر الضوء بشكل مباشر على البناء الضوئي ولا توجد محصلة إيجابية للبناء الضوئي عند شدة الإضاءة مساوية أو أقل من النقطة الحرجة للضوء، يكون هناك محصلة إيجابية للبناء الضوئي إذا زادت شدة الإضاءة عن النقطة الحرجة للضوء وإذا نقصت كذلك يصبح معدّل التنفس أعلى من معدّل البناء الضوئي وتصبح محصلة البناء الضوئي بالسالب. يتعرض النبات للمجاعة عند إستمرار وجوده في شدة إضاءة أقل من النقطة الحرجة للضوء لفترة زمنية طويلة. تختلف النقطة الحرجة للضوء باختلاف النوع النباتي ولكنها أقل من **(2%)** من أقصى ضوء شمس.

**ومن أهم صفات نباتات الظل في البناء الضوئي ما يلي:**

* يصل البناء الضوئي فيها للتشبع عند شدة إضاءة منخفضة نحو **(5%)** من الشمس الكامل.
* إنخفاض النقطة الحرجة للضوء مقارنة بنباتات الشمس.
* معدَّل البناء الضوئي منخفض عند شدة الإضاءة المرتفعة مقارنة بنباتات الشمس.
* البناء الضوئي مرتفع عند شدة الإضاءة المنخفضة مقارنة بنباتات الشمس.
* إنخفاض التنفس وهذا يساعد على أن تكون محصلة البناء الضوئي إيجابية عند شدة الإضاءة المنخفضة.
* أوراق نباتات ذوات الفلقتين منها أطول وأقل سمكاً من أوراق الشمس.
* تزداد فيها كمية الكلوروفيل وخاصة كلوروفيل **(ب)**.

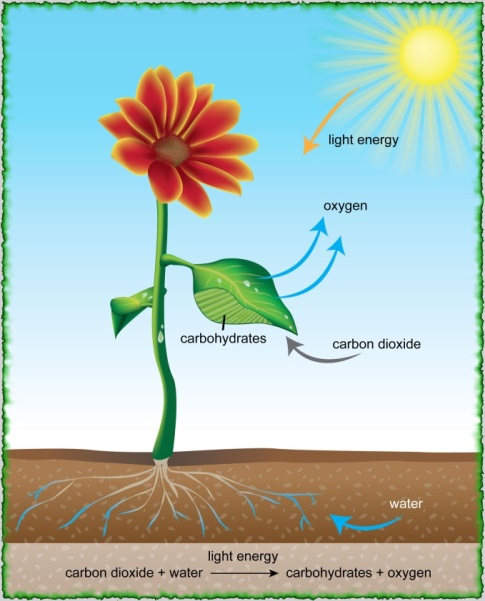


* زيادة عدد الثايلاكويدات في الجرانا في البلاستيدات الخضراء حيث يصل عددها إلى **(100)** في كل جرانا.
* نقص كمية البروتين وخاصة **(RUDP carboxylase)** في الحشوة **(الستروما)** في البلاستيدات الخضراء وبالتالي تستخدم هذه النباتات الطاقة أكثر في إنتاج المكونات اللازمة لحصد الضوء الخافت الساقط على الأوراق.



**إجهاد زيادة الضوء**

ينشأ إجهاد زيادة الضوء من زيادة كمية الضوء الساقطة عن طريق الأوراق على كمية الضوء المستخدمة في عملية البناء الضوئي، وهذا يرجع إلى سببين هما:

* زيادة كمية الضوء الساقطة على الأوراق
* نقص معدَّل البناء الضوئي عند كمية ثابتة من الضوء الساقطة كما يحدث عند تعرُّض النبات إلى إجهاد جفاف أو برد.

