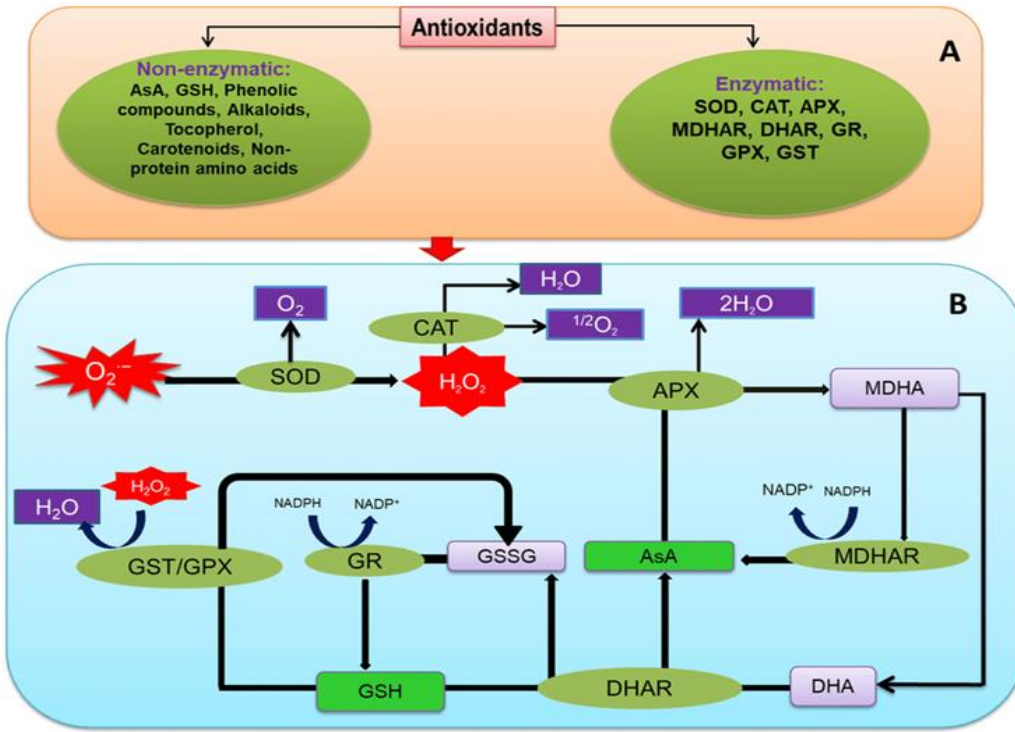


مضادات الاكسدة

Antioxidants



تأليف أ. د. باقر جلاب هادي الربيعي

كلية الزراعة – جامعة المثنى

الطبعة الاولى – 2021

هوية الكتاب

مضادات الاكسدة	عنوان المؤلف
أ . د . باقر جلاب هادي الربيعي (أ . د . باقر السماوي الربيعي)	المؤلف
كتاب علمي يتعرض الى امور جوهرية في مجال دور مضادات الاكسدة بشقيها الانزيمي وغير الانزيمي في الدفاع عن الخلية ما ينعكس على صحة المجتمع	التصنيف
978-9922-21-035-3	الترقيم الدولي ريدمك
410	عدد الصفحات
Baker.semawe@gmail.com	البريد الالكتروني للمؤلف
الاولى 2021	الطبعة
الاول	الجزء

حقوق النشر محفوظة للمؤلف . لا يجوز نشر أي جزء من هذا الكتاب أو اختزان مادته بطريقة الاسترجاع أو نقله على أي وجه أو بأي طريقة سواء أكانت اليكترونية أو ميكانيكية أو بالتصوير أو بالتسجيل أو بخلاف ذلك الا بموافقة المؤلف على هذا الكتاب ومقدماته .

الاهداء

الى المولود في بيت الله ..

والمستشهد في بيت الله ..

أخ الرسول (ص) ..

وزوج البتول (ع) ..

يعسوب الدين ..

وإمام المتقين ..

سيدي ومولاي ابا الحسنين الامام علي بن ابي طالب

عليه السلام ..

اهدي ثمرة جهدي المتواضع هذا ..

الفقير الى الله

أ . د . باقر جلاب هادي الربيعي

2021 – السماوة – جمهورية العراق

المقدمة

بفضل من الله ومنه وبركته أكملتُ كتابي العلمي الثالث هذا بين يديكم أحبتي ، وقد كلفني جهد سنوات متواصلة من البحث والتقصي عن المعلومة العلمية التي تنفع الناس . لقد دأب الكثير من ميسوري الحال على بناء مساجد الله التي ربما لا يدخلها سوى أفراد قلائل وهذا عمل يثاب عليه ، ولكن ارى برأيي المتواضع ان اكمال كتاب علمي ينفع عامة المسلمين هو أمر لا يقل أهمية عن بناء بيت من بيوت الله .

منذ اكتشاف العناصر النباتية الغذائية او العناصر النباتية الكيميائية **Phytochemicals** هذه العناصر منحتها الطبيعة الام للنبات لكي يدافع عن نفسه لان النبات يمتلك منظومة دفاع ذاتي معقدة ومتطورة وهو يحاكي أي ظرف طارئ يمر عليه ، فعند حصول اجهاد بيئي معين كاجهاد الجفاف مثلا يتصرف النبات تصرفا يختلف عن اجهاد المعادن الثقيلة ، رغم ان الية المقاومة ربما تختلف في بعض المسارات . وتعتبر مضادات الاكسدة **Antioxidant** من أقوى وامضى أسلحة النبات في مقاومة الاجهادات المختلفة لانها تنقذ الكائن الحي من خطر الجذور الحرة **ROS** الفتاكة التي تهاجم الخلايا وتفتك بها ، ففي الانسان قد تعترض الجذور الحرة الكوليسترول الذي هو مادة اساسية للجسم ، فتسلب الجذور الحرة احدى اليكتروناته وتؤدي بالتالي الى خرابه وعندها يصبح الكوليسترول ضاراً ويلتصق بجدار الشرايين مسبباً تصلبها وانسدادها ما يؤدي الى امراض القلب و تصلب الشرايين الشائعة واهمها واطورها السكتة القلبية **MI** والدماعية **Stoke** ومرض الخرف (الزهايمر) وقد تسبب ايضاً فقدان الذاكرة عند الانسان ، وهنا يأتي دور مضادات الاكسدة التي تقف سداً حائلاً بين الجذور الحرة وخلايا الكائن الحي ، والنبات ليس

ببعيد عن تأثيرات الجذور الحرة المدمرة . ان الجذور الحرة هي ذرات الاوكسجين التي فقدت احدى الاليكترونات لديها طبيعيا او نتيجة الاجهادات المختلفة وهذا ما جعلها غير مستقرة ومخرّبة ، لذا فهي في أثناء سعيها للاستقرار تسرق أي اليكترون من خلايا الكائن الحي التي تعترض طريقها وحينما تستطيع التخريب والتدمير لانها تخرب الاغشية الخلوية مفتاح حياة الخلايا الحية . ان مضادات الاكسدة اضافة الى عملها في ابطال مفعول الـ ROS فهي تستطيع ان تنظم عمل الهورمونات النباتية والانزيمات وتفعّل عمليات الايض اضافة الى ازالة التأثير السمي من العناصر الملوثة وامور اخرى عديدة .

إن إكمال ديوان شعر ربما لا يكلفني أكثر من ثلاثة اشهر على ابعد احتمال ، بينما تأليف كتاب علمي قد يستنزف مني جهد ثلاث سنوات على أقل تقدير ، لان الحياة علمتني الحفر على صخر الصبر . البحث العلمي برأيي هو الغوص في تحليل الظواهر وتفسيرها بشكل علمي ومقنع للمتلقي ، بينما الشعر هو فيض تلقائي لحظة معاناة الشاعر لقضية ما يجسدها بنصوص تدهش المقابل .. فذلك هو الشعر لانه فن الدهشة .

ان النباتات غنية بمضادات الاكسدة الانزيمية وغير الانزيمية وبذا فهي تساعد جسم الانسان في تقوية جهاز المناعة والتقليل من التأثيرات السلبية للجذور الحرة ودفع وابطال العديد من المواد المسرطنة ، فقد وجدت مركبات كيميائية في العنب لها القدرة على محاربة الخلايا السرطانية وتدميرها ، اضافة الى مادة اخرى هي Lemonene موجودة في البرتقال اثبتت الابحاث العلمية انها تقضي على سرطان الثدي . ان مضادات الاكسدة الانزيمية مثل SOD و CAT و POX و PPO و APX و MDHAR و DHAR و GR و GPX و GST و TRX و PRX كلها تعمل

بالتنسيق مع مضادات الاكسدة غير الانزيمية مثل فيتامين C (AsA) و GSH والـ Tocopherol والمركبات الفينولية والفلافونات والقلويدات من اجل تثبيط الزيادة في ROS .

تضمن الكتاب من فضل الله اربعة فصول :

1 – الاول – ويتعلق بأماكن انتاج مضادات الاكسدة في الخلية النباتية

2 – الثاني – وهو مختص بمضادات الاكسدة الانزيمية حصراً .

3 – الثالث – وهو يختص بمضادات الاكسدة غير الانزيمية حصراً

4 – الرابع - ويختص بالعوامل التي تساعد على انتاج الـ ROS .

ختاماً .. أدعو الله مخلصاً أن يكون كتابي هذا اضافة علمية قيمة الى المكتبة العربية وعون وسند لزملاء المهنة الاساتذة الافاضل وطلاب الدراسات العليا والاولية في مختلف مشارب المعرفة ..

وفقكم الله وسدد خطاكم

الفقير الى الله

أ . د . باقر جلاب هادي الربيعي

العراق – السماوة - 2021

قائمة المحتويات

الصفحة	الموضوع	ت
1	العنوان	
2	هوية الكتاب	
3	الاهداء	
4	المقدمة	
7	قائمة المحتويات	
9	المختصرات	
19	الفصل الاول – أماكن انتاج مضادات الاكسدة	1
20	المقدمة	1- 1
24	البلاستيدات الخضراء	2 – 1
26	الميتوكوندريا	3 - 1
28	الشبكة الاندوبلازمية ER	4 - 1
30	Peroxisomes	5 - 1
31	الاعشية البلازمية	6 – 1
33	جدار الخلية	7 - 1
35	الفصل الثاني – مضادات الاكسدة الانزيمية	2
36	المقدمة	1 – 2
50	الكاتاليز CAT	2 – 2
62	الاسكورات بيروكسيداز APX	3 - 2
71	Guaiacol Peroxidase (Glutathion Peroxidase) (GPX)	4 – 2
74	Glutathion Reductase (GR)	5 - 2
86	Super Oxide Desmutase (SOD)	6 – 2
96	Monodehydro Ascorbate Reductase (MDHAR)	7 - 2
99	Dehydro Ascorbate (DHA)	8 - 2
101	Ascorbate Glutathion Cycle (AGC)	9 - 2
107	Glutathion-S-transferase (G-S-T)	10 – 2
110	الفصل الثالث – مضادات الاكسدة غير الانزيمية	3

الصفحة	الموضوع	ت
111	فيتامين C Ascorbic Acid	1 - 3
126	Glutathion (Glu)	2 - 3
136	Tocopherol	3 - 3
144	Carotenoides (Car)	4 - 3
151	المركبات الفينولية Phenolic Compounds	5 - 3
158	حامض الساليسيليك Salicylic Acid (SA)	6 - 3
188	البرولين Proline (Pro)	7 - 3
196	البيتان Betaine (Bet)	8 - 3
202	الاحماض الامينية	9 - 3
210	السكريات	10 - 3
222	علاقة الميلاتونين بمضادات الاكسدة	11 - 3
243	علاقة الهرمونات النباتية بمضادات الاكسدة	12 - 3
254	الفصل الرابع – العوامل التي تساعد على انتاج الـ ROS	4
255	اجهاد المعادن الثقيلة	1 - 4
287	اجهاد الجفاف	2 - 4
321	اجهاد الملوحة	3 - 4
341	اجهاد درجات الحرارة المنخفضة	4 - 4
353	اجهاد الاشعة فوق البنفسجية UV-Radiation	5 - 4
365	المصادر	
366	المصادر العربية	
370	المصادر الاجنبية	

Abbreviations المختصرات

- AA - Reduced ascorbate**
- AAS - Atomic absorption spectrophotometer**
- ABA - Absciscic acid**
- ABC - ATP-binding cassettes**
- AEGs—Advanced glycation end products**
- AO—Aldehyde oxidase**
- AOX—NADPH oxidase-like alternative oxidase**
- APOX , (APX) , (ASCPx) - Ascorbate peroxidase**
- AsA–GSH - Ascorbate–glutathione cycle**
- AsA - ascorbate;**
- ATP - Adenosine-5'-triphosphate;**
- ATSDR - Agency for Toxic Substances and Disease Registry**
- Cys - cysteine;**
- CySS - cystine, cysteine-disulphide**
- CA - Carbonic anhydrase;**
- CDF - Cation diffusion facilitator**

CAT - Catalase

**CCCP - Carbonyl cyanide m-
Chlorophenylhydrazone**

CAA - Clean Air Act

CEC - Cation exchange capacity

Chl a - Chlorophyll a

Chl b - Chlorophyll b

Cu/Zn-SOD - Copper/zinc superoxide dismutase

Cys—Cysteine

DTP—Dual transgenic plants

DHA - dehydroascorbate or Oxidized Ascorbate

DHAR - dehydroascorbate reductase

DAS - Day After Sowing

DNA - Deoxyribonucleic acid

**EGSSG/2 GSH - half-cell reduction potential of
the glutathione disulphide-glutathione redox
couple;**

EL—Electrolyte leakage

ET—Ethylene

EDTA - Ethylenediamine tetraacetic acid

Eh - Redox potential

Fm - Maximal chlorophyll fluorescence

Fo - Initial chlorophyll fluorescence

EPR - Electron paramagnetic resonance

ETC - Electron transport chain

Fv - Variable chlorophyll fluorescence

Fv / Fm - Maximal photochemical efficiency

' $\square \Delta F / F_m$ ' - Quantum yield of electron flow throughout photosystem II

GB - Glycine betaine

GOX—Glycolate oxidase

GPOX , (POD) - Guaiacol Peroxidase

GPX - glutathione peroxidase

GR - Glutathione reductase

GSH - (Glu) Glutathione or Reduced glutathione

GSSG - Glutathione disulphide(Oxidized glutathione)

GST - Glutathione-S-transferase

GSNO—S-nitrosoglutathione

GSH—Reduced glutathione

HT—High temperature

H₂O₂—Hydrogen peroxide

H₂S—Hydrogen sulfide

hGSH - homoglutathio

hGSSG - homoglutathione disulphide

HSP - heat shock protein

HO₂—Hydroperoxyl radical

HOBr—Hypobromous acid

HOCl—Hypochlorous acid

HOI—Hypoiodous acid

HO· - Hydroxyl radical

IAA - Indole-3-acetic acid

ICP-MS - Inductively coupled plasma-mass spectrometry

ICP-AES Inductively coupled plasma atomic emission spectrometry

JA — Jasmonic acid

LHC - Light harvesting complex

LP - Lipid peroxidation

**LMWOA - Low Molecular
Weight Organic**

LOX—Lipoxygenases

LT—Low temperature

MAPK - Mitogen-activated protein kinase

MBP - Myelin basic protein

MCs - Metallothionins

MDHAR - Monodehydroascorbate reductase

MDA—Malondialdehyde

Met - methionine

MG—Methylglyoxal

**Mn/Zn-SOD - Manganese/zinc superoxide
dismutase**

MSR - methionine sulfoxide reductase

**NADPH - Nicotinamide adenine dinucleotide
phosphate**

NaHS—Sodium hydrosulfide

NO—Nitric oxide

NR - Nitrate Reductase

NSCCs - Non selective cation channels

OAS - O-Acetyl serine

OEC—Oxygen-evolving complex

OH - Hydroxyl radical

O^{2-} - Superoxide anion radical

$^1O_2$ —Singlet oxygen

$^3O_2$ —Triplet oxygen;

ONOO—Peroxynitrite

PA—Polyamines

PAGE - Polyacrylamide gel electrophoresis

PCD—Programmed cell death

PCR - Photosynthetic carbon reduction

PCS - Phytochelatin synthetase

PCs—Phytochelatin

PEG—Polyethylene glycol

PEP - Phosphoenol pyruvate

3-PGA - 3-Phospho-glycric acid

PGPB - plant growth promoting bacteria

PGRs - Plant growth regulators

**PIMT - protein L-isoaspartyl
Methyltransferase**

PhOH—Phenolic compounds

PhO —Phenoxy radical

PO⁻⁴ or PO₄⁻ Phosphate

PPO—Polyphenol oxidase

pQ—Photochemical quenching

PS I—Photosystem I

PS II—Photosystem II

**PSII-LHC—Photosystem II—light harvesting
complex**

PSII RC—Photosystem II—reaction center

PTM—Post-translational modification

PS - Photosystem

POD/POX—Peroxidase

PRXs—Peroxiredoxins

PRX - thiol peroxidase

Q - Quinone

qN - Non photochemical fluorescence quenching

qP - Photochemical fluorescence quenching

QA—Quinone

RCS—Reactive Carbonyl Species

RC - Reaction centre

RH—Hydrocarbon

RNS—Reactive Nitrogen Species

ROI—Reactive oxygen intermediates

ROS—Reactive oxygen species

RSS—Reactive sulfur species

RNA - Ribonucleic acid

RO_—Alkoxy radical;

RO —Excited carbonyls

ROOH—Hydroperoxides

ROO_—Peroxyl radical

**Rubisco - Ribulose-1,5-bisphosphate
carboxylase/oxygenase**

RuBP - Ribulose-1,5-bisphosphate

RWC—Relative water content

SA—Salicylic acid

SAM - S-adenosyl methionine

SAT - Serine acetyltransferase

SQ_□—Semiquinone

SDWA - Safe Drinking Water Act

SOD - Superoxide dismutase

–SOH —Sulfenic acid

**TBARS—Thiobarbituric acid reactive
substances –SH—Thiolate(Thiobarbituric acid)**

TRXs—Thioredoxins

TRX - thioredoxin

TTL - tetratricopeptide thioredoxin-like.

TF - Transfer factor

TSCA - Toxic Substances Control Act

UO—Urate oxidase

WAT - Weeks After Transplanting

WHO - World Health Organization

WL —Waterlogging

WT—Wild-type

XOD—Xanthine oxidase.

1 – الفصل

الاول -

اماكن انتاج

مضادات

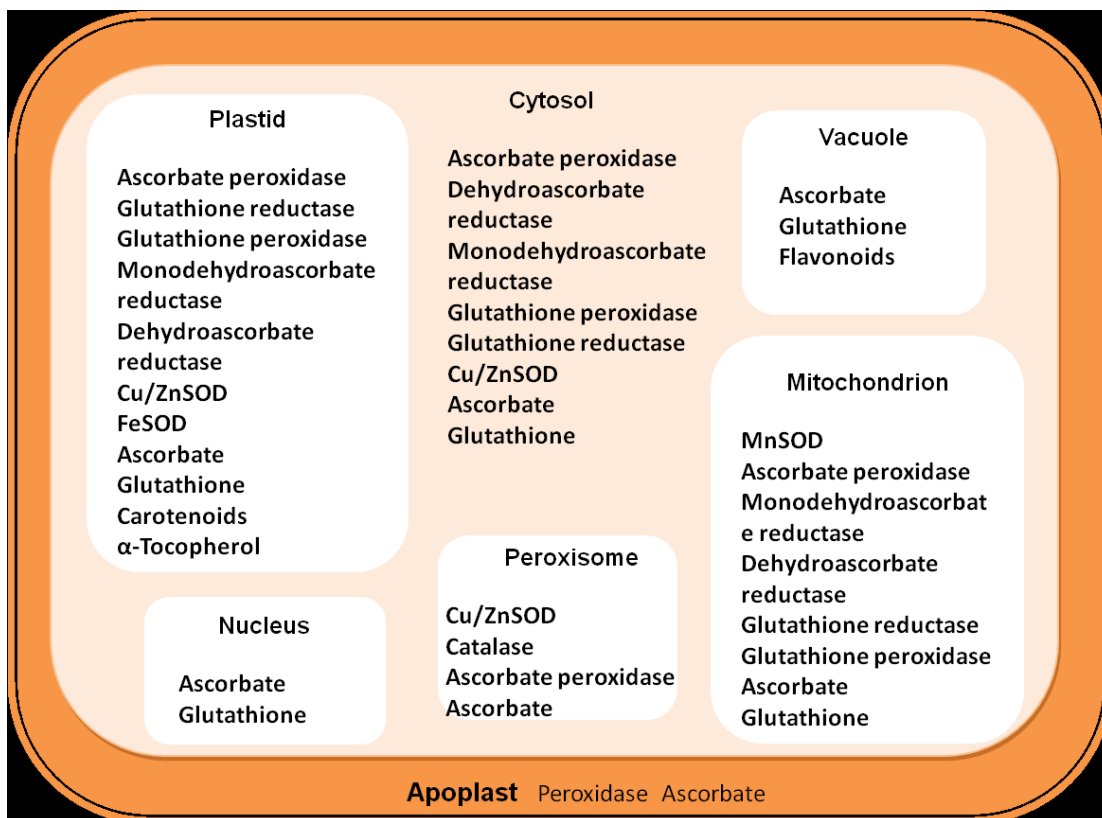
الأكسدة

1 – أماكن إنتاج مضادات الاكسدة

1 – 1 - المقدمة

يملك النبات نظام دفاعي من مضادات الاكسدة الانزيمية و غير الانزيمية لكس الـ ROS في خلايا النبات ، ان انتاج الـ ROS و منظومة كنسها والتخلص منها يتواجدان في مختلف العضيات مثل البلاستيدات الخضراء والميتوكوندريا والـ peroxisomes ، مسارات كنس الـ ROS من مختلف مكونات الخلية هو متساوي او يجري على نسق منتظم و تحت الظروف الطبيعية ، الايض الحيوي للاوكسجين يتولد او يتواجد generated في مستوى منخفض وعندها فان هناك نوع من التوازن بين انتاج واضرار الـ ROS . ان التوازن بين انتاج الـ ROS و quenching of ROS ربما يضطرب من خلال عدد من العوامل البيئية التي تسبب اجهادا للنبات مما يؤدي الى زيادة سريعة في مستويات الـ ROS الخلوية والتي تحفر او تستحث الضرر التأكسدي للدهون والبروتينات والاحماض النووية ، ولغرض تجنب الضرر التأكسدي فان النباتات الراقية ترفع من مستويات دفاعات مضادات الاكسدة الداخلية ، ان مكونات منظومة مضادات الاكسدة المدافعة عن النبات ترتبط مع كنس الـ ROS ، و هناك الكثير من عضيات الخلية التي بإمكانها ان تنتج عدد كبير ومتنوع من مضادات الاكسدة وكالتالي :

ويوضح الشكل التالي المصادر الرئيسية لانتاج مضادات الاكسدة .

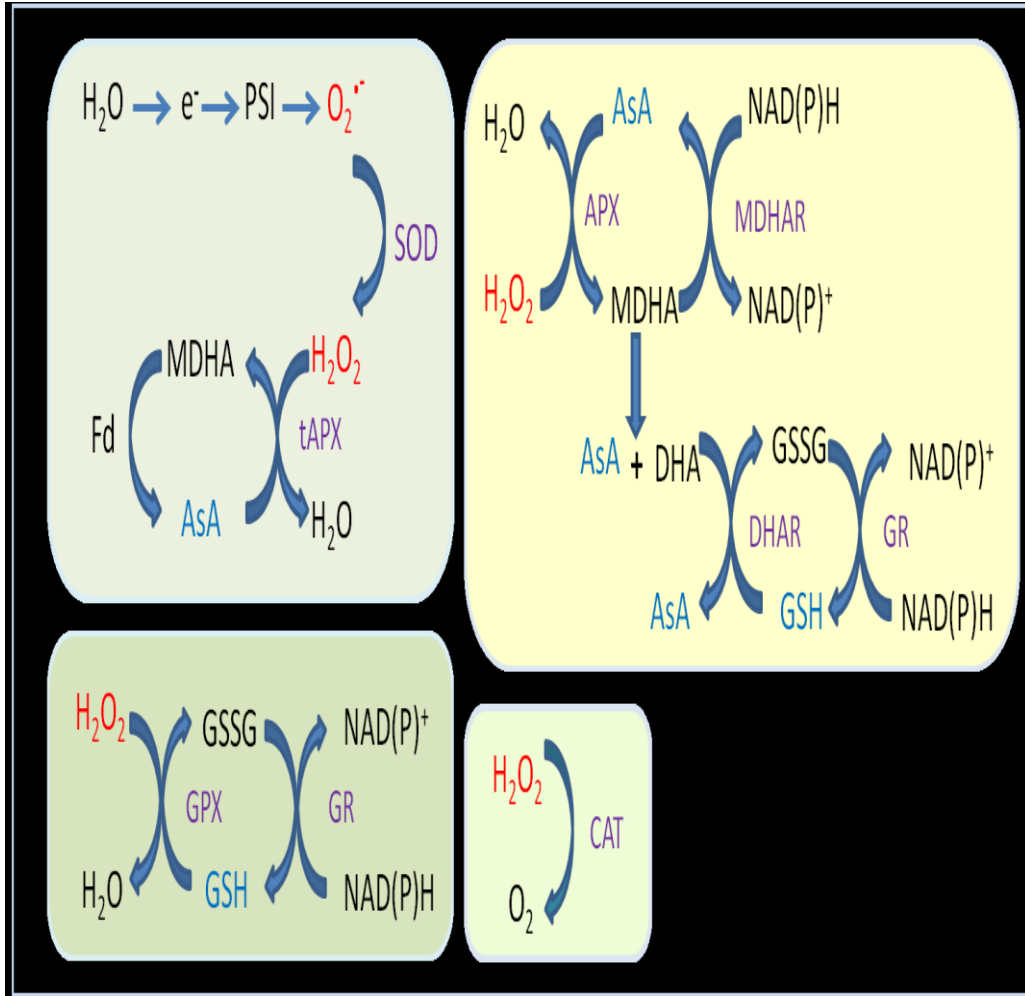


شكل - 1 - يوضح المصادر الرئيسية لانتاج مضادات الاكسدة في

الخلية النباتية . عن : Racchi ، (2013) .

A

C



B

D

شكل - 2 - يوضح مسارات التخلص من بعض الـ ROS . عن :
Racchi ، (2013) .

شرح المخطط :

ان الـ SOD يحول $O_2^{\bullet-}$ الى H_2O_2 ومن ثم يتم التخلص منه بواسطة كل من الـ APX و الـ GPX و الـ CAT ، ويحتاج كل من الـ CAT والـ APX و الـ GPX الى AsA أو GSH لاعادة الدورة وتأخذ اليكترونات من عملية البناء الضوئي (A) ، أو من (B , C) $NAD(P)H$ كقوى مختزلة . الـ ROS أشير اليه باللون الحمر ، أنزيمات كنس الـ ROS أشير اليها باللون البنفسجي ، أما اللون الازرق فهو يخص مضادات الاكسدة ذات الالوزان الجزيئية المنخفضة . (انتهى شرح المخطط) .

المختصرات :

(A) Water–water cycle (Mehler reaction); (B) Glutathione peroxidase (GPX) cycle; (C) Ascorbate–glutathione cycle; (D) Catalase (CAT). Superoxide dismutase (SOD) , ascorbate peroxidases (APX), glutathione (GSH) , DHA, dehydroascorbate; DHAR, DHA reductase; Fd, ferredoxin; GR, glutathione reductase; GSSG, oxidized glutathione; MDHA, monodehydroascorbate; MDHAR, MDHA reductase; PSI, photosystem I; tAPX thylacoid bound APX

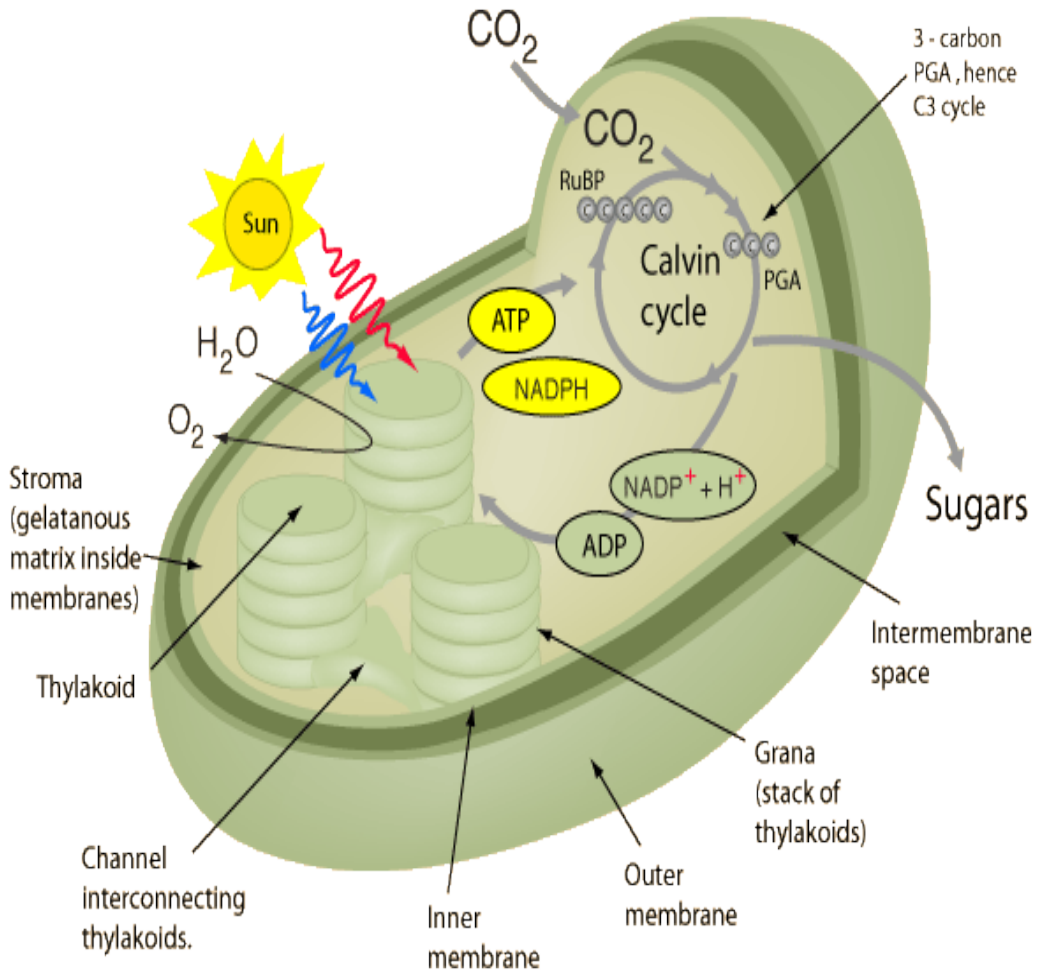
1 - 2 - البلاستيدات الخضراء .

وهي عبارة عن اجسام بروتوبلازمية ذات قابلية على الانقسام موجودة في الساييتوبلازم وتفصلها عنه اغشية مزدوجة والبلاستيدات صفة مميزة للخلايا النباتية حيث انها غير موجودة في الخلايا الحيوانية ، وتتركب البلاستيدة من غشاء مزدوج يحيط بالمحتويات الباقية المؤلفة من ارضية سائلة تسمى السدى Stroma توجد بها تراكيب حبيبية يطلق عليها الحبيبات Grana التي تتصل بها الصبغات والحبيبات مؤلفة من تراكيب غشائية معقدة مكونة اقراصا غشائية تسمى Thylakoids تكون منضدة فوق بعضها البعض وتمتد بين الحبيبات تراكيب غشائية مزدوجة بحيث تكون اتصالات بينها وتسمى هذه الاغشية ما بين الحبيبات . Intergrana lamella .

اهم وظائفها :-

القيام بعملية البناء الضوئي وهي اهم عملية في النبات ومن خلالها يتم انتاج الغذاء للنبات على شكل سكر الكلوكوز والعملية تحصل في البلاستيدات الخضراء .

الوظيفة :- وظيفتها الرئيسية هي القيام بعملية التركيب الضوئي

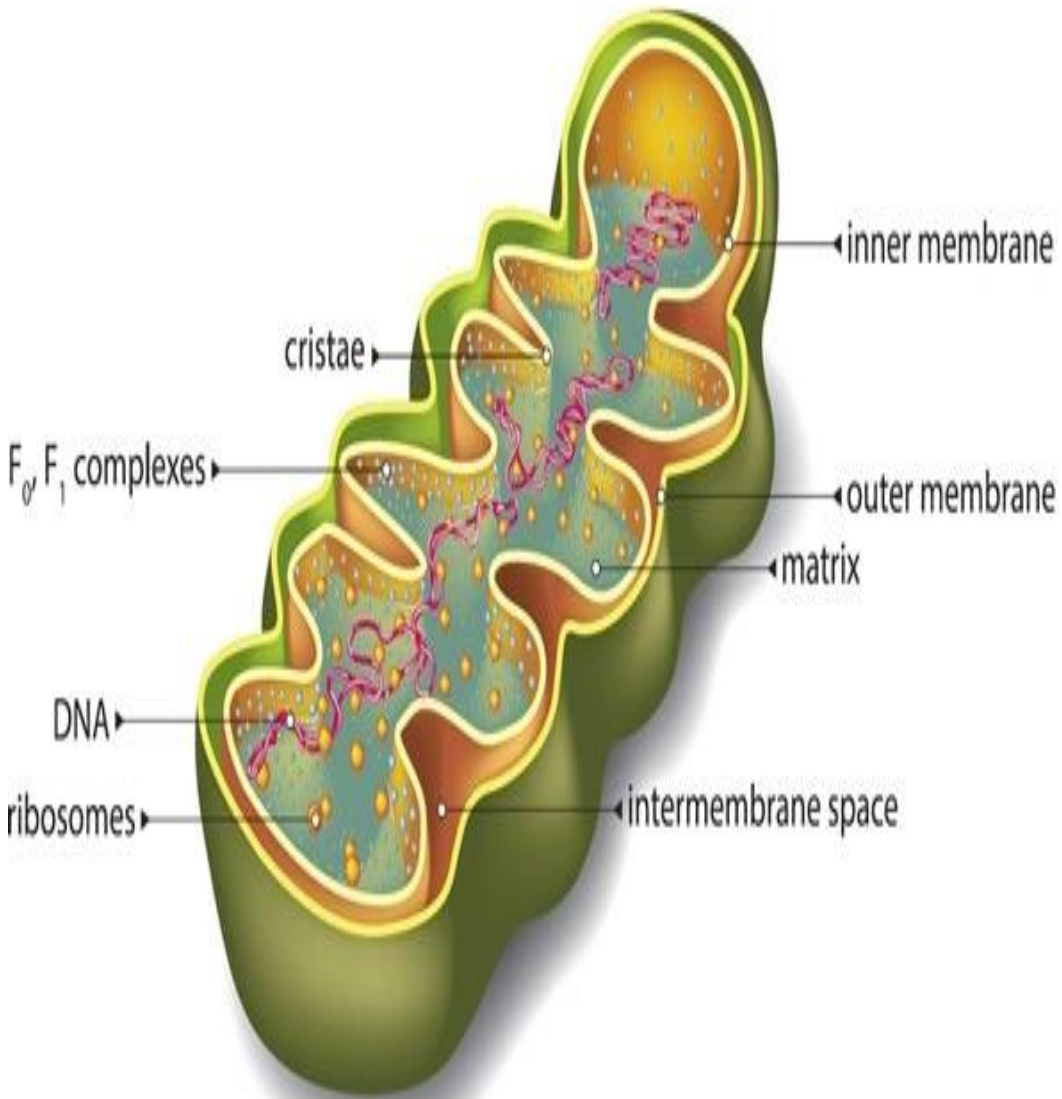


شكل - 3 - يوضح تشريح ووظيفة البلاستيدات الخضراء .

1 – 3 – المايتركوندرىا Mitocondria

تحاط المايتركوندرىا بغشاء خارجى ارق من الغشاء البلازمى يبلغ سمكه حوالى 7 نانومتر املس الطبيعة يتالف من البروتينات والدهون وتمثل البروتينات اكثر من 70 % من مكوناته بينما تمثل الدهون بانواعها كالدون المفسفرة والكوليسترول حوالى 25 – 30 % ، ان السطح الداخلى لغشاء المايتركوندرىا يحتوى على العديد من الانزيمات التنفسية مثل انزيمات Monoamine Oxidase و Cytochrome C Reductase و COA Ligase و Succinic Dehydrogenase وغيرها . يفصل الغشاء الخارجى للمايتركوندرىا عن غشائها الداخلى فسحة او فراغ يبلغ عرضه 6.5 نانومتر يسمى بالفراغ الخارجى Outer Space . اما الغشاء الداخلى فيتميز ببروتيناته العالية حوالى 85% تمثل نسبة كبيرة منها انزيمات ومواد مساعدة لسلسلة النقل الالىكترونى . يبلغ سمك الغشاء الداخلى حوالى 8 نانومتر ويتميز بانشاءاته المتميزة التى تولف ما يسمى بالاعراف Cristae التى تترتب بطرق مختلفة داخل الفراغ الداخلى للمايتركوندرىا Inner Space . يحتوى الغشاء الداخلى على عدد كبير من الانزيمات التنفسية والعوامل المساعدة مثل NADH dehydrogenase و Co-enzyme Q وسايتركروم b و C و C1 و a و a3 و Succinic dehydrogenase و Iron-Sulphur proteins و NAD^+ و FAD وتتركز هذه عادة على الاعراف الممتدة نحو الفراغ الداخلى . هذا اضافة الى وجود املاح لا عضوية عديدة ابرزها الكالسيوم والمغنيسيوم ، تحتوى حشوة المايتركوندرىا على معظم الانزيمات التنفسية المعروفة اضافة لايونات ونيوكليوتيدات وتراكيب بلورية وريبوسومات واحماض نووية رايبوزية .

MITOCHONDRIA



شكل - 4 - يوضح المايتركوندرىا .

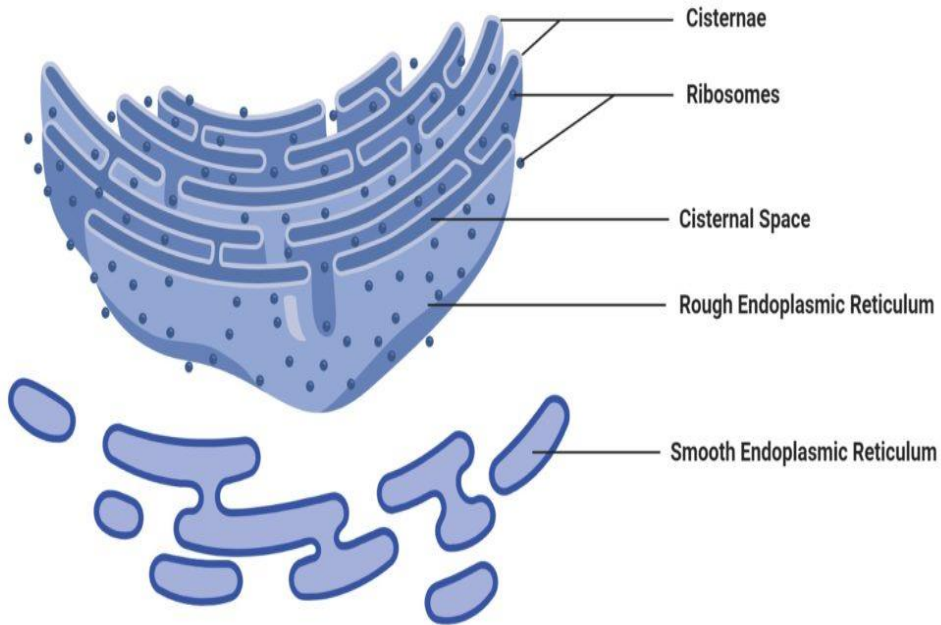
وظيفتها الأساسية هي انتاج اكبر كم ممكن من الطاقة على شكل ATP بسبب حصول دورتي كرب ودورة E . T . C فيها وتنتج (38) جزيئة من ATP .

1 - 4 - الشبكة الاندوبلازمية

هي الكتلة الحية الموجودة بين الغشاء البلازمي وبين النواة وهي شبكة ذات تركيب محدد يظهر كأنه أنابيب دقيقة والغشاء المحيط بأنابيب الشبكة الاندوبلازمية وانتفاخاتها له نفس بناء الغشاء البلازمي ، ونتيجة لتكوين النظام الشبكي هذا فإنه يتكون ما يشبه الحجرات الصغيرة أو الجيوب في الشبكة الاندوبلازمية وتعمل هذه الجيوب الصغيرة على منع المواد الأيضية المختلفة لنظام أضي معين في جيب ما من التداخل مع المواد الأخرى الأيضية في جيب آخر فلا تزيدها او تنقصها او تتفاعل معها او مع اية مادة وسطية أخرى ويختلف شكل الشبكة في الخلية من وقت لآخر تبعا لنشاطها الفسيولوجي ، وهي تكون إما :-

ا - الشبكة الاندوبلازمية الخشنة - حينما تحمل على جانبها السائتوبلازمي حبيبات عديدة متقاربة هي الرايبوسومات .

Endoplasmic Reticulum (ER)



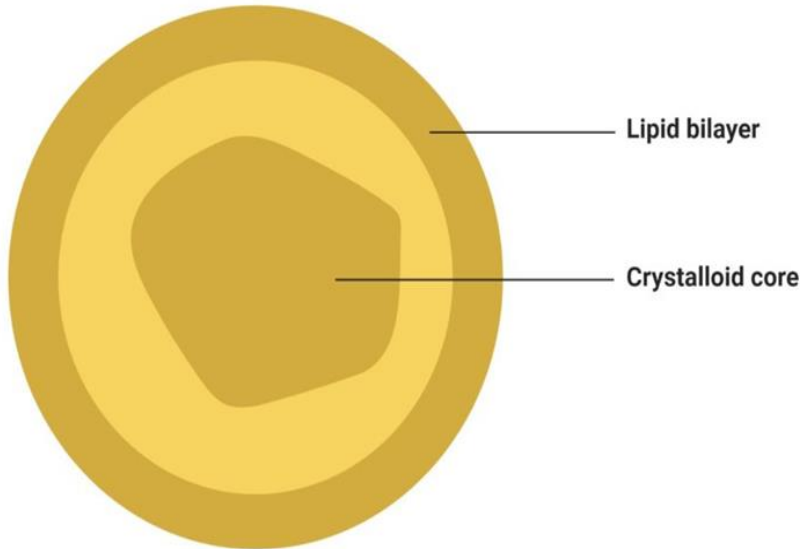
شكل - 5 - يوضح الشبكة الإندوبلازمية ER .

ب - الشبكة الإندوبلازمية الملساء - عند غياب الرايبوسومات التي لها دور أساسي في تخليق البروتين

1 - 5 - البيروكسيسومز

وهي عضيات كروية متخصصة لأغراض تفاعلات الأكسدة والتي توجد بشكل ملاصق للمايتوكوندريا والبلاستيدات الخضراء ، ومن أهم الانزيمات الموجودة في هذه العضيات انزيم كاتاليز Catalase الذي يشكل 40% من البروتين الاجمالي للبيروكسيسوم . وتشكل البيروكسيسومات بالاشتراك مع المايتوكوندريا مواقع رئيسية لاستهلاك الاوكسجين في الخلية حيث تقوم بتسهيل تكوين بيروكسيد الهيدروجين H_2O_2 ، والمركب H_2O_2 سام يقوم انزيم الكاتاليز بتحليله الى ماء واوكسجين . وبالتالي تتم عملية التخلص من سمية الـ H_2O_2 ، وهذه التفاعلات جزء من تفاعلات التنفس الضوئي .

Peroxisome



شكل - 6 - يوضح البيروكسيسومز .

1 - 6 - الأغشية البلازمية Plasma lemma

يطلق على الطبقة السطحية للبروتوبلازم والملاصقة للجدار الخلوي اسم الغشاء البلازمي أو غشاء الخلية وكثيرا ما يسمى البلازما لَمّا Plasma lemma وقد يسمى الوحدة الغشائية ، ويتكون الغشاء من أربعة طبقات وهي :-

- الطبقتين الخارجيتين في معظمها من البروتين

- الطبقتين الداخليتين في معظمها من الدهون

ويحتوي الغشاء البلازمي على الثقوب ، وهو مرن لدرجة تسمح بتغيير بناءه وحركته ، وإذا انقطع فإنه يلتئم ويستطيع أن يتبرعم أو أن يخرج طيات منه تكون ماثات تنفصل عنه

اما أهم مواصفات الغشاء فهي :-

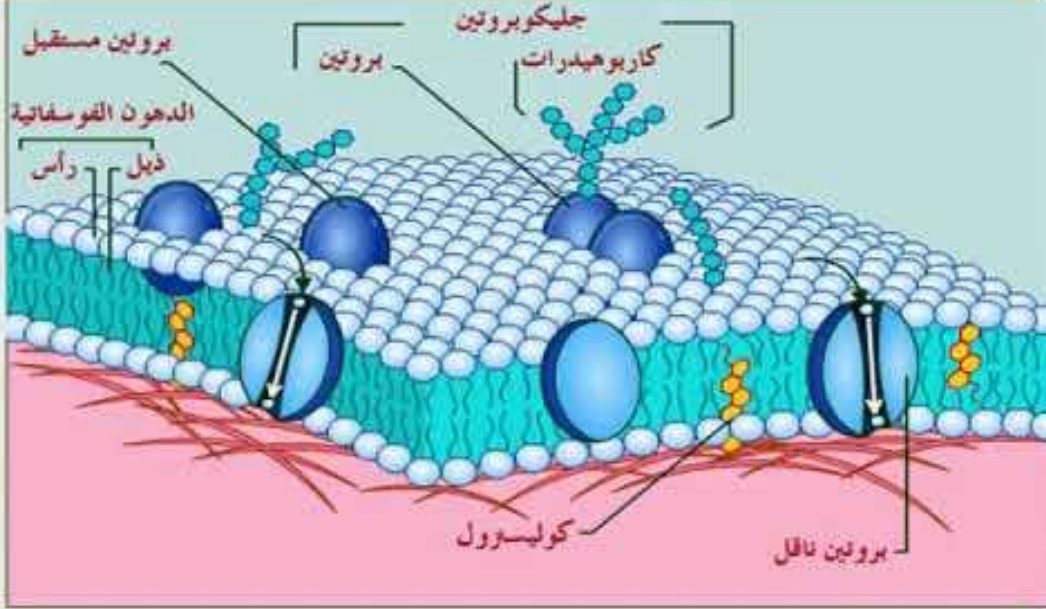
1 - ان التحليل الكيماوي للأغشية الخلوية يؤكد ان نسبة البروتينات الى الدهون كنسبة 1:1

2 - ان المواد الدهنية تخترق الأغشية الخلوية بصورة سهلة مقارنة مع المواد غير الدهنية ، ولقطر الأيون دور في عملية الاختراق .

3 - تحصل دورة سلسلة انتقال الأليكترونات ETC في طيات المايكوكوندريا بينما تحصل دورة كرب في الحشوة

4 - تحصل تفاعلات الضوء في اغشية البلاستيدات الخضراء بينما تحصل تفاعلات الظلام (اختزال CO_2) في الحشوة .

✖ يتكون الغشاء البلازمي من طبقتين من الفسفوليبيد و بروتين



شكل - 7- يوضح الغشاء البلازمي .

اهم وظائف الاغشية البلازمية :-

1 - لها نفاذية اختيارية حسب حاجة الخلية اي مسيطر عليها وهي عملية منتظمة .

2 - مرن يستطيع ان يتبرعم او ان ينفصل .

3 - بسبب احتواء الاغشية على العديد من الانزيمات وحاملات الايونات لذا تعتبر الاغشية مكانا لحدوث العديد من العمليات الحيوية كامتصاص ونقل الطاقة .

1 - 7 - جدار الخلية

يتكون جدار الخلية من ثلاث طبقات هي :-

ا - الصفيحة الخلوية

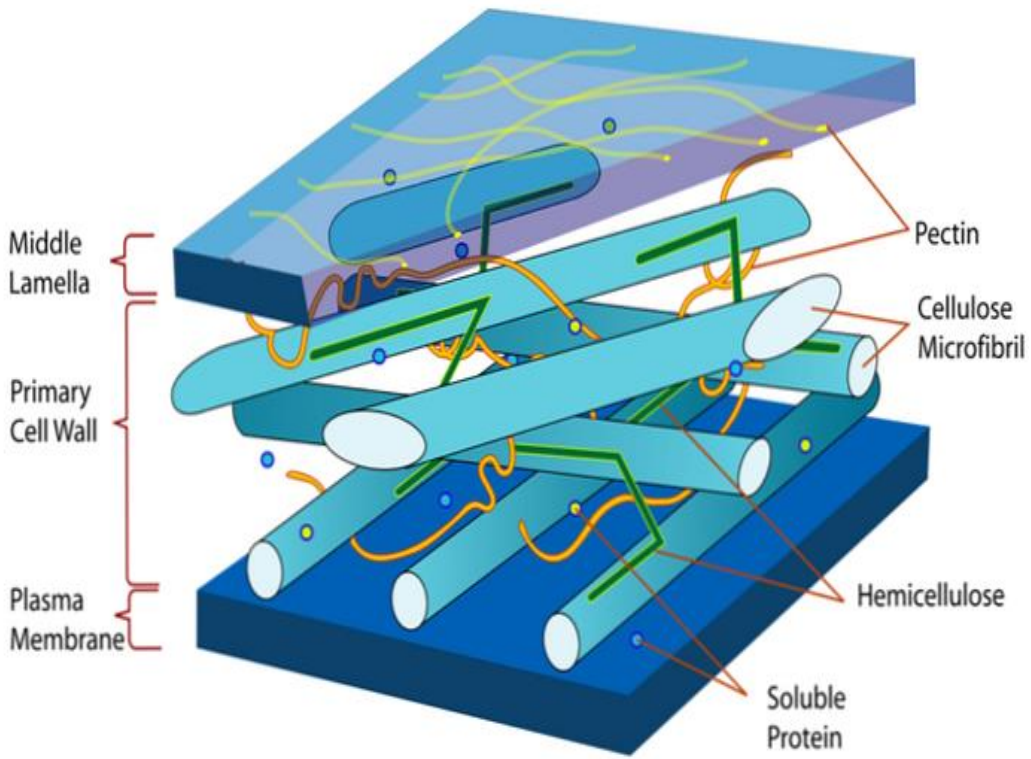
المتكونة من اجزاء من الشبكة الأندوبلازمية وطبقة من مثنائات صغيرة ناتجة من اجسام كولجي تلتحم وتمتزج مع بعض تصطف على خط استواء الخلية مكونة الصفيحة الوسطى ويعتقد بأن تركيب الصفيحة الخلوية الكيميائي هي من مادة غروية لاصقة أساسها نوعان من البكتات هما بكتات الكالسيوم وبكتات المغنيسيوم .

ب - الجدار الابتدائي

وهو أول طبقة تضاف فوق الصفيحة الوسطى ويترسب بسرعة على جانبيها ، الذي يتكون من لويفات سيليلوزية مدفونة في مواد بكتينية ومواد اخرى نصف سيليلوزية Hemicellulose وهذا الجدار رقيق وهو قابل للمط بسهولة مع تمدد الخلية .

ج - الجدار الثانوي ..

يزداد ترسيب السيليلوز والهيميسيليلوز على الجدار الأولي مكونا الجدار الثانوي وهو غير قابل للتغيير ويتصف بصفة المطاطية Elasticity ، وقد يتشبع بمواد اخرى مثل اللكتين الذي له قوة تشرب عالية بالماء ، اضافة الى مادة البكتين .



شكل - 8 - يوضح الغشاء البلازمي ومكونات الجدار الأولي والصفحة الخلوية .

2 – الفصل

الثاني

- مضادات

الأكسدة

الانزيمية

2 - 1 - مقدمة

تعريف مضادات الاكسدة :

هي جزيئات لها القابلية على تقليل او منع الاكسدة من خلال تثبيط او منع السلسلة التفاعلية التاكسدية الموجودة في الخلية وتخلصها من اجهاد الاكسدة وذلك من خلال :

1 - عملها كمادة مخلبية للجذور الحرة مؤدية الى تحويلها الى مادة خاملة .

2 - من خلال تثبيط عمل انزيمات الاكسدة .

3 - من خلال أكسدة نفسها أي إنها تقوم بمنح الاليكترون .

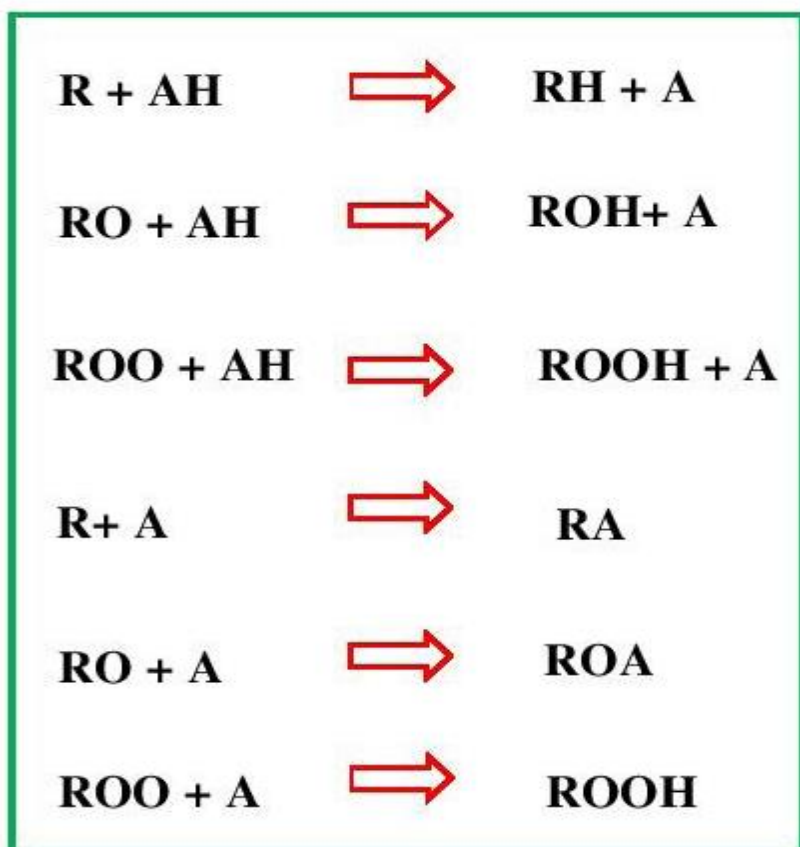
أو هي عبارة عن المادة التي اذا وجدت في مادة قابلة للاكسدة **Oxidizable substrate** بتركيز قليل نسبيا تمنع بدرجة ملحوظة التفاعل مع الاوكسجين وتعمل هذه المواد على منع او تأخير فترة التغيرات الكيميائية التي تحدث نتيجة تفاعل الاوكسجين مع الزيوت او الدهون وكذلك الفيتامينات الذائبة في الدهون والتي تؤدي الى التزنخ والذي يفسد الغذاء ويجعله مضرا بصحة الانسان كما ان مضادات الاكسدة تمنع اكسدة الفاكهة المجمدة . ومضادات الاكسدة تزيل الشقائق او الشوارد الاوكسيجينية (ذرات الاوكسجين الشاردة) والنيتروجين الطليقة بعد تكوينها ومقاومتها وتحويلها الى صورة اخرى فاقدة للمقدرة على التأكسد أو تمنع تكوينها بحسب الاوامر الانتقالية المحفزة لتفاعلات انتاج هذه الشوارد .