يزداد معدَّل إختزال ثاني أكسيد الكربون مع زيادة كمية الضوء الممتصة بواسطة الكلوروفيل إلى أن يصل إلى التشبع، وبعد ذلك لا تستطيع عملية التثبيت وإستهلاك جميع الضوء الممتص. من الممكن أن يسبب التعرُّض لفترة زمنية طويلة إلى ضوء قوي أو زيادة كمية الضوء الممتصة على كمية الضوء المستخدمة في البناء الضوئي تحطُّم ضوئي لأصباغ البناء الضوئي وتسمى العملية **(الأكسدة الضوئية)** **(Photooxidation)**. تعتمد هذه العملية على الضوء والأكسجين وهي عملية ثانوية يسبقها بفترة من الزمن تثبيط للبناء الضوئي ويسمى **(التثبيط الضوئي)** **(Photoinhibition)**، وهذا دليل على أن التثبيط الضوئي ليس نتيجة نقص أصباغ البناء الضوئي بل نتيجة أضرار تحدث لجهاز البناء الضوئي.

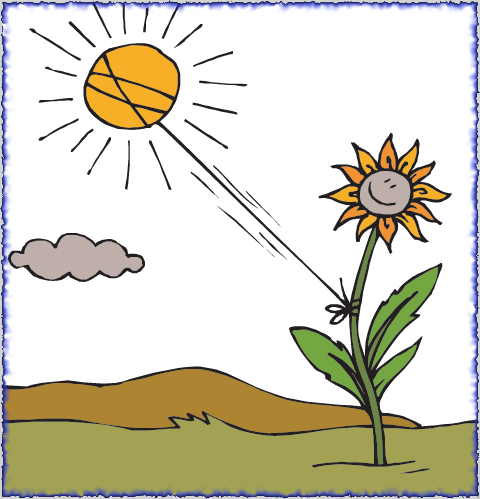


**التثبيط الضوئي والأكسدة الضوئية:**

يزداد معدل إختزال ثاني أكسيد الكربون في البناء الضوئي مع الزيادة في كمية الضوء الذي تمتصّه صبغيات البناء الضوئي، إلى أن تصل عملية الإختزال إلى درجة التشبُّع وبعدها لا تستهلك عملية التثبيت جميع الضوء الممتص. وإن التعرُّض إلى ضوء قوي لفترة زمنية طويلة أو عند زيادة كمية الضوء الممتص على كمية الضوء المستخدم في البناء الضوئي فإن ذلك يسبب نقص **(تثبيط)** للبناء الضوئي وتسمى عملية تثبيط ضوئي **(Photoinhibition)** ولا يرافق ذلك أي تغير في صبغيات البناء الضوئي. ويتبع التثبيط الضوئي بعد فترة من الزمن من التعرُّض لضوء مرتفع نقصاً في صبغيات البناء الضوئي وتسمى العملية أكسدة ضوئية **(Photooxidation)**. ولقد إستُخدِم عدَّة مصطلحات للتعبير عن تأثير الضوء الشديد على البناء الضوئي وصبغيات البناء الضوئي وهذه المصطلحات هي:



إن عمليتي التثبيط الضوئي والأكسدة الضوئية عمليتان منفصلتان وعملية التثبيط الضوئي تحدث أولاً وهذا دليل على أنها لا تحدث بسبب نقص في صبغيات البناء الضوئي، بل تحدث نتيجة أضرار تحدث لجهاز البناء الضوئي **( نقلاً عن Poules, 1984)**. ويحدث كذلك أثناء التثبيط الضوئي نقص في محتوى الأوراق من النشأ وقد يختفي منها تماماً **(نقلاً عن Bjorkman, 1981)**.

يتضرر جهاز البناء الضوئي عندما تكون كفاءة كل من إستهلاك الطاقة في البناء الضوئي والحماية الضوئية **(Photoprotection process)** غير كافيتان للتخلص من الطاقة الضوئية الممتصة فمثلاً كفاءة نباتات الظل في إستخدام الضوء في سلسلة نقل الإلكترونات في البناء الضوئي عند شدة إضاءة منخفضة مقارنة بنباتات الشمس والتي تستطيع في غياب أي إجهاد آخر تبديد ضوء الشمس الكامل عن طريق الإرتفاع في معدَّل نقل الإلكترونات في البناء الضوئي وكذلك عن طريق التبديد الحراري للطاقة الممتصة.

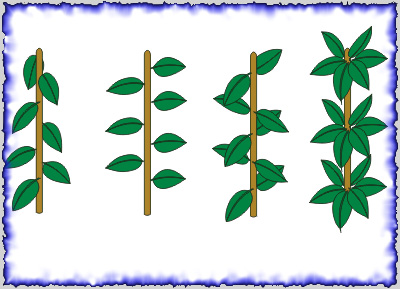
يحدث لنباتات الشمس الموجودة في شدة إضاءة منخفضة تثبيط ضوئي عندما تنقل إلى شدة إضاءة مناسبة لتشبيع البناء الضوئي. قد يرجع تثبيط زيادة الإضاءة للبناء الضوئي إلى تثبيطه للتفاعلات الكيميائية الضوئية. يسبب الضوء المرتفع تثبيط نشاط النظام الضوئي الثاني ويسبب كذلك أضراراً إلى النظام الضوئي الأول ولكن بدرجة أقل. لا يعتمد تثبيط نشاط النظام الضوئي الثاني على درجة الحرارة ولا على وجود الأكسجين في حين يعتمد تثبيط النظام الضوئي الأول على وجوده.

يبدو أن هناك عدداً من العوامل التي تزيد من إحتمال تعرُّض النبات إلى تثبيط درجة الحرارة المثلى وزيادة ضغط الأكسجين ( والذي من المحتمل أن يتسبب في تكوُّن صور الأكسجين النشيطة) **( نقلاً عن Bjorkmen, 1981)**.

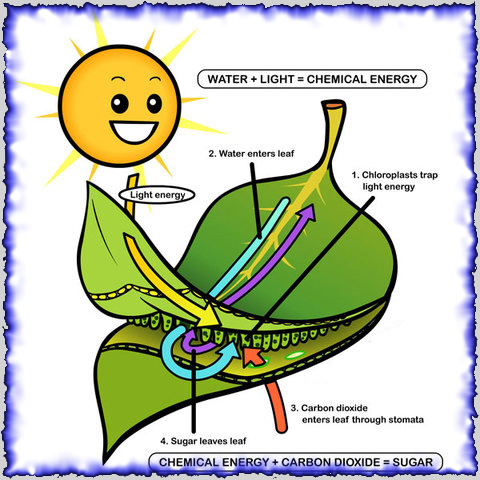
**مقاومة التثبيط الضوئي**

كما ذُكر سابقاً فإن التثبيط الضوئي سببه زيادة الطاقة الممتصة عن الطاقة المستخدمة في تفاعلات الإضاءة في البناء الضوئي مما يسبب أضراراً لأجهزة البناء الضوئي **( الأجهزة الضوئية الكيمياية )** **(Photochemical apparatus)**، ومن الطرق المستخدمة لمقاومة التثبيط الضوئي هو نقص الطاقة التي يمتصها الكلوروفيل والآليات المستخدمة لذلك هي:

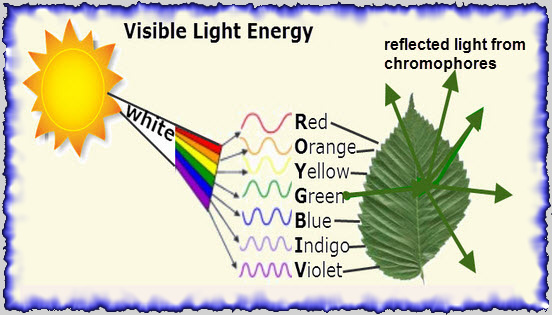
* التغير في وضع الأوراق بالنسبة للأشعة الساقطة فمثلاً تتحرك الورقة حالة زيادة الضوء الساقط وتأخذ وضعاً موازياً للأشعة الساقطة، ويقلل ذلك من الضوء الممتص.