ان مضادات الاكسدة ممكن اعتبارها بانها تعمل في طريقتين :

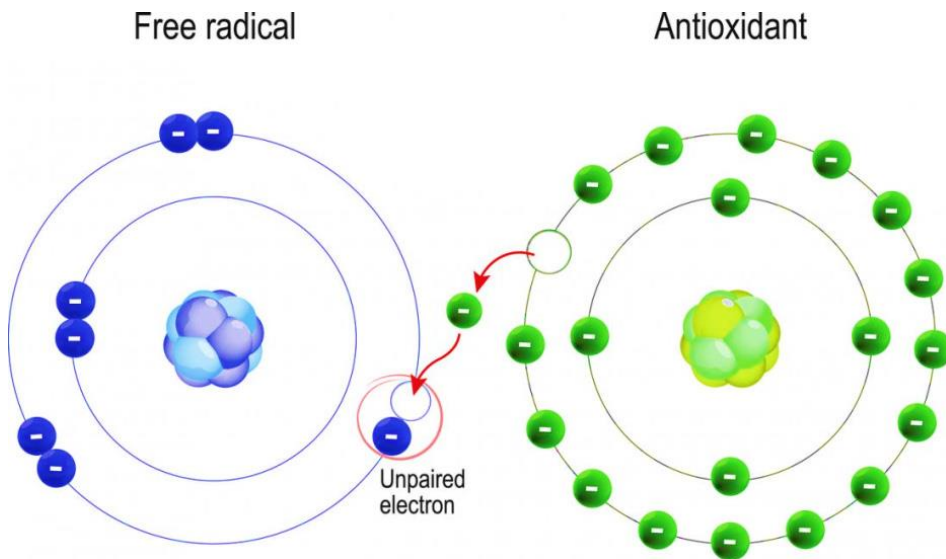
1 - الاول - طريقة وقائية

2 - الثاني - كسر السلسلة

المخطط الاول والثاني يوضحان الية عمل مضادات الاكسدة :



شكل - 9 - يوضح الية تفاعل مضادات الاكسدة



شكل - 10- يوضح آلية عمل مضادات الاكسدة .

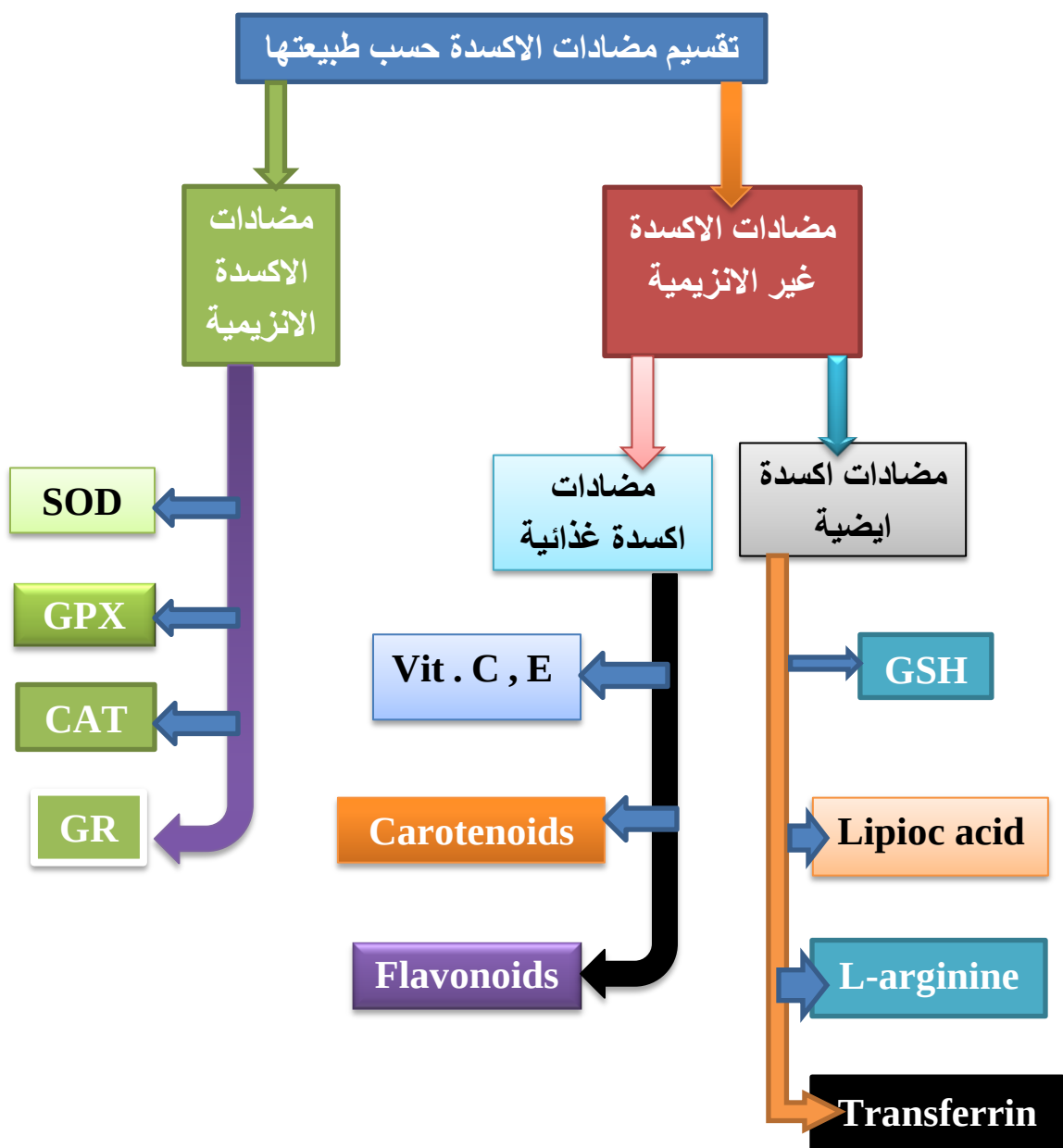
R=alkylradical , RO= alkoxyl radical , ROO= alkylperoxyl radical , AH = Antioxidant , ROOH = alkyl hydroperoxide , A = Non radical products.

الشكل 9 و 10 عن : Jamshidi-Kia ، وجماعته ، 2020 .

وكلما زادت الجذور الحرة فإن قدرتها على اختراق غشاء الخلية ونفاذها للداخل يكون اكبر وهنا يكون الضرر الذي تلحقه هذه الجذور اكبر وتصل الى الماييتوكوندريا والكروموسومات اهم مكونات الخلية وتدمرها ، وبالرغم من ان الخلية لها منظومة دفاع ذاتي وخط دفاعي لافرازها مضادات الاكسدة الذاتية ولكن زيادة الجذور الحرة تضعف تلك القدرة من مضادات الاكسدة الذاتية والانزيمات التي تفرزها الخلايا وهنا تبرز أهمية مضادات الاكسدة .

إن الـ ROS تتولد بشكل طبيعي من خلال عمليات الأيض الحيوي في النبات وإن انتاجها يسيطر عليه بواسطة نظام مضادات الأكسدة الأنزيمية وغير الأنزيمية . وتعرف الانزيمات Enzymes بأنها عوامل مساعدة حيائية غروية الشكل وبروتينية الطبيعة تتكون داخل الاجسام الحية نتيجة لفعاليات الخلية وتعمل بصورة مستقلة وتعتمد الحياة عليها فالهضم وعمليات التمثيل وتنفس الخلايا امثلة على الفعاليات الفسيولوجية المختلفة وكلها تعتمد على فعاليات الانزيمات، للانزيمات درجة عالية من الكفاءة فالجزء الواحد من الانزيم يمكن ان يحول ما بين 10^2 الى 10^6 من جزيئات المادة التي تؤثر فيها، والانزيمات تعد من المركبات غير الثابتة والتي تفقد فعاليتها بعد التغيير في صورتها الطبيعية شأنها في ذلك شأن البروتينات، ومن الخواص العامة للانزيمات انها تدخل في التفاعلات وبكميات قليلة من دون تغيير في تركيبها الكيميائي أو ان تستهلك ، وهي ذات اوزان جزيئية عالية اذ تتراوح بين 12 الف الى اكثر من مليون دالتن ، وهي عبارة عن بروتينات تبنى داخل الخلية وتعمل كعوامل مساعدة بايولوجية للتعجيل من معدل سرعة التفاعلات الحياتية إذ يعمل الانزيم على زيادة سرعة التفاعل في درجة حرارة 25°C من 10^6 الى 10^{15} مرة اسرع من التفاعل نفسه من دون انزيم محفز .

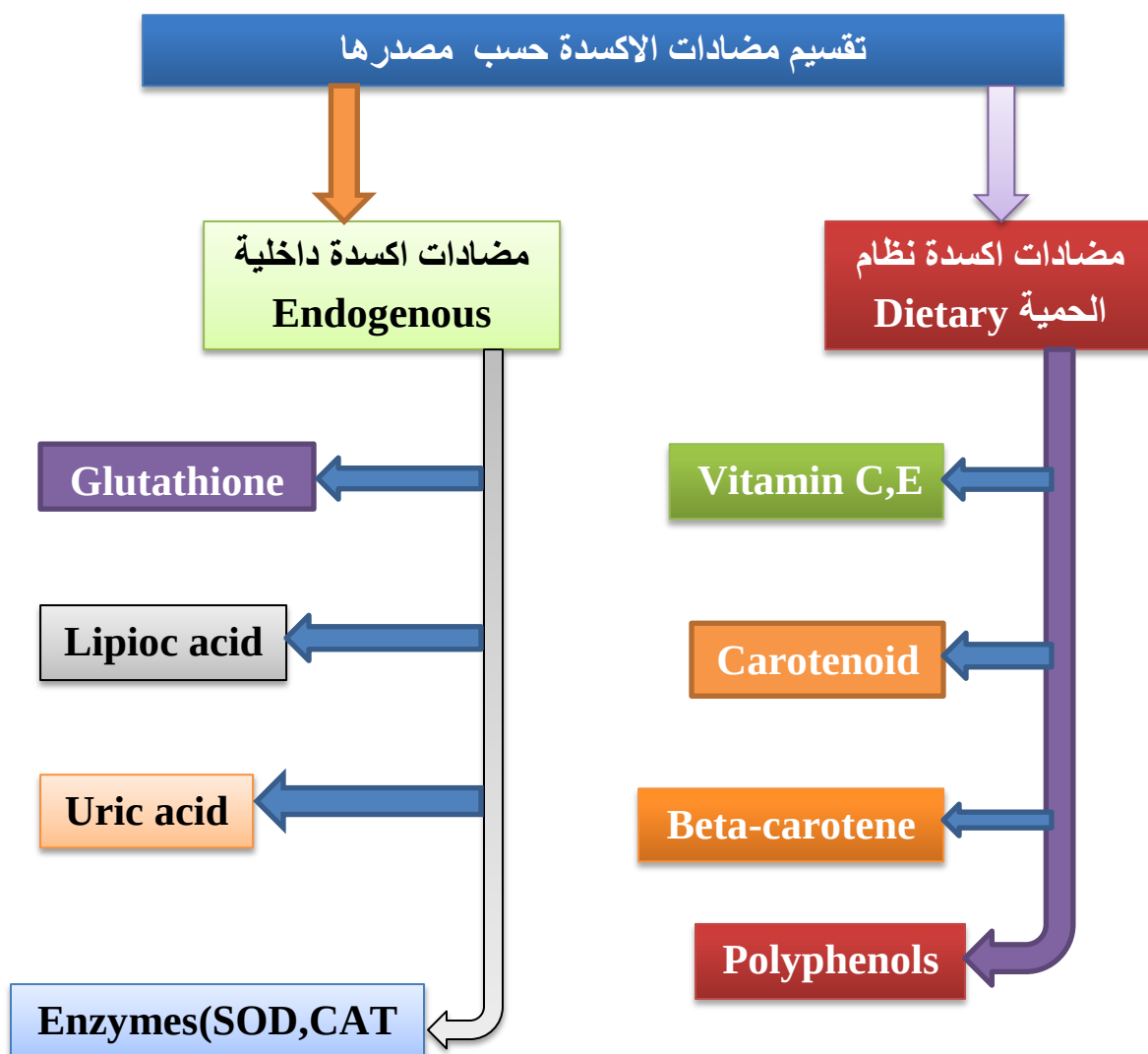
المخطط التالي يوضح تقسيم مضادات الاكسدة حسب طبيعتها :



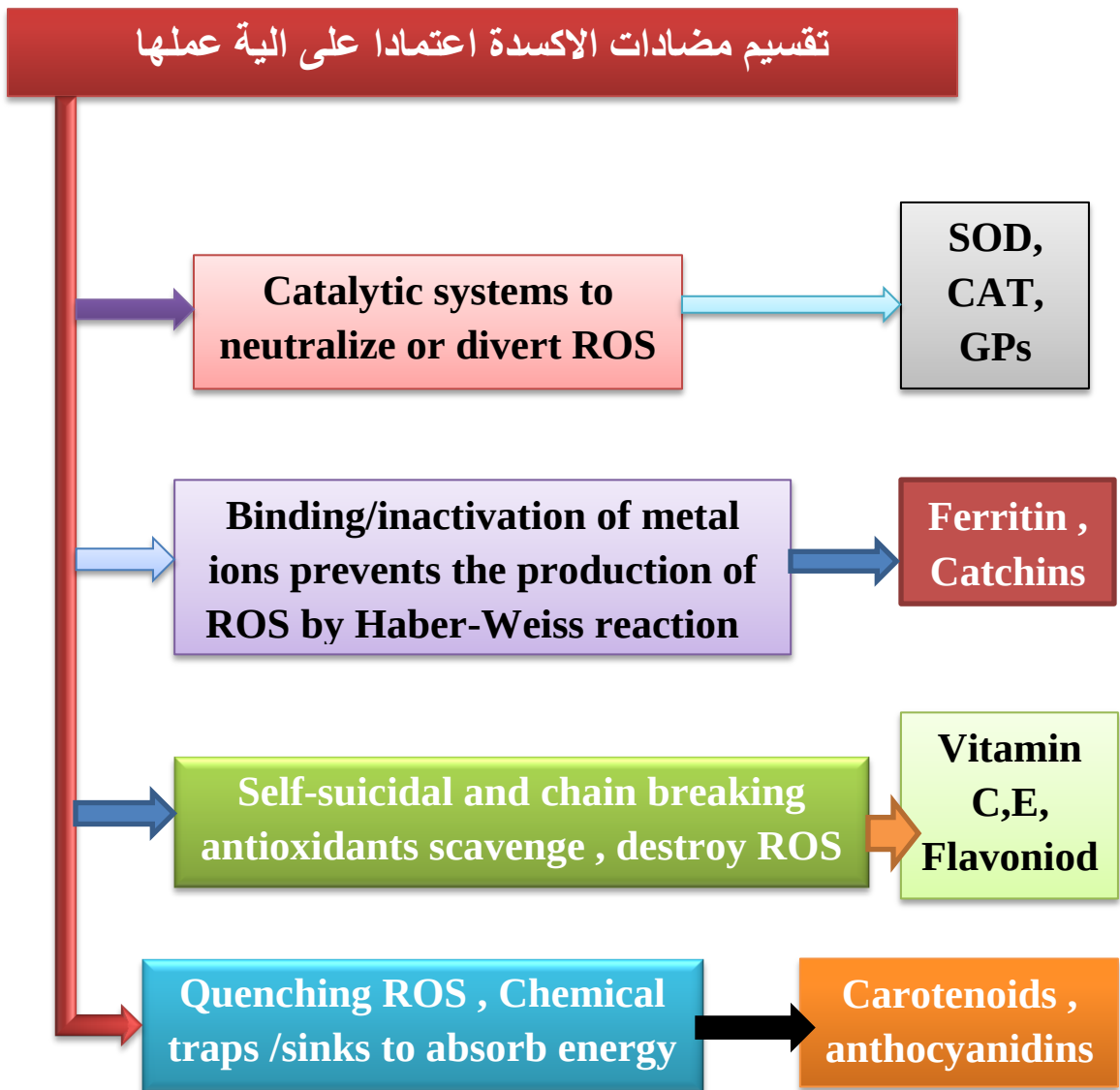
شكل - 11 - يوضح تقسيم مضادات الاكسدة حسب طبيعتها

إن مضادات الأكسدة الأنزيمية تشمل الـ CAT و الـ APX و Guaiacol peroxidase (GPX) و الـ SOD و الأنزيمات التي

تزيل سمية منتجات الـ LP و مضادات الأكسدة غير الأنزيمية والتي تشمل فيتامين Ascorbic Acid (AA) و Tocopherols (TOCs) و Glutathione (GSH) و كروتينويدات الـ CARs والمركبات الفينولية .Ph.C. المخطط التالي يوضح تقسيم مضادات الأكسدة حسب مصدرها :



شكل - 12- يوضح تقسيم مضادات الأكسدة حسب مصدرها .



شكل- 13 - يوضح تقسيم مضادات الاكسدة اعتمادا على الية عملها .

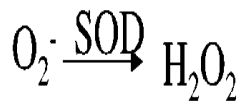
الجدول التالي يوضح مضادات الاكسدة الانزيمية دورها ومناطق انتاجها

ت	مضادات الاكسدة الانزيمية	التفاعل المحفز Reaction catalyzed	موقع انتاجه في الخلية
1	CAT	$2\text{H}_2\text{O}_2 \longrightarrow \text{O}_2 + 2\text{H}_2\text{O}$	Per, Gly , and Mit
2	APX	$\text{H}_2\text{O}_2 + \text{AA} \longrightarrow 2\text{H}_2\text{O} + \text{DHA}$	Cyt , Per, Chl and Mit
3	GPX	$\text{H}_2\text{O}_2 + \text{DHA} \longrightarrow 2\text{H}_2\text{O} + \text{GSSG}$	Chl , Cyt , Mit and ER
4	SOD	$\text{O}_2^{\bullet-} + \text{O}_2 + 2\text{H}^+ \longrightarrow 2\text{H}_2\text{O}_2 + \text{O}_2$	Cyt , Chl , Per and Mit
5	MDHAR	$2\text{MDHA} + \text{NADH} \longrightarrow 2\text{AA} + \text{NAD}^+$	Chl , Mit and Cyt.
6	DHAR	$\text{DHA} + 2\text{GSH} \longrightarrow \text{AA} + \text{GSSG}$	Chl , Mit and Cyt.
7	GR	$\text{GSSG} + \text{NADPH} \longrightarrow 2\text{GSH} + \text{NADP}^+$	Cyt, Chl, and Mit

جدول - 1 - يوضح مضادات الاكسدة الانزيمية دورها ومناطق انتاجها .

Per = peroxisomes , Gly = Glyoxisomes , Mit = Mitochondria , Chl = Chloroplast , Cyt = Cytosol , ER = Endoplasmic Reticulum .

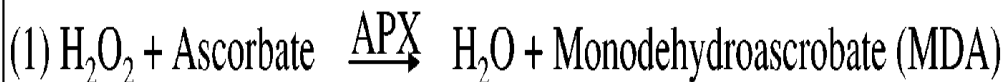
a) Superoxide Dismutase:



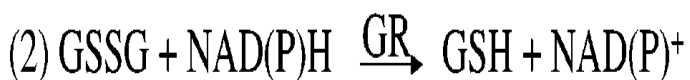
b) Catalase:



c) Ascorbate-Glutathione Cycle:



d) Glutathione Peroxidase Cycle:



مخطط - 14- يوضح تفاعلات مضادات الاكسدة الانزيمية بشكل عام .

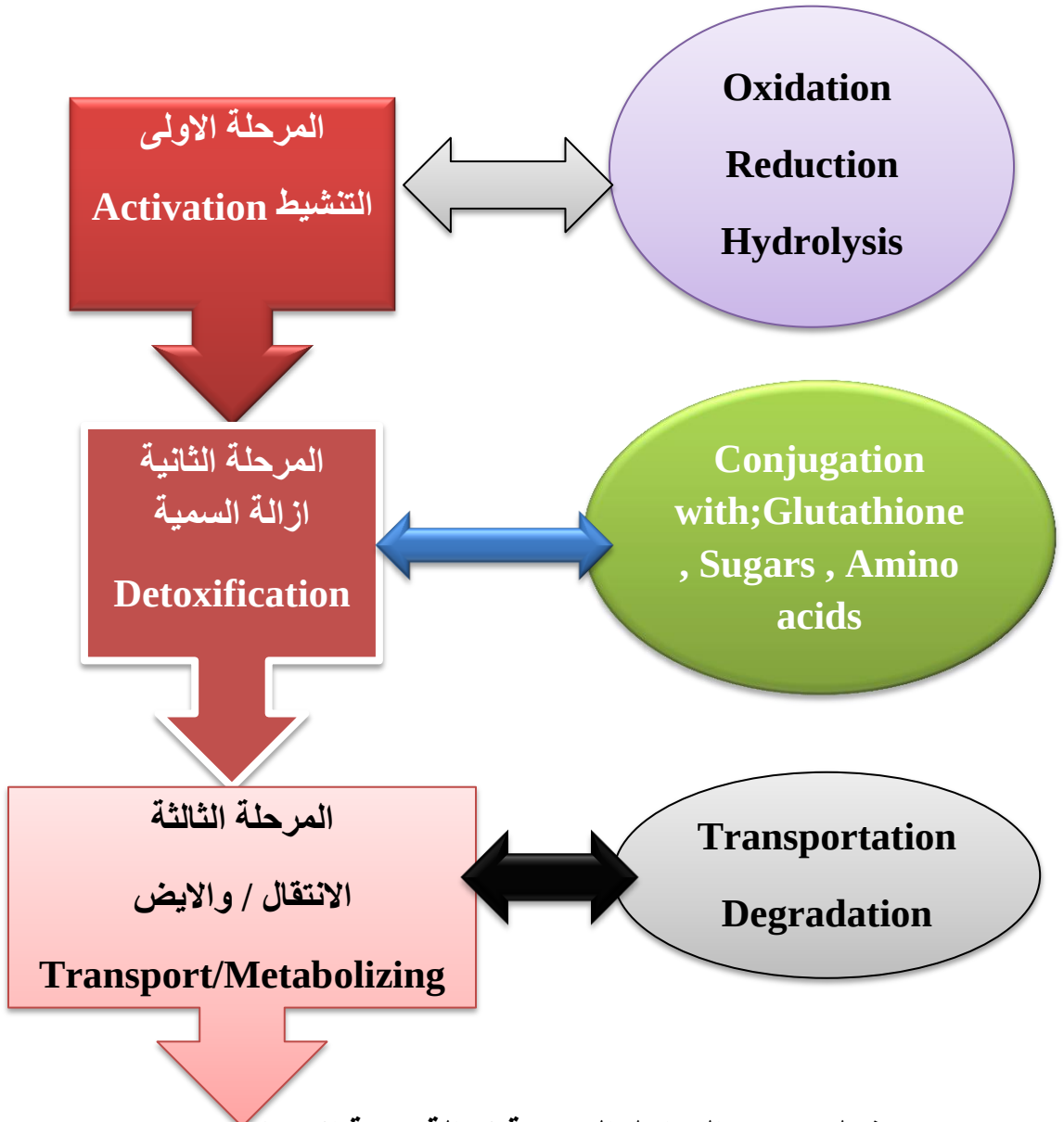
مضادات الأكسدة الانزيمية	التفاعل المحفز Reaction catalyzed	موقع انتاجه في الخلية	ت
AA	هو مادة تفاعل للـ APX ويزيل سمية H_2O_2	Chl,Cyt,Mit,Per,Vac, , and Apo	1
GSH	هو مادة تفاعل لـ POXs و GSTs و GR و يزيل سمية H_2O_2 و الـ Hydroperoxidases والمركبات السمية	Chl, Cyt,Mit,Per,Vac,and Apo	2
TOCs	يحمي دهون الاغشية من الـ Peroxidation ويزيل سمية Lipid peroxides و يتغلب على $^1O_2$	الاعشبية	3
CARs	يتغلب على $^1O_2$ و يرتب ويجمع النظام الضوئي ، يعتبر مركب مفتاح لمعقد حصاد الضوء ، ويعتبر المركب البادئ للـ ABA	Chl , Chromoplast , elaioplast and amyloplast	4
الفلافونات Flavonoids	يمكن ان تكسب الـ H_2O_2 و $OH\cdot$ بشكل مباشر	Vac.	5

جدول 2- يوضح مضادات الأكسدة غير الانزيمية

توضيح المختصرات :

$^1O_2$ الاوكسجين الاحادي Singlet oxygen ، AA حامض الاسكوربك ، Apo الـ Apoplast ، APX الـ Ascorbate ، peroxidase CARs الكاروتينويدات ، Cyt الساييتوسول ، Chl البلاستيدات الخضراء ، ER الشبكة الاندوبلازمية ، Gly الكلايوكسيسومز ، Mit الماييتوكوندريا ، $O_2\cdot^-$ جذر السوبر اوكسايد Super oxide radical ، $OH\cdot$ جذر الهيدروكسيل ،

Per البيروكسيسومز ، POXs الـ Peroxidases ، TOCs الـ Tocopherols ، Vac الفجوات . إضافة الى ذلك فإن نظام ترتيب الانزيمات مثل MDHAR و DHAR و GR تحتاج الى اعادة توليد للأشكال النشطة من مضادات الاكسدة .



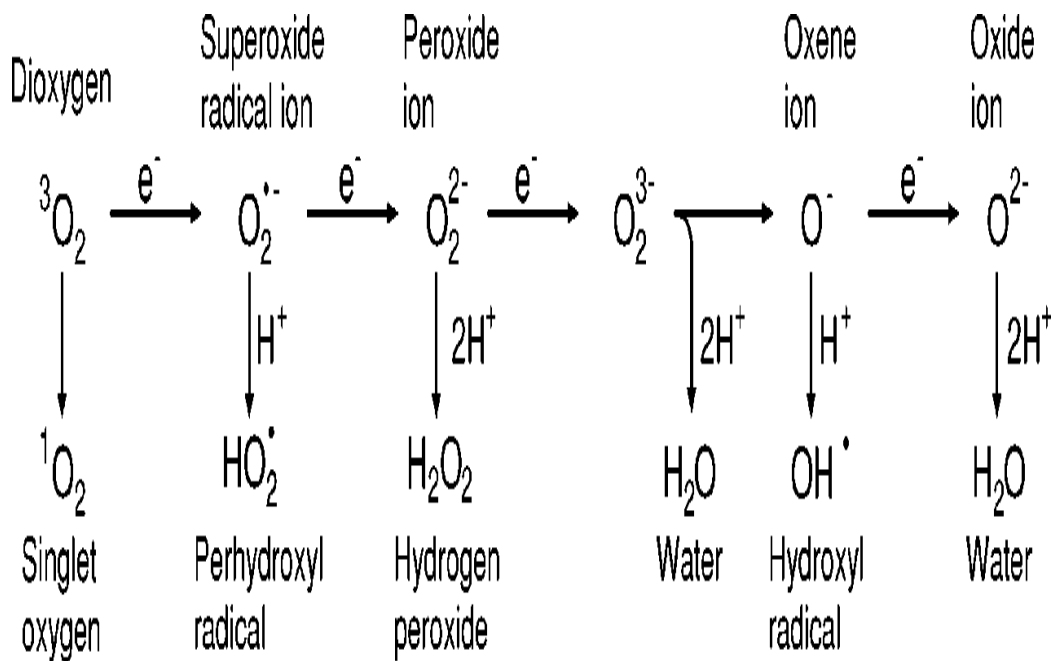
شكل - 15 - المراحل الرئيسية لازالة سمية الاجهاديات .

ت	ROS	نصف العمر الزمني والحركة	نوع التفاعل	مصدر انتاجه في الخلية	مضاد الاكسدة الرئيسي الذي يزيله
1	$O_2^{\cdot -}$	1 مايكرو ثا ، 30 نانومتر	يتفاعل مع الاواصر المزدوجة التي تحتويها المركبات مثل (Fe-S) ، البروتينات ويتفاعل مع NO لتكوين $ONOO^-$	يتكون في العديد من التفاعلات الاكسدة الضوئية (الفلافوبروتينات ، دورة الاكسدة والاختزال) تفاعل Mehler في البلاستيدات الخضراء و ETC في الماييتوكوندريا و Glyoxisomal والتنفس الضوئي والـ Peroxisomes والاعشية البلازمية و NADPH oxidase في الاغشية و Xanthine oxidase والبيتيدات المتعددة في اغشية البيروكسيسومز وتفاعلات O_3 والـ OH في الـ ابوبلاست	SODs
2	$OH^{\cdot}$	1 نانو ثا ، 1 نانومتر	يتفاعل مع البروتينات والدهون و DNA والجزيئات الحيوية الكبيرة الاخرى	يتفاعل مع H_2O_2 ومع $O_2^{\cdot -}$ (تفاعل Haber-Weiss) ، يتفاعل مع H_2O_2 ومع Fe^{+2} (تفاعل Fenton) و يفكك O_3 في الـ ابوبلاست	الفلافونات ، منع تكوين الـ OH من خلال تتابع Sequencing Fe

3	H_2O_2	1 ملي ثانية ، 1 مايكرومتر	يؤكسد البروتينات ويتفاعل مع $O_2^{\bullet-}$ في تفاعل تحفيز الـ Fe لتكوين OH	ETCs في المايكوندريا والبلاستيدات الخضراء و ER والاعشية البلازمية . التنفس الضوئي و اكسدة بيتا و Urate oxidase و MnSOD في البيروكسيسومز	CAT POX والفلافونات والد
4	Singlet oxygen $^1O_2$	1 مايكروثا ، 30 نانو متر	يؤكسد البروتينات بشكل مباشر الاحماض الدهنية غير المشبعة و DNA	التثبيط الضوئي وانتقال الاليكترونات في PS11 في البلاستيدات الخضراء	الكاروتينويدات و α -tocopherol

جدول - 3 - يوضح خواص الـ ROS واماكن انتاجها ومضادات الاكسدة التي تساهم في كنسها .

المخطط التالي يوضح انتاج وتوليد الجذور الحرة ROS



شكل - 16- يوضح انتاج وتوليد الـ ROS من خلال انتقال الطاقة او من خلال الاختزال المتلاحق الاحادي التكافؤ للاوكسجين الثلاثي . عن Apel و Hirt ، (2004) .

2-2 – الكاتاليز (CAT) Catalase

الكاتاليز CAT هو أنزيم شائع في الاحياء وهو مهم في تحليل وتفكيك الـ H_2O_2 لتكوين الماء والاكسجين ، ويتواجد الكاتاليز في معظم الاحياء التي تتعرض للاوكسجين مثل النباتات والحيوانات والبكتريا وغيرها ، والكاتاليزات CATs النباتية هي بورفيرينات الحديد الرباعية وتلعب دورا مهما في تحمل الاجهاد التاكسدي .

تركيبه الكيميائي هو Tetramer وهذا يعني ان جزيئة هذا الانزيم تحتوي على اربعة سلاسل من الببتيدات المتعددة Four Polypeptides Chain كل سلسلة ببتيدية طولها حوالي 500 حامض اميني وتمتلك اربعة جزيئات حديد تحتوي على مجموعة الهيم Heam وهي مهمة في تحليل وتفكيك الـ H_2O_2 الى ماء واوكسجين جزيئي دون استهلاك الموارد المختزلة او بدون استهلاك مكافئ اختزال خلوي Cellular reducing equivalent وبالتالي قد تزود الخلايا النباتية بألية موفرة للطاقة لازالة H_2O_2 اضافة الى حماية الخلايا ، و يستطيع انزيم الكاتاليز ان يحول 26 مليون جزيئة من H_2O_2 الى ماء خلال دقيقة واحدة . ان الـ pH الامثل لهذا الانزيم في داخل جسم الانسان هو 7 ومع ذلك معدل مستويات التفاعل لا تتغير كثيرا اذ يتراوح الـ pH من 6.8 – 7.5 ، اضافة الى ان درجة الحرارة المثالية له تختلف حسب نوع الكائن الحي ، ويمكن استعماله لازالة H_2O_2 من الحليب قبل صناعة الجبن اضافة الى استعماله في التغليف Wrappers لمنع اكسدة الطعام .

يتواجد انزيم الكاتاليز اساسا في البيروكسيسوم و الـ Glyoxisomes والساييتوسول والمايتوكوندريا والعقد الجذرية . ويختص بهدم فوق اوكسيد الهيدروجين H_2O_2 الناتج من التنفس

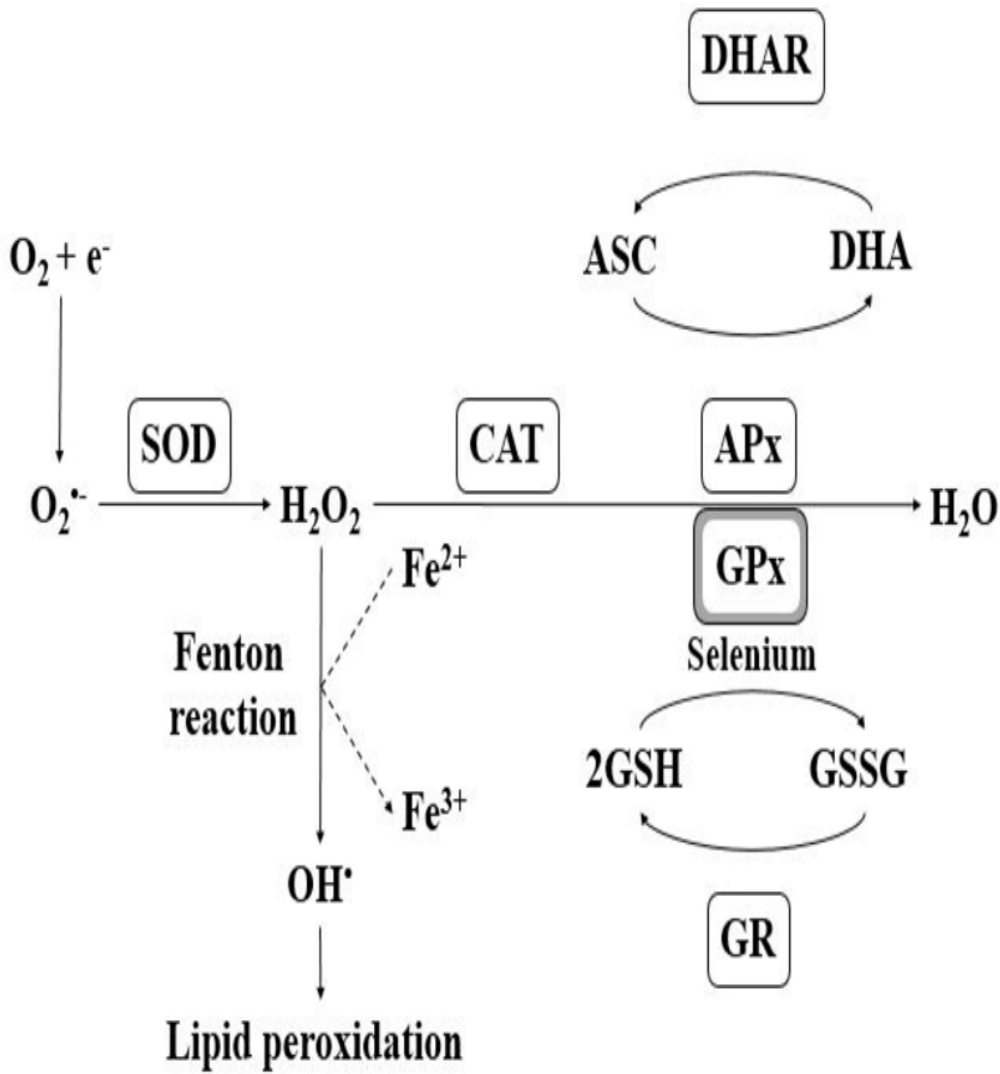
الضوئي ، ان كلا من انزيمي الكاتاليز Catalase والبيروكسيداز Peroxidase هما من الـ Heme Enzyme يحتويان على مجموعة الهيم Heme الحديدوز ويلعب الانزيمان دوراً مهماً في ازالة سمية بيروكسيد الهيدروجين H_2O_2 ، ان انزيم الكاتاليز يقوم بوظيفة تحويل المركب الى عنصرين ومنع بناء الاكسدة بالقوة ، أما أنزيم البيروكسيداز فيقع بصورة رئيسية في جدار الخلية ويعتبر احد مفاتيح الانزيمات والمسيطر على نمو النبات وتطوره ويقوم ببعض العمليات مثل البناء والتقوية فضلاً عن اضافة مادة اللكنين لجدار الخلية Lignification ، حيث أن البيروكسيداز يعمل بميكانيكية مشابهة للكاتاليز ولكن التفاعل يحفز تأكسده أنواع عديدة من المواد العضوية وغير العضوية بواسطة بيروكسيد الهيدروجين

Catalase



ان الزيادة في فعالية الكاتاليز والبيروكسيداز هي أحد التكيفات للتغلب على الملوحة وذلك بتقليل مستويات السموم العائدة للـ H_2O_2 .

إن الـ CAT (H_2O_2 oxidoreductase) وظيفته هو ازالة H_2O_2 المتولد في البيروكسيسومز بواسطة اكسدته في عملية B-oxidation للأحماض الدهنية والتنفس الضوئي وايض الـ purine وخلال الاجهاد التأكسدي . وهذا يعزى الى حقيقة ان التكاثر السريع والمتضاعف للبروكسيسومز Per. خلال الاجهادات والذي ربما يساعد في كنس H_2O_2 الذي ينتشر من الساييتوسول ، وهذا يعني من جانب آخر زيادة كميات الـ CAT والـ POX في الخلية .



شكل - 17 - يوضح العلاقة بين مضادات الاكسدة الانزيمية في النبات . عن Chomchan ، وجماعته ، (2017) .

- SOD, superoxide dismutase; CAT, catalase;
APx, ascorbate peroxidase; ASC, ascorbic acid;
DHA, dehydroascorbate; DHAR,
dehydroascorbate reductase; GPx, glutathione

peroxidase; GR, glutathione reductase; GSH, glutathione; GSSG, glutathionedisulfide.

للان كل أنواع مغطاة البذور angiosperm تمتلك ثلاث جينات للـ CAT ، الكاتاليزات النباتية Plant Catalases ممكن ان تصنف الى ثلاثة مجاميع او ان هناك نظائر مختلفة للـ CATs قد صنفت في العديد من الانواع النباتية وهي :

1 - الاولى – النوع الاول- CATs 1 وهو السائد في الانسجة التي تحصل بها عملية البناء الضوئي وتشتمل ازالة الـ H_2O_2 المنتج خلال التنفس الضوئي وهذا Coded في البذور وحبوب اللقاح ويتواجد بشكل رئيسي في الساييتوبلازم .

2 - المجموعة الثانية- CATs 11 وهي التي تنتج بكميات عالية في الفجوات وربما تلعب دورا في عملية اللكنة Lignification ودورها مجهول الآن . ويتواجد بدرجة رئيسية في الساييتوسول والـ Peroxisomes ، وقد درست علاقتها بتطور المرض ومقاومته وربما تعزز مقاومتها للـ *Phytophthora infestans* في نباتات البطاطا الحساسة .

3 - المجموعة الثالثة – CATs 111 موجود بشكل سائد في البذور والنباتات الفتية ونشاطها يرتبط مع ازالة الزيادة المنتجة من H_2O_2 خلال تحطم الاحماض الدهنية في دورة الـ Glyoxylate في الـ glyoxisomes ، وهذه تتواجد في الانسجة الوعائية والاوراق وبشكل رئيسي تتواجد في الماييتوكوندريا ،

ان الـ CATs تختلف في تنظيمها على نحو مستقل ومن الضروري معرفة بأن الـ CAT عالي الحساسية للضوء وله معدل سرعة تحول سريعة Rapid turnover rate وعالية جدا تقدر بـ 6×10^6 molecules of H_2O_2 to H_2O and O_2 min⁻¹

ويشابه الى D1 protein للـ PSII وهذا ربما يكون كنتيجة لامتناس الضوء من قبل مجموعة الهيم أو ربما عدم تنشيط H_2O_2 (H_2O_2 Inactivation) ، وله الفة أقل للـ Peroxide مقارنة مع APX .

إن ظروف الإجهاد مثل الملوحة والجفاف واجهاد المعادن الثقيلة (الـ HMs) والتي تقلل من معدل تحول البروتين ، فإنها تقلل من نشاط الـ CAT ايضاً ، إن هذا الانخفاض في نشاط الـ CAT ربما يحدد مقاومة النبات للاجهادات البيئية ، إن العديد من الابحاث قد اوضحت بان دور الـ CAT في الدفاع ضد المسببات المرضية pathogen يتم من خلال overexpression او ربما يحصل منع او اخماد او توقف للـ Suppressing CAT في النباتات المعدلة وراثيا ، إن زيادة نشاط الـ CAT يفترض بانها محاولة تأقلم ممكنة تساعد النبات للتغلب على الضرر الحاصل للأنسجة وعمليات الأيض من خلال تقليل المستويات السمية للـ H_2O_2 .

ورغم ان كلا من الـ Catalase و الـ Ascorbate Peroxidase يهدمان الـ H_2O_2 فإن خواصهما في هذا الصدد تختلف فالكاتاليز أقل قابلية لفوق اوكسيد الهيدروجين مقارنة بالبيريوكسيديز ، بمعنى ان الاول يحتاج الى تراكيز أعلى من H_2O_2 (ملي مولات) لكي يبدأ في هدمه ، بينما الاخير يستطيع أن يهدمه حتى ولو كان في تراكيز قليلة وفي حدود ميكرومولات . واما الفرق الثاني فأن الكاتاليز لا يحتاج الى مادة مختزلة لينقل اليها القوة المؤكسدة من H_2O_2 الى ماء واوكسجين ، أما البيريوكسيديز فيحتاج الى مادة مستقبلية للاكسدة وهي الاسكوربات



يوجد العديد من انزيمات البيروكسيداز في النباتات كلها تهدم بيروكسيد الهيدروجين بنقل القوة المؤكسدة منه الى مادة ما . بعض هذه الانزيمات يعمل على نقل القوة المؤكسدة من بيروكسيد الهيدروجين الى مادة مستقبلية بعينها كما في Ascorbate peroxidase ، بينما يستطيع بعضها ان يستخدم مواد متنوعة لهذا الغرض . توجد انزيمات المجموعة الاولى بشكل اساسي في البلاستيدة والساييتوبلازم ، بينما توجد انزيمات المجموعة الثانية عادة في جدار الخلية وتعمل على استخدام بيروكسيد الهيدروجين لأكسدة مواد متنوعة لتنتج مركبات فينولية تتشابك جزيئاتها فيما بعد لتكون مواد معقدة مثل اللكنين الذي يعد مكونا اساسيا من مكونات جدار الخلية . لذلك يبدو للبيروكسيداز وظائف متنوعة في النبات لا تقتصر فقط على كنس الجذور الحرة عندما تتواجد بتركيزات قليلة او كبيرة في الخلية بل تمتد ايضا الى التحكم الدقيق في مستوياتها بالاضافة لتوظيف تلك الجذور لبناء الجدر الخلوية . أما الكاتاليز فربما يقتصر دوره على كنس تلك الجذور عندما يتواجد بتركيزات كبيرة في الخلية خصوصا اثناء الاجهاد ، قد يكون هذا سببا في تعدد نظائر البيروكسيداز مقارنة بالكاتاليز . لا يحتاج الكاتاليز الى مواد اخرى ليهدم H_2O_2 بينما يحتاج الاسكورات بيروكسيداز الى الاسكورات كمستقبل للقوة المؤكسدة من بيروكسيد الهيدروجين . والاسكورات التي تتأكسد تحتاج الى الية خاصة لاختزالها بحيث يمكن اعادة استخدامها كمستقبل ، يسمى مسار هدم بيروكسيد الهيدروجين بواسطة الاسكورات بيروكسيداز واعادة اختزال الاسكورات بمسار Ascorbat – Glutathion ينتج من اكسدة الاسكورات بواسطة Ascorbate peroxidase مركب يسمى (MDHA) Monodehydroascorbate التي يعاد ترتيب ذراتها بحيث ينتج من كل جزيين منها جزئ واحد من الـ Ascorbate وجزئ

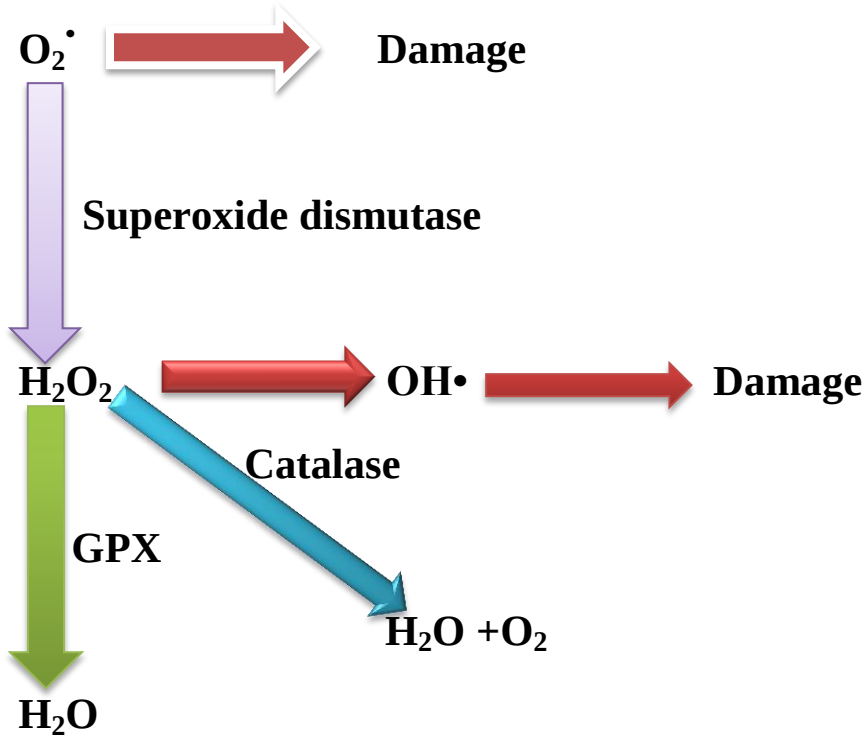
آخر من Dehydroascorbate(DHA) . تختزل الـ DHA خلال دورة الـ Ascorbate – glutathione بواسطة Dehydroascorbate Reductase (DHAR) وهو الانزيم الذي يحفز اختزال DHA على حساب اكسدة مادة اخرى هي الـ Glutathione ويعاد اختزال الـ Glutathione بواسطة Glutathione Reductase بوجود NAD(P)H .

إن دورة الاسكوربات كلوتاثيون Ascorbate – glutathione cycle (وتجدر الاشارة الى ان أنزيمات دورة الاسكوربات كلوتاثيون هما الاسكوربات بيروكسيديز APX وكلوتاثيون ريديكتيز GR) ليست هي الخيار الوحيد لاعادة اختزال الـ MDHA بل يمكن ايضا ان تختزل في النظام الضوئي الاول بواسطة الفيرودوكسين Ferredoxin FD كناقل للاليكترونات مما يضمن هدم بيروكسيد الهيدروجين في مكان تكونه وعدم انتشاره لاجزاء اخرى من الخلية . ورغم ذلك يمكن ان ينتشر بيروكسيد الهيدروجين من البلاستيدة الى الساييتوبلازم نظرا لثباته النسبي ، في هذه الحالة يمكن ان يهدم بواسطة Ascorbate peroxidase الموجود في الساييتوبلازم الذي يهدم ايضا بيروكسيد الهيدروجين الذي ينتجه Superoxide SOD بالاضافة الى ذلك يستطيع انزيم MDHAR ان يختزلها الى الـ Ascorbate في وجود الـ NAD(P)H .

اهم الفروق بين الـ Catalase والـ Peroxidase

ت	وجه الاختلاف	Catalase	Peroxidase
1	التعريف	هو انزيم عام مهم في تفكيك H_2O_2 لتكوين الماء والاكسجين	هو انزيم عام مهم في تفكيك مركبات الـ Peroxidases
2	مادة التفاعل	H_2O_2	مركبات الـ Peroxidases مثل H_2O_2 و Organic Hydroperoxidase
3	التفاعل	يحول الـ H_2O_2 الى ماء واكسجين	يحول البيروكسيدات Peroxidases الى مواد اقل ضرراً Less harmful
4	الاستعمالات	يحمي الخلايا من الضرر التأكسدي	مهم في معامل المياه الثقيلة لتحويل المواد السامة الى مواد اقل ضرراً ولبلمرة الـ Anilines و الفينولات
5	التصنيف	يمكن اعتباره نوع من انزيمات البيروكسيدات لانه يعمل فقط على H_2O_2	يعمل على كل مركبات الـ Peroxidases
6	التركيز الفعال	يحتاج الى تراكيز أعلى من H_2O_2 (ملي مولات) لكي يبدأ في هدمه	بينما يستطيع أن يهدم H_2O_2 حتى ولو كان في تركيزه قليلا وفي حدود ميكرومولات
7	الحاجة الى مادة مختزلة	الكاتاليز لا يحتاج الى مادة مختزلة لينقل اليها القوة المؤكسدة من H_2O_2 الى ماء واكسجين	أما البيروكسيديز فيحتاج الى مادة مستقبلية للاكسدة وهي الاسكوربات
8	الوظيفة	كنس الجذور الحرة ROS	كنس الـ ROS و الاشتراك في بناء الجدران الخلوية

كيف يعمل الكاتاليز



شكل - 18- مخطط يوضح عمل الـ CAT

لا يقتصر دور الـ Glutathione على اعادة اختزال الـ Ascorbate ، بل يمكن ان يعمل بشكل مباشر في كنس الجذور الحرة مثل الاوكسجين المثار او جذور الهيدروكسيل او بيروكسيد الهيدروجين ، النشاط العالي للكاتاليز لوحظ في بعض انواع السرخسيات الصينية التي تقاوم اجهاد الزرنيخ والمسمامة *Pteris vittata* مقارنة مع اخرى حساسة لاجهاد الزرنيخ *Ptries ensiformis* و اخر هو *Nephrolepis exaltata* . نشاطات الكاتاليز وجدت بانها تزداد في الذرة الصفراء خلال التعرض الى الزرنيخ . وبالاتجاه المعاكس للنتائج السابقة فان الزرنيخ يحفز على هبوط في نشاط الكاتاليز ايضا لوحظت في الـ mung bean و *Taxithelium nepalense* .

يعتبر الـ CAT اول مركب اكتشف وصنف ضمن مجموعة مضادات الاكسدة الانزيمية ويكاد يكون مختص بالـ H_2O_2 بشكل متفرد وعالي ، ولكنه ذو نشاط ضعيف ضد *organie proxides* . النبات يمتلك عدة أنواع من انزيمات تحطيم H_2O_2 (H_2O_2 -degrading enzymes) ومع ذلك فان الـ CATs يعتبر الوحيد الذي لا يحتاج مكافئ مختزل خلوي Cellular reducing equivalent ، إن الـ CATs تمتلك معدل انقلاب سريع fast turnover لكنها اقل علاقة او اقل انجذابا او اقل الفة للـ H_2O_2 مقارنة مع APX ، ان الـ Peroxisome هي المكان الرئيسي لانتاج H_2O_2 ، الـ CAT يكنس او يزيل scaveng الـ H_2O_2 المتولد في العضيات ، خلال الاكسدة في عمليات التنفس الضوئي photorespratory oxidation و اكسدة بيتا B-oxidation و وأنظمة الانزيمات الأخرى مثل XOD المرافق (coupled to) للـ SOD . بعض البحوث إشارات الى وجود الـ CAT في الساييتوسول والبلاستيدات الخضراء والمايتوكوندريا .

الكاتاليزات هي انزيمات كنس اساسية و بشكل مباشر H_2O_2 dismutate وهي ضرورية و اساسية لإزالة سمية الـ ROS خلال الاجهادات وهذا يرجع او يعزى الى حقيقة ان الانتشار او التكاثر للبروكسيومات خلال الاجهاد ربما يساعد في كنس الـ H_2O_2 الذي ينتشر من الساييتوسول ، ان زيادة نشاط الكاتاليز يفترض بانه صفة تكيفية او صفة تأقلم وهي من المحتمل تساعد النبات على التغلب على الضرر الحاصل في انسجة الأيض الحيوي من خلال خفض المستويات السامة من H_2O_2 .

ان الـ H_2O_2 ممكن ان ينتج في العديد من ظروف الاجهاد و عندما تتعرض الخلية للاجهاد فهي تنتج وبسرعة H_2O_2 خلال عمليات الهدم **Catabolic processes** . الـ H_2O_2 يتحطم بواسطة **CAT** بطريقة كفاءة الطاقة **energy efficient manner** . الاجهادات البيئية تسبب (إما تحسين او استنزاف لنشاط الـ **CAT**) ، اعتمادا على كثافة وطول مدة ونوع الاجهاد ، وعموما فان الاجهادات التي تسبب خفض نسبة او معدل التحول **turn over** ممكن أيضا ان تقلل من نشاط الـ **CAT** ، تحليل الاجهاد يكشف زيادة في الحساسية لدفاع النبات . في نبات التبغ المعدل وراثيا **Transgenic** ، من خلال نشاط **CAT** و تراكم للـ **GSSG** حصل انخفاض في **AsA** بحدود اربعة مرات ، مما يدل على ان الـ **CAT** هو حاسم و حرج لإبقاء التوازن **Redox balance** خلال الاجهاد التأكسدي .

وفي بيروكسيسومات أوراق نبات **C3** ، يُزال H_2O_2 الناتج أثناء التنفس الضوئي عن طريق تحويل الجليكولات إلى غليوكسيلات . ويرجع هذا أيضًا إلى حقيقة أن هناك تكاثر للبيروكسيسومات أثناء الإجهاد ، مما قد يساعد في تنظيف H_2O_2 ، والذي يمكن أن ينتشر من العصارة الخلوية .

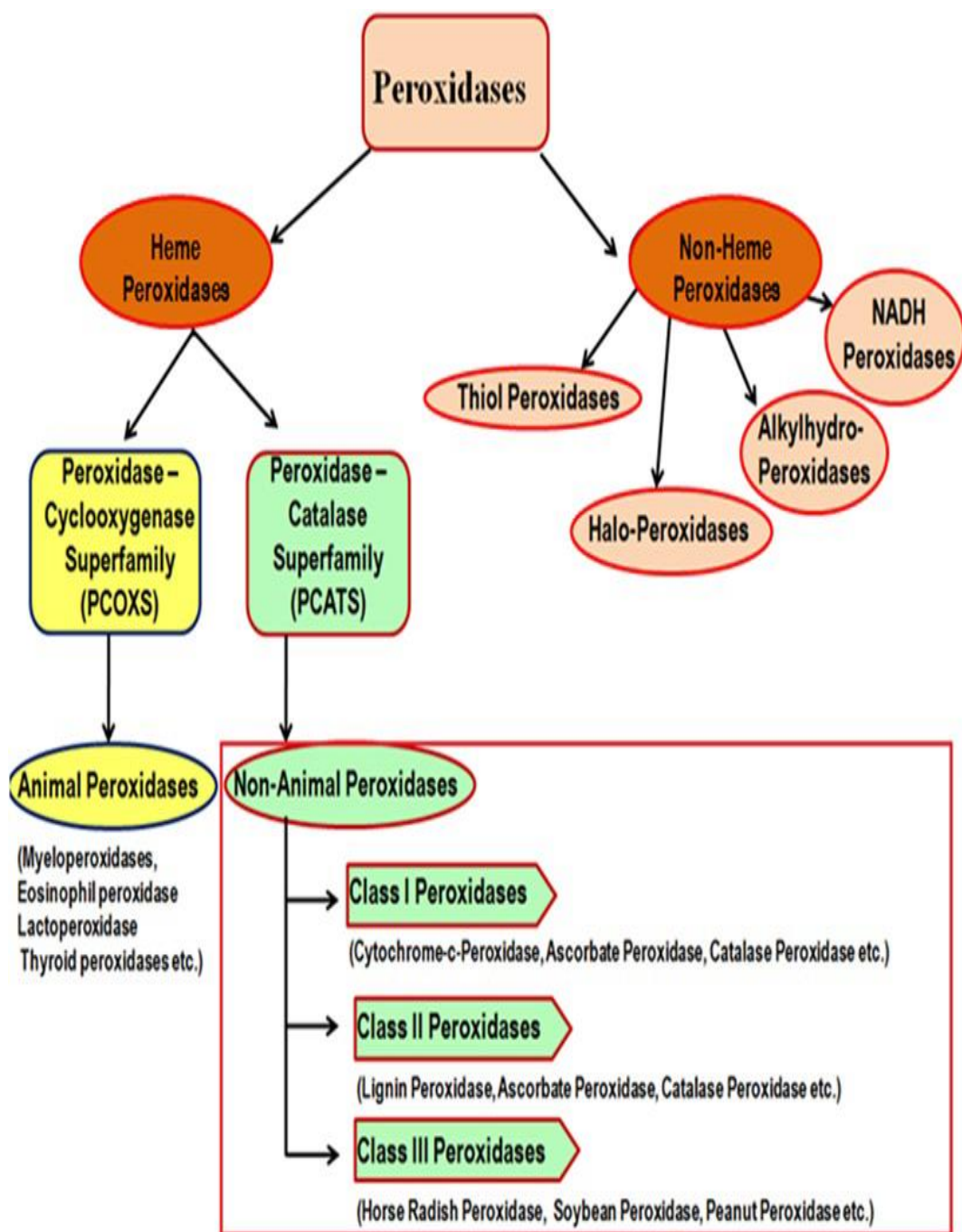
تؤثر درجات الحرارة المرتفعة على بنية معظم البروتينات وبالتالي على نشاط العديد من الإنزيمات ، أن ارتفاع درجة الحرارة هو المسؤول عن انخفاض نشاط الـ **CATs** في نباتات الفلفل . وبالمقارنة ، فإن النبات الصحراوي **Retama raetam** الذي تعرض لدرجة حرارة الصدمة الحرارية أظهر فقط تثبيطًا طفيفًا لنشاط الـ **CATs** . أيضًا لوحظ انخفاض نشاط الـ **CATs** في الذرة عند التعرض لدرجات حرارة تتراوح بين 35-40 درجة مئوية.