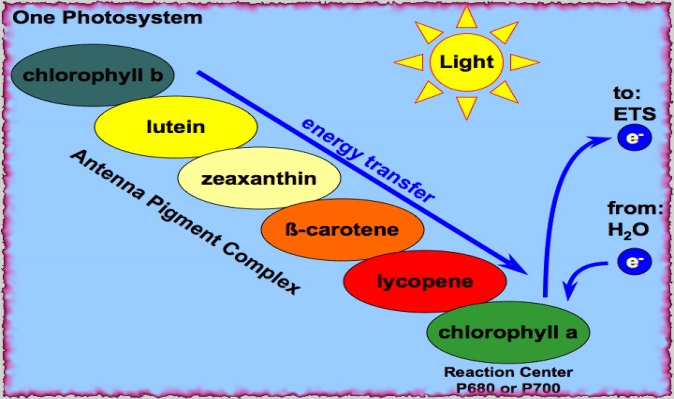
* نقص المساحة الكلية للبلاستيدات الخضراء المعرَّضة للضوء.

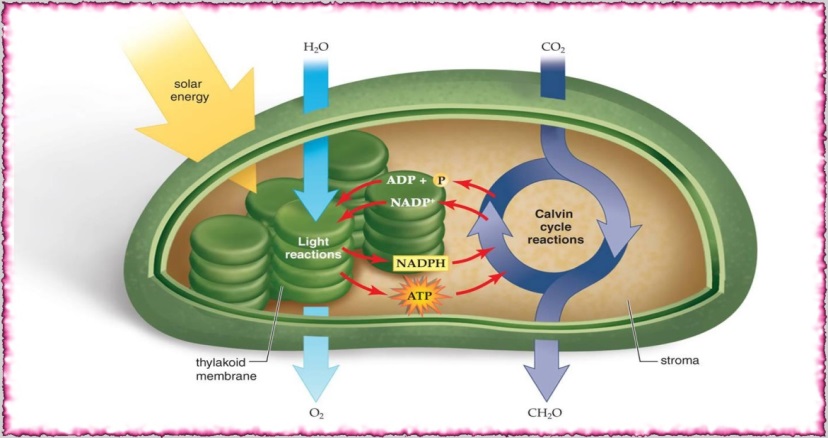


* زيادة إنعكاس الأشعة الساقطة من الورقة مثل وجود الأدمة الشمعية أو تراكم الأملاح على البشرة.



* إمتصاص الضوء الزائد بواسطة أصباغ أخرى غير الكلوروفيل **( نقلاً عن Demmig-Adams, 1992 و Bjorkman and Demmsy-Adams, 1995)**.

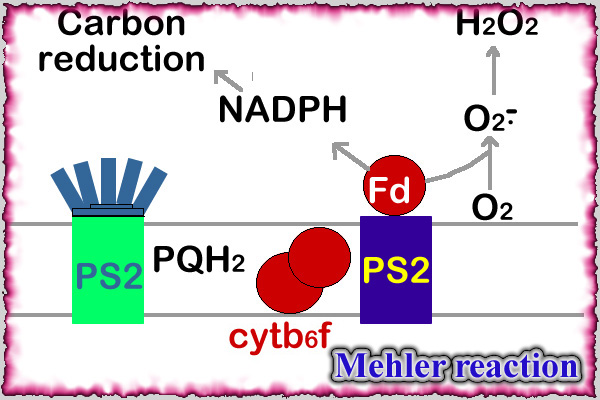


إن للبلاستيدات الخضراء دور مهم وحيوي في التخلُّص من الطاقة الممتصة حيث إن دورها هو إستخدام نواتج التفاعلات الضوئية **(ATP, NADPH)** في تثبيت ثاني أكسيد الكربون وتحويله إلى سكريات فيزداد معدَّل التثبيت مع زيادة شدَّة الإضاءة ولكن يكون ذلك في حدود معينة ومن تأقلمات جهاز البناء الضوئي لمقاومة الزيادة في شدَّة الإضاءة هو الزيادة في مستوى مركبات نقل الإلكترونات والزيادة في نشاط الإنزيمات المحفزة لتثبيت ثاني أكسيد الكربون **(والأكسجين )** وهو إنزيم **(Ribulosediphosphate carboxylase (RUDPase))** في النباتات ثلاثية الكربون وبالتالي فإن البلاستيدات الخضراء في نباتات الشمس متأقلمة لإستخدام الضوء الممتص في البناء الضوئي.

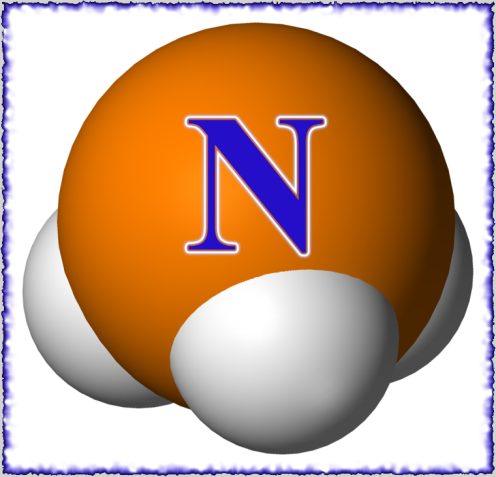
تستخدِم النباتات الحماية الضوئية **(Photoprotection)** في حالة زيادة الضوء الممتص على الضوء المستخدم في البناء الضوئي، وبالتالي تمنع تراكم طاقة التهيج الزائدة **(Excitation energy)** في الأجهزة الضوئية الكيميائية.

**ومن طرق الحماية الضوئية (Demmig-Adams, 1992 و Bjorkman and Demmsy-Adams, 1995):**

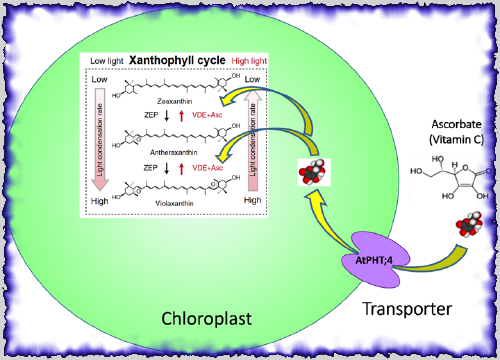
* إستخدام تفاعلات أخرى بالإضافة إلى تثبيت ثاني أكسيد الكربون، تساهم في إستمرار حركة الإلكترونات في تفاعلات الإضاءة في البناء الضوئي **(Photosynthetic electron flow)** مثل تثبيت الأكسجين في التنفس الضوئي، مثلاً عند تعرُّض نبات القطن إلى إجهاد الجفاف تزداد النسبة بين تثبيت الأكسجين إلى تثبيت ثاني أكسيد الكربون **(Oxygenation/ Carboxylation)**.
* إختزال الأكسجين بواسطة النظام الضوئي الأول في تفاعل مهلر **(Mehler reaction)** ، إن هذا التفاعل ينتج صورة من الأكسجين النشيطة إلا إنه مهم في تبديد الطاقة الممتصة عندما يرتبط مع نشاط إنزيم **(Ascorbate peroxidase)**.



* إختزال مركَّبات أخرى مثل النيتروجين والكبريت بواسطة مركبات نقل الإلكترونات في البناء الضوئي.