ان اجهاد المعادن الثقيلة يساهم في قدح Trigger بعض مفاتيح
نظام دفاع الانزيمات المضادة للاكسدة والتي تشتمل على آليتي
إزالة بيروكسيد الهيدروجين .

2 - 3 - الاسكوربات بيروكسيديز

2 - 3 - Ascorbate Peroxidase (APX)

ان الـ APX هو مركب مركزي في دورة AsA-GSH cycle ويلعب دورا محوريا في السيطرة على مستوى ROS في الخلية ان APX يستعمل جزيئين حيويين two moleculy من AsA لاختزال H_2O_2 الى ماء ضمن تواجد ضروري لجزيئين حيويين من MDHA . ان الـ APX هو عضو في عائلة class I *supre family of heme peroxidase* وينظم بواسطة اشارات الاكسدة والاختزال Redox Signal و H_2O_2 واعتمادا على تتابع و ترتيب الاحماض الامينية هناك خمسة مناظرات انزيمية متميزة كيميائيا وانزيميا للـ APX وجدت في مناطق مختلفة من خلايا النباتات الراقية وهي الساييتوسول و الثغور و الثايلوكايدة والميتوكوندريا واشباه او مناظرات الاشكال للـ peroxisomal . الـ APX يوجد في العضيات لكنس H_2O_2 المنتج في العضوي organelles بينما الـ APX الموجود في الساييتوسول Cytosolic APX يزيل الـ H_2O_2 المنتج في الساييتوسول والـ Apoplast او الذي ينتشر من العضيات . ان مناظرات APX isoforms المتواجد في البلاستيدات الخضراء والساييتوسول هي محددة ومعروفة الى حد ما ، ويعتبر الـ AsA واهب للاليكترون والمناظرات الانزيمية في الساييتوسول cytosolic isoenzymes هي اقل حساسية للاستنزاف Depletion للـ AsA مقارنة مع chloroplastic isoenzymes والتي تشمل الثغور والثايلوكايدة المرتبطة بالانزيمات . ان الـ APX يعتبر كواحد من الانزيمات المضادة للاكسدة المصنفة في خلايا النبات والمناظرات Isoforms



شكل - - يوضح تصنيف البيروكسيدات Peroxidases

عن : Pandey ، وجماعته ، (2017) .

للـ APX لها علاقة قوية جداً مع H_2O_2 مقارنة بالـ CAT، عمل الـ APXs يعتبر كانس فعال للـ H_2O_2 تحت ظروف الاجهاد . العديد من الباحثين أشاروا الى ان نشاط الـ APX يتحسن ويزداد استجابة للاجهاد غير الحيوي مثل الجفاف والملوحة والتعرض للبرودة chilling وسمية المعادن الثقيلة والاشعة فوق البنفسجية UV-Irradation .

ان الـ dismutation لجذر الـ superoxide بواسطة انزيم الـ SOD ينتج بيروكسيد الهيدروجين في البلاستيدات الخضراء . ان ابعاد او ازالة سمية البيروكسيد هي مهمة اساسية لتجنب تثبيط انزيمات دورة كالفن ، اذا غاب CAT عن البلاستيدات الخضراء فان النبات يتبنى او يتخذ الية اختيارية اخرى لازالة سمية بيروكسيد الهيدروجين بواسطة البيروكسيداز peroxidase خلال مسار ascorbate-glutathione ، البيروكسيداز يحتاج عامل مختزل لكي يختزل بيروكسيد الهيدروجين الى ماء ، في خلية النبات العامل المختزل هذا هو الاسكوربات ascorbate ، وعليه فان البيروكسيداز يسمى (APX) Ascorbate Peroxidase ، ان الـ APX هو بروتين هيمي يحتوي على البروتين يتواجد في حشوة البلاستيدات stroma واغشيتها ، عند تواجد الـ APX مع جزيئين من الـ ascorbate فان بيروكسيد الهيدروجين يُختزل الى ماء وتولد جزيئين من monohydro ascorbate(MDHA) . إن تنظيم نشاط الـ APX درست في بادرات الرز والـ mung bean والفاصوليا والذرة الصفراء .

و في الوقت الذي فيه الـ CAT تختزل مستويات H_2O_2 في البروكسيسومز فإن الـ APX يعمل او ينجز هذه الوظيفة في البلاستيدات الخضراء والساييتوسول لخلايا النبات ، إن الـ APX يستعمل الاسكوربات Ascorbate كماتح للهيدروجين لتحطيم او

تدمير او تفكيك break down الـ H_2O_2 لتكوين H_2O و Monodehydro ascorbate (MDHA) ، إن الـ APX له نظيرين في الساييتوسول اللذان لهما ادوار دفاعية ويرتبطان بالاغشية إضافة إلى دورهما في كنس وازالة الـ H_2O_2 والذي يغير او يعدل modulate من فعالية الكوانتم Quantum efficiency وسيطر على انتقال الاليكترونات عند الاقتران مع دورة Ascorbate – glutathione cycle (ASA-GSH) ، في البلاستيدات الخضراء فإن الـ SOD و APX تتواجد بأشكال دائبة ومرتبطة بالثايلوكايد .

إن توليد الـ $O_2 \cdot$ على سطح الغشاء ممكن ان يكون فحاً و يتحول حالاً الى H_2O_2 والذي تتم إزالته او كنسه بواسطة الـ APX المرتبط بالغشاء ، البلاستيدات الخضراء السليمة والمفصولة بسرعة يمكن ان تتأيض (metabolize) خارجياً exogenously وتستهمل H_2O_2 ، مما يدل على ان البلاستيدات الخضراء ربما تطرد او تتخلص من الـ H_2O_2 الذي يتولد سواء كان داخلياً او خارجياً .

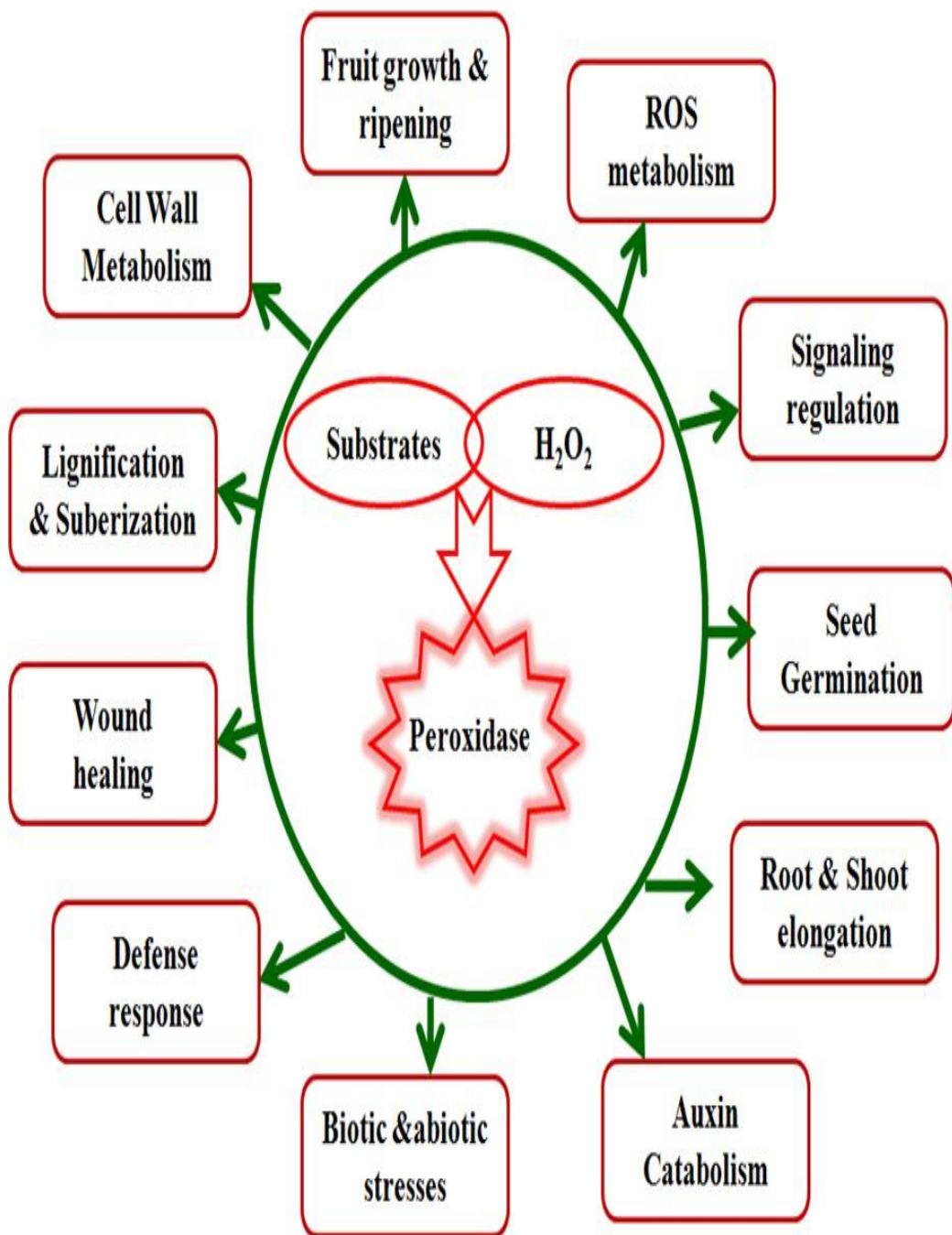
لقد تبين انه خلال الفيضانات فان نشاط الـ APX يزداد وبشكل معنوي وكبير في نباتات الحمضيات وفي نباتات الـ *Arabidopsis* المعدلة وراثياً يزداد overexpressing ، الـ APX في الساييتوسول يبدي زيادة في مقاومة لاجهاد الملوحة مقارنة مع انواع النباتات البرية . لقد لاحظ بعض الباحثين انه في نبات الـ *A. thaliana* فان النقص في الـ APX الموجود في البلاستيدات الخضراء (APX في الستروما و APX في الثايلوكايد) اتضح بانه يحصل تسريع لتحفيز وحث الضوء على حصول التخر necrosis عندما تكون مستويات الـ AA في الخلية قليلة. إن الـ overexpression المتزامن لجين Cu / Zn

SOD و APX في البلاستيدات الخضراء لنبات الفستوكه *Fescue* العشبي الطويل المعدل وراثياً تحسّن مقاومته للإجهادات غير الحيوية. APX هو إنزيم مهم مضاد للأكسدة يوجد بشكل رئيسي في النباتات والطحالب العليا و يساعد APX على إزالة السموم من H_2O_2 في مسار أسكوربات الجلوتاثيون (= Halliwell-Asada). يستخدم APX حمض الأسكوربيك *monodehydroascorbate* و H_2O_2 الى الماء و (MDA).



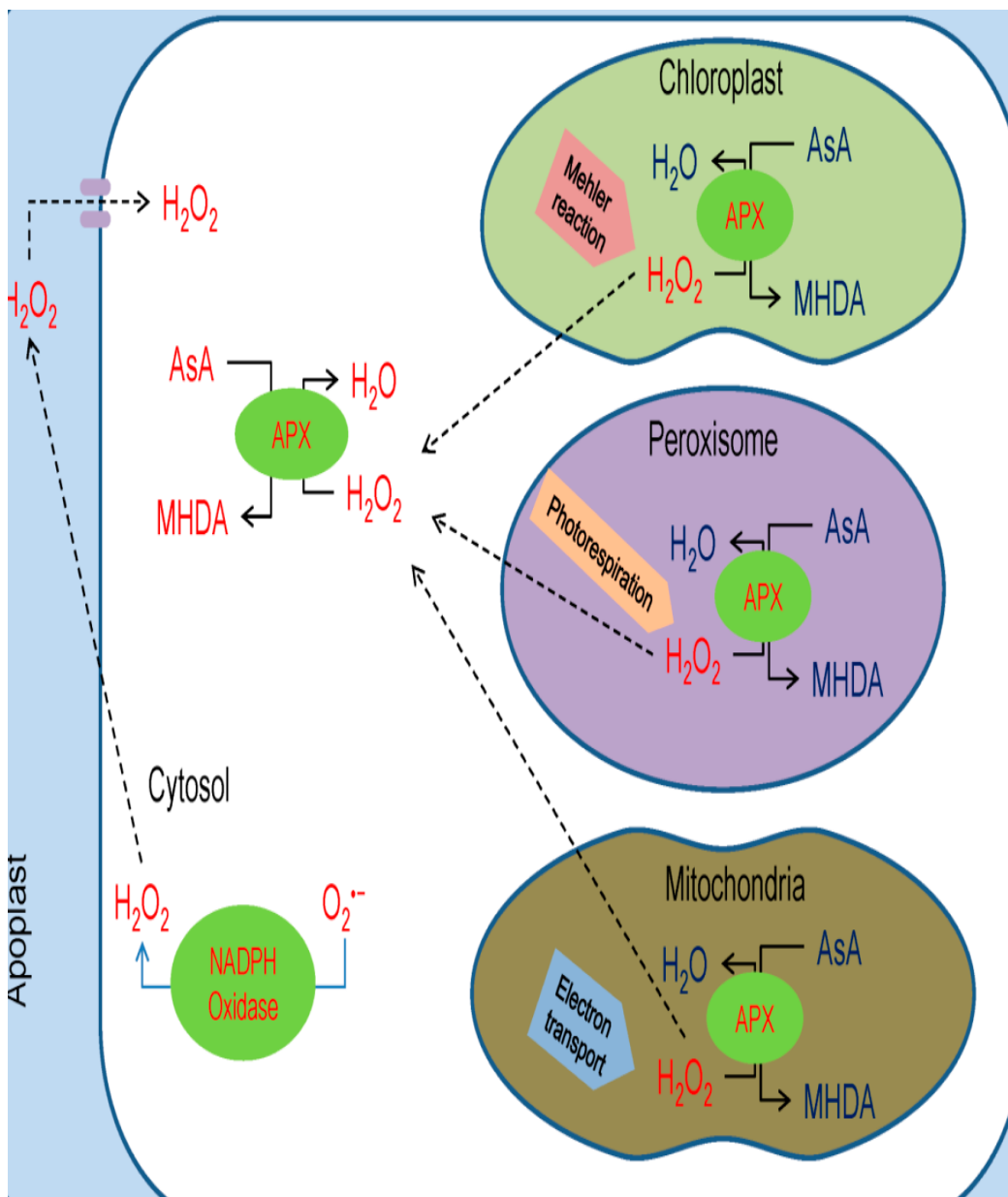
تم عزل APX لأول مرة من البلاستيدات الخضراء والطحالب ثم لوحظ تواجده في الثايلاكويد (tAPX) ، والجلوكسيسومال (gmAPX) ، أن قلة نشاط الـ APX1 في التبغ يؤدي إلى زيادة حساسية النبات لهجمات مسببات الأمراض .

الـ APX يساهم في كنس الـ H_2O_2 في دورة الماء- الماء و ascorbate – glutathione ويعتبر AsA واهب للإلكترون . الـ APXs (ascorbate peroxidase) تختزل H_2O_2 الى ماء ويلعب دوراً مهماً في نظام مضادات الأكسدة للنباتات ، ان عائلة الـ APX تشمل على الأقل خمسة متشابهات isoforms متنوعة تشمل الثايلاكويدية والاعشوية microsomal membrane المايكروسوم الاشكال المرتبطة بها ، علاوة على ذلك الانزيمات الذائبة المتواجدة في Stroma والساييتوسول والـ apoplast . شكل الـ APX المتواجد في البلاستيدات الخضراء للـ APX هو غير مستقر وقابل للتغير ونصف عمره اقل من 30 ثانية في غياب الـ AsA ، بينما الموجود في الساييتوسول نصف عمره من 40-60 دقيقة . ان الـ APX ممكن ان ينقى او يصفى او يستخلص من السبيناخ والـ pea والشاي وفول الصويا والـ APX



شكل - 20 - يوضح الوظائف المختلفة للبيريوكسيدازات
 Peroxidases . عن : Pandey ، وجماعته ، (2017) .

المتواجد في الثايوكايد يثبط بواسطة H_2O_2 عند المستويات الاجزاء الثانوية من الـ nanomolar تحت الاجهاد ، والـ APX له قابلية عالية مع H_2O_2 مقارنة مع الـ CAT و POD وربما يمتلك دورا حرجا واساسيا في ادارة اجهاد الـ ROS او ربما يكون مسؤولا عن التحورات الدقيقة لبعث الاشارة ROS ، ان تعطيل او منع انتشار tyI AOX يزيد حساسية النباتات للإجهاد التأكسدي بينما تعزيز اوكسجين التعبير للـ tyI APX ينتج عنه زيادة المقاومة ضد الاجهاد. ان فرق التعبير الجيني Overexpression للـ *Arabidopsis* لجين ascorbate peroxidase المتواجد في peroxisome لنبات التبغ يمنح حماية ضد الـ Aminotriazole الذي يسبب الاجهاد التأكسدي في الـ glyoxysomes والـ peroxisomes ، ولكن نفس نباتات التبغ المعدلة وراثيا تفشل ، ويكون الانخفاض واضحا في الضرر المتسبب بواسطة Paraquat الذي يسبب في انتاج الـ ROS في البلاستيدات الخضراء ، ان الفرضية التي تقول بان المقاومة تدعم بواسطة التعبير للـ APX المتواجد في Peroxisomes ربما يكون محددا للإجهاد التأكسدي المتسبب في الـ peroxisomes مقارنة مع البلاستيدات الخضراء ، ان التعبير في جينات الـ Cu/Zn SOD و APX لاوراق البطاطا الحلوة المعدلة وراثيا قد تأثر معنويا بالمعاملة بـ Methyl Viologen . ان نشاط الـ APX في البلاستيدات الخضراء هو تقريبا 15 مرة اعلى مقارنة مع النباتات غير المعدلة وراثيا ، لقد لوحظ بان التعبير عن APX في النباتات لوحده كان اعلى نشاطا للـ APX مقارنة مع التعبير عن الـ APX و SOD معا وهما يمتلكان مقاومة أقل ضد التأكسد وتستننتج بان مستوى البداية للـ APX الذي ممكن ان يدعم مقاومة النباتات ضد الاجهاد وقد تكون المستويات الاعلى لا تبدي زيادة في المقاومة .



شكل - 21- يوضح دور الـ APX في ابطال توليد وانتاج الـ ROS في مختلف عضيات الخلية . عن : Hasanuzzaman ، وجماعته ، (2019) .

إن الـ mRNA للـ cytosolic ascorbate peroxisomes أبدى تنظيمًا up-regulation خلال الجفاف في العقد البكتيرية للجب.

إن التعبير التزامني للجينات Cu/Zn SOD و APX في البلاستيدات الخضراء لنبات *fescue* الطويل المعدل وراثيًا أبدى مقاومة للإجهاد غير الحيوي ، إن الـ APX يلعب دورًا مهمًا في عمليات الربط عند تعرض نبات *Arabidopsis thaliana* للإجهاد ، تتكون عائلة APX من خمسة أشكال مختلفة على الأقل بما في ذلك أشكال غشاء الثايلاكويد (tAPX) والكلايوكسيسوم (gmAPX) ، وكذلك شكل البلاستيدات الخضراء القابل للذوبان (sAPX) ، شكل العصارة الخلوية والبيروكسيسومز POD وقد يحتوي على أكثر من دور حاسم في إدارة أنواع الأكسجين التفاعلية أثناء الإجهاد .

2 –4- Guaiacol Peroxidase (GPOX)

2 – 4- گواياكول بيرووكسيديز

ان (GPOX) هو هيم يحتوي على بروتين وهو يعتبر افضل مؤكسد اروماتي مانح للاليكترون مثل الـ Guaiacol و الـ pyragallol على حساب H_2O_2 ، وهو يتواجد بشكل واسع في الحيوانات والنباتات والاحياء المجهرية ، هذه الانزيمات تمتلك أربعة جسور ثنائية الكبريت متحولة Four conserved disulfide bridge وتحتوي على اثنين من تركيب ايونات الـ Ca^{+2} ، العديد من مناظرات لانزيم GPOX تتواجد في انسجة النبات في مواقع مختلفة مثل الفجوات وجدار الخلية والساييتوسول . ان الـ GPOX يشترك في العديد من عمليات البناء الحيوي المهمة والتي منها البناء الحيوي للكنين على جدار الخلية Lignification و تفكيك الـ IAA ، و البناء الحيوي للثايلين ، و التنام الجروح والاشتراك في منظومة الدفاع عن الاجهادات الحيوية وغير الحيوية . ان الـ GPOXs يشار اليها كانزيمات اجهاد ووظيفتها هي للتغلب على الجذور المشكلة من O_2 وجذور الـ Peroxy تحت ظروف الاجهاد ، ان مختلف الاجهادات المتسببة عن الظروف البيئة لوحظت بانها تحت نشاط الـ GPOX ، بعض الباحثين ربط الزيادة في نشاط الـ GPOX لتفاعلات الاكسدة تحت ظروف سمية المعادن الثقيلة ، واشير اليها كمؤشر حيوي لسمية المعادن قبل موت الكائن الحي ، في النباتات بعض الباحثين أكد على ان افضل حماية للنباتات المعرضة لإجهاد الملوحة من نتائج الضرر التاكسدي يتم من خلال زيادة نشاط GPOX .

إن الـ GPOX هو جزي Monomers قابل للاتحاد مع غيره و يؤكسد مواد التفاعل على حساب H_2O_2 ويخلص الخلية من

البيروكسيد الزائد المنتج بواسطة الأيض تحت الظروف الطبيعية وظروف الاجهاد ، إن الـ GPOX يدافع ضد الاجهادات الحيوية من خلال استهلاك الـ H_2O_2 في الساييتوسول والفجوة وجدار الخلية إضافة الى المسافات البينية ، عادة تؤكسد الاسكوربات Ascorbate بمعدل 1% من الـ Guaiacol . ومن ضمن مضادات الاكسدة فإن الـ GPOX ممكن اعتباره كواحد من المفاتيح المهمة طالما انه يشترك و الكثير غيره خارج الخلية وداخلها في تحطيم الـ H_2O_2 . ان الـ GPOX يُعتمد بدرجة كبيرة كإنزيم اجهاد ، او يعرف على انه إنزيم يتحفز نشاطه عند الاجهاد ، وقد لوحظ في عقد الفاصولياء العادية Common bean تحت ظروف من اجهاد الملوحة ، ان نشاط الـ GPOX يختلف اعتمادا على نوع النبات وظروف الاجهاد و هو يزداد في النباتات المعرضة للكادميوم .

تحصل زيادة اولية في نشاط الـ GPOX في كلا من انسجة الاوراق والجذر للـ green gram والرز ، و تحت ظروف اجهاد الملوحة لوحظ ايضا زيادة نشاط الـ GPOX وتحت ظروف اجهاد الجفاف في مختلف النباتات مثل Liquorice ودوار الشمس والغرب *popular* .

إضافة لذلك فقد وجد احد الباحثين تحسن في نشاط الـ GPOX عند التعرض للمعادن مثل Hg , Ni , Cu , Cd والزنبق والرصاص ، و في اطراف جذور الشعير المعاملة بالرصاص ، و تحت ظروف من اجهاد الملوحة ، وقد استعمل مستوى نشاط الـ GPOX استعمل كمؤشر حيوي مهم لتقييم او تقدير كثافة الاجهاد. إن تحسين نشاط الـ GPOX الذي يُعتقد بانه ينفع او يصلح كأداة دفاع جوهري او حقيقية لمقاومة ضرر الاجهاد التأكسدي في النباتات.

ان الـ GPOX يعمل ايضا على بيروكسيد الهيدروجين ويكون GSSG الذي هو ايضا يختزل الى الـ GSH بواسطة GR . ان الـ GPOX هو عضو في عائلة كبيرة من البيروكسيديات Peroxidase التي تتواجد في الساييتوبلازم او في جدران الخلية بشكل مرتبط ، ان نشاط الـ GPOX يزداد كاستجابة للاجهاد التاكسدي بسبب التعرض للزرنيخ في الـ Mung bean ايضا ، احد الباحثين اقترح بأن الـ GPOX يصلح كآلية دفاع حقيقية لمقاومة الضرر التاكسدي في *P. ensiformis* و *N. exaltata* ، ان زيادة نشاط الـ GPOX لوحظ لحد تركيز 20 ملغم . كغم⁻¹ للزرنيخ ومن ثم تنخفض عند التراكيز الاعلى في نبات الـ *Pteris vittata* .

2 - 5 - كلوتاثيون ريدكتيز Glutathion Reductase (GR

2 - 5 - 1 المقدمة

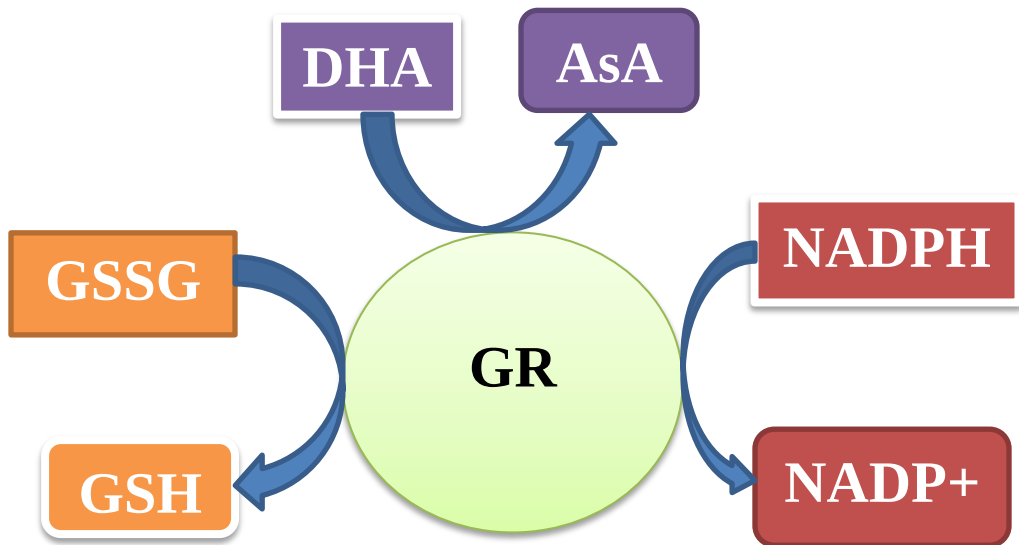
تعمل مضادات الأكسدة بالاشتراك مع الانزيمات في دورة الأكسدة والاختزال غير الانزيمية، إن الـ GSH يتأكسد الى GSSG في دورة AsA-GSH cycle ، فإن GSH يتأكسد في تفاعل تحفيزي بواسطة DHAR ، GR وانزيم NAD(P)H - dependent يحفز اختزال GSSG الى GSH ولذا سوف تبقى نسبة او معدل GSH / GSSG عالية في الخلية. ان الـ GR يعود الى مجموعة Flavoenzymes ويحتوي على مجموعة Disulfide أساسية ، ان آلية التحفيز ترتبط أو تشترك بخطوتين:-

1- الأولى- ان جزء او شطر الـ Flavin تُختزل بواسطة NADPH ، والـ Flavin يؤكسد جسر الـ Disulfide النشط الذي سوف يختزل لانتاج Thiolate anion والـ Cysteine ، أي انه في هذه المرحلة يتم اختزال نصف التفاعل خلالها حيث الـ FAD الذي يشكل مجموعة الـ Posthetic للـ GR تختزل بواسطة NADPH .

2- الخطوة الثانية- تشمل اختزال الـ GSSG عن طريق تفاعلات Thiol-disulfide interchange reactions الى الانزيم المختزل حيث يتأكسد بواسطة GSSG الذي ربما يعاني تاثيرات عكسية وعدم تنشيط ، أي إنه في هذه المرحلة تتم اكسدة نصف التفاعل التي نتج منها Dithiol والتي تتفاعل مع Glutathione disulphide وآخر مستقبل للإلكترونات GSSG تختزل إلى اثنين GSH عند الموقع النشط للـ GR وعلى الرغم من انها تقع في البلاستيدات الخضراء و الساييتوسول

والميتوكوندريا والـ Peroxisomes فقد قدرت ان حوالي 80% من نشاط الـ GR في انسجة التمثيل الضوئي بواسطة نظائره المتواجدة في البلاستيدات الخضراء ، ان الـ GSH ، GR ، تشترك او ترتبط في إزالة تأثير الـ H_2O_2 المتولد بواسطة تفاعل . Mehler

في المخطط التالي وصف لتفاعلات التحفيز الأساسية بواسطة GR يوضح آلية الاختزال للـ GSSG الى GSH فان الـ GR يعمل مثل أسلوب كرة الطاولة Ping-Pong fashion حيث يرتبط أو يربط NADP وينقل الـ Hydride الى الـ FAD، ثم يترك قبل الارتباط مع الـ Diglutathione ، بكلمة أخرى مادتي التفاعل الاثنتين هي تقتصر على التعاون المتبادل Mutually exclusive ، دورة التحفيز للـ GR تتضمن أو تتألف من مرحلتين كما ذكر سابقا :-



شكل - - يوضح المخطط الجزيئي لوظيفة الـ GR .

أن كنس الـ H_2O_2 يتم بواسطة الـ Catalase والـ Peroxidases أما مسار الـ Ascorbate- glutathione يكون مختلف بعض الشيء .

لاحظ بعض العلماء ان نشاط الـ GR يزداد بتعرض النبات للإجهادات البيئية ، احد الباحثين وجد علاقة ارتباط Correlation بين مقاومة الاجهاد التأكسدي ونشاط الـ GR وأشار الى ان الاجهاد التأكسدي المتسبب بواسطة Paraquat or H_2O_2 سوف يشجع تمثيل الـ GR مرة اخرى ، ان استنزاف الـ GR الموجود في البلاستيدات الخضراء لنباتات الطماطم يزيد من حساسية النبات لاضرار البرودة او لاجهاد البرودة .

إن فوق التعبير الجيني Over expressing للـ GR في نبات *N. tabacum* و *populous* تؤدي الى اعلى محتوى للـ AsA في الأوراق ويحسن من مقاومة الاجهاد التأكسدي ، ان انتاج الـ ROS في النباتات هو في مستوى منخفض تحت ظروف النمو العادية ، ان الـ ROS تزداد بشكل فعال في النباتات التي يحصل بها خلل في التوازن ما بين الـ O_2^- ، الـ $OH^\bullet$ و H_2O_2 في أجزاء الخلية كاستجابة لظروف الاجهاد .

إن (GR) Glutathione Reductase هو الانزيم المسؤول على البقاء والمحافظة على مستويات الـ GSH لمعظم وظائف الخلية ، وهو يتواجد في الماييتوكوندريا والساييتوسول والبلاستيدات الخضراء ، ان الـ GSH يتأكسد ليكون (GSSG) Glutathione disulphide ، الذي تحتاجه الخلية لاعادة انتاج ascorbate من الـ Monodehydroascorbate ، الـ NADPH-dependent يختزل الـ GSSG الى GSH هذا يحفز بواسطة الـ GR ، الاحتياجات المتزايدة من الـ GSH خلال

اجهاد الزرنيخ الذي يحدث على الاجهاد التاكسدي ينظم بواسطة تحفيز الـ GR في بادرات الرز .

ويعتبر الـ GSH من الـ Ubiquitous tripeptide الذي يتواجد غالباً كمركب ذو وزن جزيئي منخفض يحوي ثلاث مجاميع ثايول Thiol في الخلايا ، ويعمل كـ Disulphide reductant لحماية مجاميع الثايول للانزيمات واعدة توليد الاسكوربات ويتفاعل مع ($^1O_2$) و $OH\cdot$. إن الـ GSH يزيل سمية مبيدات الادغال من خلال اقترانه اما بشكل تلقائي او بواسطة نشاط الـ Glutathione -S - transferase (GST) و تنظيم الـ gene expression التعبير الجيني في استجابة للاجهاد البيئي ومهاجمة المسببات المرضية والتي تشمل الـ Hypersensitive response (HR) استجابة مفرط الحساسية . إن الـ GSH ايضاً يشترك في اعادة توليد و تجديد للاسكوربات Ascorbates من DHA عن طريق انزيم DHAR . إن الـ GR يحفز على تكوين NADPH -dependent للاصرة المزدوجة Disulphide bond للـ Glutathione disulphide (GSSG) ومن ثم فهو مهم للإبقاء على خفض او اختزال المجمع الايضي pool للـ GSH .

إن دور الـ GSH و الـ GR في كنس H_2O_2 قد توضح بشكل جيد في مسار Halliwell-Asada pathway . إن الـ GR يحفز معدل تحديد الخطوة الاخيرة Rate-limiting last step لمسار Halliwell-Asada pathway . إن الزيادة في نشاط الـ GR في النباتات ينتج عنها تراكم للـ GSH ومن ثم يمنح المقاومة ضد الاجهاد في النبات . إن العديد من الدراسات اشارت الى ان الاجهاد غير الحيوي يزيد من نشاط الـ GR في الـ Pea و اللوبياء Cowpea والفاصولياء . وكما تبين بان اجهاد المعادن الثقيلة

HMs يزيد من نشاط الـ GR في الـ Black gram و Green gram إن زيادة نشاط الـ GR قد لوحظت في الاصناف المقاومة من الحنطة . إن التعبير Expression للـ GR احيانا يكون غير منظم Unregulated تحت الاجهاد مثل HL والجروح التي تحصل من خلال استخدام الالات وارتفاع وانخفاض درجات الحرارة والتعرض للـ HMs والمبيدات.

GR هو بروتين فلافوني ويوجد في كل من بدائيات النوى وحقيقيات النوى ، وهو إنزيم مهم لنظام أسكوربات - الجلوتاثيون ويحافظ على التوازن بين الجلوتاثيون GSH وتجمع الأسكوربات . يوجد GR بشكل رئيسي في البلاستيدات الخضراء بحدود 70-80 % منه ، وقد تم العثور على كميات صغيرة في الميتوكوندريا و العصارة الخلوية والبيروكسيسومات . يتم أكسدة GSH إلى GSSG والذي يجب تحويله مرة أخرى إلى GSH في الخلايا الطبيعية . لقد وجد أن GR و الـ GSH يلعبان دوراً مهماً للغاية في تحمل الإجهاد في النباتات ، وخاصةً في التخفيف من الإجهاد التأكسدي في النباتات كما يتضح من زيادة أنشطة GR أثناء الإجهاد التأكسدي ، لوحظت زيادة أنشطة الموارد الجينية أثناء إجهاد الجفاف والاجهاد الملحي الى زيادة نشاط الموارد الجينية في القمح و الرز ، لوحظ أيضاً بأن هناك ارتباط إيجابي بين زيادة نشاط GR وتحمل الانخفاض في درجات الحرارة لنباتات الرز و الذرة و الطماطم . إجهاد المعادن الثقيلة مسؤول أيضاً عن زيادة نشاط GR في النباتات ، نباتات التوت التي تتعرض للإجهاد يحصل بها نشاطاً متزايداً من الموارد الوراثية . تبين وجود ارتباط إيجابي لزيادة نشاط GR عند التعرض للكادميوم في البطاطس والفجل وفول الصويا وقصب السكر والخردل . أن تواجد الـ GR في العصارة الخلوية يزداد بمقدار ضعفين ، و في البلاستيدات الخضراء يزداد بمقدار 50 ضعفاً في النباتات المعدلة

وراثيًا من *B. juncea* . أظهرت هذه النباتات المعدلة وراثيًا قدرة أكبر على تحمل إجهاد الكادميوم حتى 100 ملي مولار .

أن الـ GR يعرف بأنه Flavo - protein Oxidoreductase ، و هو يحفز Catalyses اختزال الـ Glutathione إلى disulphide (GSSG) إلى Glutathione Sulphydryl من GSH . هذا الإنزيم يشغل NADPH كمختزل Reductant

2 - 5 - 2 - موقعه location

أن الـ GR عادة يتواجد أو على الاغلب في البلاستيدات الخضراء ، ومع ذلك كمية صغيرة من نظائر الانزيم Enzyme isoforms قد تتواجد في الماييتوكونديريا والساييتوسول والـ Peroxisomes في الأوراق . نشاط الـ GR في البلاستيدات الخضراء للاوراق عادة ما يكون اعلى مقارنة مع بلاستيدات الجذور (لا توجد بلاستيدات خضراء في الجذور لعدم توفر شرط اساسي لتكوينها وهو الضوء) .

في النباتات الراقية هناك ثلاث أنواع من GR تتواجد في السيتوسول ، والبلاستيدات الخضراء ، والمايتوكونديريا على التوالي ، نظائر الساييتوسول Cytosolic isoforms للـ GRs في الرز هي RGRC2 وفي البزاليا pea GOR2 قد عرفت خلال Sub-cellular fractionation ، إضافة الى الموجود في البلاستيدات الخضراء للـ GRs قد عرفت في نبات *Arabidopsis* ، AT-2 AT وفي البزاليا GOR1 .

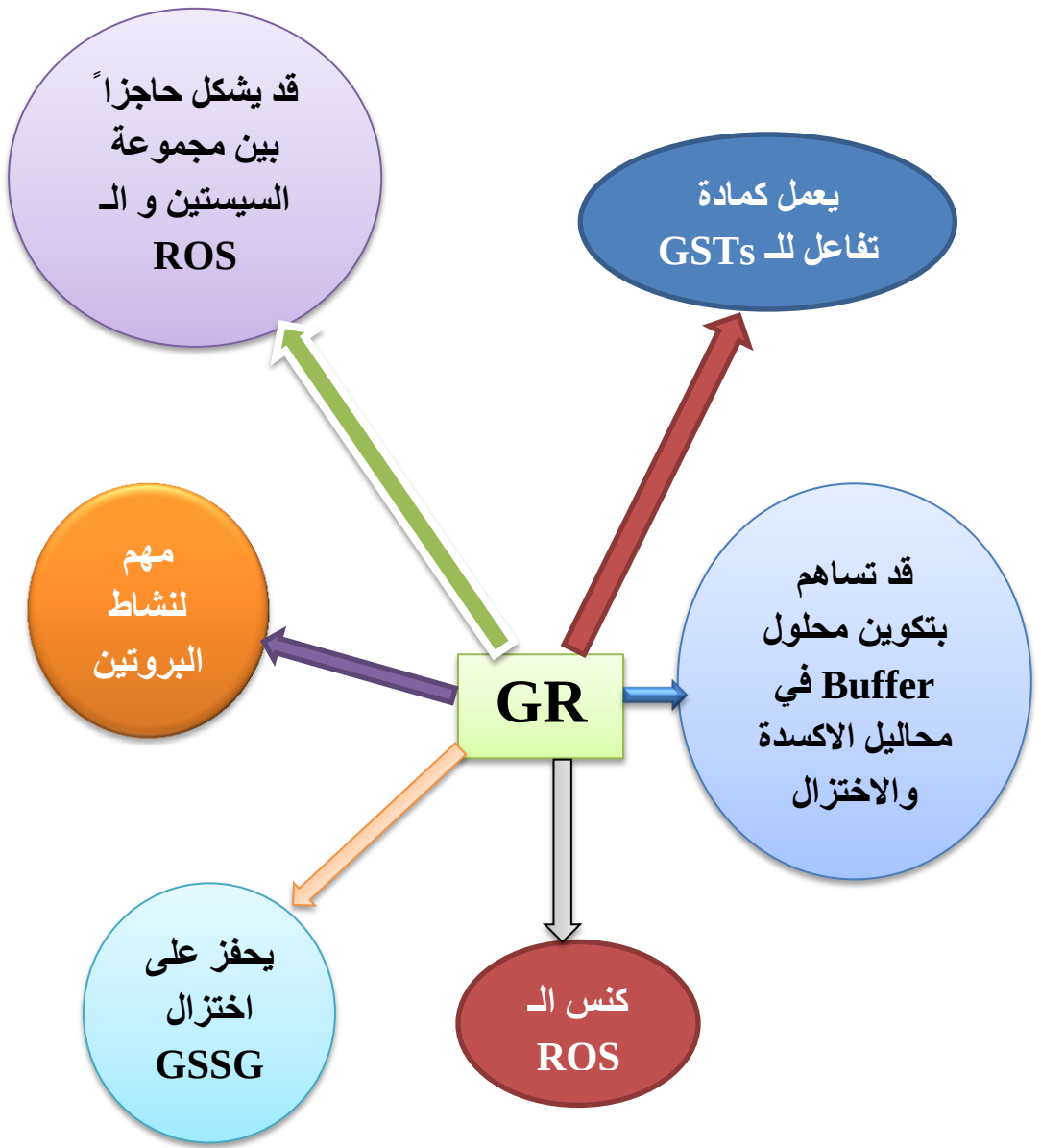
التغيرات في مجموعة نظائر الـ GR ضمن مكونات الخلية كاستجابة للإجهاد قد لوحظت في البازللاء والذرة ، الاختلاف في النظائر للـ GR ممكن أن تحفز بواسطة أشارات بيئية مختلفة ولها وظائف مختلفة في استجابة النبات للإجهاد . حوالي 80%

من أنشطة الـ GR في أنسجة الأوراق تتم من النظائر في البلاستيدات الخضراء ، إن كنس الـ ROS والمحافظة على نسبة أو معدل عالي من الاختزال لأكسدة الـ Glutathione بواسطة GR1 ، وإن الـ GR المتواجد في البلاستيدات الخضراء هو ضروري في عملية البناء الضوئي Oxygenic . Photosynthesis

2 - 5 - 3 - التركيب الأولي Pr.Str

تسلسل الأحماض الأمينية يستدل من تسلسل النيوكليوتيدات بان هناك توافق مع تسلسل الأحماض الأمينية N-terminal amino acid Sequence لللايزومير الرئيسي GR II الذي يستخلص من أوراق الـ *A. thaliana* متعدد الببتيد يتألف من تسلسل N-terminal ، و 74 حامض أميني حيث يمتلك ميزة Chloroplast-targeting peptides ، والتي أظهرت تشابهاً مع GRS من الأنواع الأخرى وأن الـ GR هو Homodimeric FAD-containing enzyme والذي يعود إلى عائلة NADPH-dependent Oxidoreductase وهو ظاهرة عالمية ويتواجد في الكائنات حقيقية النواة وبدائية النواة هذا البروتين الـ Homodimeric يتألف من وحدات أصغر Subunits مع وزن جزيئي حوالي 55Kda . عند غياب الثايول Thiols فإن الـ GR يميل لتكوين رباعيات Tetramers وأشكال أكبر ، وعلى الرغم من أن هذه الأشكال الأكبر تبدي نشاطاً تحفيزياً ، فإن الـ GSH المنتج يحافظ على الانزيم في شكله الثنائي dimeric form تحت ظروف الخلية . الـ GR يحافظ على معدل عالي من GSH/GSSG في الخلايا . وهو واحد من منظومة مضادات الأكسدة الانزيمية المهمة لکنس الـ ROS ويشترك مع SOD والانزيمات المعروفة في دورة Ascorbate

والمخطط التالي يوضح دور ال-GR



شكل - 23 - مخطط يوضح اهم ادوار ووظائف الـ GR في الخلية .

أن مسار Ascorbate- glutathione هو ايضاً يعرف بمسار Halliwell-Asada pathway ، يحصل في مختلف مواقع الخلية مثل البلاستيدات الخضراء والميتوكوندريا والساييتوسول والـ Peroxisomes و Apoplast ، الدورة تشمل أو تتضمن

أربعة انزيمات رئيسية وهي GR و APX و MDHAR و MDAR هذا المسار أيضاً يشمل شبكة من مختلف مواد الأيض الخلوي ذات صفات أكسدة واختزال لإزالة السمية من الـ ROS والتي أيضاً تساعد في تجنب حدوث ضرر الأكسدة بواسطة ROS في النباتات .

الدراسات أخذت بعين الاعتبار حصول زيادة في نشاط الـ GR في أنواع نباتية متنوعة تحت مختلف أنواع الاجهادات للأحيائية ، من الدراسات باستعمال النباتات المعدلة وراثياً Transgenic plants تم اثبات بان الـ GR يلعب دوراً رئيسياً ومحورياً في دعم مقاومة النبات للإجهاد التأكسدي المتسبب بواسطة الجفاف والأوزون والمعادن الثقيلة والإضاءة العالية والملوحة والبرودة .. الخ .

أن زيادة نشاط الـ GR قد ثبتت في جذور الـ *C. arientinum* تحت الإجهاد الملحي ، أن نشاط الـ GR يتحسن أو يتعزز في أنسجة أوراق نفس النباتات تحت ظروف إجهاد الملوحة . لقد وجد أيضاً أن هناك تحسن في نشاط الـ GR في نبات الـ *A. thaliana* و *Vigna mungo* و الحنطة والفلفل والـ *Brassica juncea* يتبعه المعاملة بالكادميوم . العالمان ، Sharma و Dubey ، 2005 وجدوا بان زيادة نشاط الـ GR في بادرات الرز خلال ظروف الجفاف .

س - هل ممكن ان يعمل الـ GR كجين لازالة السمية في النباتات المعدلة وراثياً Transgenic plants ؟

المركب الحرج في منظومة ROS-Scavenging هو كيفية المحافظة أو الابقاء على الـ Ascorbate والـ Glutathione اللذان تشتركان في الدورة في حالة الاختزال . في كل الانزيمات

التي تشترك في هذه العملية ، فإن الـ GR قد درس على نطاق واسع ، محاولات اولية لتحسين الـ GR expression في نباتات التبغ المعدلة وراثيا باستعمال GR gene من بكتريا *E. Coli* المنتجة حيث حصلت زيادة بمقدار 3.5 مرة في نشاط الـ GR لمستخلص الأوراق لهذه النباتات وقد وجد خفض للضرر الملاحظ بعد التعرض لفايروس الموزائيك MV ولكن لم تكن هناك زيادة في مقاومة الأوزون .

أمكن تنقية الـ GR من العديد من انسجة النبات وهو ذو قابلية انزيمية عالية للحفظ ، وهو يحفز تفاعل NAD PH- dependent للأواصر Disulphide للـ GSSG وبهذا فهو مهم للحفاظ على اختزال الـ Glutathione ، الـ GR عادة يتواجد وبشكل رئيسي في حشوة البلاستيدات الخضراء ، ولكنه وجد ايضا في الماييتوكوندريا والساييتوسول والبيروكسيديز Peroxisomes ، النباتات تمتلك اشكال متعددة للانزيم، ثمانية في الـ pea واثنان في الحنطة ، دور الـ Glutathione والـ GR مهم في كنس H_2O_2 وقد اثبت ذلك من خلال مسار Pathway Halliwell-Asada enzyme ، ان الـ GR يحفز Catalyze Ascorbate - معدل تحديد خطوة الاجهاد لمسار الـ Ascorbate - glutathione ، المستويات العالية من نشاط الـ GR ربما تزيد نسبة $NADP^+/NADPH$ ، وبذلك تحافظ على قدرة الـ $NADP^+$ لمنح الإلكترونات من سلسلة انتقال الإلكترونات اثناء البناء الضوئي . ان تدخل الـ GR في الحفاظ على معدل عالي للـ GSH/GSSG والذي يحتاجه لغرض اعادة توليد الـ Ascorbate ، هو ضروري لغرض تنشيط عدة انزيمات في عملية تثبيت CO_2 في البلاستيدات الخضراء ، ان تنشيط انزيمات الـ GR في النباتات ينتج عنها تراكم لمستويات الـ GSH وفي النهاية تزداد مقاومة النبات.

اجهاد البرودة يسبب زيادة معنوية في مستويات الـ GR في اوراق نبات الخيار ، وبشكل مشابه فان نشاط الـ GR يزداد وبشكل معنوي في الحنطة خلال اجهاد ارتفاع درجات الحرارة، وفي عقد جذور نبات الجت خلال الاجهاد المائي، و في القطن خلال اجهاد الـ NaCl و Paraquat (= الـ Paraquat هو الاسم التجاري لاحد مبيدات الادغال الذي يسمى Bipyridinium dichloride ورمزه الكيميائي $[(C_5H_4N)_2]C_{12}$ وهو مبيد غير اختياري يقتل الانسجة الخضراء وهو سام للانسان والحيوان ويرتبط مع مرض باركنسون) ، الكاديوم Cd يحفز زيادة معنوية في مستويات RNA الرسولي للجين الذي يشترك في التمثيل الحيوي للـ GSH ورغم ان زيادة نشاط الـ GR (حوالي 60 مرة للأنواع البرية) فانه لم يدعم فوق التعبير الجيني لزيادة مقاومة للبرودة في نبات الطماطم .

البحوث الاخيرة استنتجت بان دورة Mehler-Ascorbate- peroxidase هي عامل محدد لحساسية النباتات للإجهادات البيئية ، خلال البرودة مستويات الاجهاد للـ Glutathione المؤكسد تكون اعلى في نباتات التبغ المعدلة وراثيا و Glutathione-S-transferase (GST) و GPX مقارنة مع الانواع البرية وهذه الاكسدة العالية للـ Glutathione ربما تكون مسؤولة عن المقاومة ضد اجهاد البرودة والملوحة في هذه النباتات ، ان ماثير الاهتمام ان مستويات الـ Glutathione العالية قد لوحظت في نبات التبغ المعدل وراثيا ، وزيادة مستويات GR تحمي هذه النباتات من تضرر الاغشية الناتج بسبب NaCl . ان DHAR Overexpressed في النباتات يحسن من مقاومة النباتات للإجهادات غير الحيوية الاخرى مثل انخفاض درجات الحرارة وتراكيز الملوحة العالية.

2 - 6 - السوبر اوكسايد ديسميوتيز

2- 6 -Super Oxide Dismutase (SOD)

2 - 6 - 1 - المقدمة

هو مجموعة من الانزيمات الحاوية على معدن Metalloisozymes التي تعادل جذور الـ Superoxide العالية وتحولها الى الاوكسجين وببيروكسيد الهيدروجين لذا فله دوراً مهماً جداً في حماية الخلية من الاجهاد ، ان الـ SOD هو انزيم مضاد للاكسدة يرتبط بتواجد المعادن ، ويعتبر خط الدفاع الاول للخلية ضد الـ ROS وهو الانزيم الاكثر فعالية داخل الخلية ، ان عائلة الـ SOD هي انزيمات تحتوي على معادن Metalloenzyme وتتواجد في كل الاعضاء الهوائية والمكونات الخلوية الحساسة للإجهاد التأكسدي . إن الـ SODs ممكن تصنيفها الى ثلاثة انواع اعتماداً على العنصر الذي يعتبر عامل مساعد Cofactor ، اثنان منهما متشابهان:

Fe-SOD-1 وهذا يتمركز في البلاستيدات الخضراء

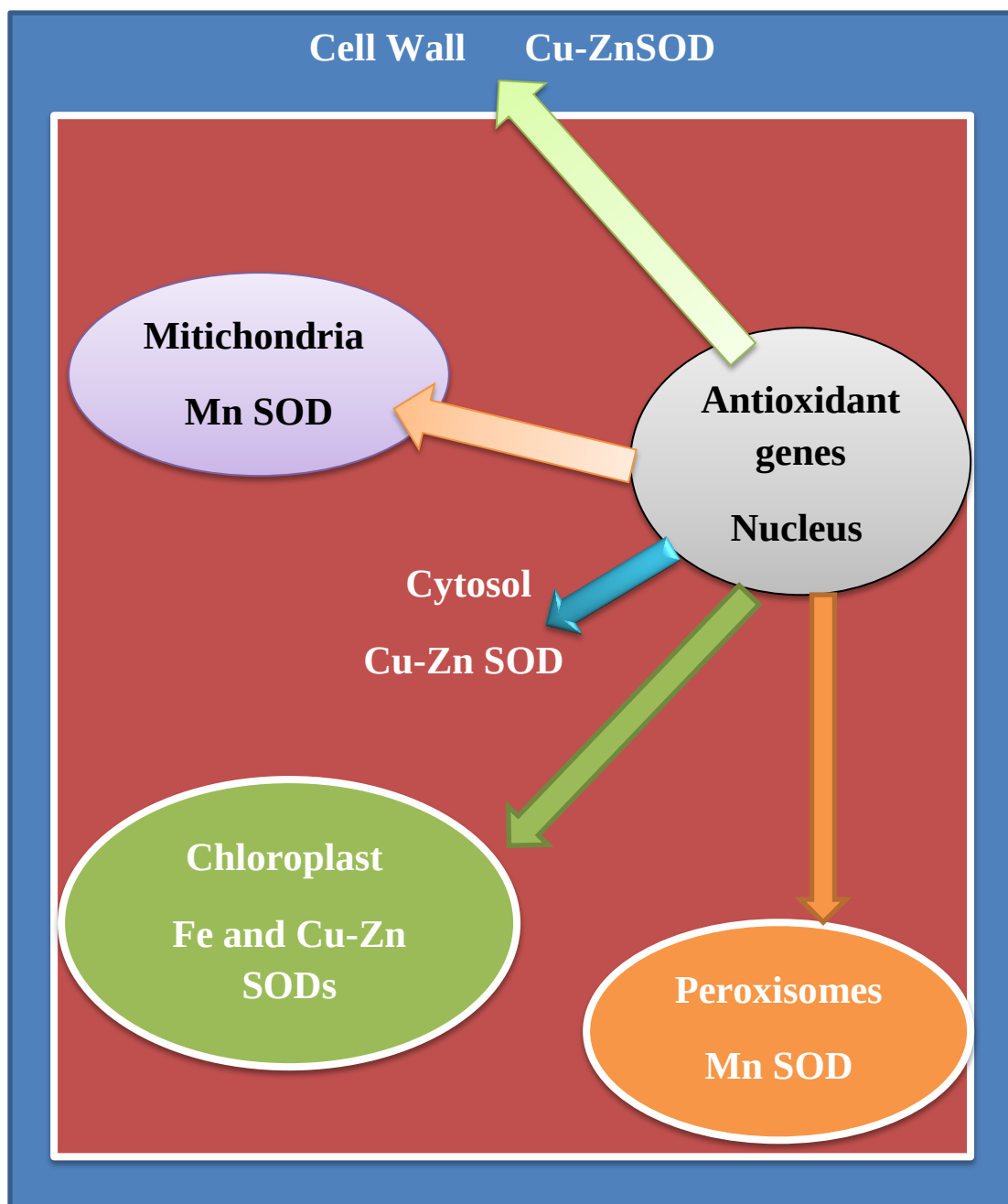
Mn-SOD- 2 وهذا يتمركز في المايتوكوندريا

3 - Cu/Zn-SOD وهذا يتمركز في البروكسيسومز Peroxisomes و البلاستيدات الخضراء والساييتوسول والعقد الجذرية ، وهو يعتبر حساساً للسيانيد ويتواجد كـ Dimer ، بينما الاثنان الاخران (Fe-SOD ، Mn-SOD) غير حساسين للسيانيد وربما يكونان Dimer او Tetramers .

وهناك المناظر الانزيمي الرابع للـ SOD الذي يحتوي على Ni في الموقع النشط ، ويسمى Ni-SOD ويوجد في العديد من أنواع

Streptomyces والبكتيريا الزرقاء . لم يبلغ عن تواجد الـ Ni-SOD في النباتات حتى الآن . بينما يوجد نوع واحد فقط من SOD في معظم الكائنات الحية ، فإن النباتات لها أشكال متعددة من كل نوع ، والتي يتم تشفيرها بواسطة أكثر من جين واحد ، مما يشير إلى أن النباتات لديها أنظمة دفاع مضادة للأكسدة أكثر تعقيداً من الكائنات الحية الأخرى. وعلى الرغم من أن هذه النظائر **Isozymes** تختلف في درجة حساسيتها للـ H_2O_2 وسيانيد البوتاسيوم (KCN) فإن هذه الثلاثة كلها **Encoded** بواسطة النواة ، و SODs تعتبر حساسة لمختلف الاجهادات غير الحيوية ومن المحتمل تلاحق الزيادة في إنتاج الـ ROS .

تحفيز نشاط الـ SOD يسهم في خفض الـ Lipid peroxidation ذلك ما لوحظ في الـ *Holcus lanatus* والبرسيم الاحمر *Red clover* و *Mung bean* التي تعرضت لاجهاد الزرنيخ . خلال اجهاد الزرنيخ لوحظ ارتفاع في مستوى Cu/Zn SOD في بادرات الرز ، التحليلات اثبتت بأن نشاط الـ SOD يدل على ان قدرة انزيم الـ Mn-SOD ومناظرين اثنين من Cu/Zn SOD isozymes قد ازداد في البرسيم الاحمر الواقع تحت تاثير إجهاد الزرنيخ ، تحليل الـ Proteomic لجذور الذرة تبين بأن الـ Cu/Zn SOD هو واحد من الانزيمات المستجيبة بدرجة عالية للزرنيخ و يساهم الانزيم في تجانس الاتزان الخلوي Homeostasis عندما يحصل خلل في عمليات الاكسدة والاختزال . ان نشاط الـ SOD يزداد كاستجابة لتراكيز الزرنيخ الواطنة ، ولكن التراكيز العالية للزرنيخ تثبط تراكم الـ SOD mRNA مما يؤدي الى هبوط في نشاطه ، مضادات الاكسدة التي تتعلق بالجينات Genes coding للـ SOD تلعب دوراً مهماً للاستجابة للزرنيخ Arsenate



شكل - 24- يوضح اماكن تواجد الـ SOD في الخلية .

يعتبر انزيم الـ SOD مهم جداً وهو الذي يرتبط بالاجهاد وله القدرة على تحويل ($O_2^{\bullet-}$) الى H_2O_2 والاخير يتحول الى ماء بواسطة APX او GPOX أو يحفز في دورة الـ AsA – GSH في الخلية النباتية أو دورة Asada-Halliwell التي هي المسار الرئيسي لنظام مضادات الاكسدة من اجل ازالة سمية الـ H_2O_2 والتي تتألف من مضادات أكسدة أنزيمية مثل AsA و GSH اضافة الى اربعة انزيمات مهمة هي MDHAR و DHAR و APX و GR . في نظام مضادات الاكسدة الدفاعية ، الدور الاساسي المنجز بواسطة دورة AsA – GSH هو لتقليل او تقليل كميات H_2O_2 وحصول التوازن بين عمليات الاكسدة والاختزال Redox homostasis ، اضافة الى GPOX و GST هنالك أيضا أنزيمات حيوية لازالة سمية H_2O_2 والاجسام الغريبة عن الكائن الحي Xenobiotic ضمن مضادات الاكسدة .

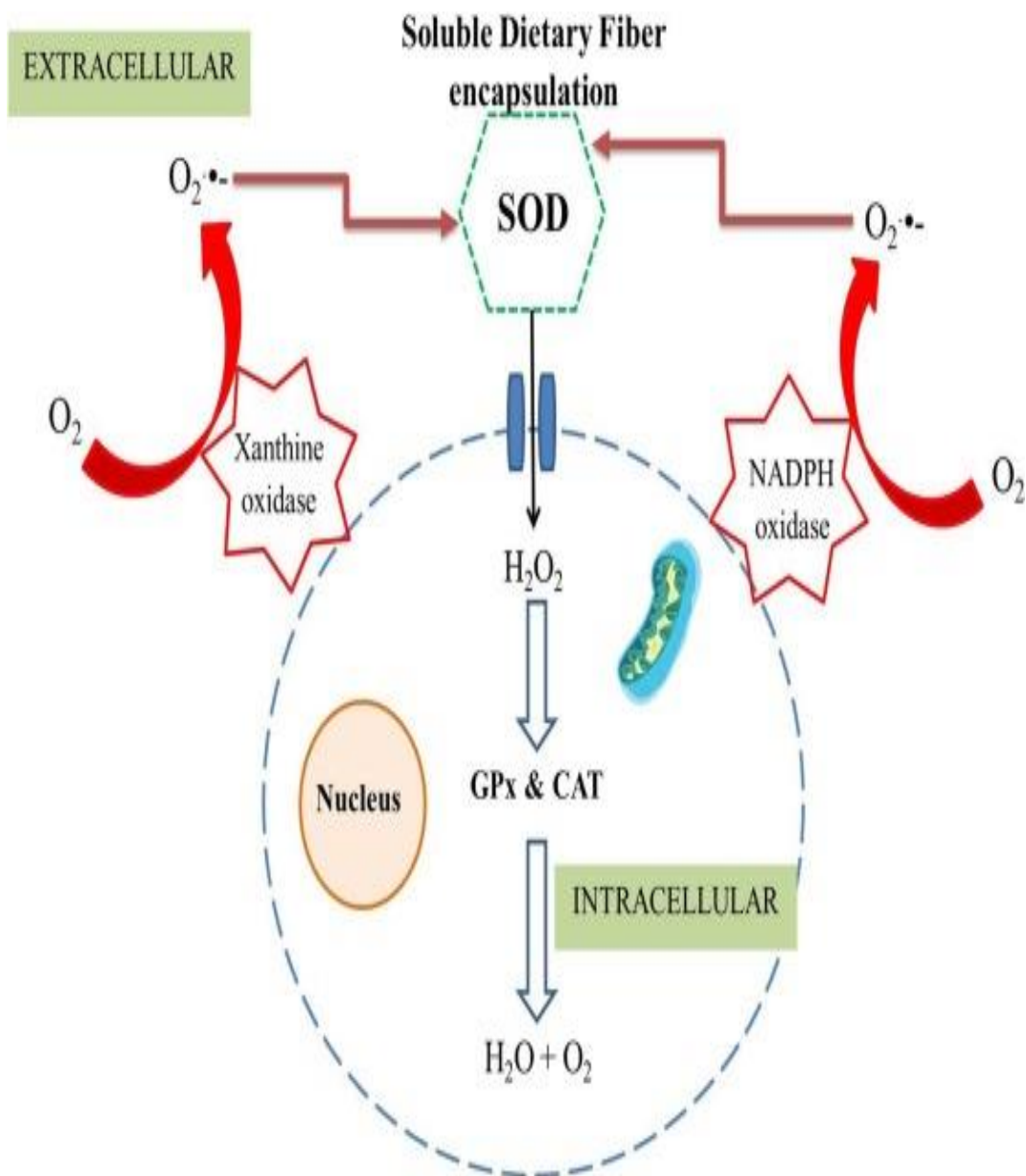
إن تأثير اجهاد المعادن على استنساخ الـ SOD قد توضح عند Tri and hexa-valent Cr-treated في Green gram و Black gram مسببا في زيادة معنوية في الـ MDA ونفاذية الاغشية وانتاج $O_2^{\bullet-}$ و H_2O_2 في الاوراق ، كما ان تراكم الـ $O_2^{\bullet-}$ يعزى الى قلة نشاط الـ SOD ، ان نشاط الـ SOD تحت مختلف ظروف الاجهاد غير الحيوي مثل الجفاف والملوحة والتطرف في درجات الحرارة والفيضان وتواجد الـ HMs يزداد لتقليل اضرار الاجهاد التاكسدي ، تنشيط الاوكسجين ربما يمر خلال مختلف الاليات وليس من الضروري ان ينتج مواد تفاعل للـ ROS ، كما ان التغيرات في ترتيب الاليكترونات للـ O_2 ربما يؤدي الى تكوين $^1O_2$ عالي النشاط . مقارنة بتأثيرات الجفاف والاجهاد المائي على التراكم الوراثة للحنطة يفترض بوجود آليات مختلفة تشترك في ازالة سمية الـ ROS مثلا الاجهاد المائي لا يؤثر على نشاط الـ SOD ، بينما الجفاف يسبب زيادة معنوية في نشاط الـ

SOD ، واحياناً تكون انزيمات ازالة الـ ROS مثل CAT و APX غير فعالة Inefficient في النباتات المعرضة الى اجهاد الجفاف الذي يحفز على الاجهاد التأكسدي .

ان الـ SOD يلعب دوراً مركزياً في منظومة الدفاع ضد الاجهاد التأكسدي في جميع الكائنات الحية Aerobic organism ، ان انزيم الـ SOD يحفز الـ Dismutase الـ $O_2^{\cdot -}$ الى O_2 و H_2O_2 ، وهو يتواجد في معظم العضيات الخلوية التي تتواجد فيها الجذور الحرة .

كل اشكال الـ SOD هي Nuclear encoded وترتبط مع مكونات الخلية بواسطة النهايات الامينية المثالية ، وقد لوحظ ان اعلى نشاط للـ SOD يزداد في النباتات لمعرضه للاجهادات البيئية المختلفة والتي تشمل الجفاف وسمية المعادن الثقيلة ، ان زيادة نشاط الـ SOD غالبا ما ترتبط مع زيادة مقاومة النبات ضد الاجهاد البيئي ، وقد ثبت ان الـ SOD ممكن ان يستخدم او ممكن ان يكون كاختبار غير مباشر للكائن الحي للكشف من النباتات المقاومة للجفاف ، ان زيادة انتاج SOD وجد انه كنتيجة لتحسين مقاومة الاجهاد التأكسدي في النبات.

من جانب اخر ممكن ان تكون وظيفته كـ Prooxidant مادام هو يحفز او يستحث على تكوين الجذور الحرة خلال تفاعل فنتون Fenton reaction ، العديد من الانزيمات مثل الكاتاليز والـ Superoxide dismutase اضافة الى عملها فهي تلعب دوراً في السيطرة على الـ ROS مثل Superoxide anion radical ($O_2^{\cdot -}$) و الاوكسجين المفرد (O_2^1) و بيروكسيد الهيدروجين (H_2O_2) وجذور الهيدروكسيد (OH) وهذه ممكن ان تدمر وتتلغ العديد من المكونات الخلوية مثل البروتينات ودهون



شكل - 25 - مخطط مبسط يوضح كيف ان جزيئة الـ O_2 تتحول الى Superoxide anions ومن ثم يتم كنسها من الخلية .
عن Stepheniea: وجماعته ، 2020

الاعشية والاحماض النووية . خلايا النباتات مسؤولة عن تكوين الـ ROS ايضا يحصل بها زيادة في انتاج الـ Metalloenzyme مثل الـ Superoxide dismutase و الكاتاليز و البيروكسيديز و خاصة Ascorbate peroxidase الذي يحميهم ضد الضرر التاكسدي الناتج من الاجهادات التاكسدية . ان الـ Superoxide dismutase هو من الانزيمات المهمة في مختلف اجزاء النبات والذي يشارك في عمليات الاكسدة . وهو مفتاح كنس الـ (O_2^-) وان نشاطه الانزيمي يساهم في انتاج H_2O_2 و O_2 . ان زيادة نشاط Superoxide dismutase ممكن ان يحدث لغرض خزن وتراكم جذور الـ Superoxide في الاوراق التي تعاني من نقص الحديد . لقد تبين ان نشاط الـ Superoxide dismutase يزداد عند التراكيز العالية من $FeSO_4$ ، وكذلك يزداد انتاج الـ ROS عند التراكيز العالية منه وكنتيجة لذلك فان انزيم الـ Superoxide dismutase سوف يزداد للسيطرة على الـ ROS ، ان زيادة نشاط الـ Superoxide dismutase لوحظ ايضا في اصناف الكتان الواقعة تحت تاثير اجهاد الحديد ، ان نشاط الـ Ascorbate peroxidase والكاتاليز ازدادا ايضا مع زيادة الـ $FeSO_4$ ، ان الوظيفة الرئيسية للكاتاليز هي استهلاك البيروكسيد الـ Peroxide في عمليات الايض في البيروكسيسومز Peroxisomes بعد تحويل الـ Glycolate خلال التنفس الضوئي .

ان امتصاص الحديد في النبات يعتمد على تركيزه في المحلول المغذي ، ان تراكم الحديد في المجموع الجذري والمجموع الخضري Shoot لنبات فول الصويا يزداد مع زيادة تركيز الـ $FeSO_4$ ، تختلف النباتات في امتصاصها للمعادن الثقيلة وتوزيع هذه العناصر في انسجتها ، لقد تبين ان تركيز الحديد في الجذور

كان أكثر مقارنة مع المجموع الخضري ، وتركيز الـ FeSO_4 في المحلول المغذي يزداد .

أفادت العديد من الدراسات بأن تحمل الإجهاد يرافقه زيادة في إنتاج الـ SOD ، في أوراق الذرة ، لوحظ تواجد GR و DHAR حصرياً في خلايا النسيج المتوسط بينما تبين ان معظم الـ SOD و APX تتواجد في خلايا الغمد الوسطي وخلايا الغمد ، وتحصل زيادة في نشاط SOD في *Radix astragali* تحت إجهاد نقص المياه ، والتي تباينت في ثلاثة أنماط وراثية مختلفة . إجهاد البرودة له تأثير كبير في تعزيز نشاط SOD في شتلات الخيار، و كانت الزيادة في نشاط SOD تحت إجهاد الجفاف حوالي 25٪ في نباتات فول الصويا ، وقد تمت مضاعفة نشاط الـ SOD في الحمضيات المعرضة لإجهاد الجفاف أثناء مرحلة الشتلات .

لقد زاد نشاط SOD تحت إجهاد الجفاف في *Euphorbia* ، *esula* ، والذرة ، و *Cassia angustifolia* ، والقمح ، وكان نشاط SOD أعلى تحت إجهاد الملوحة في *C. roseus* و *Morus alba* ، أثناء تعريض النباتات لأعلى إجهاد من نقص المياه ، فإن نشاطه المرتفع يترافق مع زيادة في نشاط الانزيمات مثل APX و CAT و POX الكانسة للـ H_2O_2 في صنف السمسم الذي يتحمل الملوحة ، لقد ازداد نشاط SOD بمقدار 1.6 ضعفاً في جين مقاومة الملوحة لنبات الأقحوان مقارنةً بنوع غير مقاوم تحت إجهاد كلوريد الصوديوم ، لوحظ أيضاً ان زيادة نشاط إنزيم SOD تحت إجهادات غير حيوية لنباتات مختلفة مثل *Catharanthus roseus* و *Pisum sativum* و *M. alba* . كما لوحظ أن نشاط SOD يزداد عن طريق استخدام المعادن الثقيلة مثل الكاديوم والرصاص والنحاس

. ويزداد نشاط الـ Mn-SOD في الكانولا المقاوم لإجهاد الألومنيوم ، أظهر الإفراط في التعبير عن Mn-SOD في نبات *Arabidopsis* المعدل وراثيًا زيادة مضاعفة في نشاط الـ Mn-SOD وتحمل أعلى للملوحة مقارنة بالنباتات غير المعدلة وراثيًا .

ان اعادة تنظيم الـ SODs ترتبط بالاقتران بالإجهاد التأكسدي ، اثبتت التجارب ان نشاط الـ SOD يزداد تحت ظروف الاجهاد الملحي في الـ pea والذرة والشاي ان تحفيز الـ SOD ازداد (لحد 104 مرة) في *Citrange yruvat* مقارنة مع (94) في *Cleoptra mandarin* كاستجابة لإجهاد الفيضان . ان انشطة الـ SOD تنخفض في الاصناف الحساسة للملوحة وتزداد في الاصناف المقاومة للملوحة لنبات الطماطم و *Plantago* تحت اجهاد الملوحة ، ان نشاط الـ SOD الكلي يوضح تحسين ملحوظ تحت ظروف الملوحة في التوت الابيض *Morus alba* و *Brassica napus* والرز . ان ظروف الاجهاد المزدوج للجفاف والضوء العالي يزيد من نشاط الـ SOD في بادرات الـ *Picea asperata* ، تحت ظروف من زيادة الملوحة فانه SOD في البلاستيدات الخضراء والـ SOD المرتبط بالتاييلوكايد والـ SOD بالستروما تتحسن و تكون الزيادة على اكثر ما يكون للـ SOD المتواجد في البلاستيدات الخضراء . نباتات التبغ المعدلة وراثيا تعبر عن جين وهو *Chimetric gene* وهو *Encoded* موقع البلاستيدات الخضراء للـ *pea Cu/ZnSOD* المشتقة من 35 S Promoter تحسن من وظيفة البناء الضوئي ليس فقط تحت درجات البرودة والكثافة الضوئية فحسب ، بل يمكن أيضا ان يتغلب على ضرر الاجهاد مقارنة مع نباتات المقارنة ، لقد لوحظ ان النشاط الانزيمي يكون اعلى ثلاث مرات للـ SOD في النباتات المعدلة وراثيا والتي تستجيب لهذا وبالامكان ان تتغلب على الاجهاد التأكسدي الناتج من الجذور الحرة المتولدة بسبب مبيدات

الادغال (MV (Methyl viologen ، وقد تسبب الاضاءة العالية تراكم للـ O_2 في الانسجة التي تحدث بها عملية البناء الضوئي . ان الـ Overexpression للـ Cu/Zn SOD في الساييتوسول يزداد بمعدل من 1.5-6 مرات مما يؤدي الى زيادة في مقاومة الاوزون في اصناف التبغ الحساسة للاوزون .

مقاومة الاجهاد اللاحيوي في الجينات متعددة الصفات تغير التعبير للـ SOD ربما بالنتيجة تؤدي الى سلسلة من التعبير للأنزيمات الاخرى المرتبطة في مقاومة الاجهاد ، وبالاتفاق مع الفرضية التي تعتبر نباتات التبغ المعدلة وراثيا الـ Cu-SOD. Overexpress تحت Constitutive promoter 35S. ايضا تظهر زيادة 3-4 مرات في نشاط APX وتحفز مستويات اعلى للـ mRNA expression ، علاوة على ذلك ، فإن SOD Overexpression. يؤدي الى تحسين المقاومة ضد اجهاد الاكسدة المعتمد على MV فقط اذا تواجدت الانزيمات المضادة للأكسدة الاخرى (Ascorbate, MDHAR, Glutathione, DHAR, APX) بمستويات عالية . ولذا يفترض بان الـ Overexpression للـ SOD ممكن ان يحسن مقاومة الاجهاد التأكسدي فقط عندما تكون انزيمات مضادات الاكسدة الاخرى او مواد التفاعل Substrate ليس لها قدرة اكبر على كنس جذور الأوكسجين. ان الـ SODs يسرع من تفكك الـ H_2O_2 بمعدل 10000 ضعف أسرع من التفكيك التلقائي ، و يمكن الكشف عن نشاط انزيمات الـ SOD بالتلوين السلبي وتحديداتها على أساس حساسيتهم تجاه KCN والـ H_2O_2 ، ان الـ Mn-SOD مقاوم لكلا المثبطين ، بينما Cu/Zn -SOD حساس لكلا المثبطين ، في حين Fe-SOD مقاوم للـ KCN وحساس لـ H_2O_2 .

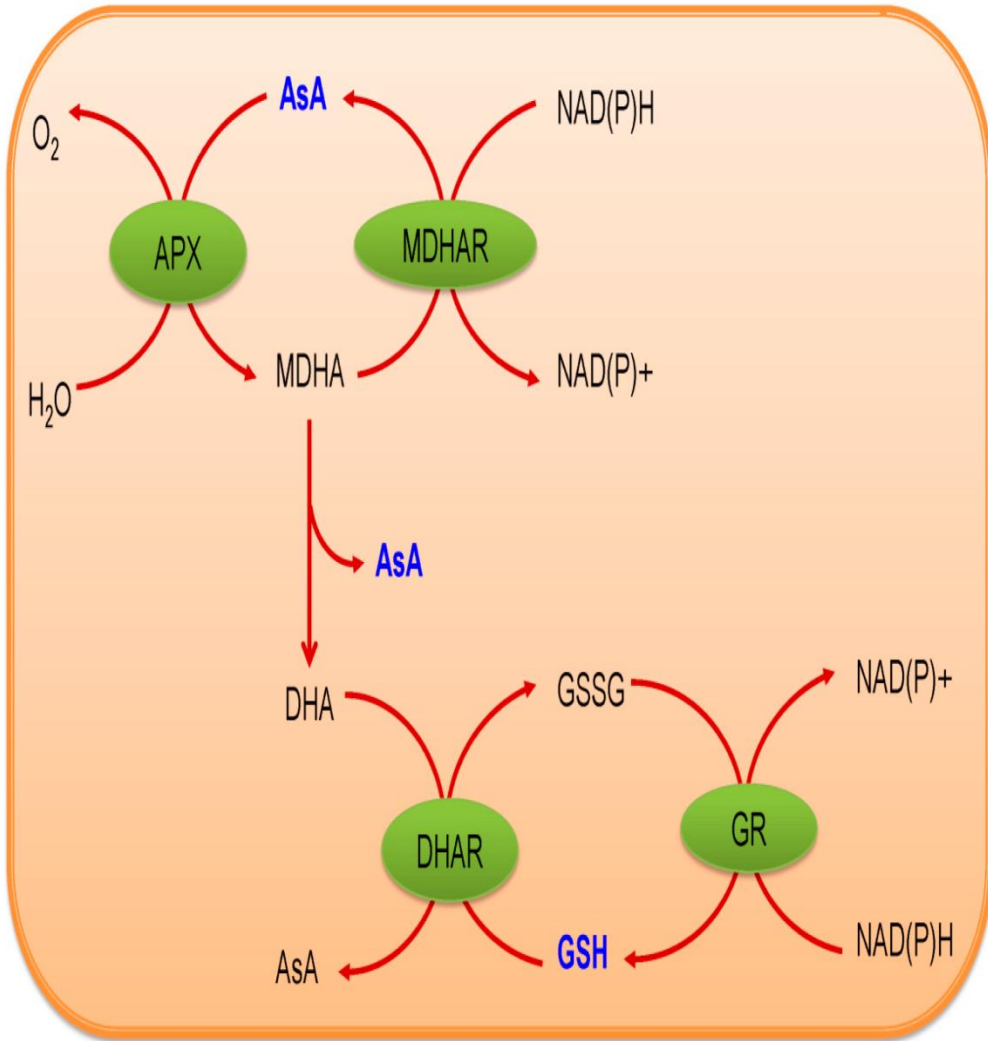
2 – 7 – Monodehydroascorbate Reductase(MDHAR)

ان الـ Monodehydroascorbate reductase MDHAR هو انزيم FAD الذي يحفز على إعادة انتاج الـ AsA من جذر MDHA باستعمال NAD(P)H كواهب للاليكترون وله عمر زمني قصير بشكل مباشر لإعادة دورة الـ Ascorbate و DHAR ومع ذلك فان الـ MDHA هو نفسه مستقبل فعال للاليكترون إن الـ MDHA يختزل مباشرة الى الـ ascorbate مستعملا اليكترونات مشتقة من سلسلة انتقال الاليكترونات في البناء الضوئي . و يستعمل Organic radical (MDA) كمادة تفاعل وأيضا هو قادر على اختزال جذور الفينوكسي Phenoxy radicals التي يعاد انتاجها Regenerated في نبات فجل الحصان Horseradish ، ان نشاط الـ MDHAR و الانزيمات المناظرة له تتواجد في العديد من مكونات الخلية مثل البلاستيدات الخضراء و الساييتوسول و والمايتوكوندريا والـ Peroxisomes . ويساهم في كنس الـ H_2O_2 ان الـ MDHAR له وظيفتين فسلجيتين هما:-

1 – The regeneration of AsA from MDHA

2 – The mediation of the photo reduction of dioxygen to $O_2^{\cdot -}$ when the substrate MDHA is absent

هناك انزيمان يشتركان في اعادة انتاج الاسكوربات المختزل
Reduced ascorbate حيث يستعمل **MDHAR** الـ
NAD(P)H الذي يرافقه الـ **APX** .



شكل - 26 - يوضح موقع الـ **MDHAR** في مسار **AsA**-
GSH . عن : Hasanuzzaman وجماعته ، (2019) .

لاحظ بعض الباحثين زيادة في نشاط الـ MDHAR في *Pinus sylvestris* وهبوط نشاط الـ MDHAR في هجين الحور "الغرب" (*Populous x Canescens*) تحت اجهاد الكاديوميوم . الباحثان Dybey و Sharma ، 2005 ، وجدا بان انشطة الانزيمات التي تشترك في اعادة انتاج الاسكوربات Ascorbate مثل MDHAR و DHAR و GR كانت اعلى تحت ظروف اجهاد الجفاف في بادرات الرز ، وقد وجد ايضا بان زيادة نشاط الـ MDHAR تمنح مقاومة لاجهاد البرودة في نباتات الطماطم . إن الـ Overexpression للـ MDHAR في نباتات التبغ المعدلة وراثيا تزيد من المقاومة ضد اجهاد الملح واجهاد الازموزية ، إن زيادة نشاط الـ MDHAR لوحظت في الاسبوع الاول من عمر شتلات Green gram و Black gram عند المعاملة بـ Tri and hexa-valent Cr ، هذه الزيادة في نشاط الـ MDHAR ممكن ان تكنس او تزيل الـ ROS التي تفتك بالخلية.

2 – 8 – Dehydroascorbate Reductase (DHAR)

ان الـ DHAR يحفز اختزال الـ DHA الى AsA باستعمال GSH كمادة أساس مختزلة ولذا فانه يلعب دورا مهما في ابقاء الـ AsA بصيغته الاختزالية ، وبالرغم من إمكانية اعادة انتاج الـ AsA الانزيمية وغير الانزيمية بشكل مباشر من MDHA ، فان بعض الـ DHA دائما ينتج عندما يتأكسد الـ AsA في الأوراق والأنسجة الأخرى . ان الـ DHA هو مادة كيميائية ذات عمر زمني قصير جدا ، وهو اما ان يتحلل مائيا بشكل عكسي الى Hydrolyzed Irreversibly to 2,3- diketo gulonic acid او يعاد تدويره الى AsA بواسطة DHAR . ان فوق التعبير الجيني Overexp. للـ DHAR في أوراق نبات التبغ والذرة و البطاطا قد ثبت انها تزيد محتوى الـ AsA ، ان الـ DHAR يلعب دورا مهما في تحديد حجم تراكم الـ AsA ، ان الـ DHAR هو (Monomeric thiol enzyme) يوجد بشكل واسع في البذور الجافة و الجذور والاجزاء او الافرع الخضراء والشاحبة ، ان الـ DHAR قد يتواجد في البلاستيدات الخضراء إضافة الى مصادر اخرى غير البلاستيدات الخضراء في العديد من الأنواع النباتية تشمل أوراق السبيناخ و درنات البطاطا ، الاجهادات البيئية مثل الجفاف وسمية المعادن الثقيلة والتعرض للبرودة ستزيد من نشاط الـ DHAR في النبات ، ان استمرارية إعادة التنظيم للجين الـ Encoded cytosolic DHAR وجد في *L. Japonicas* حيث يمنح مقاومة اكبر ضد اجهاد الملوحة مقارنة مع البقوليات الأخرى .

يعتبر فيتامين C (AA) هو واحد من مضادات الاكسدة المهمة في النباتات وهو يزيل سمية الـ ROS ويبقى على وظيفة عملية البناء

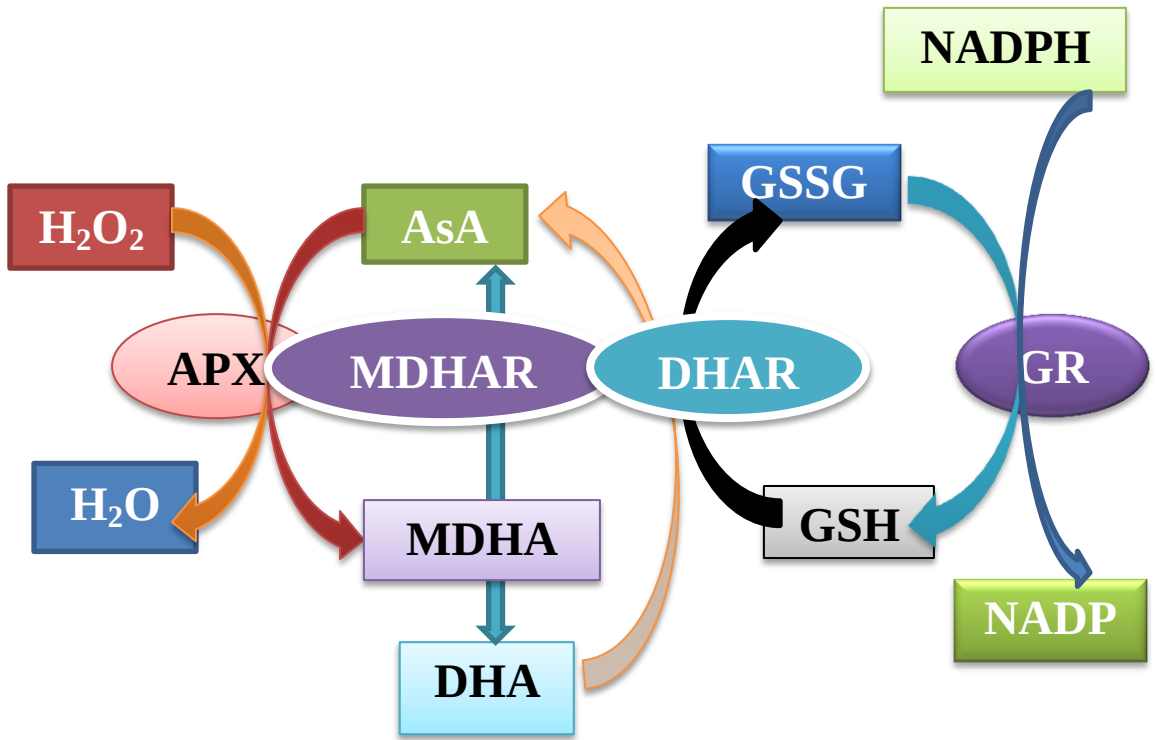
الضوئي . إن الـ DHAR يحفز على إعادة إنتاج الـ AA من حالة الأكسدة ويفيد كمنظم مهم لإعادة الـ AA من أجل إعادة دورة الـ AA (AA recycling) ، إن أكسدة الـ AA أحادي التكافؤ univalent تؤدي إلى تكوين الـ MDHA والذي يتحول إلى ثنائي التكافؤ divalent وأكسدته تنتج Dehydro ascorbate (DHA) ، ومن ثم فإن الـ DHA يختزل إلى الـ AA بواسطة الـ DHAR في تفاعل يحتاج إلى الـ GSH ، إن الـ DHAR يظهر بكميات محددة و يساهم في تنظيم حجم المجمع الأيضي pool للـ AA في الـ Symplast والـ Apoplast وحالة الأكسدة والاختزال Redox state ، إن الـ Overexpression للـ DHAR في نباتات التبغ والـ Arabidopsis قد تبين بأنها تحسن من مقاومة الإجهاد البيئي . و يقوم DHAR بتجديد AsA من الحالة المؤكسدة وينظم حالة الأكسدة والاختزال الخلوية AsA والتي تعتبر حاسمة لزيادة مقاومة النبات لمختلف الإجهادات اللاأحيائية والـ ROS .

2-9 Ascorbate Glutathione Cycle (AsA-Glu Cycle)

2 – 9 – 1 – المقدمة

التغير في نسبة الـ AsA الى DHA و GSH الى GSSG هو امر حاسم واساسي للخلية لمعالجة الاجهاد التأكسدي ، ان دورة الـ AsA-GSH ترجع الى مسار Halliwell – Asada pathway الذي هو مسار إعادة تدوير للـ AsA و GSH والذي يزيل سمية H_2O_2 Detoxifies ، ان دورة الـ AsA-GSH ترتبط او تشمل عمليات اكسدة واختزال متعاقبة للـ AsA و GSH و NADPH الذي يحفز بواسطة انزيمات APX و MDHAR و DHAR و GR ، ان دورة الـ AsA-GSH هذه تتواجد على الأقل في اربع مواقع خلوية تشمل الساييتوسول والبلاستيدات الخضراء والميتوكوندريا والـ Peroxisomes ، ان دورة AsA-GSH تلعب دورا مهما في مقاومة الاجهاد التأكسدي الذي يتسبب عن طرق الاجهادات البيئية.

والمخطط التالي يوضح ذلك :



شكل - 27- مخطط يوضح مسار AsA-GSH او Halliwell- Asada pathway .

شرح المخطط :

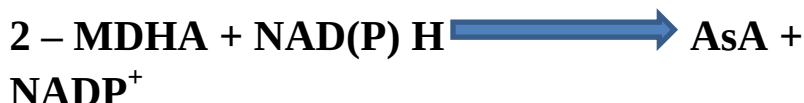
ان الخطوة الاولى لهذا المسار هي ازالة سمية الـ H₂O₂ بواسطة APX الذي يحفز Peroxidation للـ AsA والذي يولد MDHA ، اما الـ DHA فهو اما يُختزل الى AsA بواسطة MDHAR ، أو يتحمل او يجتاز التفاوت الانزيمي Undergoes non-enzymatic disproportionation الى AsA و DHA ، ان جزيئات الـ DHA تُختزل الى AsA بواسطة DHAR باستعمال GSH كعامل مختزل ، ان الـ GSH يعاد انتاجه من اكسدة GSSG بواسطة NADP-dependent GR. (انتهى شرح المخطط) .

ويمكن اختصار معادلات دورة AsA-Glutathione Cycle بالتالي :

APX



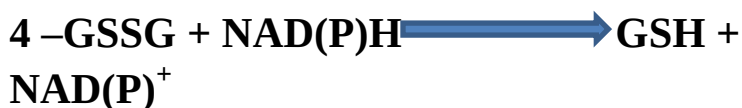
MDHAR



DHAR



GR



عن Pandy وجماعته ، (2015) .

إن مسار AsA-GSH pathway يتكون من أربعة انزيمات هي APX و MDHAR و DHAR و GR ومضادين انزيميين هما AsA و GSH ، إن الـ APX هو أول أنزيم لهذه الدورة يزيل سمية الـ H_2O_2 من خلال حصول Peroxidation للـ AsA وإنتاج الـ MDHA .

AsA-Glu pathway in chloroplast 2 - 9 - 2 مسار الدورة في البلاستيدات الخضراء

الاختزال الضوئي Photoreduction للـ O_2 عن طريق PS1 يؤدي الى تكوين ايونات السوبر اوكسايد Superoxide سريعا والتي يحصل لها Dismutase لتتحول الى H_2O_2 تلقائياً او بواسطة تفاعل SOD ، تحتوي البلاستيدات الخضراء نسبيا على مستويات عالية من AsA و GSH مقارنة مع عضيات الخلية الاخرى ، وعليه فان مسار الـ AsA - GSH في البلاستيدات الخضراء هو امر اساسي لحمايتها من التأثيرات الضارة للـ ROS ، ومن ضمن الانزيمات الاربعة لهذا المسار هو الـ APX المتواجد في البلاستيدات الخضراء (ChAPX) وله عدة نظائر موجودة في الثايلوكايد (tAPX) و اخر موجود في الستروما (sAPX) وكل هذه تستطيع كنس الـ H_2O_2 المتكون خلال عملية البناء الضوئي .

AsA-GSH pathway in mitochondria 3 - 9 - 2 مسار الدورة في المايكوكوندريا

ان وجود نشاط لانزيمات الدورة في المايكوكوندريا ربما يعود لعدة اسباب أهمها : -

أ - حماية المايكوكوندريا من الجذور الحرة ذات التأثير الضار والمنتجة من السلسلة التنفسية ETC .

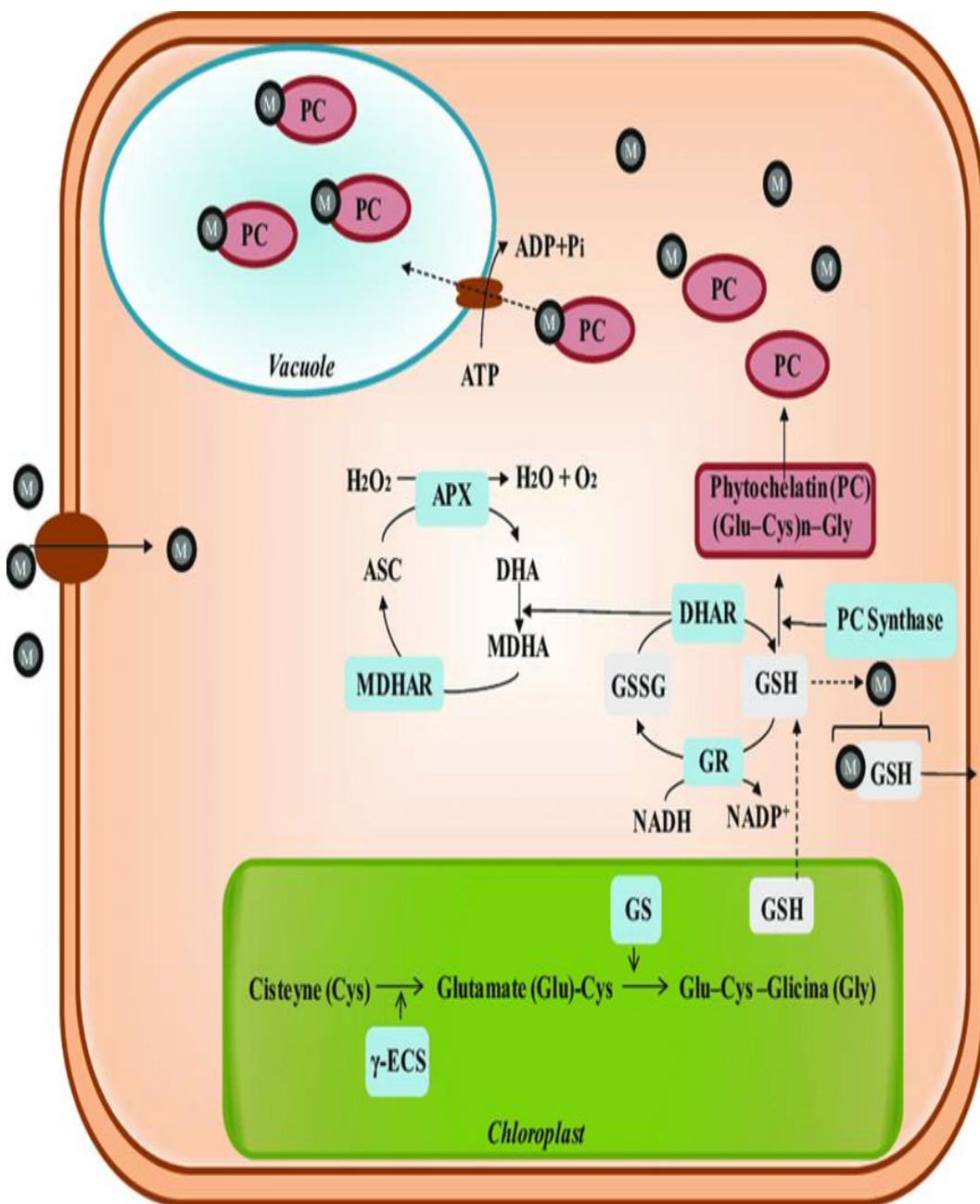
ب - لها دور مهم في حماية الهيم في الـ Leghemoglobin في عملية تثبيت النيتروجين في عقد جذور البقوليات ، علما بأن الـ APX يتواجد في غشاء المايكوكوندريا .

AsA-Glu pathway in cytoplasm 2 - 9 - 4 - مسار الدورة في الساييتوبلازم

ان الـ APX المتواجد في الساييتوسول يقدر بحوالي 0.9% من البروتين الذائب الكلي للعقد وجزئياً هو سائد في الخلايا المصابة Infected cell والعقد في الخلايا البيرينكيمية لنبات الجت *Medicago sativa*.

AsA-Glu in peroxisomes 2 - 9 - 5 - مسار الدورة في البيروكسيسومز

البيروكسيسومات عضيات بغشاء مفرد تشترك في انتاج وتحطيم الـ H_2O_2 وهي مواقع للتنفس الضوئي واكسدة بيتا للأحماض الدهنية ودورة الـ Glyoxylate cycle وايض الـ Ureide ، الانزيمات الاربعة لدورة AsA-Glu pathway ثبت وجودها في خلايا جذور واوراق البزاليا والطماطم .



شكل 28 - يوضح AsA-Glu cycle و GSH و Phytochelatin synthesis في النباتات . عن Gratao وجماعته ، (2019) .

2 – 10 – Glutathione S-transferase (GST)

هذا الانزيم يُحفّز بواسطة سمية المعادن والاجهاد التاكسدي ، وهو يعمل ضمن مدى واسع من الوظائف باستعمال Tripeptide glutathione (GSH) كمادة مرافقة او مساعدة او كإنزيم . إن الـ GSTs هي بروتينات مزدوجة وقد صنفّت في النبات بان لها ستة فئات او اصناف لهذا الانزيم وهي : phi و tau و theta و lambda و zeta و DHARs . ان وظائف الـ GSH-dependent catalytic تشمل الاتحاد او الاقتران و تتسبب في ازالة السمية للمنتجات السامة للخلية Cytotoxic products .

وقد لوحظ بأن الزرنوخ يُحفّز على نشاط الـ GST في نبات الـ mesquite والذرة الصفراء ، هذه الإنزيمات تحافظ على ازالة السمية مع قدرة على تقليل ضرر مدى واسع للمركبات الغريبة وقد تكون جزئياً مؤثرة على عمل الـ Glutathione ، وقد يكون من الضروري ازلتها من الخلية لحساسية الخلية منها ، أن وظيفة الـ GPXs هي لازالة السمية بشكل مباشر وما ينتج من الاجهاد التاكسدي ، هذا الإنزيم يتوافق في عمله مع الـ GR ويؤثر بشكل معنوي على توازن الـ Glutathione ، إضافة إلى أنه ذو تأثير على سعة أو قدرة كنس الـ ROS للبلاستيدات الخضراء ، ان مفتاح عمليات الأيض هو محتوى Glutathione و Ascorbate ومقاومة النبات للأجهاد التاكسدي .

ان الـ Glutathione S-transferases (GST) هي مجموعة كبيرة ومتنوعة من الإنزيمات ومن المعروف أن GSTs النباتية تعمل على ازالة السموم المتولدة من مبيدات الأعشاب

وتشارك في التوازن الهرموني و ازالة بيروكسيد الهيدروجين و جذر الهيدروكسيل و ازالة سمية الـ LP وتنظيم موت الخلايا المبرمج PCD وفي منح مقاومة للنبات ضد الاجهادات الحيوية وغير الحيوية علاوة على ان لها القدرة على ازالة المركبات السامة للجينات والتي يمكن أن تتفاعل أو تتلف DNA و RNA والبروتينات . إن عائلات جينات GST النباتية كبيرة ومتنوعة للغاية لوحظ تواجد 25 نوعا في فول الصويا و 42 في الذرة و 54 في الأرابيدوبسيس ، وهي بروتينات وفيرة جدا و في بعض الحالات تمثل أكثر من 1% من البروتينات الذائبة في الخلايا النباتية ، زيادة نشاط الـ GST لوحظت في أوراق وجذور نباتات البزاليا *P. sativum* المعرضة للـ Cd وفي جذور نباتات الرز *O. sativa* و *Phragmites australis* ، لوحظ ايضاً زيادة نشاط الـ GST في جذور الطماطم *L. esculentum* تحت اجهاد الملوحة. في تجربة على صنفين من الذرة هما الذرة الرفيعة (M35-1) المقاومة لاجهاد الجفاف والصنف الاخر الحساس للجفاف (SPV-839) تعرضت النباتات لـ 150 ملي مول كلوريد الصوديوم لمدة 72 ساعة ، لوحظ ظهور زيادة في مستويات PHGPx mRNA في أنسجة النبات تحت اجهاد الملوحة و إجهاد المعادن الثقيلة و الإجهاد التأكسدي ، و لوحظ ايضاً زيادة نشاط GPX في نباتات القطن *G. hirsutum* المعدلة وراثيا و كانت الشتلات أعلى بنسبة 30-60% في الظروف العادية الـ GPX في النباتات تصنف الى ثلاثة انواع :

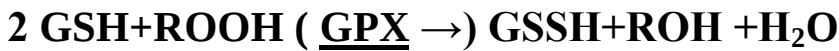
1 – Selenium dependent (GPX)

2 – The non selenium dependent phospholipid hydro peroxide GPX (PH GPX)

3 – glutathione tranferase (GST)

يوضح نشاط GPX (GST – GPX) هذين الانزيمين GPX و GST يختلفان في وحداتهما الاساسية Subunits و طبيعة الارتباط لـ Selenium في المركز النشط وآلية الـ Catalytic mechanisms اساس التعبير للمؤثر الجيني هو أما لجين Glutathione peroxidase او لجين Glutathione transferase ويعتبر كاف لتعزيز مقاومة الـ *E. coli* للاوكسجين الاحادي .

ان الـ GPXs يزيل البيروكسيد Peroxides كمادة تفاعل محتملة لتفاعل Fenton ان الـ GPX يعمل كرابط او يرتبط مع Tripeptide glutathione GSH الذي يتواجد في الخلايا في تراكيز عالية ، ان مادة التفاعل Substrate لتفاعل الـ GPX Catalytic react هي H_2O_2 أو البيروكسيد العضوي ROOH ان الـ GPX يفكك او يحلل البيروكسيدات Peroxides الى الماء (او الكحول) ، و يعمل معا او في وقت واحد لأكسدة الـ GSH ، ان الـ GPX يتنافس مع الكاتاليز على الـ H_2O_2 كمادة تفاعل ومصدر رئيسي للحماية ضد مستويات الاجهاد التأكسدي القليلة .



3 – الفصل الثالث

مضادات الاكسدة غير

الانزيمية

3 – 1 – فيتامين C (Vit C)

3 – 1 – Ascorbic Acid (AsA)

3 – 1 – 1 - المقدمة

يعتقد بأن فيتامين C ليس له دور واضح كمرافق انزيمي وهو يذوب بالماء ، وتتمكن جميع النباتات ومعظم الحيوانات (عدا الانسان وخنزير غينيا) من تخليق حامض الاسكوريك ويعود سبب ذلك الى افتقار كل من الانسان وخنزير غينيا الى وجود احد الانزيمات المهمة في تخليق هذا الفيتامين والمسمى L-glucunoxidase . ان اكسدة حامض الاسكوريك الى (DHA) Dehydroascorbate يشير الى ان له دور في تفاعلات الاكسدة والاختزال ، ويختزل حامض الاسكوريك عادة بواسطة الكلوتاثيون (GSH) Glutathione ، ويساهم فيتامين C في تأكسد وتحلل التايروسين الى Homogentistic acid ، وتعتبر الحمضيات والفلفل من اغنى المصادر على الاطلاق وتحتوي الطماطم واللهانة والقرنبيط على كميات لا بأس بها .

يعتبر الـ AsA واحد من أقوى مضادات الاكسدة غير الانزيمية و يلعب دورا حيويا في التخفيف من نشاط وضرر الـ ROS من خلال ازالة سميتها ، ويتواجد في معظم انواع الخلايا النباتية والعضيات ، وتحت الظروف الفسلجية فان الـ AA يتواجد غالباً بصيغة مختزلة 90% من مجمع Ascorbate pool في البلاستيدات الخضراء ، إن قابلية او قدرة الـ AA تكمن في قدرته على منح Donate اليكترونات في مدى واسع من التفاعلات الانزيمية وغير الانزيمية مما يجعله المركب الرئيسي في ازالة سمية الـ ROS في الحالة المائية Aqueous phase . ان الـ AA ممكن ان يكنس بشكل مباشر كل من $O_2^{\bullet -}$ و $OH^{\bullet}$ و $^1O_2$

وممكن ان يختزل الـ H_2O_2 مكوناً H_2O عن طريق تفاعل APX ، في البلاستيدات الخضراء كما ان الـ AA يعمل كعامل مساعد للـ **Violoxanthin de-epoxidase** وبذلك سوف يتم تبديد زيادة الطاقة المثارة او المتهيجة.

إن الـ AA يساهم في تجديد (TOC) **Tocopherol** من جذر الـ **Tocopheroxyl (TOC•)** الذي يمنح حماية للأغشية ، وعليه فإن تحسين او زيادة مستويات الـ AA الداخلي **Endogenous** AA في النباتات ضرورية لمعادلة الاجهاد التأكسدي ، بالإضافة الى تنظيم عمليات الايض الأخرى للنبات .

إن اكسدة الـ AA تحدث في خطوتين متتاليتين:

1 - الخطوة الاولى – هي انتاج الـ MDHA

2 - الخطوة الثانية – اذا هذا المركب لا يختزل بسرعة الى الاسكوربات **Ascorbate** فإنه سوف لا ينسجم مع الـ AA و **DHA** ، إن تجديد الـ AA في البلاستيدات الخضراء يزود الآلية المفترضة لإعادة تنظيم انتقال الأليكترون ، اضافة الى انه يكون مؤكسد قوي وفعال و الـ AA ايضاً يشترك في **pH- mediate modulation** لنشاط الـ **PSII** و **down-regulation** حيث يشارك في تكوين الـ **Zeaxanthin** وهذه الآلية مهمة وفعالة لمنع حصول الأكسدة الضوئية.

وهو يعمل كمرسل إشارة خلوي في العديد من العمليات المهمة في الخلية مثل انقسام الخلية وتمدها واتساعها ونمو جدارها والايض الخلوي ، وقد يعمل كعامل مساعد **Cofactor** مع العديد من الانزيمات مثل **Violaxanthin de-epoxidase (VDE)** و **Xanthophyll cycle** والبناء الحيوي للثايلين والـ **ABA** و **GA** . ان البناء الحيوي المنخفض للـ **AsA** في النباتات يجعلها

حساسة لمختلف ظروف الاجهادات البيئية والتي تؤثر على نمو النبات وتطوره . الابحاث الحديثة اشارت الى ان الاسكوربات Ascorbate يلعب دورا محوريا في حماية النباتات من مختلف الاجهادات غير الحيوية مثل الجفاف والملوحة والاوزون وارتفاع وانخفاض الحرارة و الكثافة الضوئية العالية .

3 – 1 – 2 - البناء الحيوي للاسكوربات

الاسكوربات Ascorbate هو الشكل السائد لفيتامين C وهو مؤكسد رئيسي ينتج DHA ، و يتم تمثيل الاسكوربات في النباتات من خلال اربعة مسارات وهي :

1 – Smirnoff-Wheeler pathway (SW pathway)

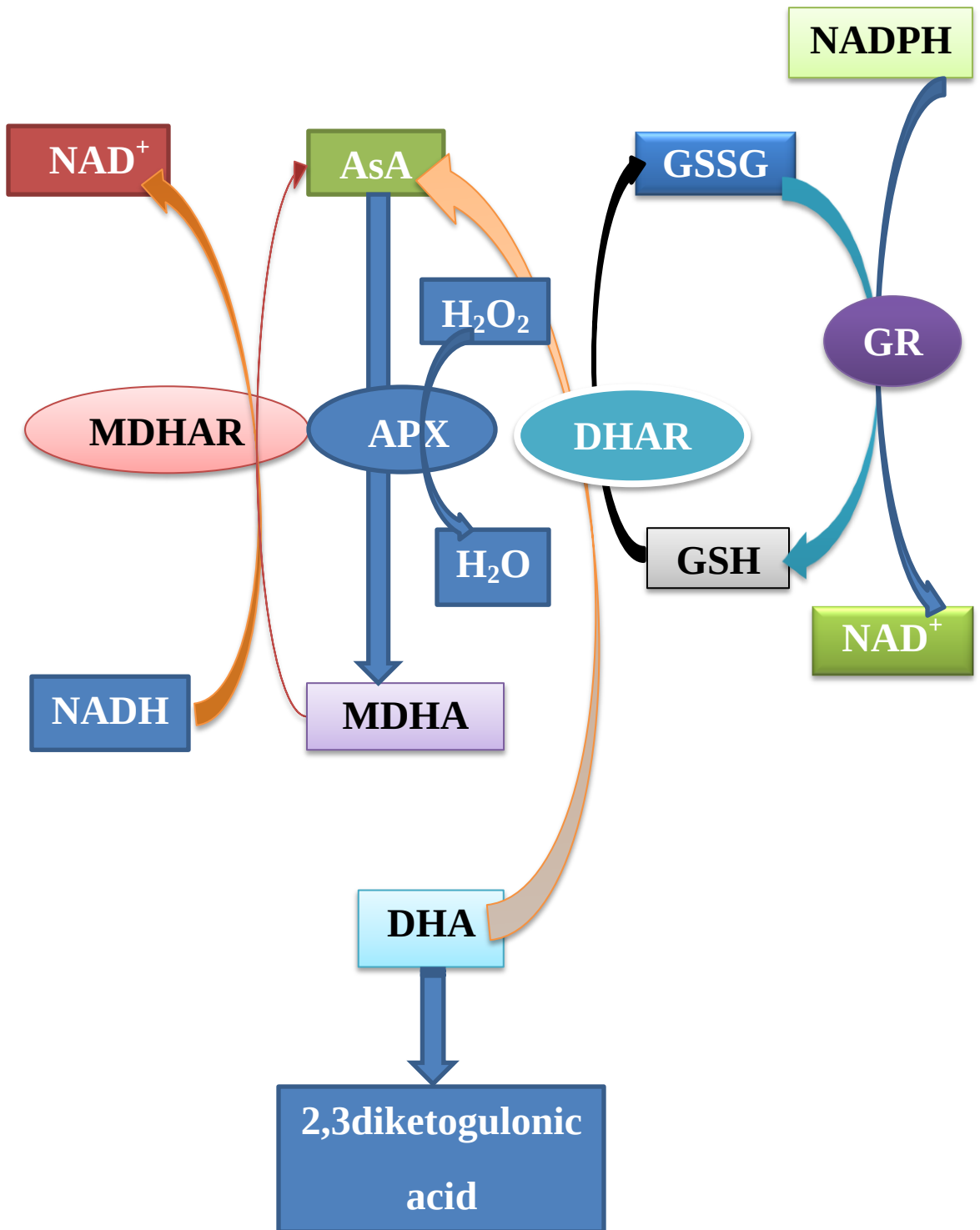
2 – Galacturonate

3 – Myo-inositol

4 – Glucose pathway

ويعتبر المسار الاول (SW pathway) هو المسار السائد ، بسبب عدم مساهمة المسارات الباقية بشكل كبير ، في مسار SW يتم البناء الحيوي للاسكوربات في النباتات الراقية من خلال مسار D-mannose/L-galactose حيث يتحول الـ D-mannose الى L-galactose عن طريق المركبات الوسيطة للـ GDP-sugar ، ان الـ L-galactose يتأكسد الى L-galactose-1,4- lactone الذي يتحول الى الاسكوربات بواسطة L-galactose-1,4-lacton dehydrogenase (L-GaiILDH) ، المتواجد في الاغشية الداخلية للميتوكوندريا ، وتجدر الإشارة الى ان البناء





شكل - 30 مخطط يوضح دور الـ AsA في الخلية .

الحيوي للاسكوربات يحدث في معظم الخلايا والانسجة النباتية ، ومع ذلك فهو يتواجد بكثرة في انسجة التمثيل الضوئي والانسجة المرستيمية والازهار والثمار الصغيرة وقمم الجذور واطراف المدادات Stolons و الدرنات . تحتاج انسجة الـ Sink الى كميات كبيرة من الاسكوربات وربما يعزى ذلك الى اهميته لدورة الخلية و عمليات الانقسام والنمو للخلية والتي لا يمكن ان تتحقق تماما عند انسجة الـ Sink لوحدها دونه ، ان تراكم الاسكوربات في انسجة الـ Sink تسيطر وبدرجة ما على البناء الحيوي للاسكوربات في انسجة المصدر Source tissuees .

3 - 1 - 3 - انتقال الاسكوربات

بعد تخليق الاسكوربات في الاغشية الداخلية للمايتوكوندريا ينتقل الى مختلف عضيات الخلية وحتى الـ Apoplast ، ان كلاً من الاسكوربات و Dehydroascorbate (DHA) ينتقلان بواسطة عملية الانتشار او بمنظومة النقل النشط ، وعلى العكس من الاسكوربات فإن الـ DHA يميل الى ان يكون اكثر كفاءة وقدرة من خلال الانتقال عبر الاغشية البلازمية ، وهناك نواقل خاصة على الاغشية البلازمية تنقل الـ AsA أو DHA ومع ذلك فان الجين او البروتين الذي يرتبط مع هذا الناقل وطبيعته والية الحركة لم تتوضح للآن . العديد من البحوث اشارت الى ان انتقال الـ AsA لمسافات طويلة يحدث عن طريق اللحاء بينما L-ascorbate يتم تحميله في لحاء اوراق المصدر Source leaves وتنتقل الى انسجة المصب الـ Sink ، اضافة الى ان البناء الحيوي للاسكوربات ، الذي يحدث في انسجة اللحاء عن طريق مسار D-Man./L-Gal. pathway ممكن ان يساعد على تراكم الـ AsA في اعضاء التخزين النباتية .

3 - 1 - 4 - إعادة تدوير الاسكوربات AsA Recycling

الاسكوربات يشترك مع العديد من مضادات الاكسدة الانزيمية وغير الانزيمية للتخلص من الآثار الضارة للـ ROS ، وكنتيجة لذلك سوف يتراكم MDHA و DHA في الخلايا .