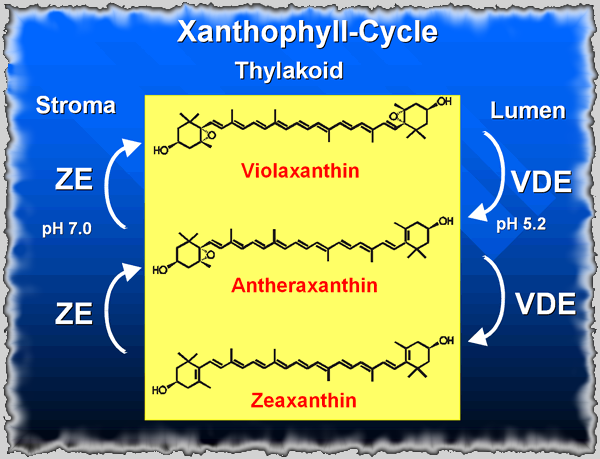
* التبديد الحراري للطاقة الزائدة في داخل النظام الكيميائي الضوئي عن طريق دورة الزانثوفيل **(Xanthophyll cycle)**، ولقد أوضحت بعض الدراسات أنه حتى النباتات المروية جيداً والتي يكون فيها معدَّل البناء الضوئي مرتفع فإن **(25%)** من الطاقة الممتصة تستخدم في البناء الضوئي وتستخدم **(19%)** في التنفس الضوئي **(أي أن 39% من الطاقة الممتصة تستخدم في تفاعلات نقل الإلكترونات في البناء الضوئي)**، **(5%)** تبدد حرارياً ولا يوجد في نباتات الشمس دليل على حدوث أضرار لأجهزة البناء الضوئي ولا نقص في فعالية البناء الضوئي مع أنها معرَّضة لضوء زائد، فالنباتات تمتص أكثر من ضعف الطاقة المستخدمة في نقل الإلكترونات في تفاعلات الإضاءة في البناء الضوئي.



* دورة الزانثوفيل والتي تعتمد على الضوء هي تحولات في ثلاث مركَّبات زانثوفيلية **(كاروتينيدية مؤكسدة)** وهي توجد في الأغشية الثايلوكويدية **(Thylakoid membrane)** في جميع النباتات الراقية والحزازيات وعدد من الطحالب. ومركبات دورة الزانثوفيل هي:

**Viloxanthin (Diepoxy – Zeaxanthin)**

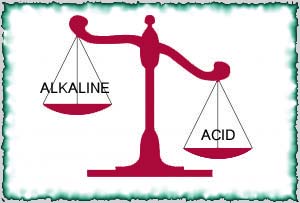
**Anttherxanthin (Monoepoxy – Zeaxanthin)**



وهذا الأخير هو **(Dihydroxy – β-carten)** وعندما يكون هناك زيادة في الطاقة الممتصة يحوَل **(Viloxanthin)** إلى **(Anttherxanthin)** ثم إلى **(Zeaxanthin)** والعملية هي **(De-epoxidation)** ويتراكم **(Zeaxanthin)** عند زيادة

شدة الإضاءة ويحدث العكس عند إزالة الزيادة في شدة الإضاءة. إن عملية تحويل **(Viloxanthin)** إلى **(Zeaxanthin)** تتطلب:

* رقم هيدروجيني منخفض **(وسط حامضي)** في فراغ الثايلوكويدات لأن نشاط الإنزيم المحفز للتفاعل وهو **(Violaxanthin de-epoxidase)** يحتاج لأقصى نشاطه إلى **(pH)** في حدود **(5)** ويحدث النقص في **(pH)** بفعل الضوء والذي يسبب ضخ البروتونات ، ويرتفع الـ **(pH)** عند نقص الضوء في فراغ الثايلوكويدات ويحول **(Zeaxanthin)** إلى **(Viloxanthin)**.

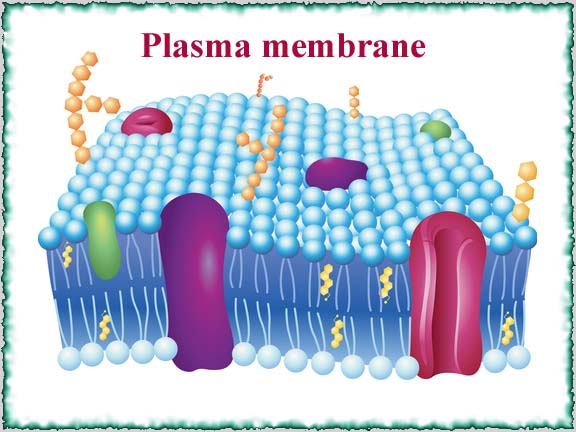


* إسكوربيت مختزل **(Reduced ascorbate)**.

ويتطلب تحويل **(Zeaxanthin)** إلى **(Viloxanthin)** أكسجين و **(NADPH)**. إن مركبات هذه الدورة قليلة في النباتات التي تتكون في شدة إضاءة منخفضة في حين أنه في النباتات التي تتكشف في شدة إضاءة عالية **(في الشمس)** فإن مركبات هذه الدورة تمثِّل أكثر من **(30%)** من المركبات الكاروتينيدية الموجودة في جهاز البناء الضوئي ويسبب الجفاف وعوامل مجهدة أخرى زيادة في محتوى النبات من مركبات هذه الدورة.

**تأثير الإجهادات على الأغشية**

إن الغشاء البلازمي والأغشية التي تحيط بالعضيات الخلوية مهمة جداً لحياة الخلية وأي ضرر يحدث لها تؤدي إلى أضرار بالخلية ، وقد تؤدي إلى موتها. الغشاء البلازمي مهم للتحكم في حركة المواد إلى داخل وخارج الخلية النباتية ويرى **(Levitt, 1980)** أن معظم الأضرار المباشرة التي تسببها الإجهادات البيئية للنبات يكون نتيجة حدوث أضرار للأغشية، وقد ذكر عدداً من الأضرار التي تسببها الإجهادات للأغشية وهي:



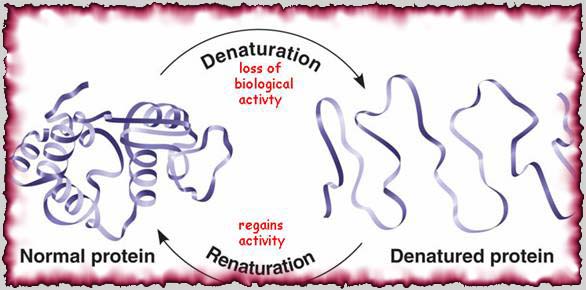
* تتكون ثقوب في عدّة مواضع في الغشاء وتمزق الغشاء **(membrane laceration)** نتيجة تمدد البلورات الثلجية التي تتكون داخل الخلية عند التعرُّض إلى إجهاد حرارة منخفضة تسبب تجمُّد الخلية.



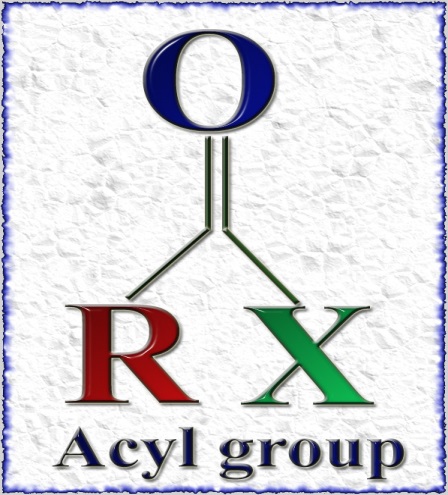
* تحوُّل الدهون في الغشاء من الحالة السائلة إلى الحالة الصلبة عند تعرُّص النبات إلى إجهاد برد ويفقد الغشاء نفاذيته الإختيارية وبالتالي فالنباتات غير الحساسة لإجهاد البرد يجب أن تحتوي على دهون ذات درجة إنصهار منخفضة.
* أكسدة الدهون غير المشبَّعة وذات نقطة الإنصهار المنخفضة إلى دهون مشبَّعة ذات نقطة إنصهار مرتفعة.
* فقد الغشاء لمقدرته على الإمتصاص النشط **(Active uptake)** نتيجة تأثير الإجهادات على بروتينات الغشاء،