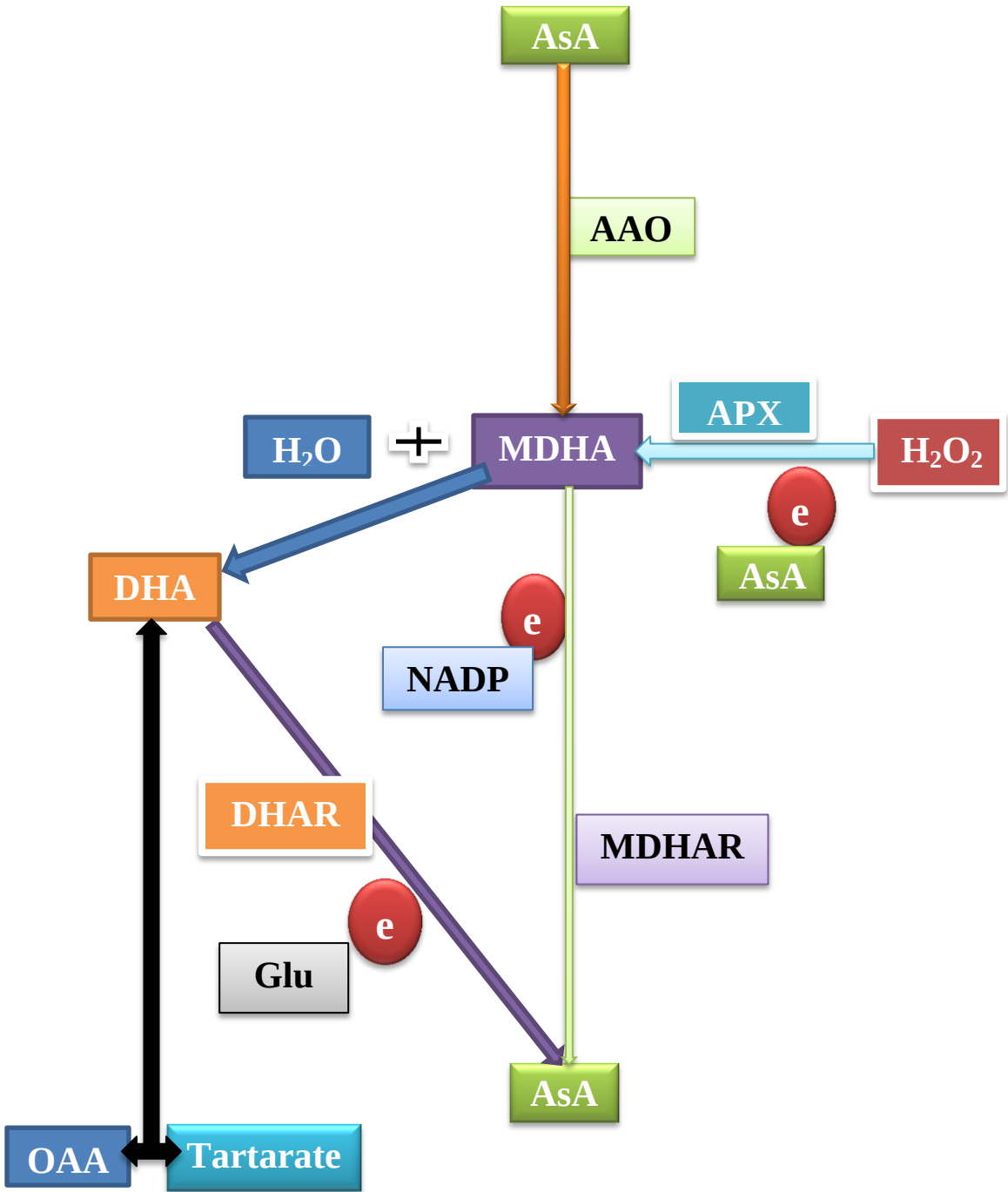
هناك انزيمين يشتركان في اكسدة الاسكوربات هما : -

1 - Ascorbate oxidase (AAO)

2 - Ascorbate peroxidase (APX) و

ان الـ AAO هو Apoplastic enzyme الذي يحفز اكسدة الاسكوربات الى MDHA باستعمال الاوكسجين ويرتبط مع ايض الجدار الخلوي واتساع وتمدد الخلية ، اما الـ APX فهو Class peroxidase 1 يحفز تحول بيروكسيد الهيدروجين الى ماء مستعملا الاسكوربات كمانح نوعي للاليكترون ، وعليه فهذا يؤدي الى تراكم الـ MDHA كمنتج ثانوي . ان حجم تجمع الـ AsA يعتمد على كلا من معدل البناء الحيوي ومعدل الاختزال لكل من MDHA و DHA التي تكون الاسكوربات ، ان كلا من الـ MDHA و DHA المتكونين كنتيجة لنشاط الـ APX و AAO على التوالي ، وتعود بفعالية للحفاظ على التجمع المختزل للـ AsA ، الـ MDHA يختزل بالمقابل الى AsA بواسطة MHDAR ، باستعمال NADH/NADPH كمانح للاليكترون ، اضافة الى ان الـ DHA يختزل الى AsA بواسطة DHA Reductase (DHAR) باستعمال الكلوتاثيون المختزل GSH أو Glu كمانح للاليكترون او بواسطة سلسلة انتقال الاليكترونات ETC وحوامل الاليكترونات ، وعليه ، فإن الـ DHAR و MDHAR مكونات اساسية في المحافظة على التجمع الاختزالي للـ AsA وذو اهمية بالغة في مقاومة الاجهاد التاكسدي .

المخطط المبسط التالي يوضح ذلك :



شكل - 31- يوضح حركة الـ AsA في الخلية .

ملاحظات مهمة حول المخطط :

1 - جزيئتان من AsA تحوّل بواسطة انزيم الـ APX لاختزال H_2O_2 الى ماء ويصحب ذلك انتاج الـ MDHA .

2 - إن الـ MDHA هو جذر له عمر زمني قصير ويتحول تلقائياً الى DHA بتفاعل غير انزيمي .

3 - الـ DHA ايضاً غير مستقر ويتحلل بسرعة الى اوكزالات OAA و Tartarate ولمنع ذلك فإن أنزيم الـ DHAR يعمل بسرعة على اختزال الـ DHA الى AsA باستعمال مختزل مكافئ هو الـ Glutathione .

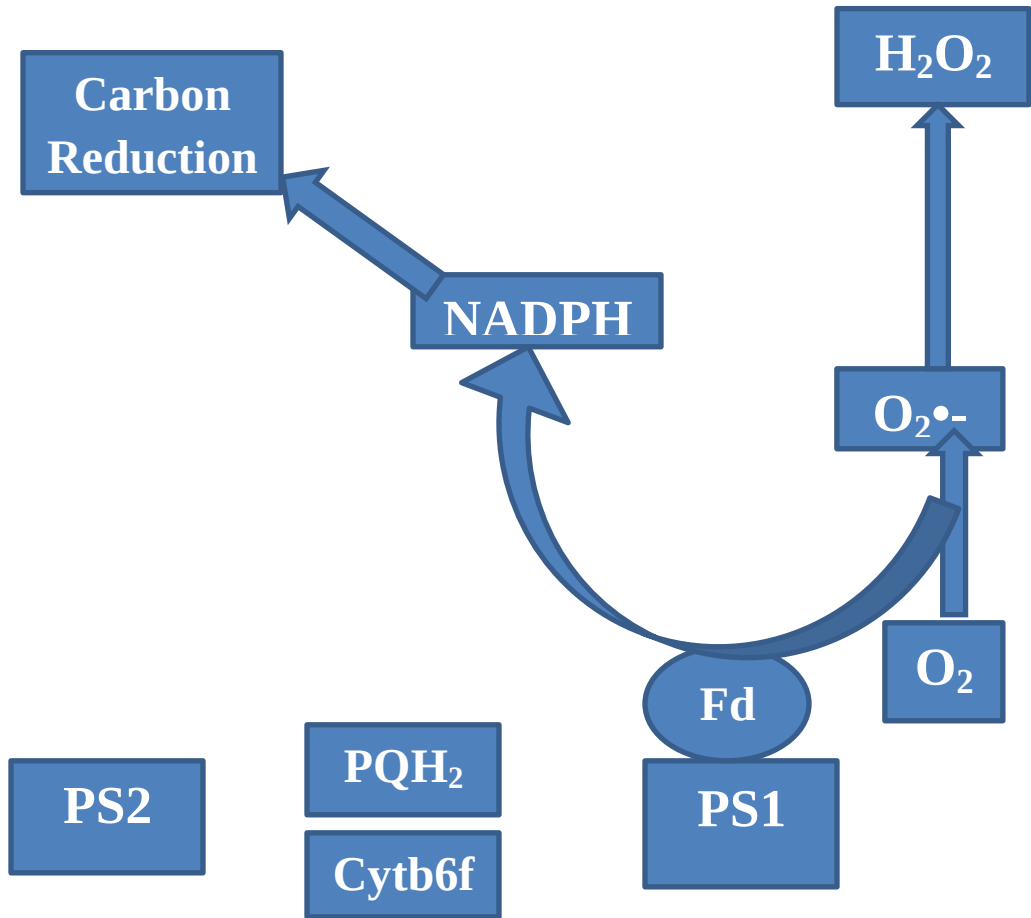
4 - يمكن اختزال الـ MDHA مباشرةً الى AsA بوجود الانزيم التحفيزي MDHAR والواهب الاليكتروني NADPH .
(انتهى شرح المخطط) .

3 - 1 - 5 دور الاسكوربات في عملية البناء الضوئي كـ
Photoprotectant

التركيز العالي من الاسكوربات في البلاستيدات الخضراء ربما يفسر دوره المركزي في البناء الضوئي ، الاسكوربات له دور محوري في كنس الآثار الضارة للـ ROS التي تتكون كمنتج ثانوي في عملية البناء الضوئي وكمركب اساسي في الية فقد الطاقة الضوئية ، مثل دورة الماء - الماء WWC و دورة Xanthophyll cycle . ان دورة WWC تسمى ايضاً Mehler peroxidase reaction وهي واحدة من اهم العمليات في ازالة السمية في البلاستيدات السليمة وهي تشمل الـ Photoreduction للاوكسجين بواسطة PS1 الى جذر الـ Superoxide يتبع ذلك Dismutation لجذر السوبر اوكسايد

بواسطة SOD الى H_2O_2 وأوكسجين . ان الـ H_2O_2 يختزل الى ماء بواسطة الاسكوربات Ascorbate ، وهذا يحفز بواسطة APX ويتكون منها كمنتج ثانوي MDA التي تختزل مباشرة الى الاسكوربات اما بواسطة Reduced ferredoxin للـ PS1 ، أو بواسطة NAD(P)H-dependent chloroplastic MDHA reductase باستعمال NADH او NADPH كمانح للإلكترون ، ان الـ MDHA تختلف عن الاسكوربات و DHA ، ان الـ DHA غير مستقر عند الـ pH الفسلجي و يتحطم بشكل غير عكسي الى 2,3diketo-1-gulonic acid اذا هو لم يعاد تدويره الى الاسكوربات ، لحماية تجمع الاسكوربات Ascorbate pool فان الـ DHA يجب ان يختزل الى الاسكوربات ، ان الـ DHA يعاد تدويره بالمقابل الى الاسكوربات عن طريق دورة Ascorbate – glutathione cycle من خلال اختزال الكلوتاثيون (GSH) Reduced glutathione الذي يحفز او يستثار بواسطة DHAR واخيرا فان الـ Glutathione reductase (GR) يحول الـ Glutathione disulfide الى (GSSG) الى GSH باستعمال NAD(P)H كعامل مختزل .

والمخطط التالي يوضح تفاعل مهلر :



شكل - 32 - يوضح مخطط تفاعل مهلر Mehler reaction .

يعتبر الـ AsA و الـ GSH هما من أكثر المضادات الاكسدة ذوبانية في النباتات الراقية ويلعبان دوراً حيوياً كواهبين للاليكترون ويكنسان الـ ROS بشكل مباشر خلال دورة الـ AsA - GSH - اضافة لذلك يتفاعل البيتاكاروتين مع جذور الـ $\text{OH}\cdot$ و $\text{O}_2\cdot^-$ و $\text{ROO}\cdot$ ينتج عنها تخفيض واختزال تراكيز الـ ROS في الخلية .

ويكمن دور الاسكوربات المهم في دورة AsA-GSH من خلال قدرته على كنس الـ ROS عن طريق اعطاء الاليكترونات ويبقى مستقراً و ذلك يعزى الى ازالة الاليكترون من موقعه وينتج من Resonance بين الشكلين العديد من مسارات تمثيل الهورمونات النباتية تنتظم بواسطة AsA ، علاوة على ذلك فإن الـ AsA يجدد فيتامين E (α -tocopherol) او بواسطة كنس $\text{OH}\cdot$ و $\text{O}_2\cdot^-$ ، إن الـ AsA أيضا يتمثل Synthesized عن طريق Uronic acid كمركب وسطي مثل D- galacturonic acid ، في هذا المسار فإن D- galacturonic acid يختزل الى L- galacturonic acid بواسطة reductase والذي هو في ما بعد يتحول الى L-galacton – 1,4-lactone ، ان الـ L-galacton 1,4- lactone هو مؤكسد إضافي للـ AsA بواسطة انزيم L – galactono 1,4 – Lactone dehydrogenase (GALDH) ، وهو يتمثل في المايكوكوندريا بواسطة

L- galactono – γ -lactone dehydrogenase ، ومن ثم ينتقل الى مكونات الخلية الأخرى خلال Proton-electrochemical gradient او من خلال الانتشار المتيسر ، ولقد اكتشف بأنه يمثل الحصاة الكبرى وهو جزئيا يشكل المركب السائد في أنسجة التمثيل الضوئي والعضيات وفي الـ Apoplast في النبات ، ان أكثر من 90% من الـ AsA يتواجد في الساييتوبلازم، ولكنه لا يشابه مضادات الاكسدة الذائبة فهو جزء مهم وقسم منه يرحل الى الـ Apoplast . ان الـ AsA Apoplast يعتقد بأنه يمثل خط الدفاع الأول ضد المؤكسدات الضارة الخارجية المتواجدة First line of defense against . potentially damaging external oxidants .

ان الـ AsA يحمي الجزيئات الحيوية الكبيرة من الضرر التأكسدي وتحت الظروف الفسلحية العادية ، فان الـ AsA غالبا ما يحتفظ بحالته الاختزالية في البلاستيدات الخضراء وهو أيضا يتفاعل كعامل **Violaxanthin de-epoxidase** لذا فهو يساهم في حفظ الطاقة ويزيد من حماية الاغشية بشكل مباشر من خلال تفاعله مع الـ O_2^- و H_2O_2 وإعادة توليد **Regenerating** الـ **Tocopherol** - α من جذر الـ **Tocopheroxyl** ويحافظ على نشاط الانزيمات التي تحتوي على **Prosthetic transition metal ion** ، ان الـ AsA له دور مهم و يعمل كعامل مفتاح **Key role** في إزالة الـ H_2O_2 من خلال دورة (AsA-GSH) ،

ان الـ AsA هو من مضادات الاكسدة المهمة والذي يتواجد في حشوة البلاستيدة **Stroma** و الـ **Apoplast** والساييتوسول و الفجوة للخلية النباتية ، قسم منه يكون بصيغة الـ **Ascorbate** المختزل في البلاستيدات الخضراء لحماية العضيات التي تحصل بها عملية البناء الضوئي ، وهو له دور مهم في ازالة بيروكسيد الهيدروجين وإعادة انتاج الكاروتينويدات **Carotenoids** المرتبطة بالاغشية و الفاتوكوفيرول **α -tocopherol** عن طريق دورة **Ascorbate-glutathione** ، وهو ممكن ان يتفاعل بشكل مباشر من خلال اختزال الـ **Superoxide** و بيروكسيد الهيدروجين و جذر الهيدروكسيل او التغلب على **Single oxygen** . الـ **Ascorbate** (المختزل **Reduced**) ايضا له وظائف اخرى فقد يعمل كعامل مساعد لانزيم **Ascorbate peroxidase (APX)** ، والذي ينتج **Dehydroascorbate** (المؤكسد **Oxidized**) . ان إعادة دورة الـ (**AsA**) (المختزل **Reduced**) الى الـ **AsA dehydroascorbate (AsAD)** التي تحدث بواسطة الـ **GSH-dependent reaction** الذي يحفز بواسطة **Dehydroascorbate reductase** حيث

يستهلك NADPH كمكافئ مختزل ، مكونات دورة Ascorbate – glutathione تتواجد في الساييتوبلازم و الماييتوكوندريا و Peroxisomes التي تضمن الحماية ضد الاكسدة ، لاحظ الباحثون ان هناك زيادة معنوية كبيرة في تركيز الـ Ascorbate المختزل ، والنسبة بين AsA / AsAD وجدت في النبات المقاومة للزرنينخ مقارنة بالنباتات الحساسة بعد يوم واحد من المعاملة بالزرنينخ ، ان تركيز الـ Ascorbate يزداد في الـ Hypocotyls بينما ينخفض في الجذور لنباتات الخيار التي تعرضت للزرنينخ .

و يعتبر الأسكوربات أكثر وفرة ويتركز بشكل كبير في الأوراق والمرستيمات ، ويعتقد بان تركيزه في الاوراق اكثر بحوالي خمس إلى عشر مرات من GSH ، ويوجد AsA بتركيز عالٍ في الفواكه ، وخاصة الحمضيات ، لكن تواجده في الفاكهة ليس دائماً أعلى منه في الأوراق ، يتواجد الـ AsA في جميع العضيات الخلوية ، ويتراوح التركيز من 20 ملي مولار في العصارة الخلوية إلى 300 ملي مولار في البلاستيدات الخضراء Noctor و Foyer (1998) ، و يحدث تخليق AsA في الميتوكوندريا ويتم نقله إلى عضيات خلوية أخرى من خلال التدرج الكهروكيميائي للبروتون أو من خلال الانتشار الميسر ، Horemans . وجماعته (2000) ، وقد يتواجد الأسكوربات في عصارة اللحاء لنبات *A. thaliana* والقرع ، أدى هذا إلى استنتاج مفاده أن الأسكوربات ممكن ان ينتقل من المصدر (الأوراق) إلى المصب (المريستيم) ، يستخدم Ascorbate Peroxidase حمض الأسكوربيك ويحلل H_2O_2 الى الماء ، وبالتالي يولد أحادي هيدرو أسكوربات (MDA) في دورة أسكوربات الجلوتاثيون ، يمكن أيضاً اختزال MDA مباشرة إلى AsA في وجود الإنزيم التحفيزي MDAR والمانح الإلكتروني

NADPH ، أن الأسكوربات يلعب دوراً في الدفاع ضد إجهاد الأوزون و يمتلك الـ AsA القدرة على منح الإلكترونات في العديد من الإنزيمات المختلفة وبعض المركبات الأخرى التي هي قادرة على كنس الـ ROS وخاصةً $^1\text{O}_2$ مباشرة ، و $\text{O}^{\cdot -}$ ، وجذور $\text{OH}^{\cdot -}$ المنتجة في الخلية و يمكن أن يحمي الأغشية من الإجهاد التأكسدي في الخلايا النباتية ، و يعتبر الـ AsA واحداً من أهم مضادات الأكسدة غير الإنزيمية لإزالة سموم H_2O_2 ، وتحصل زيادة في الأسكوربات المؤكسد أثناء إجهاد الكاديوم في نبات الشعير ، أن إجهاد الجفاف يزيد من محتوى الأسكوربات في *Picea asperata* الناتج عن الإجهاد المائي وتحصل زيادات كبيرة في تركيزه ، بينما يبدي حامض الأسكوربيك انخفاضاً تحت إجهاد الجفاف في الذرة والقمح .

3 – 2 – كلوتاثيون

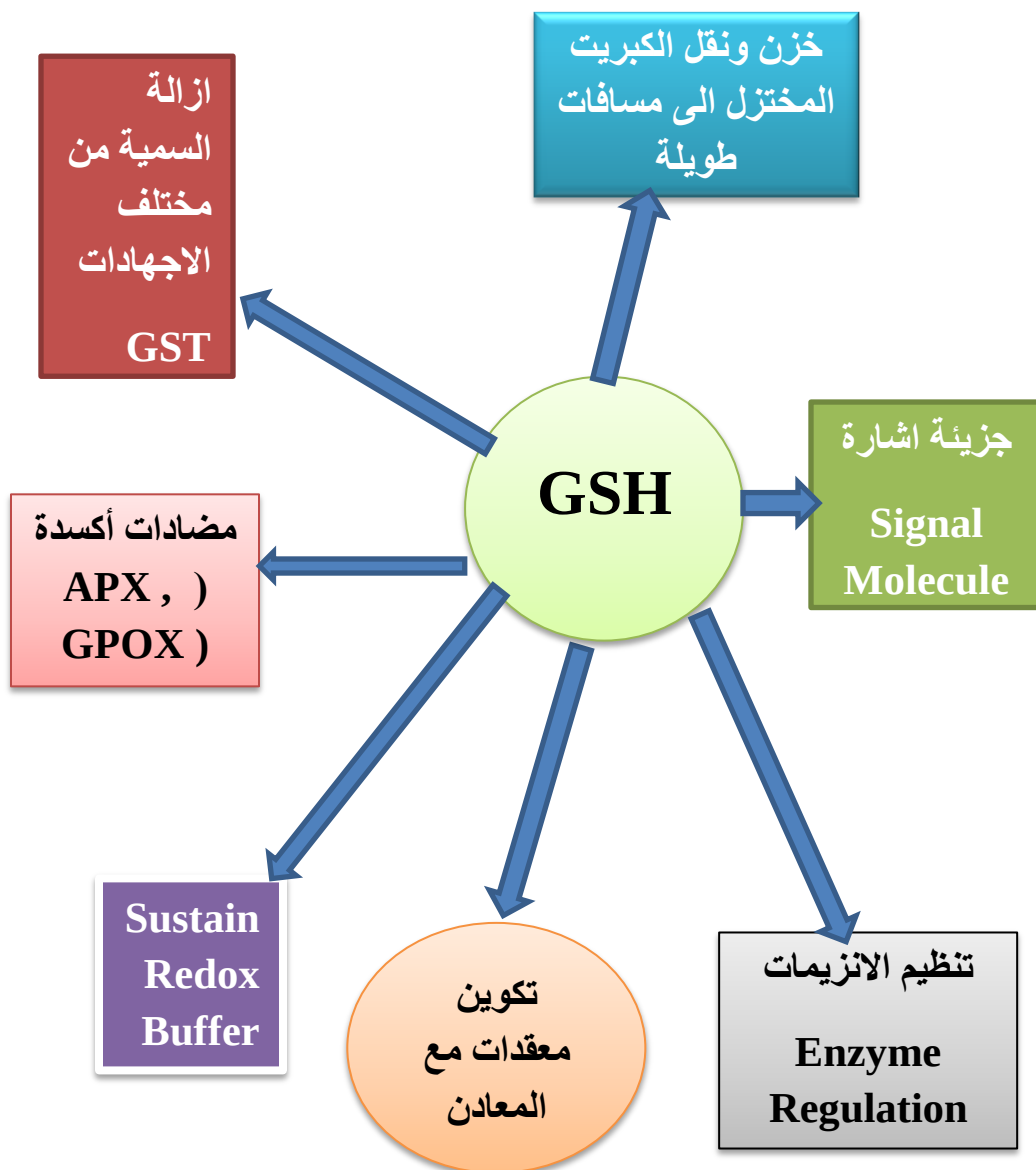
3 – 2 – Glutathione (Glu) (GSH)

الكلوتاثيون هو ببتيث ثلاثي (γ - Tripeptide glutathione (glutamyl- cysteinyl- glycine, GSH) ، وهو واحد من الجزيئات ذات الوزن المنخفض ولا تحوي على مجموعة ثايول البروتين Non-protein thiol التي تلعب دورا مهما في الجهاز المناعي للخلية ضد ضرر الـ ROS ولقد وجدت وبشكل فعلي في كل مكونات الخلية مثل الساييتوسول و البلاستيدات الخضراء و الشبكة الاندومايزمية ER و الفجوات والميتوكوندريا . الـ GSH يتمثل في الساييتوسول والبلاستيدات الخضراء لخلايا النبات ، ان التوازن مهم جدا بين Glutathione disulfide (GSSG) الذي هو مركب مركزي في بقاء حالة الاكسدة للخلية يعزى الى قوته الاختزالية و الـ GSH الذي يلعب دورا مهما في مختلف الفعاليات و الأنشطة الحيوية والتي تشمل نمو وانقسام الخلية و تنظيم انتقال الـ Sulfat ، وإعطاء الإشارة للنقل Transduction او الاشتراك او الاتحاد في عمليات الايض (المركبات الايضية) او يعتبر عامل مساعد لاتحاد المركبات الايضية ، و تنظيم الانزيمات والبناء الحيوي للبروتينات والاحماض النووية ، والبناء الحيوي للمركبات المخلبية النباتية Phytochelatin لخلب العناصر ، اضافة الى قدرته في ازالة السمية Detoxification لأي مركب غريب Xenobiotic عن الكائن الحي ، وأخيرا يساهم في التعبير الجيني كاستجابة للإجهادات ، ان وظيفة GSH كمضاد تاكسدي تتم في عدة طرق :-

1 - فهو يستطيع التفاعل كيميائيا مع الـ $O^{\cdot -}$ ، $OH^{\cdot}$ و H_2O_2 ومن ثم يعمل على ازالة الـ ROS وبشكل مباشر .

2 - GSH ممكن ان يحمي الجزئيات الكبيرة مثل (البروتينات و الدهون و (DNA) اما بواسطة تكوين يقرب من المحور الرئيسي Adducts مباشرة مع (Reactive electrophiles Proton glutathiolation) ، او أن يعمل كواهب للبروتون ROS او الجذور العضوية الحرة Organic donor بوجود free radicals مكونا GSSG ، وهو يستطيع ان يشارك في إعادة تكوين وتوليد انتاج Regeneration لمضاد تاكسدي اخر هو AsA عن طريق دورة AsA- GSH cycle ، ان إعادة دورة GSH recycles AsA يتم من خلال اعادة اكسدتها لاختزالها بواسطة انزيم DHAR ، ان الـ GSH ممكن أيضا ان يختزل DHA من خلال الية غير انزيمية عند pH اكثر من 7 ، وتركيز الـ GSH اكثر من 1 mM واحد ملي مول ، هذا ربما يكون مسار مهم Significant pathway في البلاستيدات الخضراء والتي بوجود الضوء و الـ pH الذي يبقى حول (8) فان تركيز الـ GSH ربما يكون عاليا و قد يصل الى (5 mM) ، ان انتاج وبقاء صيغة GSH المختزل يتم اما بواسطة تمثيل De novo synthesis او عن طريق إعادة تدوير بواسطة GR Recyelihg by GRn باستعمال NADPH كعامل مساعد cofactor وواهب للاليكترون . وهذا له اهمية حيوية للخلية ، ان دور الـ GSH في منظومة مضادات الاكسدة الدفاعية يمكن اعتباره كمؤشر للإجهاد .

عند تعرض أشجار التفاح الى اجهاد جفاف بزيادة متدرجة فان الاستجابة الابتدائية الاولى هي كمية قليلة من اكسدة مجمع الـ GSH pool ثم يتبعها زيادة في تراكيز الـ GSH وعندما يزداد الاجهاد ، فان تراكيز الـ GSH تنخفض و تتناقض وحالة الاكسدة اختزال Redox state تصبح اكثر تاكسدية ، والتي تؤدي الى حصول تفكك او يتحلل Degradation النظام والمخطط التالي يوضح أهم وظائف الـ GSH :



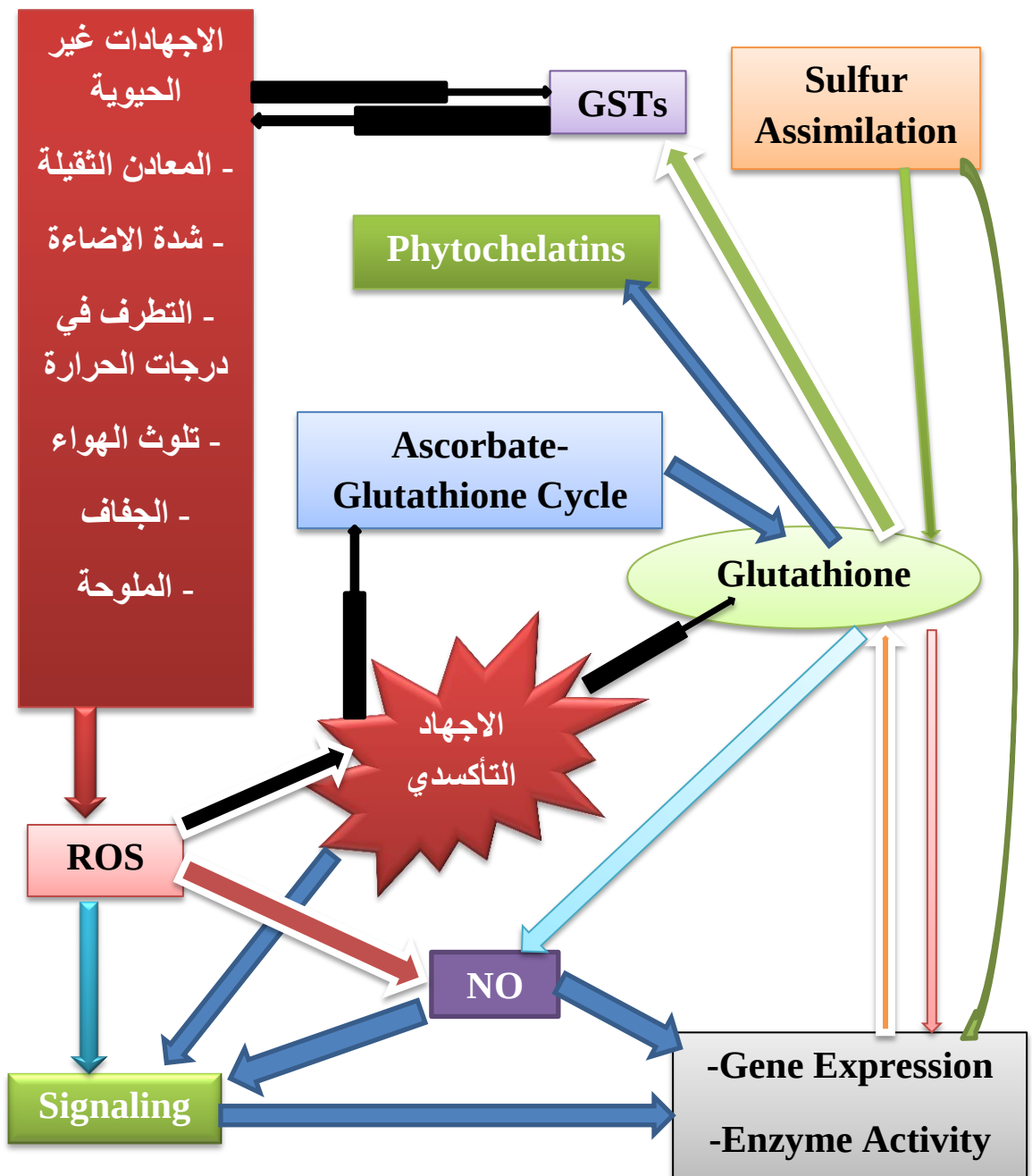
شكل - 33- يوضح وظائف الـ (GSH) Glutathione .

GPOX =Guaiacol Peroxidase , APX=Ascorbate Peroxidase , GST= Glutathione –S-Transferase

وبشكل مشابه لإجهاد الجفاف، فإن النسبة بين GSH/ GSSG تختلف في النباتات حسب ظروف الاجهاد المتنوعة مثل الملوحة ، والتعرض لدرجات الحرارة المنخفضة Chilling وسمية العناصر الثقيلة ، إن فوق التعبير الجيني لانزيم Glutathione synthetase يرتبط او يشترك مع التمثيل الحيوي للـ GSH حيث تبين بان ليس هناك تأثير لمستوى الـ GSH لتحسين المقاومة للاوزون .

ويعتبر الكلوتاثيون من اهم مضادات الاكسدة غير الانزيمية التي يمكن ان تحمي الخلايا النباتية من الاجهاد التاكسدي الناتج بسبب الاجهاد البيئي ، وتركيزه الاعلى يكون في البلاستيدات الخضراء ويتراوح من (1 - 4) mM ، ويعتبر الكلوتاثيون المصدر الرئيسي لمجموعة الثايولات Thiols غير البروتينية في معظم خلايا النبات ، وهو مهم في اختزال الكبريت (غير البروتيني) . الثايول المتواجدة في الـ Cysteine و الـ Glutathione يمتلكان مفتاح وظيفة الابقاء على حالة الاكسدة والاختزال في الخلية اضافة الى ازالة السمية للمعدن و Metalloids ، الكلوتاثيون ايضا يرتبط مع بعض المسارات الدفاعية الاخرى مثل البناء الحيوي للـ Phytochelatin (PCs) و دورة Ascorbate - glutathione ، ان الـ Arsenate والـ Arsenite معروف عنهما بان لهما الفة او قابلية ارتباط جيدة للثايول مثل الكلوتاثيون ، ان اختزال الـ Arsenate الى Arsenite تحفز بواسطة Arsenate reductase الذي هو ايضا يعتبر كآلية ترتبط في ازالة السمية بسبب ان الـ Arsenite ممكن ان يرتبط مع الـ PCs ، ان اختزال الـ Arsenate يقترن مع أكسدة الـ NADPH عن طريق اختزال الـ Oxidized glutathione بواسطة Glutathione reductase ومع الـ GSH المنتج والذي يصلح ليكون مانح للإلكترون للـ Arsenate

reductase ، لوحظ ايضا بأن الـ GSH يفيد كجهد اختزال خلال اختزال الزرنيخ في البكتريا تحت اجهاد الزرنيخ ، ان الـ GSH ممكن ان يرتبط بشكل مباشر مع الـ ROS ويزيل سميته من خلال التفاعل الذي يحفز بواسطة (Glutathione-S-transferases (GSTs) ، لقد وجد بأن الـ (GSTs) في الذرة الصفراء يحفز او يثار اذا تعرض للزرنيخ . ان الحماية من الضرر التاكسدي بواسطة مستويات اكبر من Ascorbate-glutathione ترتبط مع مقاومة الـ Arsenate في نبات *P. vittata* الذي يتحمل مستوى تراكم عالي من الزرنيخ . بحوث اخرى اشارت الى ان التدفق السريع للـ Arsenate ينتج عنه استنزاف للـ Glutathione وانتاج الـ PCs في الـ *Holcus lanatus* ، انخفاض مشابه في محتوى الـ Glutathione لوحظت في نبات البرسيم الاحمر الذي تعرض الى 50 ملغم . كغم⁻¹ زرنيخ ، لوحظ ايضا حصول زيادة معنوية في الـ GSH و PCs عند التعرض لاجهاد الزرنيخ في النباتات المقاومة مثل *Hydrilla verticillata* . ان الـ GSH و الـ Cysteine الاضافي يساهم في التخلص من الاثار السلبية للاجهاد التاكسدي ويجدد نمو بادرات الرز المتعرضة لاجهاد الزرنيخ ، ان الـ GST يحفز بواسطة المعادن السمية والاجهاد التاكسدي كما ان انزيمات النبات تعمل في مدى واسع من الوظائف باستعمال الـ GSH كمرافق انزيمي او كعامل مساعد . ان الـ GSH-dependent catalytic functions of glutathione-S-transferase تشمل الاتحاد وتكوين مواد لازالة السمية من الخلية ، وعلى الرغم من ان النبات ينشط الانزيمات المضادة للاكسدة لتدمير بيروكسيد الهيدروجين وبفعالية ، ولكن بسبب سهولة الانتشار فان بيروكسيد الهيدروجين ممكن ان يفلت من عمليات ازالة السمية ويتحول الى جذر هايدروكسيل عالي



شكل - 34 - يوضح دور الكلاتاثيون كوسيط مركزي للاستجابة للإجهادات غير الحيوية .

الفعالية بمساعدة معدن متحرك ، خلايا النبات تبدأ بتراكم البرولين لتسهيل ازالة جذر الهيدروكسيل السام . البرولين يعرف بانه كانس للـ Singlet oxygen وجذر الهيدروكسيل في المختبر *in vitro* ، و البرولين في الخلايا يعمل على ازالة سمية الـ ROS المؤذية والضارة للنبات بشكل مباشر وله دور اساسي في عمل منظومة مضادات الاكسدة ، التركيز والوقت يزيدان محتوى البرولين مع علاقة ارتباط سالبة بين محتوى بيروكسيد الهيدروجين وتراكم البرولين وهذا واحد من المؤشرات على ان البرولين يعمل على حماية الخلية من تاثيرات الجذور الحرة الضارة الناتجة بسبب اجهاد الزرنيخ في البزاليا التي تعرضت للزرنيخ .

و بالمقارنة مع شكله المؤكسد GSSG ، فان الـ GSH يُبقى او يحافظ على حالة توازن الاكسدة والاختزال في الاجزاء الخلوية ، هذه الصيغة الاخيرة لها اهمية حيوية كبيرة لانها تسمح للـ fine-tuning بضبط او بوضع ظروف الاكسدة والاختزال تحت الوضع الطبيعي ، وعند بداية الاجهاد ستوفر قواعد لبث اشارة GSH stress لبقية الـ Cysteine residue المركزي المنجذب او المحب للنوى و هو مسؤول عن الجهد الاختزالي للـ GSH والذي يكنس الـ H_2O_2 المتواجد في الساييتوسول ويتفاعل بشكل غير انزيمي مع الـ ROS الاخرى مثل $^1O_2$ و $O_2^{\bullet-}$ و $OH^{\bullet}$.

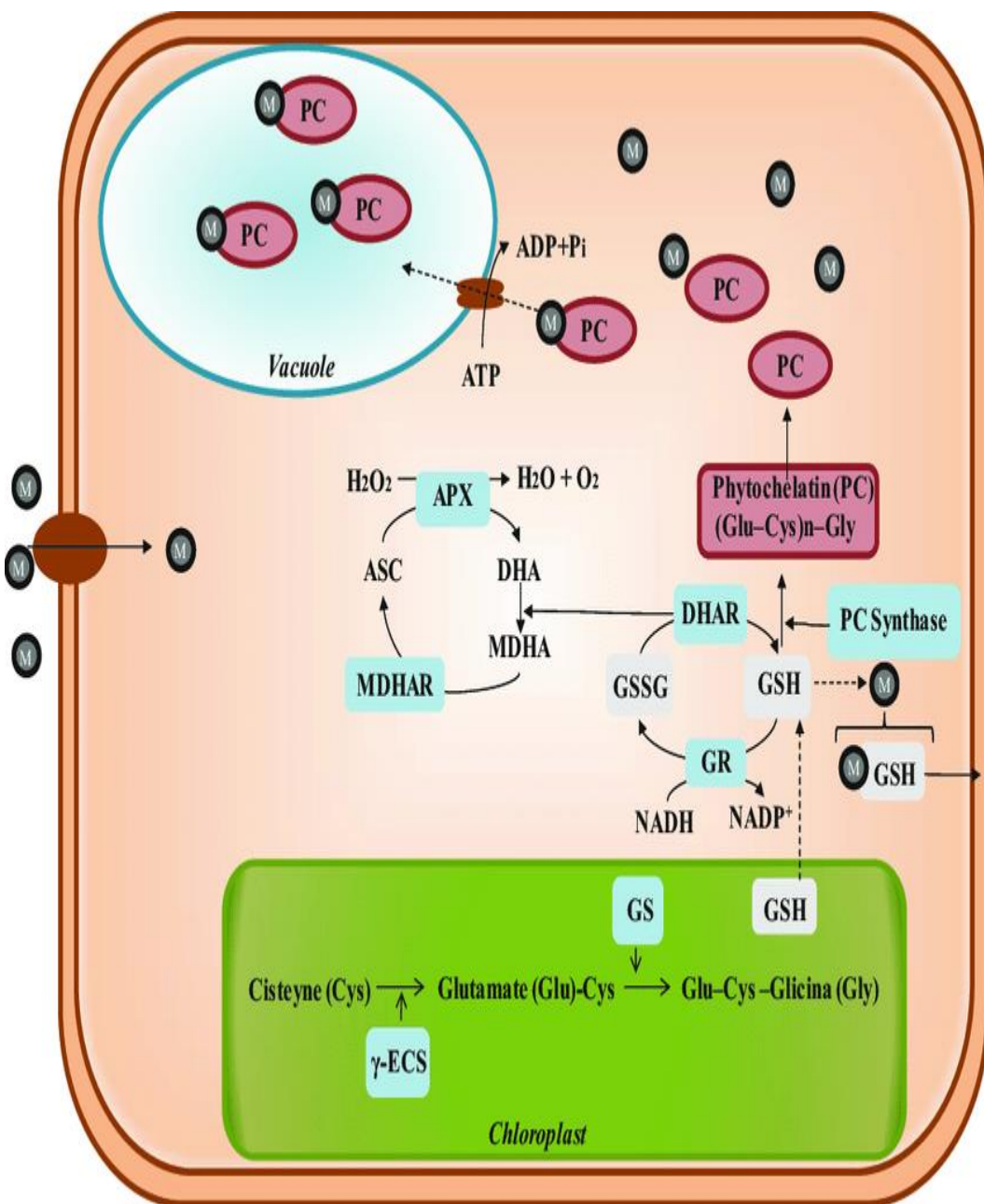
إن الدور المركزي للـ GSH في مضادات الاكسدة يعزى الى قابليته بتجديد أو توليد Regenerate مؤكسد قوي ذائب في الماء عن طريق دورة AsA – GSH Cycle ، إن الـ GSH هو المركب البادئ او مركب البداية Precursors للـ Phytochelatins (PCs) التي تلعب دوراً مهماً في السيطرة على تركيز المعادن الثقيلة ، ان تركيز الـ GSH في الخلية له تاثير كبير على وظيفته المضادة للاكسدة وتختلف تحت ظروف الاجهاد

غير الحيوية . اضافة لذلك هناك دليل قوي قد توضح وهو ان تحسين تركيز الـ GSH يرتبط مع قدرة النبات المقاومة للاجهاد التاكسدي الذي تثيره المعادن الثقيلة.

لقد وجد بان تحسين نشاط مضادات الاكسدة في الاوراق والبلاستيدات الخضراء للنبات *Phragmites australis* يرتبط مع المجمع الكبير Large pool للـ GSH الذي يساهم في حماية نشاط العديد من انزيمات البناء الضوئي ضد Thiophilic bursting للـ Cd. ان زيادة تركيز الـ GSH لوحظت مع زيادة تركيز Cd و Cr و Al في البزاليا و Green gram و Black gram ، وقد لوحظ زيادة في نشاط الـ GR و محتوى GSH تحت المعاملة بـ 2;4-D (2;4 dichlorophenoxy acetic acid) الذي يستحث على شيخوخة الاوراق في Mung been ، ولاحظ الباحثون بان الـ *Arabidopsis* مع مستويات قليلة من الـ GSH تكون حساسة بدرجة عالية حتى للتراكيز القليلة من Cd^{+2} وقد تعزى ذلك ربما الى تحديد البناء الحيوي للـ PCs .

ويلعب الكلوتاثيون دوراً مركزياً في العديد من العمليات الفسيولوجية ، بما في ذلك تنظيم نقل الكبريتات ، ونقل إشارات الامتصاص ، واقتزان المستقبلات ، و إزالة السموم من Xenobiotics والتعبير عن الجينات المستجيبة للتوتر ، وقد ثبت جيداً أن GSH يلعب أيضاً دوراً مهماً في العديد الأحداث المتعلقة بالنمو والتطور في النباتات ، بما في ذلك تمايز الخلايا وموتها والشيخوخة .

أن الـ GSH هو حامض أميني مشتق من Glutamic acid والـ Cysteine والـ Glycine . والـ GSH ممكن أن يلعب دوراً للربط Ligand او للخلب (ممكن أن يرتبط مع المعدن الثقيل من



شكل - 35 - يوضح الاجهاد التاكسدي المتسبب بواسطة المعادن الثقيلة وعمل مضادات الاكسدة. عن Gratao وجماعته، (2019).

خلال تكوين مركب مخلبي وبالتالي يقلل من سمية المعادن الثقيلة (الاستعمال الخارجي Exogenous Aplication للـ GSH ، يشجع على تكوين المركبات المخلبية Phytochelatins في بادرات القرنفل الصيني *Dianthus Chinensis* ونبات الحور Poplars ، وقد يكون المركب المخلبي غير سام مع الكاديوم Cd لتقليل التأثير السمي للعناصر من قبل المعدن الثقيل على النبات .

3 – 3 – توكوفيرول

3 – 3 – Tocopherol

توجد عدة أنواع من فيتامين E وهي الفا وبيتا وكاما ودلتا توكوفيرول (α , β , γ and δ) Tocopherol وتوجد هذه الانواع الاربعة في الطبيعة ، غير ان الالف توكوفيرول هو أكثر الانواع فعالية والوحيد الذي يعتبر وجوده في الغذاء ضروري . تقدر الفعالية البايولوجية النسبية لكل من البيتا والكاماتوكوفيرول بـ 25 و 19 على التوالي من الفعالية البايولوجية للالفاتوكوفيرول الذي يعتبر كأساس للمقارنة .

ويعتبر الالفاتوكوفيرول من العوامل القوية المضادة للاكسدة ويعتقد بان له القابلية على حماية المايتوكونديريا من التثبيط اللاعكسي الذي قد يحصل لها بواسطة بيروكسيدات الدهون وهي المركبات الوسطية الناتجة خلال عملية اكسدة الدهون غير المشبعة . ولقد وجد خلل كبير في فعالية المايتوكونديريا المحضرة من حيوانات لا يحتوي غذاءها على الالفاتوكوفيرول . هناك علاقة بين الالفاتوكوفيرول وميتابولزم الاحماض الدهنية غير المشبعة وخاصة حامض اللينوليك في الجسم ، ولقد وجد انه يتوجب زيادة كمية الالفاتوكوفيرول في الغذاء في حالة احتوائه على كميات كبيرة من الاحماض الدهنية غير المشبعة ، ويوجد الالفاتوكوفيرول بكثرة في المحاصيل الزيتية ويعتبر فول الصويا من اغنى مصادره ويوجد الالفاتوكوفيرول في اوراق الخضروات والبيض والكبد .

وتعتبر مجموعة التوكوفيرول من مضادات اكسدة Lipophilic (محبة للدهون) تشترك في كس الـ ROS وجذور Lipid peroxy و O_2^1 ، النشاط النسبي لمناظرات مضادات الاكسدة التابعة للتوكوفيرول Tocopherol isomerase في الطبيعة ،

ربما يرجع الى نموذج المثل Methylation pattern وكمية مجموعة المثل التي ترتبط مع الحلقة الفينولية لتركيب راس القطب Polar head structure لذا فان الـ α - tocopherol الحاوي على ثلاث مجاميع مثل بديلة او جاهر لإحلال Substituents هو الاكثر أنواع الـ Tocopherols نشاطاً تأكسدياً في مجموعة الـ Tocopherol التي تُبنى حيويّاً فقط في عضيات التمثيل الضوئي وهي متواجدة فقط في الأجزاء الخضراء من النبات ، ان مسار التخليق الحيوي للـ Tocopherols يعتمد على مركبين هما:

- Homogentisic acid (HGA) -

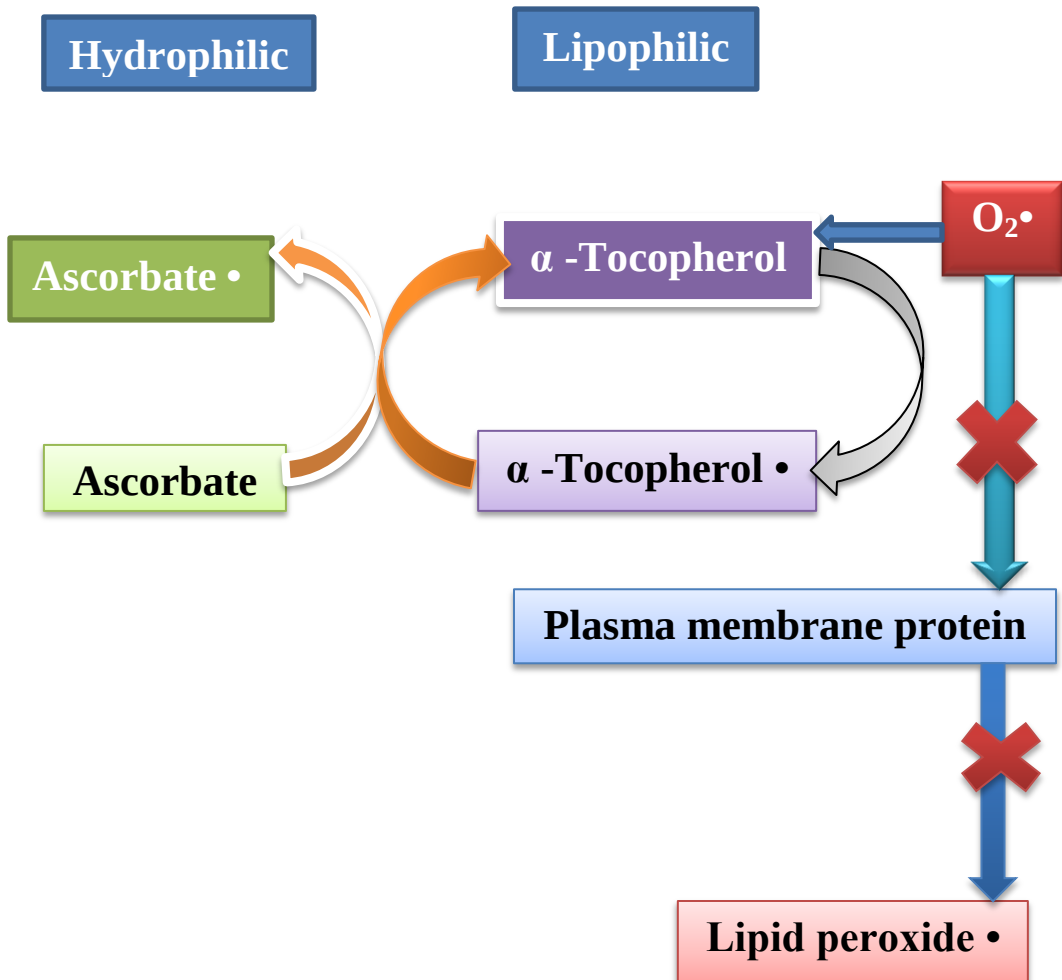
- Phytyl diposphate (PDP) -

كمواد بادنه Precursors ، وتوجد على الأقل خمسة انزيمات تشترك في التخليق الحيوي للـ Tocopherol تستبعد مسار الطريق الجانبي Excluding by pass pathway للـ Phytyl-tail synthesis . يعرف الـ Tocopherol بانه يحمي الدهون وبعض مكونات الاغشية من خلال الحد من تأثير O_2 في البلاستيدات الخضراء ، وعليه فهو يحمي تركيب ووظيفة الـ PSII لانه يتفاعل كيميائياً مع O_2 ، ان الـ Tocopherol يمنع سلسلة امتداد الاكسدة الذاتية للدهون Lipid autooxidation والتي تجعله فح فعال للجذور الحرة ، ان اعادة توليد Regeneration التوكوفيرول المؤكسد Tocopherol oxidized مرة أخرى الى الحالة المختزلة ممكن ان تتحسن بواسطة AsA-GSH او المرافق الانزيمي Q ، ان تراكم Tocopherol لوحظ بانه يحسن مقاومة النباتات للبرودة Chilling و نقص الماء والملوحة في أنواع مختلفة من النباتات ، ان منظومة التخليق الحيوي لمسارات Tocopherol تتأثر بـ

Endogenous ascorbate glutathione pools في الاوراق ان ال-TOCs تُبنى حيويًا في كل النباتات وتساهم في المحافظة على المكونات الاساسية للاغشية الحية في النباتات الراقية ، اغشية البلاستيدات الخضراء تحتوي على TOCs التي يعرف عنها بانها تحمي الدهون ومكونات الاغشية الاخرى فيزيائياً من خلال اصطياد الاوكسجين وكيميائياً من خلال التفاعل معه في البلاستيدات الخضراء ، ولذا فهي تحمي تركيب و وظيفة النظام الضوئي الثاني PSII . إن ال- α -Tocopherol هو مضاد اكسدة Chain-breaking antioxidant وهو قادر على اكسدة الجذور Repair oxidizing radicals مباشرةً ومن ثم يمنع خطوة تكاثر وامتداد السلسلة خلال الاكسدة الذاتية للدهون .

إن ال- α -TOC يتفاعل مع $RO\cdot$ و $ROO\cdot$ و $RO\cdot$ المشتقة من اكسدة الاحماض الدهنية غير المشبعة PUFA ، ان التفاعل بين ال- α -TOC وجذور الدهون يحدث في سطح الاغشية الحاوي على الماء (Membrane-water interface) ، حيث ان - α -TOC يمنح ذرة هيدروجين الى جذور الدهن يتبعه تكوين ال- $TOH\cdot$ والذي يعيد الدورة مرة اخرى لمثابه او مناظر - α -TOC بواسطة التفاعل مع AA او مع مضادات الاكسدة الاخرى ، إن تجديد ال- $TOH\cdot$ واعادته الى شكله المختزل يمكن ان ينجز بواسطة GSH و AA ، اضافة الى ان ال- α -TOC يعمل ككاس كيميائي لل-ROS خصوصاً لل- O_2^1 ومعدل لفاعليته الكيميائية و فيزيائياً لل- O_2^1 من خلال تغيير آلية الانتقال .

إن ال- α -TOC وجدت لتغيير سيولة الاغشية بطريقة مشابهة للكوليسترول وايضا لتغيير النفاذية الخاصة لأكياس الحويصلات Digalactosyl Diacyl Glycerol (DGDG) الى الكلوكون والبروتينات.



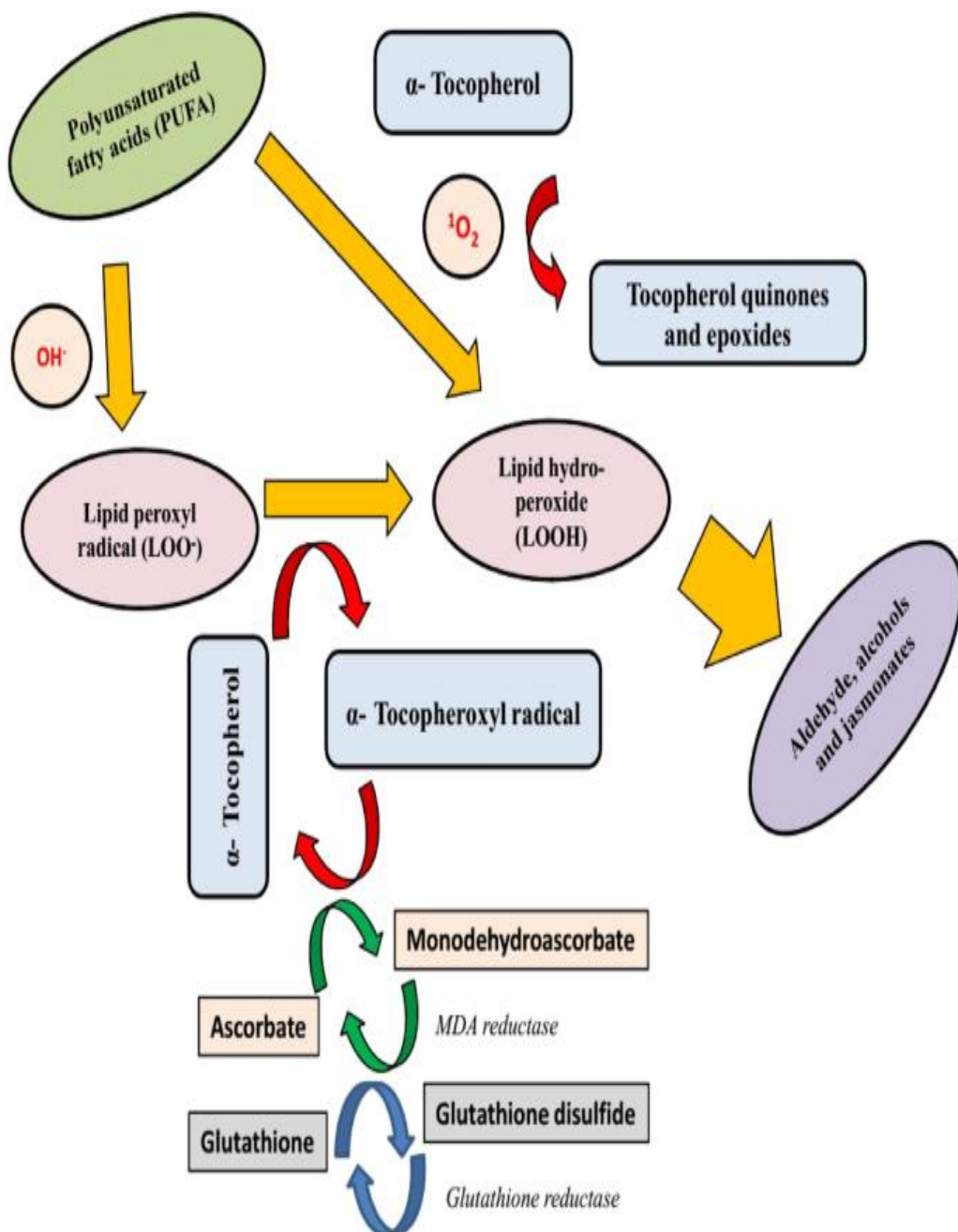
شكل - 36 - آلية التعاون بين فيتامين C (Ascorbate) و فيتامين A (α -tocopherol) لمنع (Lipid peroxidation (LP) . جذر الاوكسجين الحر ، Lipophilic محب للدهون .

إن التركيب المعقد Complexation للـ TOC مع الاحماض الدهنية الحرة FFA و Lysophospho Lipids تحمي تركيب الاغشية ضد التأثيرات الضارة والمدمرة للـ ROS . ان الابحاث

اشارت الى ان مستويات α -TOC تزداد في انسجة النبات كاستجابة للاجهادات غير الاحيائية المختلفة ، الاجهاد التأكسدي ينشط التعبير الجيني للجين المسؤول عن البناء الحيوي للـ α -TOC في النباتات الراقية ، ويعتبر الـ α -tocopherol هو الاكثر نشاطا وحيوية وهو مضاد الاكسدة الشائع او السائد في اغشية البلاستيدات الخضراء ، وهو مسؤول وبشكل اساسي عن حمايتها من ضرر الاكسدة الضوئية ، صفاته المضادة للاكسدة تعزى الى قدرته على التغلب على الاوكسجين الاحادي من خلال آلية انتقال الشحنة Charge transfer mechanism . ويعتقد بأن 120 جزيئة اوكسجين احادي ممكن ان تتعادل مع جزيئة واحدة من α -tocopherol ، ولـ α -tocopherol وظيفة اعادة تدوير سلسلة التفاعلات النهائية لجذور PUFA المتولدة بواسطة اكسدة الدهون ، ان الـ α -tocopherol تكس جذور Lipid peroxy وحاصل جذور الـ Tocopheroxyl التي ممكن ان تغادر دورتها مرة اخرى وبشكل مشابه لتفاعل الـ α -Tocopherol مع الـ Ascorbate او مع مضادات الاكسدة الاخرى ، ان اغلب ما يعزى الى دور الـ Tocopherols هو اشتراكها في آليات حماية الـ PUFA ، الاحماض الدهنية غير المشبعة من الاكسدة . ان الـ ROS يتكون كناتج من عملية البناء الضوئي والايض الخلوي وهما مصادر اساسية لعملية Lipid peroxidation (LP) في خلايا النبات . ان مستوى الـ α -tocopherol يزداد في انسجة النبات التي تحصل فيها عملية البناء الضوئي كاستجابة للعديد من الاجهادات غير الحيوية المتنوعة ، ان الـ α -tocopherol يكنس او يتغلب على مختلف الـ ROS ومنتجات L.P ويساهم في ثباته الاغشية الخلوية وجزيئات الاشارة والنقل للـ α -tocopherol ، ان الزيادة في الـ Tocopherols تحصل من خلال الارتباط مع AsA والذي

يتضمن استجابة أولية لظروف نقص الماء في نبات الرز ، ان الاجهاد التأكسدي ينشط تعبير الجينات المسؤولة عن البناء الحيوي للـ Tocopherols في النباتات الراقية.

مضادات الاكسدة التي تشتمل على α -tocopherol وحامض الاسكوربك اتضح بانهما يزدادان بالمعاملة بـ Triazole في نباتات الطماطم وربما يمتلكان دورا في حماية الاغشية من الضرر التأكسدي وعليه فأنهما يساهمان في مقاومة البرودة . ان الـ Triazole يزيد مستويات مضادات الاكسدة الانزيمية وغير الانزيمية في الحنطة ، ان الـ α -tocopherol هو مضاد اكسدة يذوب في الدهون ويرتبط بشكل حيوي مع اغشية الخلايا وخاصة اغشية العضيات التي تشترك في عملية البناء الضوئي ان زيادة الـ Tocopherol خلال الاجهاد المائي في النباتات قد تم توضيحها من خلال العديد من الباحثين . ان اجهاد الجفاف يؤدي الى زيادة من (1 - 3) مرات في تركيز الـ α -tocopherol في بعض انواع الحشائش ، ان الـ α -tocopherol يحمي النباتات من الاجهاد غير الحيوي مثل الاجهاد التأكسدي و Photoinhibition والاجهاد التأكسدي الضوئي Photo . Oxidative stress



شكل - 37- يمثل دور الـ α -tocopherol في الخلية .

عن : Sadiq وجماعته ، (2019) .

وقد لوحظ بان α -tocopherol يبدي زيادة دراماتيكية و مفاجأة
من خلال الاستجابة للضوء العالي في نباتات الـ *Arabidopsis*.

3 – 4 – الكاروتينويدات

3– 4 Carotenoids (Car)

3 – 4 – 1 - مقدمة

تشكل الكاروتينويدات CARs مجموعة من صبغات برتقالية وصفراء توجد في معظم الكائنات البنائية الضوء ، وتوجد بكميات كبيرة في جذور الجزر وثمار الطماطم كما انها توجد في الاوراق الخضراء ، غير ان صبغات الكلوروفيل تحجب رؤيتها وفي موسم الخريف فان صبغات الكلوروفيل تتحلل وتظهر صبغات الكاروتينويدات في الاوراق بشكل واضح حيث تبدو الاوراق صفراء او برتقالية ، وهي تمتص الضوء الازرق الى مدى معين ويمكنها من امرار الطاقة للكلوروفيل لاستعمالها في عملية البناء الضوئي ، كذلك يمكن ان تقوم الكاروتينويدات بحماية الكلوروفيل من الاكسدة الضوئية وذلك بامتصاص الفائض من الضوء الازرق . هناك صبغات اخرى كالفلافينات Flavins مثل الرايبوفلافين Riboflavin ومشتقاتها النيوكليويتيدية ومن امثلتها احادي النيوكليويتيد Flavin Mononucleotide (FMN) وفلافين ادينين ثنائي النيوكليويتايد Flavin Adenine Dinucleotide (FAD) . وتعتبر الـ FMN والـ FAD مرافقات انزيمية شائعة في تفاعلات الاكسدة والاختزال الخلوية ، كما توجد الفلافينات بشكل معقد مع البروتينات لتكوين الفلافوبروتين Flavoprotein وهذه بمثابة مستقبلات الضوء الازرق وهناك مستقبلات اخرى للاشعة فوق البنفسجية تسمى UV-B receptors ، وهناك ايضا صبغات اشباه الفلافينات او الفلافونويدات Flavonoids والتي تعزى اليها الالوان البراقة لاوراق التويج والثمار والقنابات والاوراق في بعض الاحيان ومن أهم تلك الصبغات صبغة

الانثوسيانين وغيرها وهذه الصبغات مشتقات Phenylpropane ذات تركيب C6-C3-C6 ، وفي الحقيقة بأن هناك ثلاث مجاميع من الفلافونويدات وهي :

1 – الفلافونات Flavones

2 – الفلافونولات Flavonols

3 – الانثوسيانيدين Anthocyanidins

ان الانثوسيانين يعود للمجموعة الثالثة والتي تحوي عدد من الصبغات يصل عددها الى اثنا عشرة صبغة .

3 – 4 – 2 - الكاروتينويدات (CARs) Carotenoids

تعود الكاروتينويدات Carotenoids الى مجموعة Lipophilic antioxidant و لها القدرة على تقليل تاثير وإزالة الاشكال المختلفة للـ ROS ، ان الـ Carotenoids موجودة في النباتات ولها القدرة على امتصاص الضوء في المنطقة المحصورة بين 400- 500 نانوميتر nm من الضوء المرئي وتمرر طاقة الضوء المستلم الى الكلوروفيل لمنع الضرر التأكسدي وتقلل من تاثير triple sensitizer (* 3Chl) ومنع اثاره وهياج جزيئة الكلوروفيل (* Chl) لمنع تكوين $^1O_2$ لغرض حماية عملية التمثيل الضوئي ، ان الـ Carotenoids ممكن ان تنفع كمادة أساس لبدء الإشارة Signaling او كجزيئات إشارة للكلوروفيل الثلاثي Triple chlorophyll ، وهي تحتوي على سلسلة من الـ Isoprene residuse وتحمل أواصر مزدوجة عديدة متحدة او مقترنة والتي تسمح لامتصاص الطاقة بسهولة من الجزيئات المثارة او المثيجة و قد تتعاضد الطاقة الزائدة كالحرارة ، ان محتوى الـ Carotenoids العالي في نبات قصب السكر يمنحه

مقاومة أكثر ضد ظروف إجهاد الملوحة ، وتعتبر الـ CARs مركبات عضوية محبة للدهون وتتواجد في أغشية الثايلوكايدة في البلاستيدات في كلا من أنسجة النبات التي يحصل بها البناء الضوئي والتي لا تحصل فيها عملية البناء الضوئي .

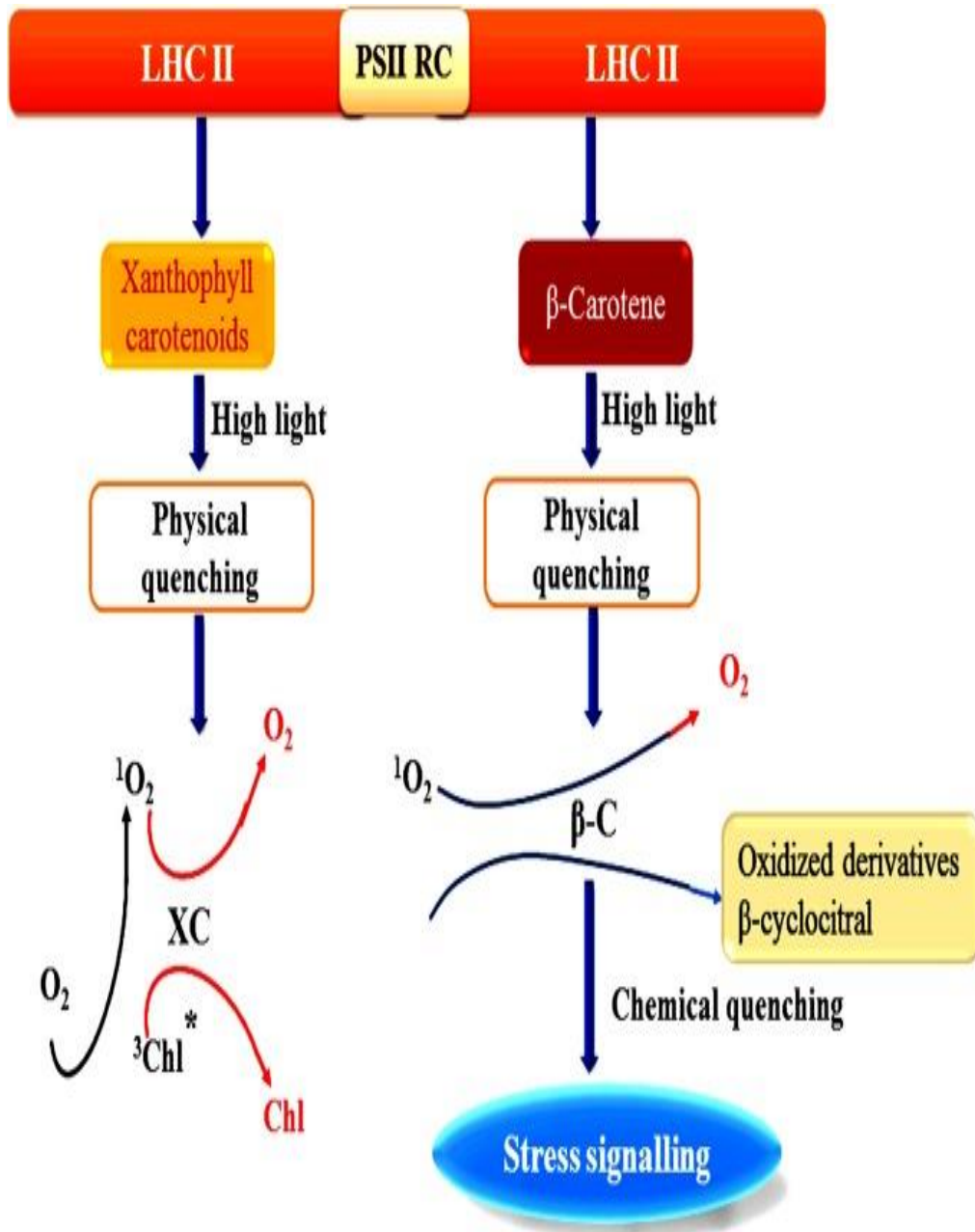
إن الـ CARs تلعب دوراً مهماً في وظيفة الايض الحيوي و يشمل دورها في :

1 - مقاومة الاجهاد التأكسدي .

2 - وايضا هي لها علاقة بـ Antenna molecules التي تمتص الضوء في منطقة 450-470 nm من الضوء المرئي وتمرر الطاقة المقتنصة الى الكلوروفيل ، وظيفة الـ CARs في البلاستيدات الخضراء كصبغات ضرورية تساهم في حصاد الضوء

3- لها دور أكثر أهمية في قابليتها لإزالة سمية الأشكال المختلفة للـ ROS ، إن الـ CARs ممكن أن تتواجد في الحالة المستقرة Ground state او في واحدة من اثنين من حالات الاثارة او الهيجان بعد امتصاصها لطاقة الضوء .

إن الكاروتينات عادة ما تتواجد في البلاستيدات الملونة والتي هي بلاستيدات ذات ألوان مختلفة كالأحمر والأصفر والبرتقالي وغيرها ويعزى الاختلاف في اللون الى نوعية الصبغات الملونة الموجودة في العصير النباتي ونسبتها فالكاروتين يعطي اللون الأصفر ، واللايكوبين يعطي اللون الأحمر ، والزانثوفيل يعطي اللون البنفسجي ، والأنثوسيانين يعطي اللون الأرجواني ، ويمكن أن توجد البلاستيدات الملونة في أي جزء من أجزاء النبات إذ لا يشترط الضوء لتكوينها كما في حالة البلاستيدات الخضراء ، والبلاستيدات الملونة موجودة في بتلات الأزهار وفي الثمار والجذور.



شكل - 38 - يوضح وظيفة الإشارة للكاروتينويدات (الفيزيائية والكيميائية) للـ $^1O_2$ بواسطة الكاروتينويدات في PS11 . عن : Swapnil وجماعته ، (2021).

المختصرات : (XC) , [xanthophyll carotenoid
light-harvesting antenna complexes II (LHCII);
reaction centre (RC)

أما أهم فوائدها بشكل عام فهي :-

- 1- تساعد في جذب الحشرات خاصة في الازهار لأتمام التلقيح .
- 2 - تعمل الصبغات الملونة على تخفيف التأثير الضار من الضوء الساقط على الاوراق عندما تكون شدته عالية .
- 3 - تلعب دورا مهما في امتصاص الطاقة الضوئية وتحويلها الى كلوروفيل A حيث يتم تحويلها بواسطة الاخير الى طاقة مخزونة ، حيث انها تمتص الضوء عند الطول الموجي بين 400 و 550 نانومتر ونقلها إلى الكلوروفيل .
- 4 - تعتبر الكاروتينات مصدر مهم لفيتامين A حيث ان كل جزيئة بيتا كاروتين Betacarotene تكون لدى تحللها جزيئين من فيتامين A
- 5 - تمنع الكاروتينويدات الأكسدة الضوئية للكلوروفيل إذ بدونها يتحطم الكلوروفيل بسرعة بالضوء ، وهي تحمي منظومة التمثيل الضوئي عن طريق إخماد محسس ثلاثي Chl3 ، و $^1O_2$ وغيرها من الجذور الحرة الضارة التي تتشكل بشكل طبيعي أثناء وظيفة مضادة للأكسدة .
- 6 - إنها مهمة لتجميع PSI واستقرار البروتينات وكذلك تثبيت غشاء الثايلاكويد

من جانب آخر فإن الكاروتينات تعتبر مضادات اكسدة فهي تحمي
انظمة او منظومة الضوء Photosystem (العضيات التي تتسلم
الضوء او تتفاعل مع الضوء) في واحدة من اربعة طريق :

1- من خلال التفاعل مع نواتج LP لوضع حد لتفاعلات
السلسلة .

2- من خلال كنس O_2^1 وتشتيت الطاقة كحرارة.

3- من خلال التفاعل مع جزيئات $3Chl\bullet$ للكلورفيل او
الكلوروفيل المتهيج او المثار $Chl\bullet$ لمنع تكوين O_2^1 .

4 – من خلال تشتيت الزيادة في الطاقة المثارة او المتهيجة
خلال دورة الزانثوفيل Xanthophyll cycle .

ان الدور الرئيسي للحماية بواسطة β -carotene في الانسجة
التي تحصل بها عملية البناء الضوئي ربما هو تحقيق الاقتناص
المباشر لـ $(3Chl\bullet)$ وبالتالي منع توليد وانتاج الـ O_2^1 ، وبذلك
الوسيلة يتم تثبيط الضرر التأكسدي ، خلال اقتناص الـ $(3Chl\bullet)$
فإن الطاقة تنتقل من الكلوروفيل Chl الى الكاروتينويدات
CARs والتي لاحقا يتم تشتيت او تبديد Dissipates الطاقة في
اشكال غير مشعة Non-radiative form (مثلا على شكل
حرارة) ، لذا فإن الكاروتينويدات CARs تعمل كمثبط تنافسي
لتكوين الـ O_2^1 وهذا يساعد بواسطة التقارب او الاقتران
للكلوروفيل في معقد حصاد الضوء Light – harvesting
complex هذه الطريقة في الحماية حرجة خاصة عندما تكون
كثافة وشدة الضوء فوق مستويات التشبع ، شكل آخر لـ CARs
هو الـ Zeaxanthin قد يساهم في تشتيت الطاقة الحرارية ولكن
الآلية الصحيحة والدقيقة لهذا التشتت لم تعرف بعد .

إن الـ Zeaxanthin يبدو انه يسهل تحويل الـ 3Chl• الى 1Chl• بدرجة أكثر فاعلية مقارنة مع الـ β - carotene ، ان محتوى الكاروتينويدات يتناقص في نباتات الشوفان oat ، والفاصوليا والبرسيم الاحمر في تربة ملوثة بالزرنيخ ، السبب المحتمل لهذا الانخفاض ربما يعزى الى ان الزرنيخ يعمل على تكسر اغشية الثايلاكويده او انتفاخها وتراكم النشا في البلاستيدات الخضراء تحت اجهاد الزرنيخ ، وبالاتجاه المعاكس فان تركيز الكاروتينويدات يزداد في النباتات ذات التحمل العالي مثل *P. vittata* ، بينما ينخفض في *P. ensiformis* عند التعرض للزرنيخ بتركيز 133 مايكرو مول لمدة عشرة ايام لذا فان الكاروتينويدات لها دور مهم لانها تقاوم بغف الزرنيخ الذي يحدث على الاجهاد التاكسدي .

هناك حوالي اكثر من 700 كاروتينويد متواجدة في الطبيعة العديد من الدراسات اثبتت بان الكاروتينويدات ربما تمنع او تثبط انواع محددة من السرطان والتهاب الشرايين وضمور العضلات وامراض اخرى. ان نشاط الكاروتينويدات كمضاد اكسدة يرجع اساسا نتيجة لاحتوائها على أصرة مزدوجة في التركيب وقدرتها على ازالة الاليكترونات المفرزة من موقعها ، الذي هو اساسا مسؤولا عن القابلية الممتازة للبيتا كاروتين للتغلب على الاوكسجين الاحادي بدون انحلال او تحطم ، والتفاعل الكيميائي للبيتا كاروتين مع الجذور الحرة مثل Peroxyl (ROO) والهيدروكسيل (OH) و جذور السوبر أوكسايد ($O_2^{\bullet-}$) Superoxide radicals ، ان تواجد تراكيز كافية للكاروتينويدات كفيلة بحماية الدهون من الضرر Peroxidative .

3 – 5 – المركبات الفينولية

3– 5 – Phenolic Compounds

مقدمة

المركبات الفينولية تشمل الفلافونات Flavonoids والتانين Tannins و الـ Hydroxycinnamate esters و اللكنين Lignin وهي مشتقة من مواد الايض الثانوية ومتواجدة في انسجة النبات ، الفينولات المتعددة Polyphenols تمتلك تركيب كيميائي حقيقي لكنس الجذور الحرة وقد تبين بأنها مضادات اكسدة فعالة في المختبر *in vitro* مقارنةً مع التوكوفيرول TOCs وفيتامين C (AA) .

إن خواص مضادات الاكسدة الفينولية ناشيء من :

1-نشاطها العالي كواهبات للاليكترون (ED) Electron Doner

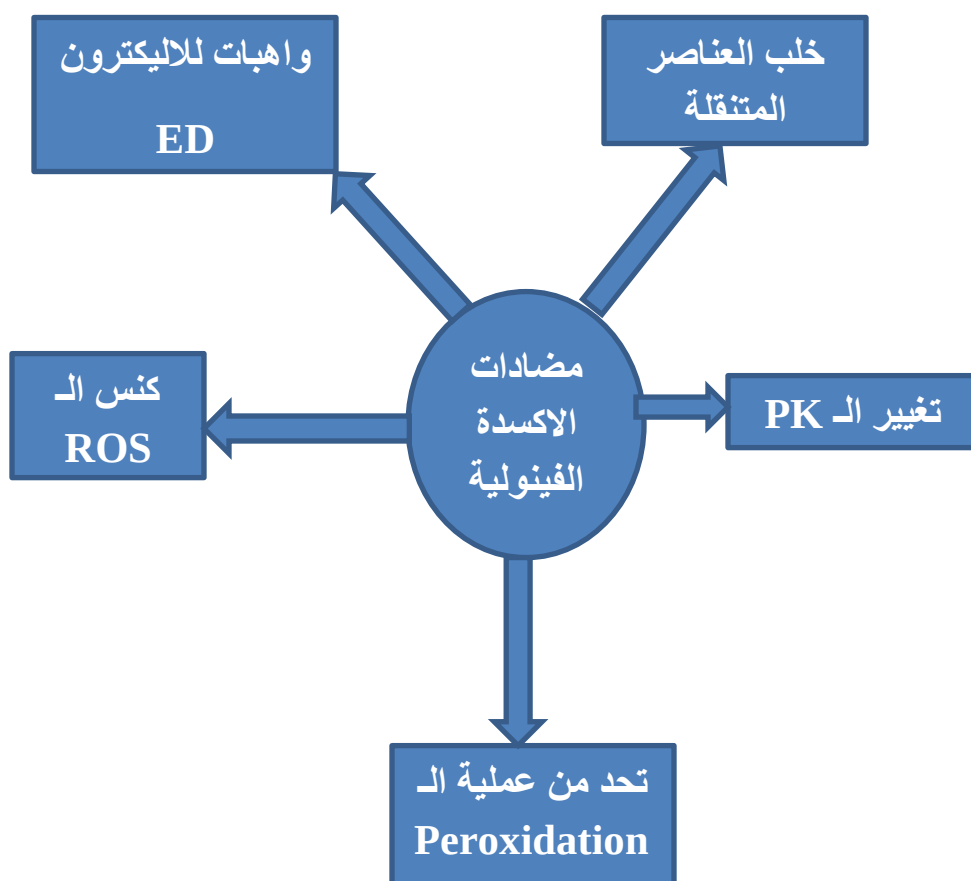
2 – ومن قابليتها وقدرتها لهذه الفينولات المتعددة لاشتقاق الجذور لتثبيت واستقرار او المحافظة على التوازن وازالة للاليكترونات غير الثنائية (مثلا كسر هذه السلسلة) .

3 - ومن قابليتها لخلب ايونات العناصر المتنقلة (من خلال الحد من او وضع نهاية لتفاعل فنتون Termination of the Fenton reaction) ، ان جذور العديد من النباتات التي تعرضت الى اجهاد المعادن الثقيلة تفرز Exude مستويات عالية من المواد الفينولية .

4 – هناك آلية أخرى مفهومة ضمناً وهي قدرة المواد الفينولية والفلافونات Flavonoids على تغيير Peroxidation Kinetics(PK) من خلال تحويل حزم الدهون Lipid

packing لغرض خفض سيولة الاغشية الخلوية ، هذه التغيرات تتعلق بالترتيب المكاني أو الحيزي للذرات Sterically لمنع تدفق وانتشار الجذور الحرة .

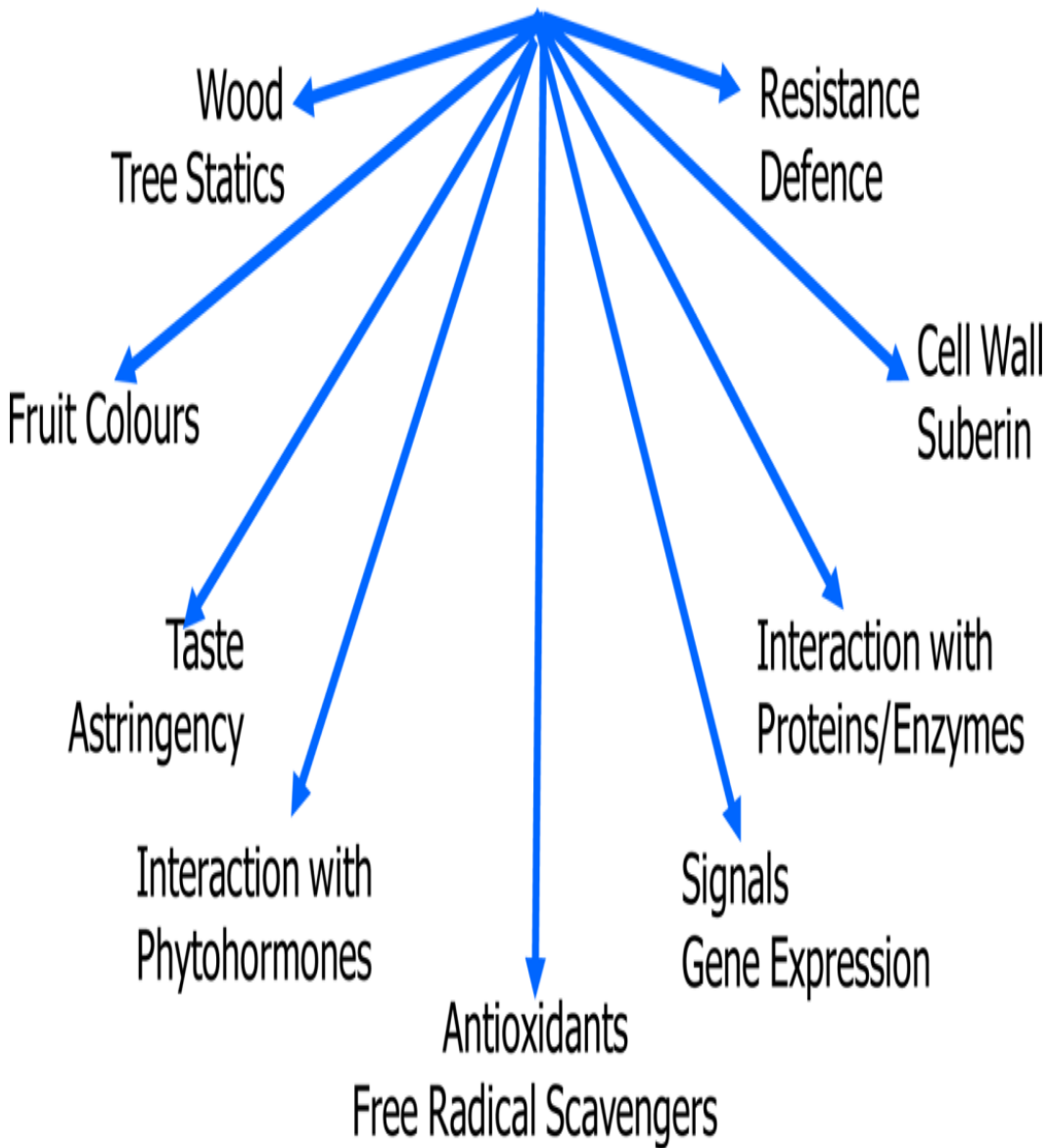
5 – اضافة الى انها تقيد وتحد من عملية الـ Peroxidation .
والمخطط التالي يوضح ذاك :



شكل - 39 - مخطط يوضح دور مضادات الاكسدة الفينولية .

المركبات الفينولية تعمل كمضادات أكسدة ربما من خلال وظيفتها كمركبات تنهي Terminators سلسلة الجذور الحرة ، وتخلب أيونات المعادن النشطة في الأكسدة والاختزال Redox-active والتي لها القدرة على منع الـ LP ، إضافة لذلك فإن المركبات الفينولية ممكن أن تشترك أو تشارك في كنس الجذور الحرة في خلايا النبات وهي تعيق أو تمنع انتشار وتمدد الـ ROS علاوة على أنها تحد من تفاعل الـ Peroxidation reaction . إن أعلى بناء حيوي للفينولات ومشتقات الفينولات لوحظت بأنها تمنح مقاومة ضد الاجهاد في النباتات ، انواع النباتات التي تحتفظ بمحتوى أعلى من الفينولات تعرف بأنها تمتلك أعلى أنشطة في انزيم البيروكسيداز Peroxidase مما يؤدي الى افضل نمو ، ان الفينولات المتعددة تمتلك سعة وقدرة قوية لمنح ايونات الهيدروجين وتستطيع بناءً على ذلك ان تكون افضل جزيئات مضادة للأكسدة لكنس واستئصال الـ ROS . العديد من الدراسات أوضحت بأن زيادة تحفيز عدة جينات تحت ظروف الاجهاد (مثل الجفاف وسمية المعادن الثقيلة و نقص المغذيات والجروح) يسبب زيادة في مستوى الفينولات . ان أعلى كفاءة لعملية البناء الضوئي في العنب تعزى الى تحسين تراكم اصناف عديدة من مركبات الفينولات المتعددة والتي تؤدي الى الابقاء على الجهد المائي في أعلى حالاته ، المركبات الفينولية تصنف على انها مركبات ايض ثانوية مثل Flavonoids و Hydroxycinnamate ester و Lignin والتي تمتلك خواص مضادات الأكسدة وهي موجودة بشكل واسع في انسجة النبات .

Significance of Phenolic Compounds

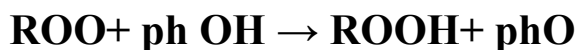


شكل - 40- يوضح الوظائف المتعددة للمركبات الفينولية .

عن : Treutter ، (2010) .

الفينولات المتعددة Polyphenols تحتوي على حلقة اروماتية مع -OH او OCH₃ بديله Substituents لها القدرة على ان تحل محل ، والتي هي معا تساهم في جهد مشترك لنشاطاتها الحيوية والتي تشمل عمل مضادات الاكسدة . ان ال AsA و α - tocopherol يظهران في المختبر كمضادات اكسدة بسبب طاقتهم الاستيعابية العالية لإعطاء Donate اليكترونات او ذرات هيدروجين . الفينولات المتعددة ممكن ان تخلص ايونات المعادن المتحركة وممكن ان تكنس أنواع من الجزئيات وبشكل مباشر للاوكسجين الفعال ، وممكن ان تثبط Lipid peroxidation من خلال عمل مصيدة Trapping لجذر Lipid alkoxyl الدهني ، وعادة تعرف بان لها القدرة على ان تغير من مجاميع الدهون Lipid packing وتخفض سيولة الاغشية هذه التغيرات ممكن ان توقف وبشكل كامل عملية الانتشار للجذور الحرة وتقيد تفاعلات ال Peroxidative reactions علاوة على ذلك فقد لوحظ خصوصا في ال Flavonoids و Phenyl propanoids انها تتأكسد بواسطة Peroxidase ، و لها دور في كنس ال H₂O₂ و منظومة Phenolic / AsA/ POD system ، هناك عدة مؤشرات تشير الى ان الايض الحيوي للفينولات في النبات هو استجابة لاجهادات مضاعفة ، بعض الباحثين لاحظ ان ال ROS قد تصلح كعامل إشارة عام للاقلمة عند تعرض نبات ال *Arabidopsis* لاجهاد ال Cu⁺² وقد تسبب تراكم للمركبات الفينولية الكلية في عديسات الجذور النامية في الظلام Dark-grown lentil roots لنبات *Arabidopsis thaliana* الذي يمتلك جين إشارة Signal gene الذي يؤدي الى وقف تمثيل مجموعة ال Flavonoids وتبدأ زيادة دراماتيكية في الحساسية للاشعة فوق البنفسجية UV-B radiation مقارنة مع أنواع نباتات البطاطا البرية المعدلة وراثياً Transgenic مع

زيادة تركيز الـ Flavonoids التي اظهرت تحسن في القدرة التأكسدية Improved antioxidant capacity ، والمركبات الفينولية تشكل واحدة من المجاميع المهمة في ايض النبات ، خواص مضادات الاكسدة للفينولات العديدة Poly p. تزيد من قدرتها التفاعلية العالية كواهب للهيدروجين او للإلكترون وقدرتها على انشاء او اشتقاق الجذر لاستقرار وازالة موقع الالكترون المفرد (وظيفة كسر السلسلة Chain-breaking fun) ومن قدرتها لخلب ايونات المعادن المتنقلة . المركبات الفينولية تعمل كمضادات اكسدة ربما وظيفتها إنهاء سلاسل الجذور الحرة وخلب ايونات المعادن النشطة في تفاعلات الاكسدة والاختزال وهذا يهيأ لها مقدرة على تحفيز Catalysing lipid peroxidation المركبات الفينولية المضادة للاكسدة (ph OH) تتداخل مع اكسدة الدهون والجزيئات الاخرى بواسطة المنح السريع Rapid donation لذرة الهيدروجين للجذور



ان جذور الـ Phenoxy R تتداخل بتفاعلات عديدة وهي نسبيا ثابتة لذا فهي لا تريد انتشار تفاعلات الجذور الاخرى ويمكن ان تمتد كمنهيات Terminators لسلسلة التفاعل وتعمل على كنس الجذور الحرة مثل H_2O_2 في خلايا النبات ، ومع ذلك تحت الظروف الطبيعية فان تواجد ايونات الاكسدة والاختزال النشطة مثل (Fe, Cu) وارتفاع الـ pH ربما تسلك كـ Pro-Oxidants ، توجد مركبات الفلافونويد على نطاق واسع في المملكة النباتية ، وهي قد توجد عادة في الأوراق وأجزاء الأزهار وحبوب اللقاح . الفلافونويد عادة ما تتراكم في فجوة النبات على شكل جليكوسيدات ، لكنها أيضاً قد تكون على شكل إفرازات على سطح الأوراق لبعض النباتات ، غالباً ما يكون تركيز الفلافونويد في الخلايا

النباتية أكثر من 1 ملي مولار ، و يتم تصنيف الفلافونويد إلى مركبات الفلافونول والفلافون والأيزو- الفلافون والأنثوسيانين بناءً على بنيتها .

الفلافونويد له وظائف عديدة مثل :

- 1 - اعطاء اللون للزهور والفواكه والبذور .
- 2 - الحماية ضد الأشعة فوق البنفسجية و الدفاع ضد مسببات الأمراض للنبات (الكائنات الدقيقة المسببة للأمراض والحشرات والحيوانات) .
- 3 - وتلعب دورا في عملية الاخصاب وإنبات حبوب اللقاح .
- 4 - تعمل كإشارة الجزيئات في التفاعلات بين النبات والميكروبات .
الفلافونويد من بين الأكثر الجزيئات الحيوية في الخلايا نشاطاً بيولوجياً ، ولكنها تسبب تلفاً خلوياً عندما تنتج بشكل زائد أو عندما لا يعمل نظام الدفاع المضاد للأكسدة بشكل صحيح ، و يمكن أن تتفاعل الجذور الحرة مع كل منها او مع أنظمة أخرى مضادة للأكسدة .

3 – 6 – حامض الساليسيليك

3 – 6- Salicylic Acid (SA)

3 – 6 – 1 - مقدمة

مواد الأيض الثانوية هي منتجات تتداخل مع منتجات الأحياء المجهرية وتأثيرات البيئة ولها دور محدد والعديد منها له أهمية اقتصادية مثل الأدوية و مضادات الأكسدة و العطور والمبيدات الحشرية والفورمونات والأصبغ وغيرها . مواد الأيض الثانوية ممكن أن تصنف طبقا لوحداث البناء الحيوي التابعة لها أو الهيكل الكربوني ، إن مركبات C_6C_1 هي مركبات تمتلك حلقة اروماتية مع ست ذرات كربون وذرة كربون واحدة ملحقة Attached ، وتشترك هذه المركبات من مسار الشكيمات Shikimate Pathway ان هذا المسلك يحصل فقط حصريا في الاحياء المجهرية والنباتات ويشمل سبعة خطوات من الايض الحيوي تبدأ بـ PEP و D-erythrose-4-phosphate وينتهي بالـ Chorismate . كل الأنزيمات المشتركة قد تم تنقيتها وشخصت كـ cDNAs من الكائنات الراقية والبداية ، في النبات ثبت هذا المسار في البلاستيدات ، إن الـ Salicylic Acid (SA) يلعب دورا مهما في زيادة قدرة النبات على اكتساب المقاومة للأصابات المرضية .

ان مقاومة النبات الذاتية او الجهازية تنتج بسبب او من خلال مهاجمة الاحياء المجهرية والتي تعتمد على الايغاز بتكوين الـ SA والذي يؤدي الى تكوين وبناء بروتينات مرتبطة بالمسببات المرضية و Phytoalexin والتي ربما تمنح النبات مقاومة ضد الهجمات الاخرى ، نفس الاستجابة يبديها النبات عندما يتعرض للأحياء التي تسبب التنخر او الجروح المتسببة بالحشرات في هذه

الحالة تكوين الجزيئات يعتمد على الـ (JA) Jasmonic Acid
و الـ SA حيث يعتبران هما المنظمين الرئيسيين لأستجابة النبات
للمهاجمة من قبل الأحياء المجهرية .

استعملت عدة طرق لأستخلاص الـ SA منها :-

GC/MS -1

1 – Gas Chromatography coupled to Mass Spectrometry

لغرض قياس كميات الـ SA والـ JA

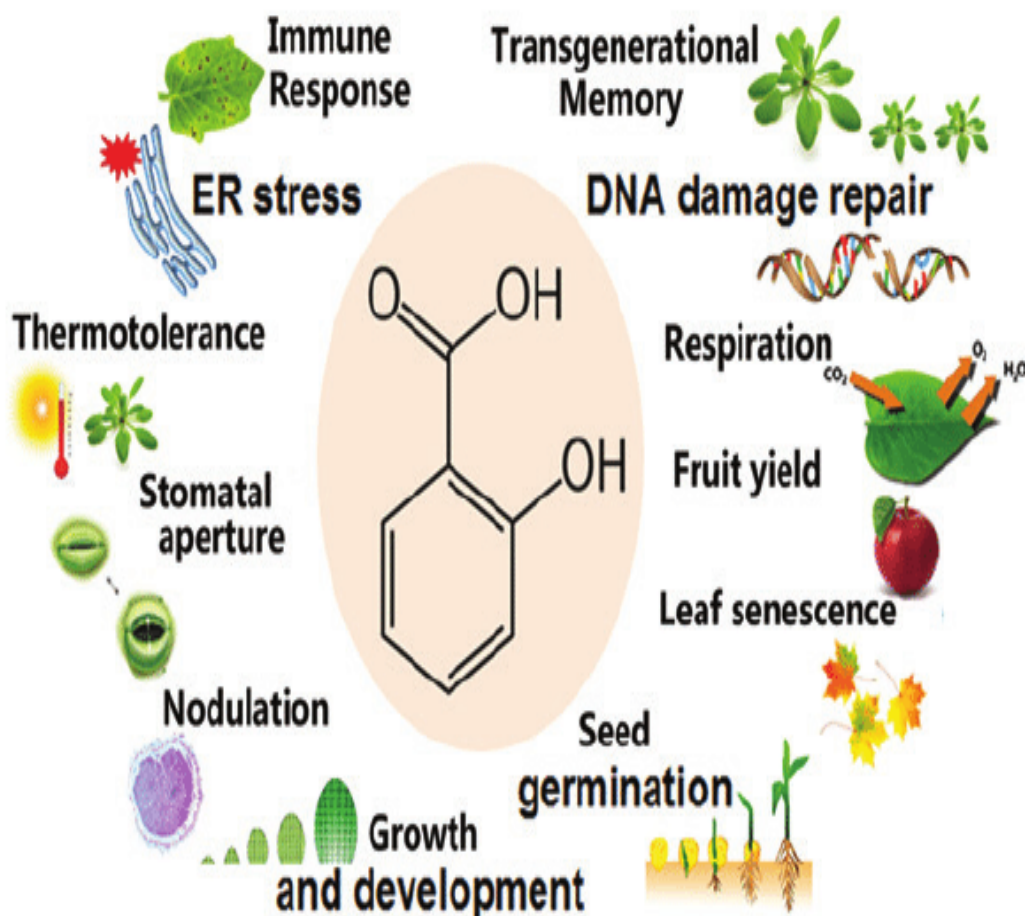
2 – طريقة التبادل الأيوني

2 – Ion – Exchange Hydrophobic Columns

3 – طريقة LC/MS

3 – Liquid Chromatography coupled to MS

واثبتت التجارب ان احسن طريقة لاستخلاص الـ SA هي الطريقة
الثالثة .. والتي تعتبر احسن توليفة لتحليل المركبات القطبية غير
المتطايرة بشكلها الطبيعي ان اختيارية وحساسية الطريقة تعتمد
على مراقبة التفاعلات المتكررة (MRM) Multiple
. Reaction Monitoring



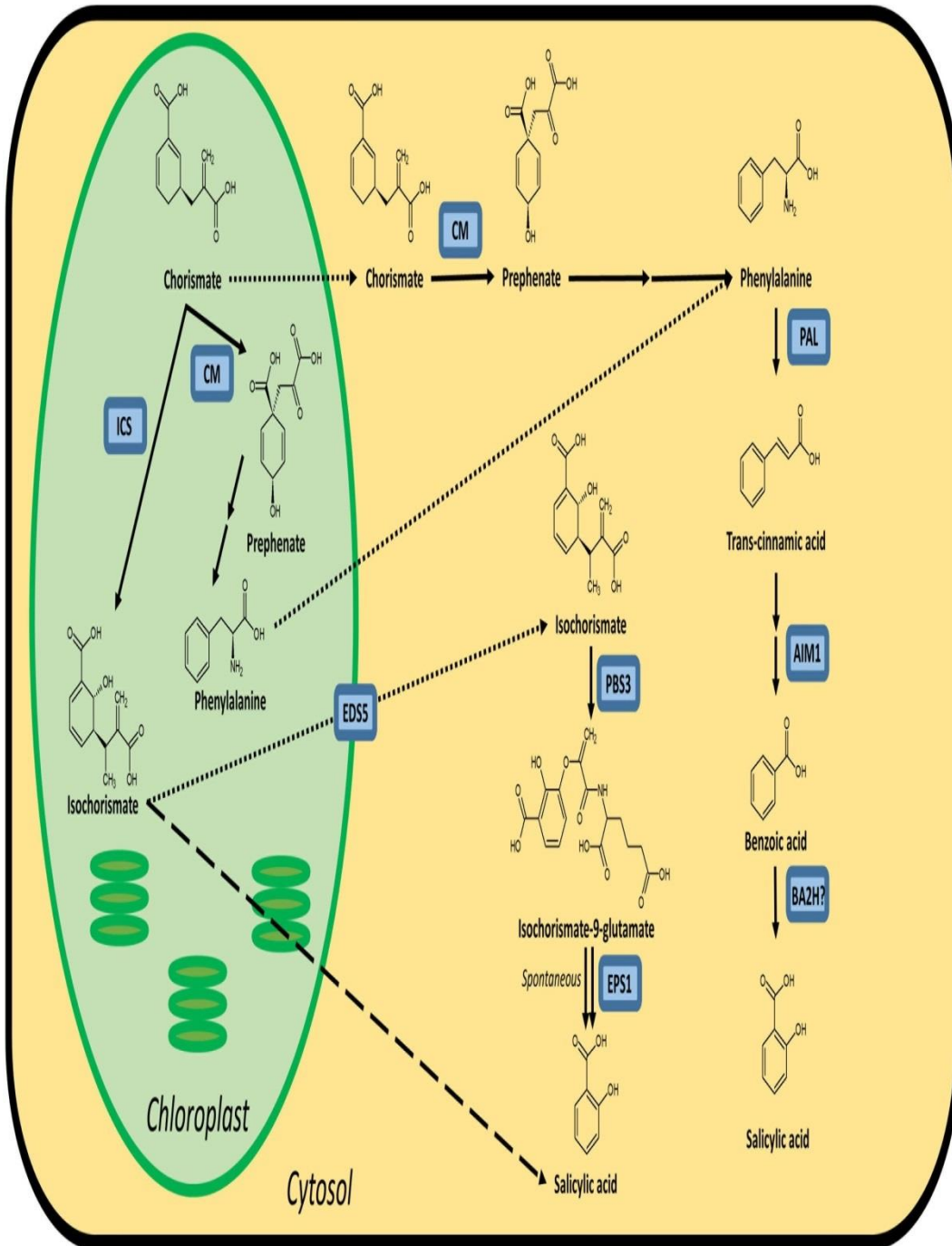
شكل - 41 - يوضح الوظائف الحيوية للـ SA في النبات . عن Liu وآخرون ، (2015a) .

3 - 6 - 2 - التخليق الحيوي للـ SA

تتكون الفينولات الطبيعية من بعض الأحماض الأمينية المحتوية على حلقة عطرية مثل حامض الفينيل ألانين Phenylalanine وحامض التيروسين Tyrosine وحامض التربتوفان Tryptophan والتي تتحول خلال التفاعلات البيوكيميائية الى حامض الشكيمييك Shikimic acid ، ويتكون حامض الشكيمييك من مركب الفوسفو اينول بايروفيت (PEP) Phospho enol pyruvate الناتج من عملية التحلل السكري خاصة سكر D,Erythrose -4- Phosphate خلال دورة (PPO) ، يتحد كل من المركبين Salicylic acid و 5-dihydroquinic acid لتكوين مركب وسطي هو 5-dihydroshikimic acid والذي يتحول بدوره الى حامض الكيونييك Quinic acid أو يسلك طريقا آخر لتكوين حامض 5-shikimic acid ثم يتحول الأخير الى حامض الشكيمييك 5-shikimic acid الذي يتحد بدوره مع مركب (PPO) لتكوين مركبات اخرى حتى يتم ظهور المركب الوسيط وهو حامض الكورسمك Chorismic acid ثم يدخل هذا الحامض الأخير في مسارين مختلفين وكالتالي:-

1 - المسار الأول :

يتحول حامض الكورسمك الى حامض الـ Anthranilic acid الذي بدوره يتحول الى التربتوفان ومنه يتكون IAA ، وهذه الخطوات أصبحت حقيقة علمية لا جدال عليها في الكائنات الدقيقة .



شكل - 42- يوضح البناء الحيوي للـ SA في الخلية النباتية .

عن : Lefevere وآخرون ، (2020) .

شرح المخطط :

الخطوط المستمرة تعني خطوات تحول ، الخطوط المنقطعة تعني الانتقال من البلاستيدات الخضراء الى الساييتوسول ، الخطوط المتقطعة هي متغيرة ومسار تخليق غير معروف . علامة الاستفهام تدل على ان البروتين غير معرف ، ومن غير الواضح من من الخطوات التي تؤدي الى الفينيل الانين هل تتم في البلاستيدات الخضراء او الساييتوسول او في كليهما ، كما ان انزيمات CMs في البلاستيدات الخضراء والساييتوسول باللون الازرق .

والمختصرات كالتالي :

ICS, isochorismate synthase; CM, chorismate mutase; PAL, phenylalanine ammonia-lyase; AIM1, abnormal inflorescence meristem1; BA2H, benzoic acid 2-hydroxylase; EDS5, ENHANCED DISEASE SUSCEPTIBILITY 5; PBS3, avrPphB SUSCEPTIBLE3; EPS1, ENHANCED PSEUDOMONAS SUSCEPTIBILITY 1. In Arabidopsis, sid1 mutants are loss-of-function eds5 mutants, while sid2 mutants are loss-of-function ics1 mutants

2 – المسار الثاني

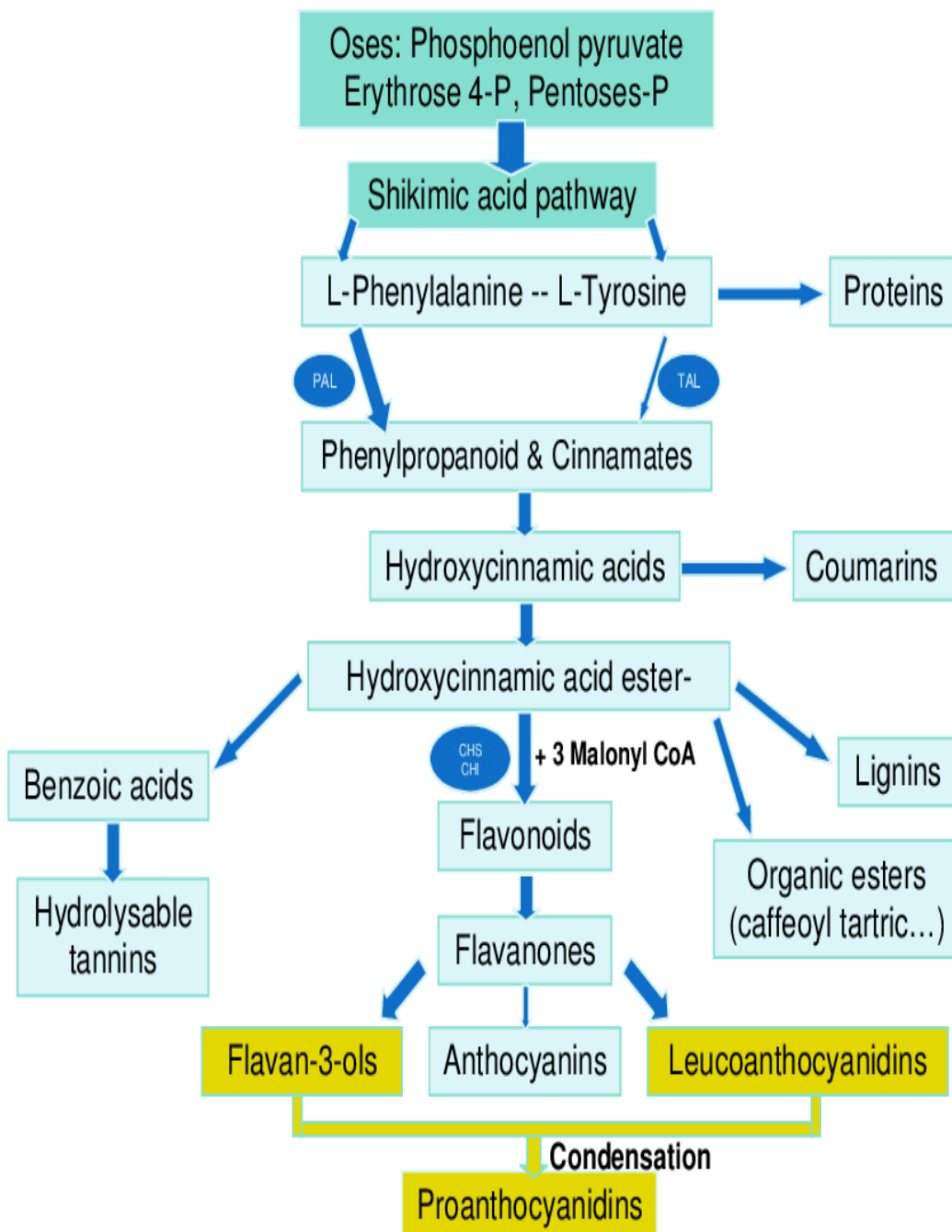
يتحول حامض الكورسمك الى حامض الـ Prephenic acid ومنه يتفرع الى مسارين ثانويين ومختلفين عن بعضهما في خطوات كل منها كالتالي :-

١ - المسار الثانوي الأول - تتكون Phenyl pyruvate التي تتحول بدورها الى Phenyl alanine .

ب - المسار الثانوي الثاني - تتكون P-hydroxyphenoxy pyroate 3 التي بدورها تتحول الى حامض التايروسين Tyrosine acid .

علما بأن النواتج الثانوية للمسارين الثانويين هما من الأحماض الامينية العطرية والمرتبطة في ما بينها ، لأن حامض الفينيل ألانين ، يتأكسد بسهولة متحولاً الى حامض التايروسين . كما يتحول حامض الفينيل ألانين الى حامض السيناميك Cinnamic acid ، وحامض التايروسين الى حامض الـ Tyrosine-P-Coumaric acid والأخير مشتق من حامض السيناميك .

وجميع المسارات الرئيسية والثانوية اللازمة لتكوين حامض الشكيمياك تؤدي الى تخليق الأندولات والفينولات ومشتقاتها العديدة ، مع ملاحظة ان تكون حامض الساليسيلك SA من خلال تحول حامض الكوريسمك الى Isochorismic acid ثم الى SA . الخفاجي ، 2014 .



شكل - 43 - يوضح مخطط مسار Phenylpropanoid (shikimate) pathway. في نخيل التمر. عن : El . (2012) ، Al-Khayri و Hadrami

تأثير حامض الساليسيلك على مؤشرات النمو

3 - 6 - 3 - تأثير حامض الساليسيلك Salicylic Acid (SA) في صفات النمو الخضري

يعد حامض الـ SA من منظمات النمو النباتية المهمة ، وهو يتبع المركبات الفينولية الأحادية ، إن معظم كائنات المملكة النباتية تحتوي على الفينولات الطبيعية داخل خلايا انسجتها المختلفة وهذه المواد تتركز في الاوراق والازهار والثمار والجذور ان أهم مراكز التكوين والانتاج للمركبات الفينولية تتمثل في بعض الاجسام البروتوبلازمية مثل البلاستيدات الخضراء والأغشية الخلوية ، كما توجد في العصارة الناقلة لكل من الخشب واللحاء ، (ابو زيد ، 2000) . وتعد المركبات الفينولية ضرورية في البناء الحيوي لمادة اللكنين Lignin والتي هي من اهم مكونات جدار الخلية النباتية فضلا عن ذلك فان المركبات الفينولية وبشكل خاص الفيتواليكسينات Phytoalexin النباتية ترتبط بالحماية الكيميائية للنبات ضد الجراثيم والحشرات وآكلات الأعشاب (الخفاجي ، 2014) . فيما يتعلق بحامض الساليسيلك SA فإن تركيبه الكيميائي هو $C_6H_4(OH).COOH$ ووزنه الجزيئي (138.12) وأسمه الكيميائي Ortho -hydrobenzoic Acid وهو من مشتقات الأسبرين (ASA) Acetyl Salicylic Acid صُنّف تحت مجموعة الهرمونات النباتية الداخلية وله ادوار فسلجية مهمة في النبات . (عبد الله وآخرون ، 2011) . أشار كل من Canakci و Munzuroglu ، (2007) الى ان SA يشجع نمو الجذور ويقلل من تظليل الاوراق ويعطي مقاومة ضد الاصابات المرضية للنبات ويشبط التخليق الحيوي للثايلين فضلا عن انه يحسن من نوعية وكمية البروتين و امكانية SA في زيادة مقاومة النبات ضد الإجهاد ، ويؤثر حامض الساليسيلك في العديد

من العمليات الفسلجية في النبات منها فتح وغلق الثغور وتحرك وامتصاص الأيونات والتأثير على نفاذية الأغشية الخلوية وعملية التركيب الضوئي ونمو النبات ويعمل أيضا على تشجيع الأزهار من خلال التوافق مع منظمات النمو الأخرى مثل الكاينتين وال- IAA والجبريللين . Mady ، (2014) . ويسهم حامض الساليسيك SA في تنشيط بعض الأنزيمات المهمة مثل amylase وإنزيم مختزل النترات (NR) Nitrate Reductase ، Chen وآخرون ، (1993) . وله تأثير تعاوني Synergism مع الاوكسينات والجبريلينات . Sanaa وآخرون ، (2006) ، فضلا عن دوره في حث وتحفيز التغيرات في تشريح الورقة وتركيب البلاستيدات وتنشيط بناء وتكوين الاثيلين وعكس عملية تحفيز ال- ABA على غلق الثغور والتساقط وتنشيط النمو (الخفاجي ، (2014) .