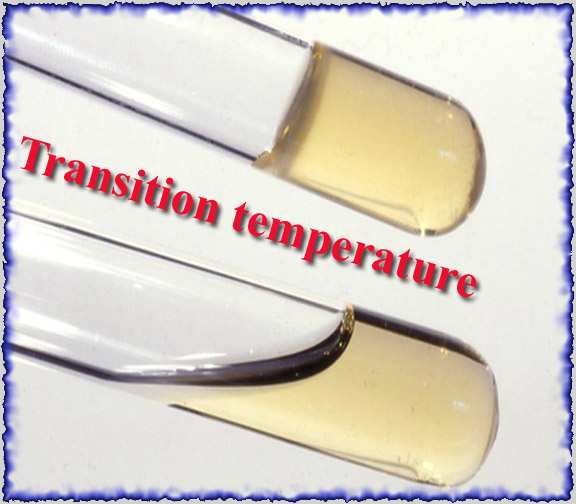
**ويوجد سببين لحدوث ذلك:**

* فقد البروتين في الغشاء لشكله الطبيعي **(Protein denaturation)** ومن الإجهادات التي تسبب ذلك البرودة والحرارة المرتفعة.
* فقد البروتين من الغشاء مثل ما يحدث عند تجفيف الخلية.



**كذلك ذكر (Hale and Orcutt, 1987) عدداً من العوامل التي تؤثر على وظيفة تركيب الأغشية وهي:**

* درجة الحرارة هي من بين أهم العوامل التي تؤثر على وظيفة وتركيب الأغشية فمثلاً هي تؤثر على سيولة الدهون **(Membrane fluidity)**، وتزداد سيولة الأغشية مع الإرتفاع في درجة الحرارة وتنقص مع نقصها، فمثلاً الدهون المفسفرة **(Phospholipid)** **(وهي من المكونات الرئيسية للأغشية)** حساسة جداً للتغير في درجة الحرارة ، تسبب الحرارة المنخفضة زيادة في إنتظام تركيب السلسلة الهيدروكربونية الأحماض الدهنية **(Fatty acyl group)** وتصبح الأغشية أكثر صلابة في حين تسبب الحرارة المرتفعة نقصاً في إنتظام تركيب سلاسل الأعماض الدهنية ويصير التركيب أكثر عشوائية مما ينتج عنه زيادة في سيولة الأغشية. ويعتمد تحوُّل الأغشية من الحالة السائلة إلى الأكثر صلابة **(حالة هلام )** **(Gel)** على درجة الحرارة وتسمى الحرارة اللازمة للتحول بحرارة التحوُّل **(Transition temperature)**، وتعتمد حرارة التحوُّل على نوع الدهون المكونة للغشاء وتعتمد كذلك على عدد الروابط المضاعفة الموجودة في السلسلة، فيسبب الزيادة في طول السلسلة ونقص الروابط المضاعفة إرتفاع في درجة الحرارة التي يتحول فيها الغشاء إلى الحالة الصلبة.



من إستجابة النبات إلى درجة الحرارة الباردة هو الزيادة في الأحماض الدهنية غير المشبَّعة وهذا يسبب زيادة في سيولة سلاسل الأحماض الدهنية في الدهون المفسفرة وبالتالي تحافظ على نشاطها عند درجة الحرارة المنخفضة ويبدو أن السبب في زيادة الأحماض الدهنية غير المشبّعة يرجع إلى الزيادة في نشاط الإنزيم المسؤول عن تكوُّن الروابط المضاعفة وهو **(Desaturase)** وهو موجود في الغشاء.

* تؤثر الكاتيونات أحادية وثنائية التكافؤ على سيولة الأغشية وخاصة الثنائية التكافؤ، وبالذات الكالسيوم فهو يتفاعل مع الشحنات السالبة أو الرؤوس الحمضية للدهون المفسفرة وهو يجعل الدهون المفسفرة في طبقتي الدهون في الغشاء أكثر صلابة، ومن أعراض نقص الكالسيوم هو فقد الغشاء لوحدته التركيبية وزيادة في التسرُّب منه.