3 - 6 - 4 - تأثير حامض الساليسيك على الوزن الطري والجاف للنبات

أشارت العديد من الدراسات الى أنه لحامض الساليسيك تأثيرات ايجابية في زيادة الوزن الطري والجاف للنبات ، فقد بين Elwan و El-Shatoury ، (2014) ان حامض الساليسيك يسهم في ضمان سلامة واستقرارية الأغشية الخلوية وزيادة قدرة النبات على امتصاص وتراكم البوتاسيوم مما ينعكس ايجابا على ظروف النمو وزيادة الوزن الطري والجاف لنبات قرع الكوسة . نفس النتائج تحصل عليها Sure وآخرون ، (2011) و مع نتائج Mady ، (2014) على نبات القرع ، ومع ما وجدته Yildirim وآخرون ، (2008) في صفتي الوزن الطري والجاف ، ومع Orabi وآخرون ، (2010) في صفة الوزن الطري لنبات الخيار لكنها لم تتفق في صفة الوزن الجاف ، ومع ما

وجده Mardani وآخرون ، (2012) و Kumar وآخرون ، (2010) في الوزن الجاف و الربيعي ، (2014) على نبات الخيار في الصفتين معا ، ومع ما وجده Mady ، (2009) ، على نبات الطماطم في صفة الوزن الجاف وللموسمين .

3 - 6 - 5 - تأثير حامض الساليسيلك في عدد الازهار

أن الرش بحامض الساليسيلك ساهم في حصول زيادة في عدد الازهار ، وقد يعزى ذلك الى دور الساليسيلك في زيادة بعض مؤشرات النمو الخضري مما أسهم في اعطاء عدد اكبر من الأزهار إذ أن عدد الأزهار يرتبط بعدد الأوراق أو ربما تعزى الى زيادة نواتج التركيب الضوئي فيحصل فائض في السكريات التي تكون جاهزة ومتاحة لتعزيز نمو المجموع الزهري، أو الى دور الساليسيلك في التوازن الهرموني الذي يؤثر في تكوين مبادئ الأزهار ونموها ، فضلا عن تأثيره في نقل المواد الحيوية في مجرى اللحاء وكل ذلك ينعكس ايجابا على صفات النمو الزهري ، أويمكن تفسير زيادة عدد الأزهار الى دور الساليسيلك في زيادة نواتج التمثيل الضوئي ، فضلا عن ان زيادة كفاءة عملية التمثيل الضوئي تنعكس ايجابا على تكوين مجموع جذري قوي يزيد من انتاج الساييتوكاينينات والاكسينات والتي لها الدور البارز في زيادة انقسام الخلايا مما أدى الى زيادة النورات الزهرية ومن ثم زيادة عدد الأزهار، أو يمكن تفسير الزيادة اعتمادا على ان حامض الساليسيلك يساهم في زيادة عدد الازهار من خلال زيادة انتاج البروتين عن طريق زيادة فعالية انزيم Nitrate Reductase وامتصاص المغذيات ، وهو يؤخر الشيخوخة ويزيد من التزهير ويطيل من عمر الازهار مع قدرته العالية في السيطرة على عدد من الفعاليات الفسلجية مثل زيادة عدد الازهار وحجمها من خلال التداخل ايضا مع منظمات النمو الاخرى كالاوكسين والساييتوكاينين

Akbarpour وآخرون ، (2014) . او تفسر الزيادة الى ان حامض الساليسيليك يحدث التزهير من خلال آلية عمله كعامل مخلبي Chelating Agent والسبب في ذلك هو ان مجموعة الهيدروكسيل (O-hydroxyl) الحرة تمنح او تعطي فعالية المعدن المخلبي في احماض البنزويك Benzoic acids ، الخفاجي ، (2014) .

3- 6- 6 - تأثير الرش بالـ SA في صفات النمو الزهري للقرعيات

ان الإزهار في القرعيات عادة يبدأ بعد 30-40 يوما بعد الزراعة معتمدا على الظروف الجوية ، والقرعيات تنتج ازهاراً مذكرة بدرجة اكثر مقارنة بالازهار المؤنثة والنسبة هي 6-10 مذكرة الى 1 زهرة مؤنثة وتتأثر هذه النسبة بمنظمات النمو المستخدمة Khan و Chaudhry ، (2010) . وتعد التراكيب الوراثية جيدة كلما انخفضت فيها اعداد الازهار المذكرة مقارنة بالازهار المؤنثة ولكن للحد الذي يؤمن توفير حبوب لقاح كافية لتلقيح الازهار المؤنثة ، الزبيدي ، (2007) . اكد Manzano وآخرون ، (2011) ان التعبير الجنسي يسيطر عليه العامل الوراثي والبيئي وعوامل الهورمونات ، ففي القرع مثلا فإن انخفاض الحرارة يثبط تطور الازهار الذكورية ويزيد من اعداد الازهار الانثوية نبات¹ . ان النسبة الجنسية في قرع الكوسة تتحدد بالعوامل الوراثية وعوامل البيئة كما ان التغير من مرحلة النمو الخضري الى المرحلة التكاثرية هي عملية معقدة وتنظم بواسطة عدة عوامل وتتأثر ايضا باستخدام منظمات النمو والتي ممكن ان تغير النسبة الجنسية فيما لو استعملت في المرحلة الحرجة من نمو النبات وهي عند تكوين (2 - 4) أوراق حقيقية Sure وآخرون ، (2013) . وللعوامل البيئية تأثير على تكوين

الازهار إذ تشجع ظروف انخفاض الحرارة وقلة النيتروجين والفترة الضوئية القصيرة فضلا عن توفر رطوبة عالية ، كل هذه الظروف تشجع على بناء الكربوهيدرات وتكوين الازهار الانثوية و تأثيرها على هورمونات النمو الداخلية مثل (الاثيلين والاكسينات والجبريلينات) ، Abu-Zinada و Taha ، (2015) . وجد Mady ، (2014) ان رش نبات قرع الكوسة بحامض الساليسيليك وبتركيز (0 ، 100 و 150) ملغم لتر⁻¹ بعد 55 يوما من الزراعة سبب حصول زيادات معنوية للنباتات المعاملة بـ 150 ppm في عدد الازهار الانثوية إذ وصل الى 27.60 و 27.78 زهرة انثوية نبات¹ مقارنة مع معاملة المقارنة والتي وصل عدد الازهار الانثوية الى 21.50 و 22.43 زهرة انثوية نبات¹ وللموسمين بالتتابع ، في حين حصل انخفاض معنوي في عدد الازهار الذكورية والنسبة الجنسية وتفاوتت معاملة المقارنة معنويا باعطائها اعلى معدل بلغ 61.34 و 63.26 زهرة ذكورية نبات¹ و 2.85 و 2.82 مقارنة مع النباتات التي رشت بـ 150 جزء بالمليون والتي اعطت 52.32 و 51.70 زهرة ذكورية نبات¹ و 1.90 و 1.86

3 - 6 - 7 - تأثير حامض الساليسيليك على صبغات الكلوروفيل

إن زيادة الكلوروفيل في الأوراق المعاملة بالـ SA قد تعزى الى الدور الأساسي له في تكوين صبغات الكلوروفيل والكاروتين وتسريع عملية البناء الضوئي وزيادة نشاط بعض الأنزيمات المهمة ، Rosalein ، (1992) . فضلا عن دوره في زيادة التأثيرات المشجعة للنمو الخضري وزيادة مستويات الهورمونات النباتية كالأوكسينات والساييتوكاينينات نتيجة المعاملة بالساليسيليك وبالنتيجة تؤدي الى زيادة النمو الخضري Sakhabutdinova

وآخرون ، (2003) . ويسهم الـ SA في استحثاث الإزهار وتشجيع نمو الجذور ، والتي هي موقع أساسي لتخليق الساييتوكاينينات كما ان زيادة مستويات الساييتوكاينينات ترتبط بتحسين البناء الحيوي للكلوروفيل في عدد من النباتات مثل قرع الكوسة Hegazi و El-Shraiy ، (2007) . أويمكن تفسير الزيادة الحاصلة في صبغات الكلوروفيل من خلال المعاملة بالـ SA الى قدرته في تحسين فعالية الجهاز المناعي المضاد للأكسدة في النباتات وقد يرتبط الساليسيليك بآلية منع تحطم الكلوروفيل فضلاً عن تنشيط فعالية أنزيم (RuBISCO) . Sure وآخرون ، (2011) . ويعتقد أن للساليسيليك دوراً في تصنيع البورفيرينات Porphyrins والتي تدخل في بناء جزيئة الكلوروفيل وزيادة عملية بناء البروتين والأحماض النووية الأمر الذي أدى الى زيادة انقسام البلاستيدات الخضراء وزيادة صبغات الكلوروفيل والتي تقوم بتحويل الطاقة الضوئية الى طاقة كيميائية تستثمر في زيادة نشاط النبات ، الربيعي وآخرون ، (2012) و Elwan و Shatoury ، (2014) . أو تعزى الى تأثير حامض الساليسيليك في منع تحطم الكلوروفيل من خلال تثبيط نشاط انزيم Chlorophyll Oxidase ، ويسهم في زيادة محتوى الكلوروفيل بطريقة غير مباشرة من خلال زيادة فعالية انزيم Nitrate Reductase وامتصاص المغذيات وهو يسهم في حماية الاغشية الخلوية ومن ثم زيادة بناء صبغات التمثيل الضوئي إذ يمكن عدّه عاملاً منظماً للصبغات من خلال دوره الحيوي في تنظيم محتوى الاثيلين ، Akbarpour وآخرون ، (2014) ، أو الى دور حامض الساليسيليك في حركة وانتقال النترات في الانسجة الداخلية والبناء الحيوي للكلوروفيل لزيادة ميكانيكية عملية التمثيل الضوئي في النبات او ربما يساهم في تراكم Amino Levulinic Acid(5-ALA) – 5 فضلاً عن

تنشيط عمل الانزيمات المحللة لأنزيم مختزل النترات Nitrate Reductase (NR) ، Kumar وآخرون ، (2010) . او الى تأثير حامض الساليسيلك في عملية كنس الجذور الحرة لحماية البلاستيدات الخضراء ومنع تحطم الكلوروفيل بوساطة الجذور الحرة السامة ، ويعود هذا التأثير الى قدرة المركبات الفينولية ومنها حامض الساليسيلك على العمل كـ Co-factor لبعض الانزيمات المعينة مثل Dismutase و Catalase و Peroxidase وهذه تساعد على تحطيم الجذور الحرة ، Mady ، (2009) . ويخفف الساليسيلك وبشكل تدريجي من التأثيرات السلبية للإجهاد الناتج من نقص الماء والذي ربما يؤثر على زيادة اتساع وتمدد الورقة ، Mardani وآخرون ، (2012) .

3 - 6 - 8 - تأثير حامض الساليسيلك في الـ TSS لثمار قرع الكوسة

لقد ساهم حامض الساليسيلك بتحسين صفات نوعية الثمار ، إذ زادت الـ TSS نتيجة المعاملة بالـ SA وقد يعزى ذلك الى عمل حامض الساليسيلك في زيادة كفاءة عملية التركيب الضوئي مما انعكس ايجابا على زيادة الغذاء المصنع في النبات ، وتتفق هذه النتائج مع ما توصل اليه Mady ، (2014) على نبات القرع ، نفس النتائج تحصل عليها عبد الله ، (2010) على الطماطم وعبد الله وآخرون ، (2011) على نبات الباذنجان

3 - 6 - 9 - تأثير حامض الساليسيلك على البروتينات

اسهم الرش بالساليسيلك في زيادة محتوى الثمار من البروتينات وقد يعزى ذلك زيادة تركيز الأحماض الأمينية المحدودة ما عدا الميثايونين فإنه ينخفض بشكل طفيف أما تراكيز الـ Tyrosine و

Lysine و Arginine و Alanine و Lucine فإنها تزداد وبشكل ملحوظ ، Sakhabutdinova وآخرون ، (2003) . كما إن الساليسيليك يحسن من فعالية أنزيم الـ Peroxidase وأيضا يسهم في زيادة محتوى البروتين الذائب في الورقة الخامسة العلوية لنبات القرع ، Nawal وآخرون ، (2006) . أو يعزى ذلك الى ان حامض الساليسيليك يزيد من تركيز النيتروجين والبروتينات وزيادة انزيم Nitrate Reductase وايضا زيادة امتصاص المغذيات وحماية الاغشية الخلوية ومن ثم تحسين معدلات النمو وتمثيل مواد الايض ، Akbarpour وآخرون ، (2014) . او تعزى الى دور حامض الساليسيليك SA في تثبيط عمل الانزيمات المحللة لأنزيم مختزل النترات Nitrate Reductase (NR) ، كما إن تمثيل النترات يعتمد على كمية الهياكل الكربونية مما يوضح التداخل القريب بين الكربون وايض النيتروجين ، كما ان هناك علاقة مباشرة بين التمثيل الضوئي وتمثيل CO₂ وانزيمات تمثيل النترات كاستجابة للرش بالـ SA وتوجد علاقة ارتباط موجبة بين محتوى الكلوروفيل والنيتروجين الكلي في النبات ، Kumar وآخرون ، (2010) . أو تعزى الى ان الرش بحامض الساليسيليك يساهم في تراكم Polyamines مثل Putrescine و Spermine و Spermidine في النباتات ، ووجود كميات اكبر من الـ Polyamine يعني استقرار وثبات اكثر للأغشية الخلوية ، Nemeth وآخرون ، (2002) . فضلا عن دور حامض الساليسيليك في منع فقد الاوكسين والسايتوكاينين في النبات وهذا يؤدي الى تحسين انقسام الخلايا ونمو النبات مما ينعكس ايجابا على صنع المواد الغذائية ، Zarghami وآخرون ، (2014) . نفس النتائج تحصل عليها Mady ، (2014) على نبات قرع الكوسة ، و Kumar وآخرون ، (2010) على نبات الخيار .

3 - 6 - 10 - تأثير حامض الساليسيليك على الكربوهيدرات

الرش بحامض الساليسيليك يؤثر مغنويا في محتوى الثمار من الكربوهيدرات ، كما ان مستويات التمثيل العالية وتوفر كميات مناسبة من الكربوهيدرات تسهم في زيادة عدد وحجم خلايا الثمار ، Mady (2014) . وقد تعزى هذه الزيادة الحاصلة في الكربوهيدرات الى ان حامض الساليسيليك SA يسهم في حركة وانتقال النترات في انسجة النبات الداخلية والبناء الحيوي للكلوروفيل لزيادة ميكانيكية التمثيل الضوئي في النبات ومن ثم زيادة انتاج الكربوهيدرات ، او ربما يسهم في تراكم 5-Amino Levulinic Acid (5-ALA) وهذا التأثير ربما يعزى الى التداخل بين الاحماض الفينولية مع الضوء مما يسهم في انتاج كميات كبيرة من الكربوهيدرات من خلال تنشيط عملية التمثيل الضوئي ، اوالى حصول بعض التغيرات في الاغشية الخلوية تسهم في جلب بعض العناصر الاساسية ودخولها عبر اغشية الخلايا Kumar وآخرون ، (2010) . أو تعزى الى ان حامض الساليسيليك يزيد من مستويات الانقسام لخلايا المرستيم القمي في الجذور مما يساعد على زيادة نمو النبات وينعكس ذلك ايجابا على المواد المصنعة في النبات ، Sakhabutdinova وآخرون ، (2003) . نتائج مشابهة تحصل عليها Radwan وآخرون ، (2007) و Mady (2014) على نبات القرع و Hegazi و El-Shraiyy (2007) على نبات البزاليا و عبد الله ، (2010) على نبات الطماطم .

3- 6 - 11 - تأثير حامض الساليسيلك على تركيز النيتروجين % بالأوراق

سبب حامض الساليسيلك زيادة في معدل النسبة المئوية للنيتروجين في اوراق النبات ، وقد تعزى الزيادة إلى ان الإضافة الخارجية لحامض الساليسيلك قد تؤدي الى زيادة النشاط الأنزيمي للأنزيم SA B-glucosidase ومستوى حامض الساليسيلك الحر ، Seo وآخرون ، (1995) . فضلا عن ذلك فإن الساليسيلك يعد منظم نمو داخلي يشارك في تنظيم العمليات الفسلجية بالنبات ويساهم في تعديل نشاط الأنزيمات المضادة للأكسدة ويحسن من عملية التركيب الضوئي وامتصاص المغذيات ونشاط المواد الفينولية المضادة للأكسدة والعديد من مركبات الأيض الحيوي ، Khandaker وآخرون ، (2011) . ويبطل الساليسيلك من تأثيرات الـ ABA على تساقط الأوراق فضلا عن تحويل فعالية بعض الأنزيمات المهمة ودورها إذ يمكن للساليسيلك أن يثبط أنزيم البروتينيز Proteinase ، Gad El-Hak وآخرون ، (2012) . وحصلت زيادة في تركيز العناصر الغذائية K , P , N في الاوراق جراء الرش بالساليسيلك وقد عزا بعض الباحثين ذلك الى تحول النيتروجين من الشكل البسيط كالنترات الى شكل اكثر تعقيدا مثل الأحماض الأمينية والبروتينات ، Ahmed وآخرون ، (2000) . أو الى دور الساليسيلك في زيادة نشاط الفعاليات الحيوية للنبات ومنها امتصاص المغذيات كالنيتروجين والفسفور والبوتاسيوم من التربة ومن ثم زيادة تركيزها في الأوراق (فيصل ، (2011) . أو تعزى الى دور حامض الساليسيلك كمضاد تأكسدي يعمل على كنس الجذور الحرة ومن ثم حماية الاغشية الخلوية وبذلك يحصل امتصاص وانتقال للعناصر الغذائية بشكل افضل (Mady ، 2009) .

3 - 6 - 12- تأثير الـ SA على محتوى الثمار من العناصر الغذائية N ، P ، K ، Zn

ان هناك تأثيرات معنوية لحامض الساليسيلك على محتوى الثمار من العناصر الغذائية N و P و K بينما لم يكن له تأثير معنوي على محتوى الثمار من Zn ويمكن تفسير ذلك الى دور حامض الساليسيلك في تحفيز نمو النبات وامتصاص وانتقال العناصر الغذائية ونفاذية الاغشية ومعدل النمو والتركيب الضوئي ، Basra وآخرون ، (2007) ، إضافة الى أن الساليسيلك يعد منظم نمو داخلي يشارك في تنظيم العمليات الفسلجية في النبات ويساهم في تعديل نشاط الأنزيمات المضادة للأكسدة ويحسن من عملية التركيب الضوئي وامتصاص المغذيات ونشاط المواد الفينولية المضادة للأكسدة والعديد من مركبات الأيض الحيوي . Khandaker وآخرون ، (2011) . حيث يعمل كمضاد تأكسدي يساهم في كنس الجذور الحرة ومن ثم حماية الأغشية الخلوية وبذلك يحصل امتصاص وانتقال للعناصر الغذائية بشكل أفضل . Mady ، (2009) ، فضلا عن وظائفه المهمة في حماية الأحماض النووية ومنع تحطم البروتين ، Amanullah وآخرون ، (2010) ، اتفقت هذه النتائج مع الربيعي ، (2015) ومع الربيعي وعبد الرسول ، (2015) ، ومع Mady ، (2009) ، على نبات قرع الكوسة .

3 - 6 - 13 دور حامض الساليسلك Salicylic Acid في بعض الفعاليات الحيوية في النبات

يعتبر حامض الساليسلك (SA) Salicylic Acid من منظمات النمو النباتية المهمة ، وهو يتبع المركبات الفينولية الاحادية هو

وحامض الفيريوليك Ferulic Acid وحامض الباراكسي- كيومارك P-Coumaric Acid . ان معظم كائنات المملكة النباتية الراقية منها والدينية تحتوي على الفينولات الطبيعية داخل خلايا انسجتها المختلفة وهذه المواد تتركز في الاوراق والازهار والثمار والجذور ، كما توجد في الأعضاء الساقية المتحورة من اجل التخزين والمطمورة في التربة ، إن أهم مراكز التكوين والإنتاج للمركبات الفينولية تتمثل في بعض الاجسام البروتوبلازمية مثل البلاستيدات الخضراء والأغشية الخلوية ، كما توجد في العصارة الناقلة لكل من الخشب واللحاء . أبو زيد ، (2000) . وتؤثر منظمات النمو النباتية في العديد من الفعاليات الحيوية للنبات مثل السيادة القمية ، التحكم في الأزهار ، التحكم في عقد ونمو الثمرة والحاصل الكمي والنوعي ، التأثير في الشخوخة والتساقط وفي تربية النبات وغيرها . عبدول ، (1987) . ولقد تبين لاحقا ان معظم العمليات الفسلجية (ان لم تكن جميعها) تنظم بالعديد من المواد الكيميائية العضوية والتي تسمى هورمونات ومن جملة هذه العمليات الفسلجية هي نمو ونشوء السيقان والجذور والأوراق وتكوين البراعم والجذور العرضية وتكوين الدرنات والابصال والازهار والثمار والبذور إضافة لتأثيرها في سبات البذور والبراعم وغيرها وتعرف منظمات النمو النباتية بأنها مركبات كيميائية عضوية غير المغذيات قد تتكون طبيعيا في النبات او تكون مصنعة مختبريا والتي بالتراكيز الواطئة قد تحفز او تثبط او تحور احدى العمليات الفسلجية في النبات . محمد والريس ، (1988) .

لقد درست التأثيرات الفسلجية لحامض الساليسيليك على العديد من النباتات ، فقد أشار الباحثان Canakci و Munzuroglu ، (2007) الى انه يشجع على نمو الجذور ويقلل من تضليل الأوراق ويعطي مقاومة ضد الاصابات المرضية للنبات ويثبط التخليق الحيوي للثايلين إضافة الى انه يحسن من نوعية وكمية البروتين

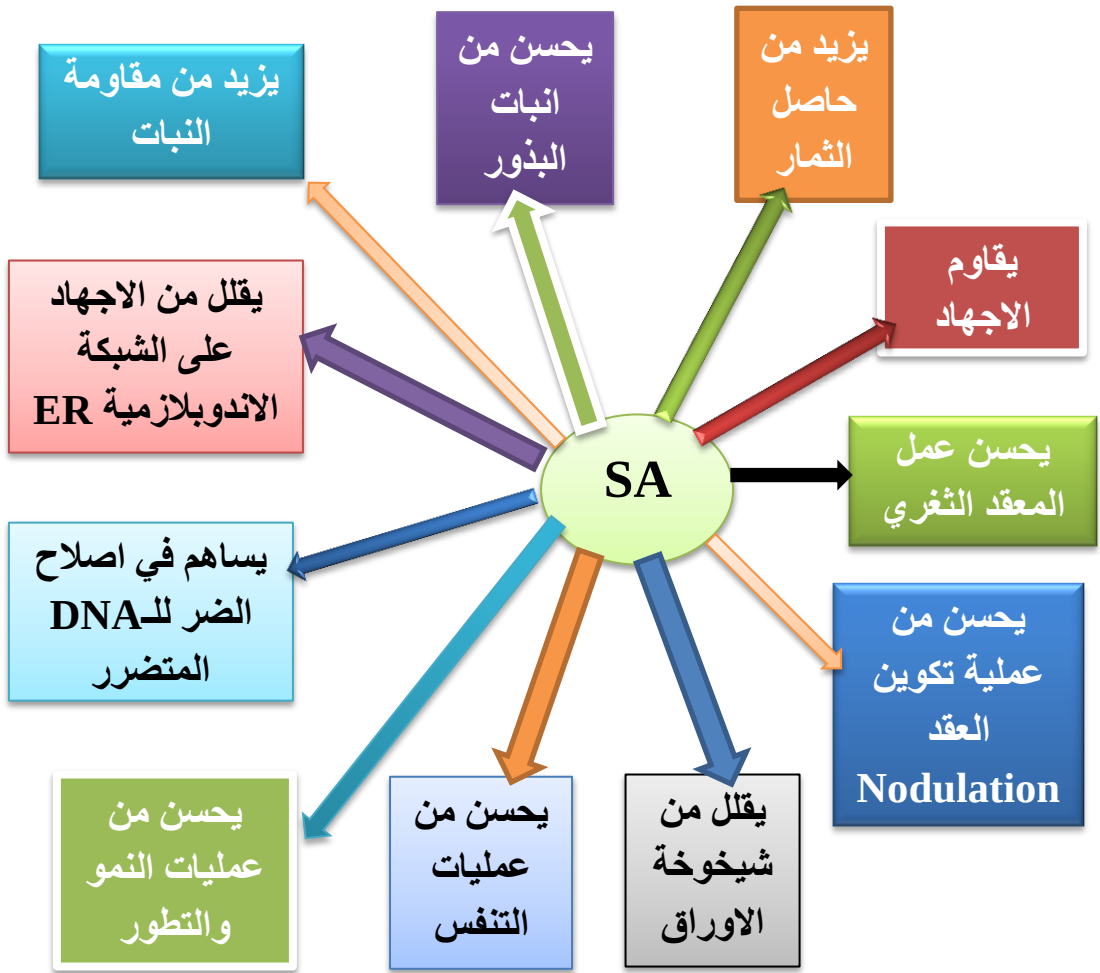
علاوة على امكانية حامض الساليسيليك في زيادة مقاومة النبات ضد الاجهاد ويعتمد تأثير حامض الساليسيليك على النبات على عدة عوامل اهمها ، نوع النبات ، و مرحلة النمو ، والتركيز المستعمل وأخيرا طريقة الإضافة وفترة الإضافة . في حين بين الباحث Orabi وآخرون (2010) ان حامض الساليسيليك يلعب دورا مهما في البناء الضوئي وهو يخفف من التأثيرات الضارة الناجمة من اجهاد العناصر الثقيلة في الرز واجهاد الجفاف والملوحة في الحنطة وهو يعمل كعامل مضاد للأكسدة غير أنزيمي اضافة الى انه يعتبر من منظمات النمو النباتية ، ولقد ساهم الرش بحامض الساليسيليك على نبات الخيار بحصول زيادات معنوية في جميع الصفات المدروسة مثل ارتفاع النبات وعدد الاوراق نبات¹⁻ والوزن الطري والجاف للأوراق والساق والمساحة الورقية نبات¹⁻ ، مقارنة مع النباتات غير المعاملة ، وربما يعزى ذلك الى تأثير حامض الساليسيليك في التركيب الضوئي من خلال تأثيره على وظيفة الثغور ومعدل النتج وطرق وممرات التنفس .

ولـ SA دور في انبات البذور وامتصاص وانتقال الايونات وتأثيره على نفاذية الاغشية الخلوية اضافة الى معدل النمو وهو يساهم ايضا في مقاومة الشتلات للاجهادات الناتجة من ارتفاع وانخفاض الحرارة من خلال تنشيط Glutathion Reductase و Basra . Guaiacol Peroxidase وآخرون ، (2007) . وحصل الباحثان EL-Shraiy و Hegazi ، (2007) على نتائج مشجعة من خلال الرش بالـ SA على نبات البزاليا حيث تفوقت النباتات المعاملة بالـ SA معنويا على نباتات المقارنة في ارتفاع النبات وعدد الاوراق نبات¹⁻ والوزن الطري والجاف ولموسمين . وقد فسر الباحث Basra وآخرون (2007) تحسين الوزن الطري والجاف الى زيادة انقسام خلايا المرستيم القمي للساق والجذر والذي يسبب في زيادة نمو النبات اضافة لذلك فان

المعاملة بالـ SA تحافظ على مستويات من الـ IAA والسايٹوکائینین في انسجة النبات واللذان يحسنان من انقسام الخلية . ويساهم الـ SA اضافة الى تحسين تحمل النبات لظروف الاجهاد فهو يعمل ايضا في تحسين مقاومة النبات للأصابة بالأمراض ، ويؤثر الـ SA أيضا على صبغات ومعدل البناء الضوئي من خلال تحسين صبغات الكلوروفيل A و B والكاروتينات اضافة الى امتصاص وانتقال الايونات وبالتالي زيادة نمو وحاصل النبات ، والـ SA يقلل من التأثيرات السلبية للإجهاد الملحي ، ويعرف عن الـ SA أيضا انه يساعد في حماية الأحماض النووية ويمنع تحطم البروتين اضافة الى تأثيره على بعض الجينات المرتبطة بالبروتين والمسؤولة عن الاجهاد الحيوي والغير حيوي وزاد الرش بالـ SA من مستويات IAA في اوراق الفاصوليا ويزيد ايضا من المادة الجافة DM ويعتقد بان للـ SA تأثيرات مثبطة على ايوني Cl^{-1} و Na^{+1} لكنه بنفس الوقت يحسن من امتصاص الـ Mg , Fe , Mn والـ Cu وقد يعزى ذلك من خلال تأثيراته على أنزيمات الأغشية ، Amanullah و آخرون (2010) . ولقد اشارت العديد من الدراسات الى ان الرش بالـ SA ساهم في زيادة العديد من مضادات الأكسدة الأنزيمية لغرض كنس وازالة الجذور الحرة للأوكسجين ROS المنتجة تحت ظروف الاجهاد وبالتالي التقليل من ضررها المدمر على النبات . الباحث عبد الله و آخرون (2011) بين بن الرش بالـ SA يزيد من قطر الساق للبادنجان وارتفاع النبات وعدد الاوراق الكلي للنبات وقد عزا الباحثون ذلك الى زيادة النشاط الانزيمي للأنزيمات المسؤولة عن البناء الضوئي وزيادة امتصاص الايونات من الوسط ، اضافة الى مساهمته في زيادة عدد الثمار بسبب مؤشرات النمو الخضري نتيجة لزيادة كفاءة عملية التركيب الضوئي وزيادة تصنيع الهورمونات النباتية المشجعة للنمو كالأوكسينات والجبريلينات

وبالتالي تراكم المواد الكربوهيدراتية مما قلل التنافس بين النمو الخضري والأزهار على الغذاء من جهة وبين الثمار فيما بينها من جهة أخرى مما انعكس ذلك على زيادة عدد الثمار في النبات ووزنها وبالتالي زيادة حاصل النبات الواحد . ولم تقتصر تأثيرات الـ SA على الخضروات ، فقد لاحظ الباحث عبد الواحد وآخرون (2012) ان الرش بالـ SA على شتلات النارج ساهم في حصول زيادات معنوية في ارتفاع الشتلات وعدد الأفرع الجانبية وقطر الفرع الرئيسي وعدد الأوراق شتلة¹ ومساحة الأوراق شتلة¹ إضافة الى وزن المجموع الخضري والجذري الرطب والجاف ، وقد عزا الباحثون ذلك الى قدرة الـ SA على تشجيع بناء هرمون الاوكسين والجبرلين كما انه قد يشجع في عملية التعبير الجيني لبناء العديد من المركبات الكيميائية ومنها الاوكسينات والجبريلينات إضافة الى تشجيعه بناء الكلوروفيل والكربوهيدرات الناتجة من زيادة النمو وللـ SA تأثير مشجع ، حتى على نباتات الزينة ، فقد لاحظ الربيعي وآخرون (2012) ، ان رش نبات الأستر بالـ SA ساهم في زيادة معنوية في ارتفاع النبات و عدد تفرعات النبات و والمساحة الورقية سم² نبات¹ ومحتوى الأوراق من الكلوروفيل الكلي ملغم لكل 100غم¹ وزن طري ، وقد فسر الباحثون ذلك الى دور حامض الساليسلك SA في زيادة محتوى الاوكسينات والساييتوكاينينات ، اذ إن الأوكسينات تعتبر احد العوامل الرئيسية في نشاط الكامبيوم داخل النباتات الراقية والعمل على زيادة الانقسام الخلوي للخلايا المرستيمية بصورة كبيرة وسريعة والذي يؤدي الى زيادة طول النبات كما قد تعزى الزيادة في طول النبات الى دور حامض الـ SA في تثبيط انتاج الاثيلين او في دوره من خلال زيادة النشاط الانزيمي للانزيمات المسؤولة في عملية البناء الضوئي والذي انعكس ايجابا في زيادة المساحة الورقية .

المخطط التالي يوضح التأثيرات العامة لحامض الساليسيليك SA :



شكل - 44- يوضح التأثيرات العامة لحامض الساليسيليك SA .

3 - 6 - 14 - تأثير حامض الساليسيليك في صفات الثمار

اشارت العديد من الدراسات الى ان حامض الساليسيليك يسهم في زيادة النمو الخضري من خلال زيادة المساحة الورقية ونسبة الكلوروفيل في الاوراق و زيادة كمية المواد الغذائية المصنعة وزيادة حصة كل ثمرة من هذه المواد مما ينتج عنه زيادة في طول وقطر ووزن الثمار . ان حامض الساليسيليك يساعد في زيادة تصنيع الهورمونات النباتية المشجعة للنمو كالأوكسينات والجبريلينات ومن ثم تراكم المواد الكربوهيدراتية مما قلل التنافس على الغذاء من جهة وبين الثمار فيما بينهما من جهة اخرى مما انعكس ذلك على زيادة عدد الثمار في النبات ووزنها ومن ثم زيادة حاصل النبات الواحد وانتاجيته الكلية . أو يمكن أن تفسر الزيادة التي حصلت في الحاصل ومكوناته نتيجة للرش بحامض الساليسيليك ، الى زيادة عدد التفرعات والمساحة المعرضة للضوء أدى ذلك الى زيادة عملية التركيب الضوئي وزيادة كمية الكربوهيدرات المصنعة وانتقالها الى المناطق الفعالة في النمو والإزهار والتبكير بالتزهير ومن ثم زيادة نسبة العقد ومن ثم حاصل النبات نتيجة لتقليل التنافس بين النموات الخضرية والإزهار على الغذاء (فيصل ، 2011) .

3 - 6 - 15 - طول الثمار (سم)

ان تأثير حامض الساليسيليك في الزيادة الحاصلة في طول الثمار ممكن ان تعزى الى دوره في زيادة قوة النمو الخضري من خلال زيادة المساحة الورقية ومحتوى الاوراق من الكلوروفيل وزيادة كفاءة عملية التركيب الضوئي ومن ثم زيادة كمية المواد الغذائية المصنعة وزيادة حصة كل ثمرة من هذه المواد والذي نتج عنه زيادة في طول وقطر ووزن الثمار للتفاح المحلي ، النعماني ، (2013) . نفس النتائج تحصل عليها عبد الله وآخرون ، (2011)

(على نبات الباذنجان ، و Gad El-Hak وآخرون (2012) في طول وقطر قرنات البزاليا و فيصل و (2011) في طول قرنات الباقلاء .

3 - 6 - 16 - تأثير الـ SA في الحاصل ومكوناته ونوعية الثمار

إن الـ SA يسهم في تنظيم عدد من العمليات الفسلجية في النبات وله تأثيرات معنوية في نمو وأيض النبات عند رشه بالتراكيز المؤثرة فسلجيا فهو يحسن من نمو الحنطة والذرة وبادرات الفاصوليا ، ربما من خلال تداخله مع الأنشطة الأنزيمية المسؤولة عن البناء الحيوي ، Abd El-Wahed و Abouziena ، (2014) . وبين Radwan وآخرون ، (2007) ان رش نبات قرع الكوسة بعد 21 يوما من النمو بالـ SA وبالتراكيز 10 و 50 و 100 Mm اسهم في زيادة محتوى الكربوهيدرات والبروتين والـ Peroxidase وسبب تحفيز انتاج البرولين في اوراق النبات زادت كميته بمقدار 1.5 مرة عند المعاملة بـ 100 Mm من الـ SA وإذ وصل الى 3.41 ملغم غم¹ مقارنة مع 2.46 ملغم غم¹ لمعاملة المقارنة . ولاحظ Nawal وآخرون ، (2006) ان استعمال الـ SA ضمن تسعة عوامل حيوية مهمة أظهرت النتائج أن الـ SA يحسن من فعالية أنزيم الـ Peroxidase ويقلل من السكريات الكلية والسكريات المختزلة وغير المختزلة مقارنة مع النباتات غير المعاملة في الأوراق العليا لنبات قرع الكوسة . ووجد Mady ، (2014) ان رش نبات قرع الكوسة بحامض الساليسيليك وبتراكيز (0 ، 100 و 150) جزء بالمليون ppm بعد 55 يوما من الزراعة سبب حصول زيادات معنوية للنباتات المعاملة بـ 150 ppm إذ اعطت اعلى معدل لعدد الثمار بلغ 21.48 و 21.62 ثمرة نبات¹ وأعلى حاصل مبكر وصل الى

206.21 و 209.65 غم نبات¹⁻ وأعلى حاصل كلي بلغ 2.79 و 2.81 كغم نبات¹⁻ و 1.54 و 1.57 % نيتروجين بالثمار و 0.385 و 0.389 % فسفور بالثمار و 1.56 و 1.60 % بوتاسيوم بالثمار و 9.63 و 9.81 % بروتين و 374.32 و 377.58 ملغم كربوهيدرات كلية غم¹⁻ وزن جاف و 4.41 و 4.45 TSS مقارنة مع معاملة المقارنة والتي أعطت 14.54 و 14.63 ثمرة نبات¹⁻ و 122.86 و 127.76 غم نبات¹⁻ 1.89 و 1.90 كغم نبات¹⁻ و 1.32 و 1.35 % نيتروجين و 0.356 و 0.362 % فسفور و 1.32 و 1.36 % بوتاسيوم و 8.25 و 8.44 % بروتين و 342.25 و 346.16 ملغم كربوهيدرات كلية غم¹⁻ وزن جاف و 4.11 و 4.18 TSS للموسمين وللصفات المذكورة آنفا وعلى الترتيب . ولاحظ Orabi وآخرون (2010) ، ان رش نبات الخيار بالـ SA بتركيز 2 و Mm 4 أسهم في حصول زيادات معنوية في وزن الثمار إذ أعطت المعاملة Mm 4 أعلى معدل وزن للثمار بلغ 296.07 غم نبات¹⁻ مقارنة مع معاملة المقارنة والتي أعطت 144.86 غم نبات¹⁻. وبين Kumar وآخرون ، (2010) ان رش نبات الخيار بالـ SA وبالتراكيز (0 ، 10 ، 50 ، 100 ، 500) مايكرو مولاري قد سبب حصول زيادات معنوية إذ تفوقت معاملات الرش بالـ SA وبتركيز 50 مايكرو مولاري في السكريات الكلية 13.5 ملغم غم¹⁻ وزن جاف و النشا الكلي 36.25 ملغم غم¹⁻ وزن جاف و 64.15 ملغم نيتروجين غم¹⁻ وزن جاف مقارنة مع معاملة المقارنة والتي أعطت 4.46 ملغم غم¹⁻ وزن جاف و 17.50 ملغم غم¹⁻ وزن جاف و 15.2 ملغم نيتروجين غم¹⁻ وزن جاف للصفات السابقة الذكر وعلى الترتيب . وتوصل عبد الله ، وآخرون (2011) الى ان استخدام الـ SA وبثلاثة تراكيز هي صفر و 40 و 80 ملغم لتر¹⁻ وعلى رشتين الأولى بعد 20 يوما من الشتل والثانية بعد شهر

من الرشة الاولى على هجيني الباذنجان جواهر وبرشلونة بينت النتائج تفوق التركيز 40 ملغم لتر على بقية المعاملات إذ اعطى اعلى عدد الثمار نبات¹⁻ بلغ 17.6 ثمرة نبات¹⁻ واعلى متوسط وزن للثمرة 115.4 غم و اعلى حاصل للنبات الواحد 2.009 كغم وطول الثمرة 12.2 سم وقطرها 6.7 سم و TSS 6.1% وبالتالي اعلى انتاجية كلية 44.2 طن هـ¹⁻ في حين اعطت معاملة المقارنة 14.9 ثمرة نبات¹⁻ و 99.2 غم و 1.439 كغم و 11.3 سم و 6.2 سم و 5.0 % و 31.648 طن هـ¹⁻ للصفات السابقة الذكر وحسب الترتيب . ذكر عبد الله ، (2010) أن تأثير الرش الورقي بـ SA بتركيز 50 و 100 على ثلاثة هجن من نبات الطماطم لم يكن لها اي تأثير معنوي في زيادة TSS في الثمار وللموسمين ، وفي الإتجاه ذاته ، لم تكن الزيادة معنوية في عدد الثمار وحاصل النبات في حين تفوقت النباتات المعاملة بالـ SA بـ 50 ملغم لتر¹⁻ في الموسم الأول بالحاصل المبكر للنبات إذ أعطت 8.44 طن هـ¹⁻ قياسا بمعاملة المقارنة والتي أعطت 5.488 طن هـ¹⁻ بينما اعطت نفس المعاملة حاصل كلي بلغ 32.888 و 21.26 طن هـ¹⁻ في حين اعطت معاملة المقارنة 20.216 و 18.360 طن هـ¹⁻ للموسمين بالتتابع . توصل كل من Hegazi و El-Shairy (2007) ، الى نتائج متقاربة باستخدام الرش بالـ SA بتركيز 10²⁻ و 10³⁻ M بعد 30 و 45 يوما من عمر نبات الفاصوليا ، أظهرت النتائج وجود زيادات معنوية في عدد القرنات عند المستوى 10 M³⁻ 7 قرنة نبات¹⁻ مقارنة مع 4.8 قرنة نبات¹⁻ لمعاملة المقارنة لكن الزيادة لم تصل إلى مستوى المعنوية عند التركيز 10 M²⁻ .

الخلاصة

يؤثر الرش بمنظمات النمو ومنها الـ SA في العديد من الفعاليات
الفسلجية للنبات ويمكن ايجاز أهم التأثيرات من خلال :-

- 1 – الحث على التزهير لانه يعمل كمركب مخلي .
- 2 – تثبيط بناء وتخليق الاثيلين .
- 3 – انبات البذور .
- 4 – حث عملية النقل الايوني خلال الاغشية والامتصاص في
الجذور .
- 5 – الحث على ازالة الاستقطابات السريعة في الاغشية وحدوث
ضعف شديد لعملية النقل الاليكتروكيميائي في الاغشية الناقلة ،
ربما تعمل بصورة مباشرة او غير مباشرة على الاغشية الخلوية
أو جدران الخلايا بشكل يؤثر على الخواص النفاذية للأغشية .
- 6 – تقليل النتج في الاوراق والبشرة .
- 7 – تحسين عملية التنفس في الاوراق .
- 8 – عكس عملية تحفيز ABA على غلق الثغور وتساقط الاوراق
وتثبيط النمو .
- 9 – مقاومة الامراض ويزيد من المقاومة الجهازية المكتسبة (**Systemic Acuaritic Resistance (SAR** في الخلايا
القريبة من الخلايا المصابة .
- 10 – يعمل كعامل مضاد للاكسدة غير انزيمي ويقوم بكس الـ
ROS والتقليل من التأثير الضار لجذيرات الأوكسجين الحرة .

11 – يخفف من التأثير الضار للاجهادات (كالجفاف والحرارة والملوحة وغيرها) .

12 – يحافظ على مستويات الاوكسينات و السايتوكاينينات والجبريلينات اللذان يحسنان من انقسام الخلايا واستطالتها .

12 – يشجع بناء الكلوروفيل .

13 – ربما يعمل على زيادة فعالية الأنزيمات في العمليات الحيوية خلال النمو .

14 – ربما يعمل بصورة مباشرة او غير مباشرة على ارتباط البروتينات كرسل اولية او بصورة غير مباشرة بتشجيع التنفس وبالتالي توفير كميات اكبر من ATP للنمو والعمليات البنائية .

15 – ربما يكثر او يقلل التحلل الأنزيمي .

وعموما .. يمكن تعليل العديد من تاثير منظمات النمو على الفعاليات الحيوية للنبات من خلال التأثير على التوازن الهرموني في النبات والتاثير بعد ذلك بشكل مباشر او غير مباشر على معظم الفعاليات الحيوية في الخلية .

3 – 7 – البرولين

3 – 7 – Proline (Pro)

3 – 7 – 1 - المقدمة

الاحماض الامينية تعتبر هي مركبات البداية للبروتينات وللمركبات العضوية الاخرى مثل الاحماض النووية والتي تبدي دوراً ايجابياً في تفاعلات النبات للعديد من الاجهادات ، وهي ممكن أن تعمل كجزيئات تنظيم وأشارة ، والبرولين واحد منها و يلعب دوراً رئيسياً في النبات خلال الاستجابة للاجهاد غير الحيوي . ان محتوى البرولين يزداد في النباتات تحت مختلف ظروف الاجهاد وهو يعمل كحامي انزيمي Osmoprotective وهناك علاقة قوية بين محتوى البرولين ومقاومة الاجهاد الملحي واجهاد الجفاف ، ان النباتات المقاومة للجفاف تمتلك كميات من البرولين الحر بدرجة اعلى بعدة مرات مقارنة بالانواع الحساسة . التأثير الايجابي للبرولين لوحظ على الانزيمات وسلامة الاغشية الخلوية لتحقيق ضبط الازموزية تحت الاجهاد ، البرولين تحت ظروف الاجهاد يعتبر ناتج وليس كاستجابة للظروف البيئية القاسية ، بالرغم من ان العديد من الباحثين قد افترضوا بوجود علاقة ايجابية بين تراكم البرولين واجهاد النبات ، والبرولين يزيد من محتوى البوتاسيوم ويقلل من تأثير اجهاد الملوحة على نبات *Vigna radiate* ، اضافة الى انه يقلل من التأثيرات الضارة لجذور الاوكسجين الحرة حديثة النشأة وجذر الهيدروكسيل على النظام الضوئي الثاني PSII الذي يتمركز في اغشية الثايلوكايد . في نباتات التبغ المعدلة وراثياً فإن Overexpression للبرولين بواسطة P5Cs يخفض من محتوى الجذور الحرة تحت ظروف الاجهاد ، وللاحماض الامينية دوراً في تثبيط تجمع البرولين

واستقرارية M4 lactate dehydrogenase خلال التطرف في درجات الحرارة .

ويساهم البرولين في عملية تنظيم المحتوى الازموزي للخلية ويتركز في الساييتوبلازم لموازنة الجهد الازموزي للعصير الخلوي ويقوم ايضا بدور حماية النظام الانزيمي تحت ظروف اجهاد الملوحة والجفاف فضلا عن المحافظة على تراكيب الجزيئات الكبيرة والعضيات داخل الخلية . وتجري عملية بناء البرولين في البلاستيدات الخضراء او الساييتوبلازم ، وتقوم البلاستيدات الخضراء بتزويد عملية البناء بمتطلبات الطاقة والقوة الاختزالية NADPH و ATP وهناك دليلان رئيسيان على ذلك وهما :

1 - تحفيز بناء البرولين بوجود الضوء من الكلوتامات . Glutamate

2 - احتواء مستخلص البلاستيدات المغسولة على أنزيم
▲¹ - Pyrroline- 5- Carboxylate reductase

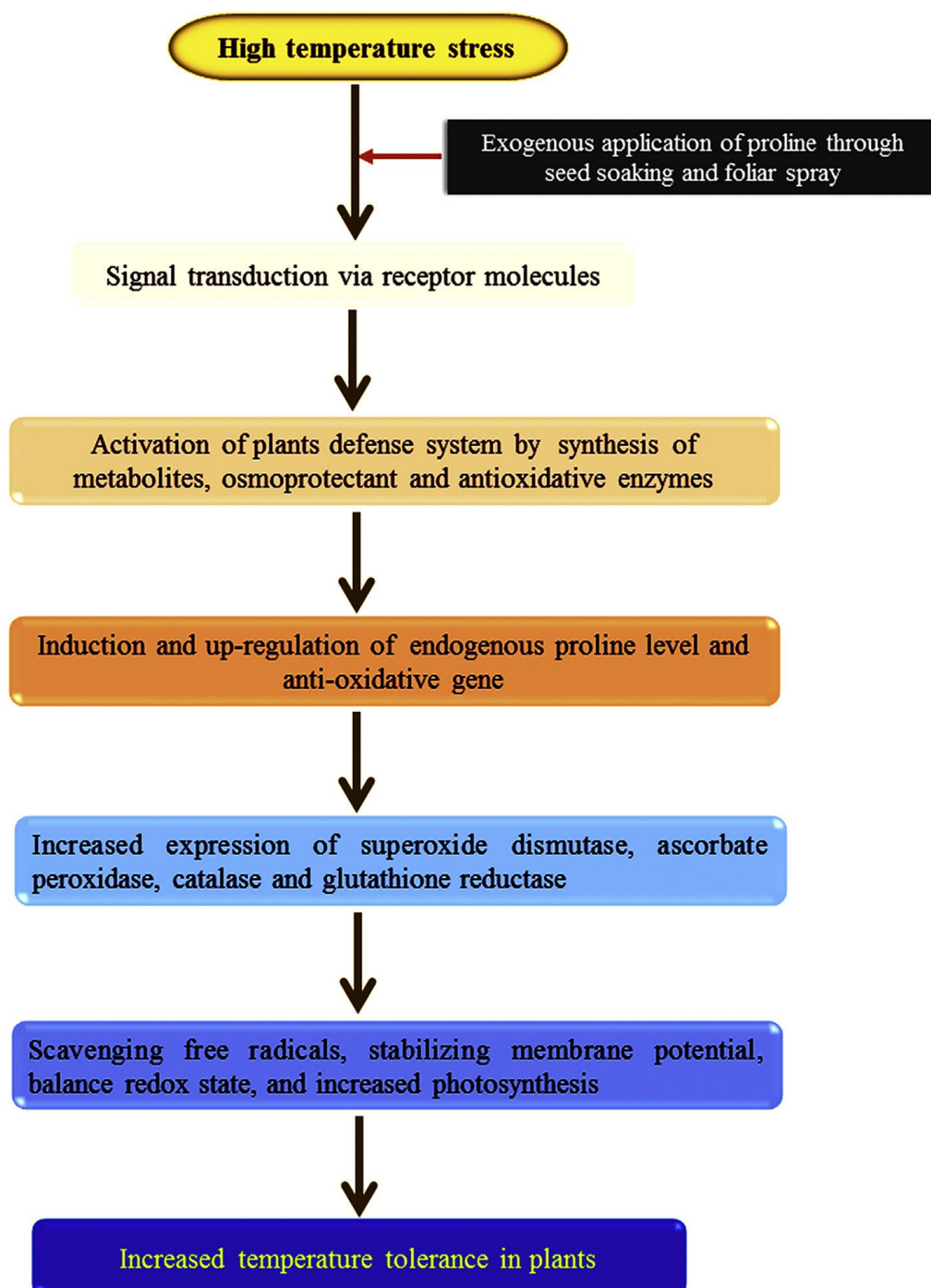
وهو آخر أنزيم في مسار بناء البرولين .

وتجدر الإشارة الى ان القوة الاختزالية المتكونة في البلاستيدات الخضراء قد تنتقل الى الساييتوبلازم حيث تجري عملية البناء الحيوي للبرولين أيضاً .

علما بأن البناء الحيوي للبرولين يتم من خلال مسارين هما :

1 - من الحامض الاميني الكلوتامك .

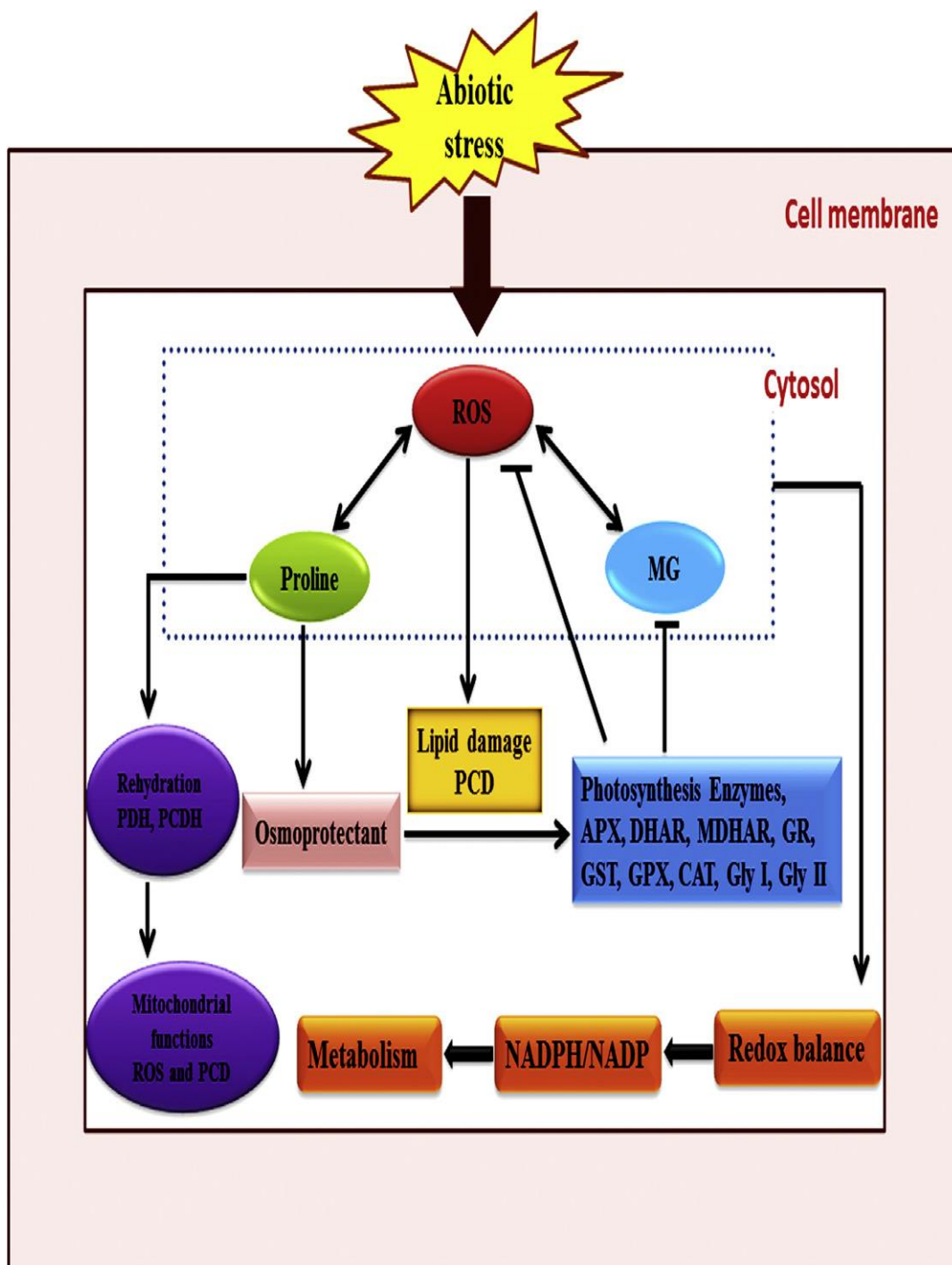
2 - من الحامض الاميني الارجنين .



شكل - 45- يوضح دور البرولين في زيادة مقاومة النبات للحرارة العالية. عن : Meena وجماعته ، (2019) .

3 - 7 - 2 تأثير البرولين على التوازن المائي في الخلية

يسهم تجمع البرولين في زيادة الضغط الأزموزي للخلية مما يزيد من قابلية الخلية على سحب الماء من الخلايا المجاورة وهذه وسيلة للتكيف عند التعرض للإجهاد ، ان أعلى محتوى للبرولين في الساق والأوراق ربما يعزى الى دور الجينات في ارسال رسالة للأنزيمات لغرض تصنيع Pyrroline -5-Carboxylate ونشاط أقل للأنزيمات المؤكسدة ، Amini و Ehsanpour ، (2005) . كما إن تراكم البرولين في الـ Cytosol ربما يكون كافيا لتعديل الأزموزية ، والبرولين ينشط آليات مثل تكوين روابط قوية حول البروتين لحمايته Strong H-bonded water around protein فضلا عن كنس الجذور الحرة ، Chutipaijit وآخرون ، (2009) . وعند نقص البوتاسيوم فإن البرولين يتحرك من الجذور الى المجموع الخضري أما عند الكميات المناسبة من البوتاسيوم فإن البناء الحيوي للبرولين والبروتينات يتحسن ، Alikhani وآخرون ، (2011) . ولاحظ علي ، (2003) حصول تجمع للبرولين مع اضافة البوتاسيوم سواء كانت اضافات أرضية أو رشاً على المجموع الخضري ، ويعد البرولين منظماً أزموزياً يعمل على إزالة جذور الهيدروكسيل OH^- ويقلل من أضرار الأغشية الخلوية ، كما يعد مضاد للتسمم بالأمونيا إذ أن الإجهاد يعيق بناء البروتين في الأوراق فتزداد الأمونيا إلا إن استهلاك الأمونيا في بناء البروتين يزيل أثرها السام ، عبد الله ، (2010) . وتحصل زيادة في محتوى الأوراق من البرولين عند الرش الورقي بالساليسيلك لأنه ينظم محتوى البرولين والاحماض الأمينية في الأوراق ويعتبر البرولين عامل كنس للجذور الحرة ROS أكثر اهمية من كونه منظم أزموزي بسيط وهو يحسن جهاز المناعة التأكسدي كاستجابة لمختلف انواع اجهادات الاكسدة ، Fayez وآخرون ، (2011) .



شكل - 46- يوضح دور البرولين في نمو النبات وزيادة مقاومته
للاجهاد . عن Meena ، وجماعته ، (2019) .

ويحصل تراكم للبرولين في انسجة النبات عند الاجهاد الازموزي وهذا راجع الى اربعة اسباب وهي :

1 - زيادة البناء الحيوي للبرولين .

2 - انخفاض عمليات تحطم البرولين من خلال انخفاض نشاط انزيم Proline dehydrogenase

3 - زيادة التحلل المائي للبروتين .

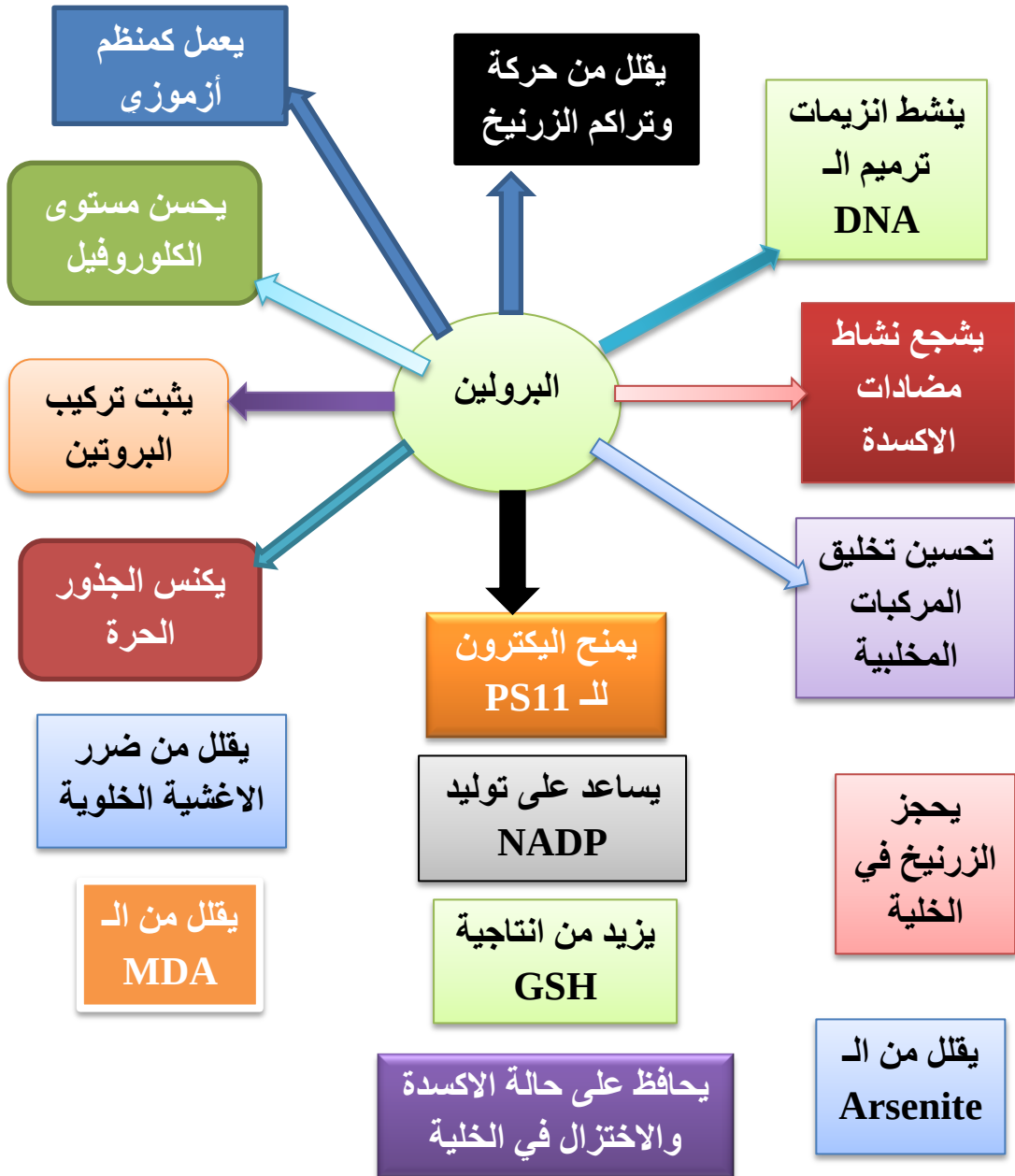
4 - أخيرا خفض استهلاك البرولين ، Hsu وآخرون ، (2003) . ويعمل البرولين ايضا على اعادة توازن المغذيات الكبرى والبروتينات وتنظيم عمل الأغشية الخلوية في انسجة النبات George وآخرون ، (2015) . أو تعزى الى دور حامض الساليسيليك في تشجيع تكوين الـ ABA في النبات وزيادة انتاج البرولين من خلال بناء كود الجين D-pyrolin-5- carboxylate synthetase (P5CS) الضروري في البناء الحيوي للبرولين ، Umebese و Bankole ، (2013) . نفس النتائج حصل عليها Radwan وآخرون ، (2007) عندما تم رش نباتات قرع الكوسة بالساليسيليك حيث لاحظ الباحثون زيادة في محتوى الاوراق من البرولين بمرّة ونصف مقارنة مع النباتات غير المعاملة . وعزز ذلك ما ذهب اليه Hussein وآخرون ، (2007) من أن الرش بالساليسيليك يزيد من محتوى الأوراق من البرولين فضلا عن انه يحسن من تراكيز Arginine و Lysine و Serine و Glutamic acid .

3 - 7 - 3 - علاقة البرولين ببعض العناصر المعدنية

بين الباحثان ، Borah و Devi ، (2012) ان استعمال ثلاث تراكيـز من النحاس والـخارصين والرصاص وهي (100 ، 200 ، 400) ملغم . كغم⁻¹ في تربة السنادين على نبات البـزاليا لوحظ زيادة في تركيز البرولين مع زيادة جرعات المعادن الثقيلة مسببةً اجهاداً على النبات . ان تراكم البرولين ربما يساهم في تقليل حموضة الخلايا وينظم الاكسدة التنفسية الاساسية لتجهيز الطاقة التي يحتاجها النبات لتغطية فعالياته الحيوية ، كما ان تمثيل البروتين بمستويات عالية خلال الاجهاد ربما يُبقي على النسبة بين $NAD(P)^+ / NAD(P)H$ عند قيم منسجمة او متوافقة مع فعاليات الايض الحيوي .

ان تراكم الأحماض العضوية ربما يؤدي إلى انخفاض درجة الحموضة في العصارة الخلوية ، ويُعزى تراكم السيترات إلى انخفاض NAD^+ وكذلك تخليق المالات واللاكتات (عن طريق أكسدة $NADH$) ، ومن ثم ، فإن تخليق البرولين من حمض الجلوتاميك يعتبر آلية تكيفية لتقليل تراكم $NADH$ وكذلك لتقليل الحموضة ، حيث يتم استخدام اثنين من $NADH^+$ و $2H^+$ لجمع كل جزيء من البرولين مع حمض الجلوتاميك . Boussama وجماعته ، (1999) . تشير العديد من الدراسات الى أن البرولين له دور رئيسي في كنس الجذور الحرة وتقليل تأثيراتها السمية على النبات .

والمخطط التالي يوضح الوظائف الرئيسية للبرولين في الخلية :



شكل - 47- يوضح الوظائف المهمة للبرولين في الخلية واجهاد الزرنيخ .

3 – 8 – الكلايسين بيتان

3 – 8 – Glycinebetaine (GB)

3 – 8 – 1 – المقدمة

يعد هذا المركب من مركبات الامونيوم الرباعية Quaternary ammonium compounds التي تشمل مركبات الكولين Choline والبيتان Betaine التي اكتسبت الأهمية القصوى في الدراسات الخاصة بالشد المائي والملحي ، أشارت العديد من الدراسات الى وجود علاقة بين مقاومة النبات للملوحة والجفاف وتراكم هذه المركبات . ويعد الكولين من منشآت الليسيثين Lecithin في الأغشية البلازمية ، كما يعد الكلايسين بيتان من المركبات الواهبة لمجموعة المثيل في النبات .

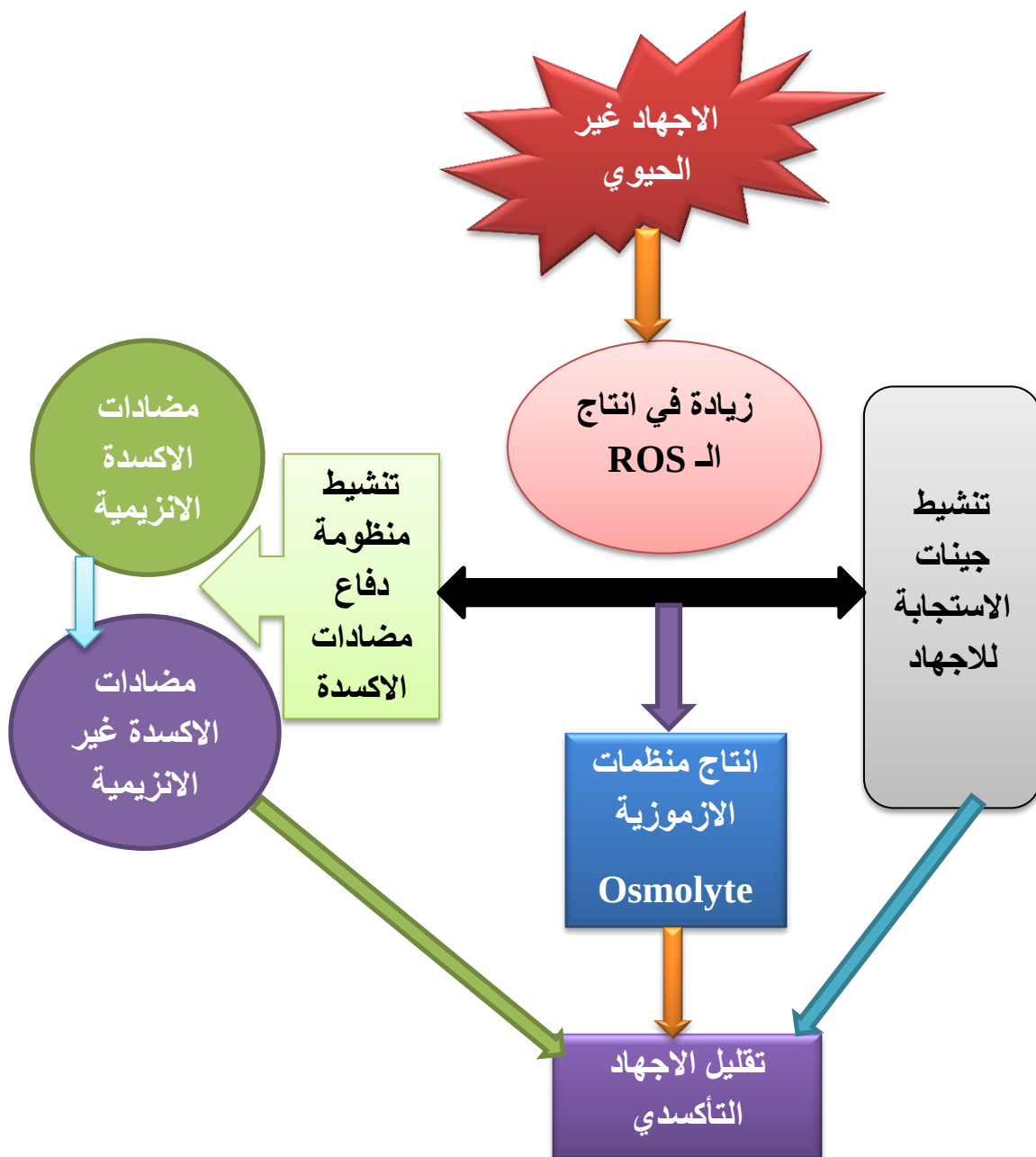
لقد اكتسب الكلايسين بيتان أهمية خاصة في دراسات الجفاف والملوحة حيث ارتبط تراكمه تحت هذه الظروف بـ :

1 – العلاقة الوثيقة بين الهبوط في الجهد الازموزي وتراكم الكلايسين بيتان .

2 – تراكم الكلايسين بيتان في أنسجة النبات المختلفة تحت تلك الظروف توحى بالقدرة التأقلمية للنباتات .

3 – قد ترتبط مقدرة النبات على بناء وتراكم كلايسين بيتان GB تحت ظروف الملوحة والجفاف بقابلية ذلك النبات على المقاومة .

4 – الكلايسين بيتان GB مادة ازموزية غير سامة تتراكم اساسا في الساييتوبلازم تحت ظروف الملوحة والجفاف وان قابلية النبات على بناء وتراكم هذا المركب قد تعني حدوث تنظيم ازموزي داخل الخلية حيث تستبعد الايونات الضارة من الساييتوبلازم وتحصر في



شكل - 48- يوضح استجابة النبات للاجهاد غير الحيوي ، يعمل الـ GB كعامل توازن لصالح مقاومة النبات للاجهاد .

الفجوة تاركة المركبات العضوية ذات الفعل الازموزي والسمية القليلة لتتراكم داخل الساييتوبلازم .

ويمكن القول ان الدور الاساسي للمركبات التي تحافظ على جهد التوازن المائي ومنها الـ GB اثناء الاجهاد الملحي واجهاد الجفاف هو :

1 – التعديل الازموزي Osmotic adjustment

وهذا يحدث من خلال التركيز الذي يعتمد على الضغط الازموزي لامتناسه كمية اكبر من الماء من المحيط .

2 – الانسجام او التوافق الخلوي Cellular compatibility

وهي تعني بأن المركبات تحل محل الماء في التفاعلات الحيوية للمحافظة على ان تتم التفاعلات بشكل طبيعي خلال الاجهاد ، اضافة الى قدرة هذه النباتات على كمنس الـ ROS وتشارك ايضا في حماية الجزيئات الكبيرة (كالأحماض النووية والبروتينات والدهون) وتعمل كمخزن او مصدر مهم للكربون والنايتروجين .

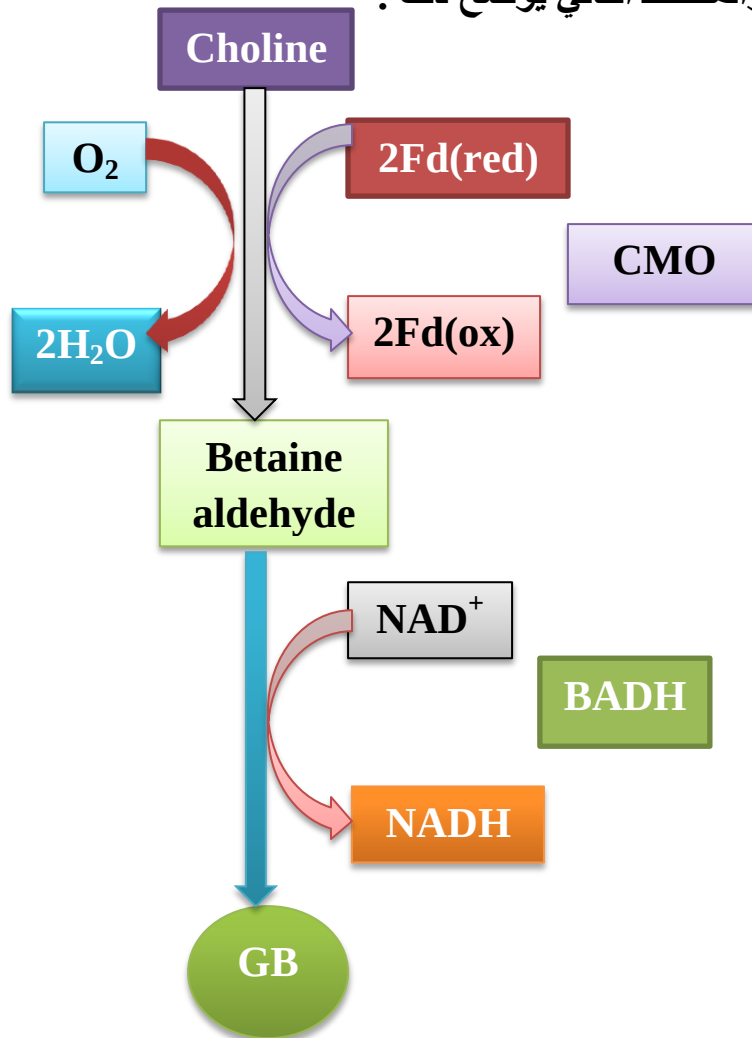
3 – 8 – 2 - البناء الحيوي للـ GB

ان الـ GB يتراكم في خلايا النبات خلال ظروف الاجهاد المائي والملحي ، واستخدام الـ GB خارجياً يحسن من نمو ومعدل بقاء النباتات تحت مختلف ظروف الاجهاد ، ويتم التخليق الحيوي للـ GB عن طريقين :

1 – من خلال اكسدة الكولين 1- Oxidation of Choline

2 – مثيلة الكلايسين 2- N-methylation of glycine

والمخطط التالي يوضح ذلك :



شكل - - يوضح التخليق الحيوي للـ GB في النباتات .

CMO= Choline dehydrogenase

BADH = Betaine aldehyde dehydrogenase

تعتبر ستروما البلاستيدات الخضراء هو المكان الاساسي لانتاج الـ GB في ذوات الفلقتين ، بينما يتم انتاجه في الـ Peroxisome في ذوات الفلقة الواحدة وقد يتم انتاجه في البلاستيدات أيضاً . والـ

GB يتراكم بتراكيز عالية (4 – 40) مايكرومول . غم¹ وزن رطب في التراكم الطبيعي في نبات السبيناخ وقصب السكر ويعمل كمنظم ازموزي في ظروف الاجهاد غير الطبيعية وله دور مهم في كنس الـ ROS اضافة الى عملية الحماية الازموزية Osmoprotection وحماية الاغشية الخلوية وحماية التراكم الرباعية للبروتينات Quaternary ومن ثم يشكل حماية للانزيمات من التأثيرات الضارة للاجهادات ، فقد دلت بعض الدراسات ان انزيمات الـ Isocitric dehydrogenase و Malate dehydrogenase و Fumarase الموجودة في الماييتوكوندريا قد فُقدت فعاليتها بفعل الحرارة ، بيد أن معدل فقد الفعالية قد اختزل لتلك الانزيمات عند وجود مركبات البرولين والبيتان وغيرها من المركبات ، وذات الملاحظات قد سجلت بخصوص انزيمات اخرى متواجدة في البلاستيدات الخضراء . العديد من البروتينات تميل الى التجمع Aggregate تحت اجهاد الحرارة والملوحة وتفقد تركيبها الطبيعي ونشاطها ، ان بروتينات الـ Chaperone proteins و جزيئات الـ Molecular chaperone تعرف على انها تمنع تجمع البروتين وتساهم في اعادة تكوين البروتين تحت ظروف الاجهاد وتثبيت طبيعة البروتين التركيبية . ان التخليق الحيوي للبروتين يرتبط مع اصلاح وترميم النظام الضوئي الثاني PS11 الذي يتاثر بالاجهاد مما يؤدي الى التثبيط الضوئي Photoinhibition ، دور الـ GB هو العمل حتى لا يحصل ذلك ، وعليه فهو يحسن من اداء الـ PS11 . اشارت العديد من البحوث ايضاً الى دور الـ GB في حماية اعضاء التكاثر في النبات (الازهار والنورات وثمار من نوع الخردلة Siliques) وهو يتراكم فيها بمعدل 5 مرات مقارنة بالاوراق ، ان الـ GB يقلل من تراكم الـ ROS ويشكل حماية لمنظومة البناء الضوئي . ان معاملة نباتات الفاصوليا بالـ GB

يساهم في تحسين تثبيت CO_2 ضمن تفاعلات الظلام في البلاستيدات الخضراء ، ويختلف الـ GB عن البرولين في نقطة اساسية وهي ان البرولين ينخفض محتواه بعدما يخف تأثير الاجهاد بينما يبقى تركيز الـ GB ثابتا دون تغيير الى حد ما حتى وإن أزيل تأثير الاجهاد .

3 – 9 – الاحماض الامينية

3 – 9 – Amino Acids (AA)

3 – 9 – 1 - المقدمة

هناك عشرون من الاحماض الامينية من نوع ألفا α -amino acids تكون بمجموعها الوحدات البنائية الاساسية لجميع البروتينات سواء كانت من أصل نباتي أو حيواني ، وللأحماض الامينية تأثير كبير في تقرير الخواص الطبيعية والكيميائية للبروتينات . وللأحماض الامينية الموجودة في البروتينات صفة مشتركة وهي ارتباط مجموعة كاربوكسيلية واحدة ومجموعة أمينية واحدة بذرة الكربون المسماة (ألفا) ويتميز كل حامض أميني باحتوائه على مجموعة طرفية خاصة تدعى R-group ، تكون المجموعة الامينية ألفا حرة وغير مرتبطة في جميع الاحماض الامينية ما عدا البرولين ، ولتسمية الاحماض الامينية بصورة مختصرة فقد أعطي لكل حامض أميني ثلاث حروف . وتختلف المجاميع الطرفية للأحماض الامينية بتركيبها وحجمها وميلها للتداخل مع الماء وهذا مما يعطي مؤشراً لقطبيتها Polarity . ولقد وجد بأن أفضل طريقة لتصنيف الاحماض الامينية تكون على اساس قطبية المجموعة الطرفية للحامض الاميني في الماء وعلى درجة التعادل (pH=7.0) . وبناءً على ذلك يوجد أربعة أصناف وهي : -

1 – الاحماض الامينية اللاقطبية او غير المحبة للماء Nonpolar or Hydrophobic وتضم الالانين (Ala) Alanine و الليوسين (Leu) Leucine والايزوليوسين Isoleucine والفالين (Val) Valine والبرولين (Pro) Proline وكلها احماض امينية اليقاتية aliphatic ، كذلك يدخل ضمن هذا

الصف الأحماض الأمينية الحاوية على حلقات عطرية
Aromatic ring مثل الفينيل الانين (Phe) Phenylalanine
والتربتوفان (Trp) Tryptophan ، وأخيرا يدخل ضمن هذا
الصف أحد الأحماض الأمينية المحتوية على الكبريت والمسمى
ميثايونين (Met) Methionine

2 - الأحماض الأمينية ذات المجموعة الطرفية القطبية عديمة الشحنة

وهي أكثر ذوبانا بالماء بسبب احتوائها على مجاميع فعالة يمكنها
أن تكون أواصر هيدروجينية مع الماء ويضم هذا الصف السيرين
(Ser) Serine والثريونين (Thr) Threonine و
التايروسين (Tyr) Tyrosine والاسبارجين (Asn) Asparagine
و (Gln) Glutamine والسستين (Cys) Cysteine والجليسين (Gly) Glycine ، تساهم
مجاميع الهيدروكسيل الموجودة في السيرين والثريونين
والتايروسين في قطبية هذه الأحماض الأمينية ، وتساهم مجاميع
الأميد NH_2 - الموجودة في الاسبارجين والجلوتامين في قطبيتها
، كما تساهم المجموعة الكبريتية (السلفاهايدريل) الموجودة في
السستين في قطبيته . ويعتبر كل من الاسبارجين والجلوتامين
مشتقين أميديين لكل من حامض الاسبارتك والجلوتامك على
التوالي . وتتأين المجموعة الكبريتية العائدة للسستين قليلا على
درجة التعادل وكذلك مجموعة الهيدروكسيل الفينولية العائدة
للتايروسين . يوجد السستين في البروتين بشكلين أما سستين أو
سستين ويتكون الأخير باتحاد جزيئتين من السستين بواسطة
جسر الكبريت الثنائي Disulfide bridge ، وللسستين دور
خاص في تركيب البروتين حيث يمكن أن يقع أحد نصفيه في
سلسلة ببتيدية والنصف الآخر في سلسلة مقابلة مما يؤدي إلى

حدوث ما يسمى بالربط التقاطعي Cross-linked بواسطة جسر الكبريت الثنائي .

3 - الاحماض الامينية السالبة الشحنة ذات المجموعة الطرفية الحامضية .

ويقع ضمن هذا الصنف حامضا الاسبارتيك (Asp) Aspartic والغلوتامك (Glu) Glutamic وتكون محصلة الشحنة الكهربائية على هذين الحامضين سالبة على درجة التعادل .

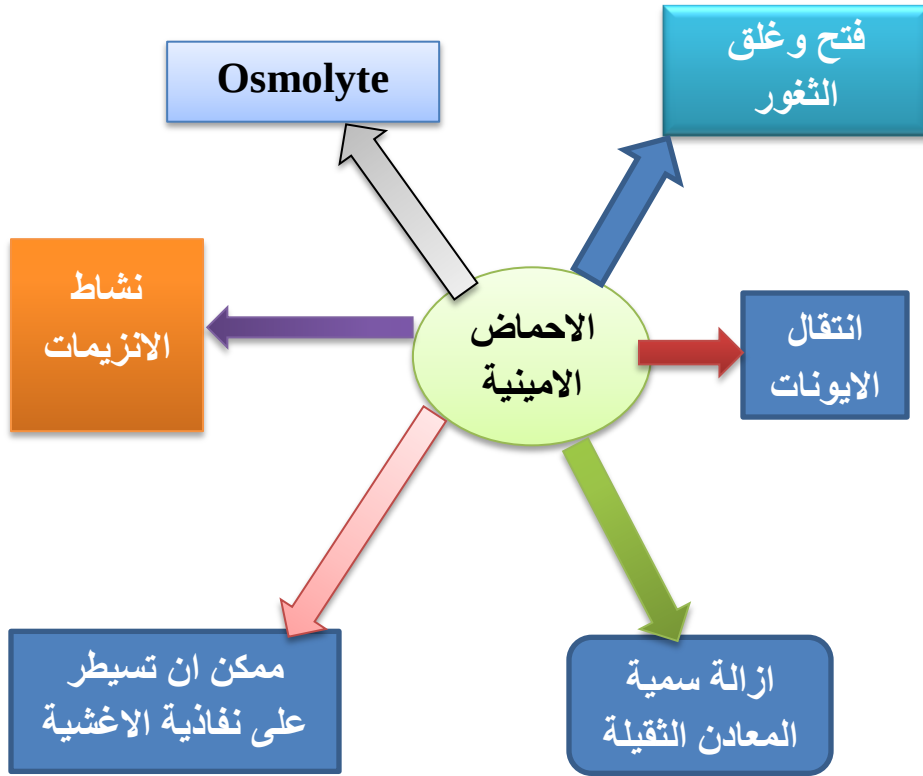
4 - الاحماض الامينية الموجبة الشحنة ذات المجموعة الطرفية القاعدية .

تكون محصلة الشحنة الكهربائية على الحوامض الامينية الواقعة ضمن هذا الصنف موجبة على درجة التعادل وتشمل اللايسين Lysine (Lys) والارجنين Arginine (Arg) ، والهستيدين Histidine (His) .

3-9-2- دور الاحماض الامينية في الاستجابة للاجهاد

الاحماض الامينية تعتبر هي مركبات البداية للبروتينات وللمركبات العضوية الاخرى مثل الاحماض النووية والتي تبدي دوراً ايجابياً في تفاعلات النبات للعديد من الاجهادات ، وهي ممكن أن تعمل كجزيئات تنظيم وأشارة ، ان الاستعمال الخارجي للاحماض الامينية على النبات يسيطر على نفاذية الاغشية وامتصاص الايونات ، لذا فهي تمكن النبات من مقاومة تاثيرات الاجهاد الضارة والقاسية ، وبجانب هذا فإن مختلف الاحماض الامينية تلعب ادواراً مختلفة في النبات ، فهي ممكن أن تكون مواد ازموزية Osmolyte وقد تؤثر على نشاط الانزيمات وتؤثر على عملية فتح وغلق الثغور وتنظم انتقال الايونات وتزيل سمية المعادن الثقيلة .

والمخطط التالي يوضح ذلك :



شكل - 50- بعض الوظائف المهمة للاحماض الامينية .

الباحثان Du و Wang (2012) ، حلا مصدر المركبات القطبية باستعمال تقنية GS-MS من اوراق هجين برمودا تحت فصل قصير 6 يوم (6 d) مع ظروف جيدة للري وفصل طويل 18 يوم (18 d) مع ظروف الجفاف ، محتوى المواد العضوية لم يكن به اية تغيرات معنوية مثل السكريات والسكريات الكحولية خلال اجهاد الفصل القصير ، ومع ذلك حصل هبوط معنوي في محتوى الاحماض الامينية (مثل السيرين و Gamma – amino butyric acid (GABA) والگلايسين و 5-hydroxynorvaline والثيورين والفالين خلال اجهاد الفصل الطويل وهناك ارتباط وعلاقة قريبة مع ايونات نقص مسار

GABA ومع تراكم ROS . في نبات الـ *Arabidopsis* والـ Pea الانخفاض في محتوى الايزوليوسين Isoleucine عادة ما يظهر تحت ظروف الاجهاد المائي . ان مستوى الـ Serine protease expression للبروتين المناظر ينخفض مع نشاط انزيم Serine protease في اصناف الفاصوليا المقاومة للجفاف خلال الاجهاد المائي ، ان هذا الانزيم Serine protease يرتبط مع الية الدفاع في استحثاث الجفاف المبكر للشيخوخة Early drought – induced senescence ، من بين الاحماض الامينية فان محتوى الالانين Alanine و Lysine و Isoleucine ينخفض وبشكل معنوي ، بينما محتوى الـ Tyrosine لم يتغير . ان محتوى الاحماض الامينية يساعد أيضاً على مقاومة الاجهاد من خلال تنظيم الرقم الهيدروجيني pH بين الخلايا والتعديل الازموزي وازالة سمية الـ ROS .

الباحث Warth وآخرون ، (2015) ، وجد بأن الاحماض الامينية المتوفرة في نبات الحنطة المعاملة بـ Don-treated قد تكون على علاقة متبادلة مع آليات مقاومة النبات المختلفة . ان الاحماض الامينية الثلاثة المهمة مثل التربتوفان والفنيل الانين والتايروسين كل هذه تُنتج في مسارات الـ Shikimate ، إن الفنيل الانين والتربتوفان والتايروسين تعتبر ثلاث جزيئات مركزية مهمة في ايض النبات . مسار الـ Shikimate (يراجع شكل – 43 -) يلعب دوراً أساسياً وجوهرياً في تكاثر النبات وتطوره والدفاع عن الافات والاجهاد البيئي . في النباتات مسارات البناء الحيوي لهذه الاحماض الامينية الاروماتية تصلح لان تكون مركبات بداية Precursors للبناء الحيوي للهورمونات النباتية مثل الاوكسينات و الـ Salicylates ومواد الايض الثانوية الاروماتية والتي تشمل Indole Acetate و Lipid و precursors و اللگنين الذي يلعب دورا مهما في مقاومة الاجهاد

الباحث Witt وجماعته ، (2012) ، أقر بأن هناك زيادة في مستوى التريبتوفان والفنيل الانين في الذرة تحت ظروف الاجهاد . نباتات الذرة تحت اجهاد الحرارة العالية تُبدي زيادة في مواد الايض مثل التريبتوفان والسيرين والبيتا - الانين والبرولين والغلوتامات والـ myo-inositol واليوريا ، Obata وجماعته ، (2015) . ان زيادة مستوى البرولين والتريبتوفان كان واضحا في كلا من الاصناف الحساسة والمقاومة لنبات الحمص Chickpea عندما يتعرض النبات لظروف الجفاف ، Khan وجماعته ، (2018) اضافة لذلك فهي تعمل كمصدر تغيير للطاقة تحت ظروف الاجهاد ، إن الـ L - tryptophan قد اتضح بأنه يلعب دورا في انتقال الايونات وفتح الثغور والتقليل من الـ ROS وأيضا يعمل كـ Osmolytes ، وقبل استعمال تقنية LC-HRMS فإن الفنيل الانين كان يعتبر على انه مقاوم للـ FHB الذي يرتبط مع مواد الايض ، لقد اكتشف من خلال استعمال تقنية NMR بان مستوى الـ Threonine والفالين و الـ Isoleucine والـ Leucine والبرولين والـ Homoserine اضافة الى الـ myo-inositol و C-aminob و utyrate والمالات ترتفع في ظروف الحقل ، ولكن مستوى الـ Leucine و Isoleucine لم تزداد تحت ظروف الزراعات المحمية في نفس نباتات البازاليا Pea . Charlton وجماعته ، (2008) ، وباستعمال طريقة LC-MS حلل الباحثون المستوى المرتفع من البرولين والـ Caffate والمالات و P-coumarate في عصير الخشب لنبات الذرة ، ومع ذلك فإن تكاثف الـ Ferulate لوحظ تحت ظروف الاجهاد المائي . ان الربط بين مستوى الاجهاد والتغير في نموذج مواد الايض قد تم فحصه اومراقبته في مستويات مختلفة من ظروف اجهاد الجفاف في انواع الـ Lotus japaonicus . كل التغيرات قد برمجت في تركيز الـ Polyols والسكريات والاحماض العضوية .

3 - 9 - 3 - افراز الاحماض الامينية لمقاومة سمية المعادن الثقيلة

تحت اجهاد المعادن الثقيلة فإن افراز الاحماض الامينية من قبل جذور النباتات سوف يزداد بشكل كبير ، مثلاً افراز الـ Methionine والـ Histidine في جذور الرز يزداد بشكل واضح وكبير، مع زيادة تركيز الـ Cd ، ان الحامض الاميني المفرز من قبل الجذور ممكن :-

1- أن يجهز الاحياء المجهرية بمصادر الغذاء مثل البكتريا والفطريات والخمائر وبكتريا الكبريت Sulfur Bacteria ، والبكتريا والفطر تستعملان أفرازاتهما ايضا لمنع امتصاص العناصر الثقيلة من قبل جذور النبات.

2- بكتريا الكبريت هي أيضاً تستطيع ان تتفاعل مع المعادن الثقيلة لتكوين راسب السلفايد Sulfide ، والذي يمنع العنصر الثقيل من الدخول الى النبات .

3-أفراز الاحماض الامينية من قبل الجذور ممكن ان يساهم بشكل مباشر بخلب المعادن الثقيلة وبالتالي فهي تخفض وتقلل من التأثير السمي للمعادن الثقيلة .

أن الـ GSH هو حامض أميني مشتق من Glutamic acid والـ Cysteine والـ Glycine ، والـ GSH ممكن أن يلعب دوراً للربط Ligand او للخلب (ممكن أن يرتبط مع المعدن الثقيل من خلال تكوين مركب مخلبي وبالتالي يقلل من سمية المعادن الثقيلة)

3 - 9 - 4 - علاقة الاحماض الامينية بالاجهاد المائي

عند التعرض للاجهاد المائي تعدّل النباتات من مستويات الاحماض الامينية عن طريق تغيير معدل تخليقها أو استقلابها ، أو من خلال تغيير معدل تخليق البروتين ، وزيادة معدل استقلابه ، أي تكسيه وتحرير الاحماض الامينية منه ، تؤدي هذه العمليات في النهاية الى زيادة محتوى النبات من الاحماض الامينية الحرة ، رغم ان مقدار التغيير يختلف من حامض لآخر ، يرجع السبب في تباطؤ تخليق البروتين أثناء الاجهاد الى تغيير نظام تحكم الخلية في تفعيل جيناتها ، بحيث تنشط جينات تحمل الاجهاد على حساب بقية الجينات ، كما أن جزءاً ليس بالقليل من ميزانية الخلية من الطاقة والكربون والنيتروجين يخصص لتخليق مركبات بكميات كبيرة مثل السكريات والمركبات النيتروجينية ، هذا بالإضافة الى الاثر السلبي للاجهاد على كفاءة منظومة تخليق البروتين في الخلية وخصوصاً الرايبوسومات ، وفي أثناء الاجهاد الشديد تتعرض بعض البروتينات للتلف بسبب الاملاح الزائدة ، أو نقص الجهد المائي للخلية مما يؤدي الى سرعة استقلابها بواسطة اليات متخصصة ، يعتمد مستوى الاحماض الامينية المختلفة على كل هذه العوامل ، ونظراً لتعددتها وتداخلها ربما يصعب تغيير مستوى الكثير من الاحماض الامينية أثناء الاجهاد . تتراكم بعض الاحماض الامينية خصوصاً البرولين والغلوتامين لدرجة يمكن عندها ان تساهم في الاتزان الازموزي ، غير أن الزيادة الطفيفة في مستويات بقية الاحماض الامينية أثناء الاجهاد تجعل مساهمتها كل على حدة في الاتزان الازموزي مستبعدة ، رغم انها في مجموعها قد تساهم - ولو بقدر قليل - في خفض الجهد الازموزي للخلية .

3 – 10 - السكريات

3 – 10 – Sugars

3 – 10 – 1 - المقدمة

للسكريات خمسة وظائف مهمة للكائن الحي وهذه الوظائف هي :

- 1 – مصدر للطاقة خلال عملية الاحتراق .
- 2 – مصدر ذرات الكربون لتخليق مكونات الخلية الأخرى .
- 3 – مخزن رئيسي للطاقة الكيميائية .
- 4 – عنصر تركيبى للخلايا والأنسجة .
- 5 – لها دور في مقاومة بعض أنواع الاجهادات و يمكن ان تقوم بكنس الجذور الحرة .

وتدخل السكريات في تركيب جدران الخلايا النباتية على هيئة سيلليولوز وكذلك تشارك السكريات مع الببتيدات لتكوين مركب معقد والذي يعتبر المكون الرئيسى لجدار الخلية البكتيرية . تعرف السكريات بانها الديهايدات او كيتونات حاوية على مجاميع هيدروكسيلية متعددة **Polyhydroxy aldehydes and ketones** . تكون نسبة السكريات في الطبيعة اعلى من نسب كل المواد العضوية الأخرى مجتمعة وربما يعزى سبب ذلك الى كثرة وجود النشا والسيلليولوز .

وللسكريات ثلاثة أصناف رئيسية هي :

1 – السكريات الأحادية **Monosaccharides**

وهذه لا يمكن تحليلها الى وحدات اصغر ومن اوفرها تواجدا في الطبيعة هو سكر الكلوكوز ويعتبر الوحدة البنائية للنشا والسييليلوز

2 - السكريات المتعددة (قصيرة السلسلة) Oligosaccharides

وهذه تحتوي من (2 - 10) وحدات من السكريات الاحادية ومنها السكريات الثنائية والثلاثية .

3 - السكريات المتعددة Polysaccharides

وهذه تحتوي على سلسلة طويلة جدا من السكريات الاحادية وقد تكون مستقيمة او متشعبة .

3 - 10 - 2 - دور السكريات في مقاومة الاجهاد غير الحيوي

ان السكريات الذائبة (Soluble Sugars (SS) تشترك في العديد من العمليات الحيوية وفي تركيب بعض المكونات الاساسية للخلية وتعمل كمصدر لمواد الايض . السكريات الذائبة هي مكون مهم في مسارات بعث الاشارة والتي ترتبط او تربط مسارات الاجهاد التي تشكل او تكون شبكة معقدة للسيطرة على الاستجابة الايضية للنباتات . ان السكريات الذائبة ربما تساعد على مقاومة الاجهاد وربما تعمل بشكل غير مباشر كباعث اشارة سلبي Negative signals او تحوّر مسارات التفاعل في الخلية لتحفيز او لحث اشارة استجابة الاجهاد وتزيد من مقاومة النبات له . ان تركيز السكريات الذائبة عموما قد يزداد او يتعاضد من خلال تراكيز الملح العالية والفيضان وانخفاض درجات الحرارة . السكريات الذائبة لها عمل مختلف وادوار مختلفة والتي تعتمد على نوع النبات ودرجة الاجهاد وكثافته وشدته . تركيز السكريات هو الاخر يتأثر أيضاً



بنوع الاجهاد غير الحيوي ويعزى الى التذبذب في تمثيل CO_2 . اشارت العديد من البحوث الحديثة بان تراكم السكريات الذائبة والمواد المنظمة للازموزية **Osmolytes** أثبتت وبشكل معنوي واضح زيادة مقاومة النبات لظروف الاجهاد الصعبة ، يلاحظ أحياناً بأن زيادة محتوى الذائبات **Solutes** يفسر حصول تأثيرات مؤذية وضارة على نمو وتطور النبات ، فقد لوحظ ان تراكم الذائبات خلال الهندسة الجينية لا يمثل فقط محلولاً مباشراً للاجهاد غير الحيوي ولكنه مهم لتوحيد مسارات ايض السكريات لبناء العلاقة بين المصدر **Source** والمصب **Sink** أو ما تسمى **Source-Sink relationship** في كل جسم النبات ، ولغرض تحسين مقاومة النبات لكل النبات فالسكريات الذائبة تعمل كمرسل اساسي للسيطرة على التعبير الجيني **Gene Exp.** والنشاط الانزيمي الذي يتضمن عمليات التطور والنمو والايض . السكريات الذائبة ايضا تنظم التعبير الجيني في عملية تصدير السكر واستلامه من والى الانسجة وقد تستعمل كمصدر حيوي للطاقة . لقد تأكد بأن ترسيب **Depositing** العديد من السكريات مثلاً **Fructan** و **Trehalose** و **Galactinol** والسكريات الكحولية مثل **Mannitol** و **D-inositol** تلعب دوراً أساسياً في مقاومة الاجهاد المائي ، ان الـ **Fructans** تتكون من **Oligo and polyfructose** وتلعب دوراً محورياً في مقاومة اجهاد الجفاف وهي تساهم في توفير حماية للاغشية الخلوية وتمنع التأثيرات العكسية لظروف نقص الماء . كما إن الـ **Mannitol** وهو سكر كحولي هو ايضا يساهم في تعزيز مقاومة اجهاد الجفاف في العديد من الانواع النباتية . ان اصناف الحنطة المعدلة وراثياً تحوي على جين **Mannitol-1-phosphate dehydrogenase** للـ **E. coli** وهو يحسن من النمو ويعزز مقاومة النبات لاجهاد الملوحة والجفاف .

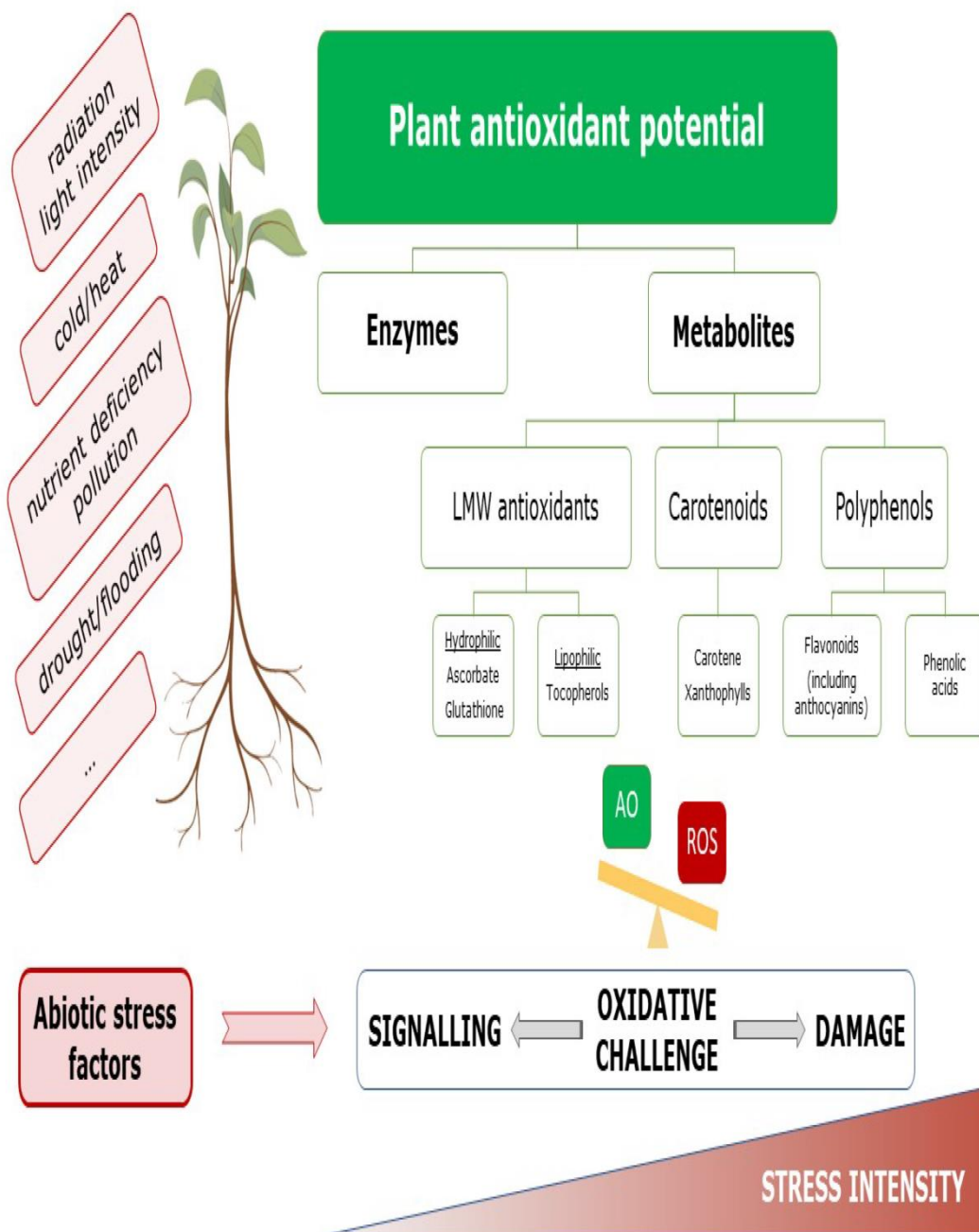
ان السكر الكحولي D-ononitol يعتقد بانه يساهم في تكوين الاغشية ويقتل ايضاً من التأثيرات العكسية لجذور الهيدروكسيل الحرة ، ان الاجهادات غير الحيوية أيضاً تغير محتوى الاوراق من الكربوهيدرات وعمليات الايض ، وهذا ربما يعمل كأشارة تعزى الى تأثر أو استجابة النبات للظروف البيئية القاسية . فقد لوحظ إنه تحت ظروف الاجهاد فإن نشاط أنزيم الانفرتيز Invertase سيتعزز بواسطة الكلوكوز والفركتوز في أوراق النباتات المتأثرة بالجفاف . هناك أيضاً رابط قوي بين تراكم السكريات ومحتوى الهورمونات النباتية ، إن الكلوكوز والـ ABA ينظمان آلية الاشارة المختلفة خلال نمو النبات ومستوى الـ ABA والكلوكوز المرتفع يقللان من نمو النبات تحت ظروف الجفاف ، لكن بالتراكيز الاقل تعمل أو تتصرف كعامل مضاد Antagonistic وتشجع من نمو النبات ، هذه المركبات تظهر كمركبات حماية ازموزية Osmoprotectanory بدرجة أكبر من عملها كمنظمات ازموزية Osmotic adjustmens .

المانيتول Mannitol وهو من أكثر السكريات الكحولية شهرةً في الطبيعة والذي يشترك أو يرتبط في استقرارية الـ ROS ويساعد على الحفاظ على ثباتية جزيئات الانزيمات ، ان الجزيئات الكبيرة والـ Osmolytes تكون اواصر هيدروجينية تحت ظروف من نقص الماء وتمنع تكوين اواصر هيدروجينية بين الجزيئات والتي تؤذي او تضر ثباتية البروتين للابد ، السكريات الثنائية غير المختزلة مثل Trehaloses تلعب دورا ايجابيا في استقرارية الجزيئات الكبيرة وتركيب الاغشية خلال اجهاد الجفاف ، ان معدل البناء الضوئي يتحسن وتحت الـ Overexpression للـ Trehaloses يعزى ذلك الى حماية النظام الضوئي الثاني PSII ضد الاكسدة الضوئية ، ان الكلوكوز والفركتوز هي سكريات سداسية Hexoses تسبب في تغيرات كبيرة في السكريات مقارنة

مع Scyllo-inositol و Cyclitol . العديد من الدراسات اشارت الى وجود تأثيرات للاجهاد المائي على التوازن بين السكريات والنشا ، الكلوكوز يساعد وبشكل مباشر في التعديل الازموزي Osmotic adjustment في انواع مختلفة من البلوط Oak والغرب Popular ولكن الـ Cyclitols في المقام الاول وقبل كل شيء يساعد على حماية واستقرارية تركيب الدنا DNA تحت اجهاد الجفاف ، السكروز والسكريات السداسية Hexoses تمتلك وظائف مزدوجة من خلال تنظيم التعبير Regulating expression للجينات المتعلقة بالاجهاد ، والسكريات أيضاً تنسق تنظيم النمو والجينات المرتبطة بالاجهاد خلال مسارات HXK-dependent and independent . لقد لوحظ في العديد من الانواع النباتية بأن محتوى السكريات الذائبة تزداد تحت ظروف اجهاد الجفاف ولكن محتوى النشا يتناقص ، ولوحظ أيضاً بأن النشا يتحطم في البلاستيدات الخضراء ويزيد من محتوى السكريات الذائبة مثلاً السكروز والفركتوز والكلوكوز هذه تظهر أو تكشف بأن أقصى كمية من الـ Galactose تتواجد في الـ Arabidopsis والبطاطا والرز تحت الاجهاد المائي . ان تحسين مستوى الكالاكتور Galactose يرتبط مع البناء الحيوي للـ Osmoprotectants والسكريات الاخرى هي أيضاً ربما تنتشر تحت ظروف اجهاد الجفاف مثل Mannose و Xylose و Maltose ، المالتوز Maltose يساعد على زيادة التأثيرات الدفاعية للاغشية الخلوية ويبقى على وظيفة الخلية طبيعية خلال المعاملة الازموزية Osmotic treatment .

السكريات الذائبة الاخرى مثل Xylose تعمل كمركب بادئ Precursors للهيميسيليلوزات Hemicelluloses الضرورية لجدران الخلايا في مختلف الانواع النباتية والماء يستحث على بناء الهيميسيليلوز . ان العديد من الباحثين أثبتوا بأن الـ Trehalose

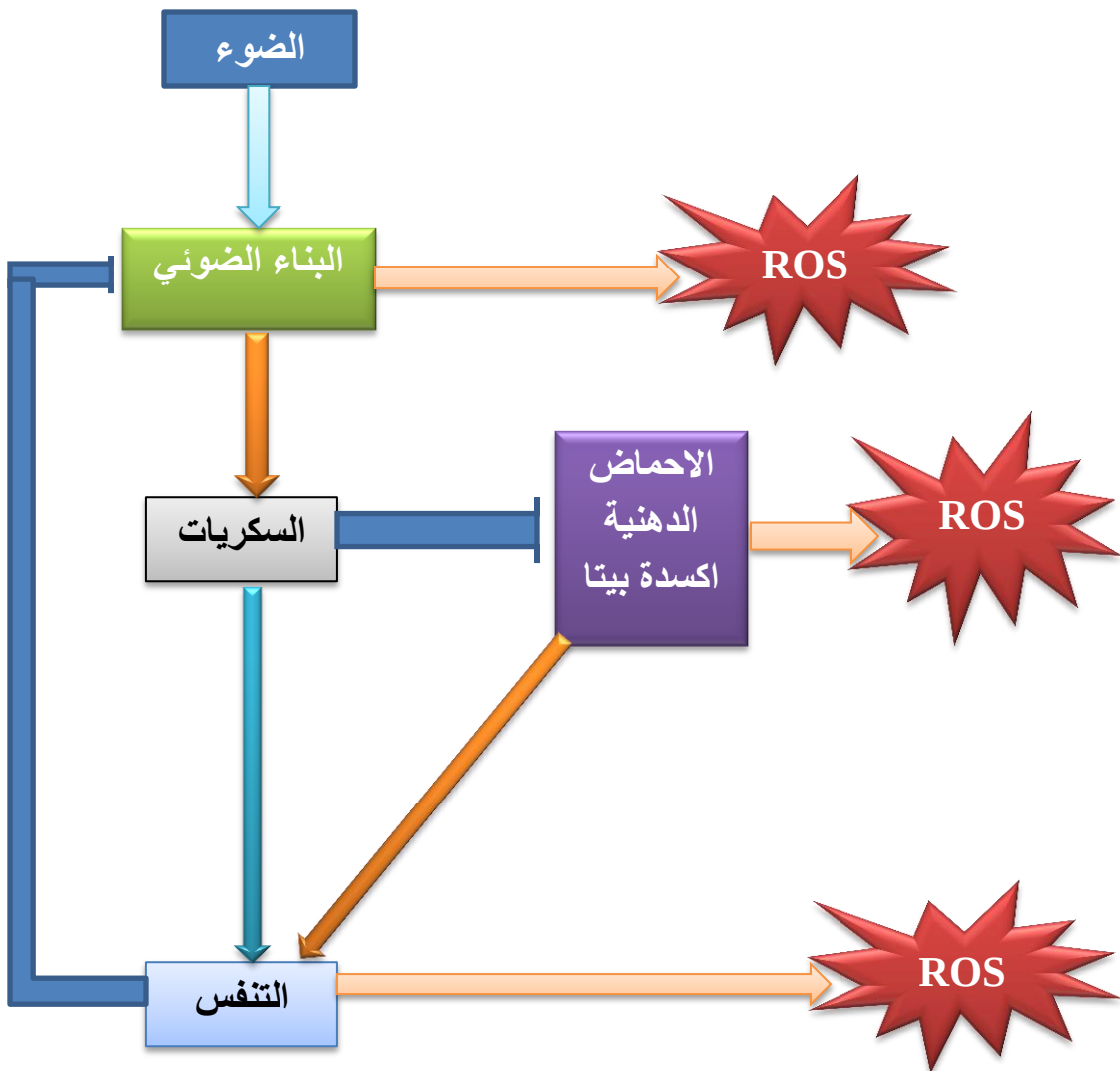
تكون اواصر هيدروجينية مع جزيئات البروتين المتبقية القطبية ،
إن الاواصر الهيدروجينية بين مجموعة الفوسفات للـ
Phospholipids ومجموعة الهيدروكسيل للـ Trehalose
يمكن الاستفادة منها لتقدير التردد في infrared spectrum
خلال الـ Dehydration . استخدم الباحثون Eu^{+3} الذي يكون
أواصر أيونية لفوسفات الـ Phospholipids ومن خلال هذه
يظهر السكروز بين مواقع الفوسفات والاعشية الجافة ، الباحثون
أشاروا بان اضافة Eu^{+3} سوف يقلل من امتصاص الـ
Liposomes بواسطة السكروز خلال ظروف التجميد الجاف
Freeze-drying condition ، ويلاحظ بأن الربط الحساس
للسكروز و Eu^{+3} يكون مع موقع الفوسفات للدهون الفسفورية .
السكريات الذائبة تنتج تحت ظروف الاجهاد ويمكن ان تعمل
كجزيئات اشارة ضمن مفهوم منظمات النمو النباتية ، السكر يكون
شبكة معقدة في النبات كما إن محتوى السكر الذائب يزداد تحت
ظروف اجهاد الجفاف مقارنة مع محتوى النشا ، ولكن تحت
الظروف القاسية التي يعاني منها النبات فإن محتوى السكر أيضاً
يتناقص ، هذا التذبذب في محتوى السكر يؤدي الى التغيير في
التعبير الجيني ونماذج الـ Proteomic خصوصاً في أيض البناء
الضوئي ، وتحت المحتوى العالي من السكر فإن الجينات التي
ترتبط في عملية البناء الضوئي يقل نشاطها وتصبح ضعيفة ،
بينما تلك التي صعب حلّها وتحليلها والمعقدة في انشطة الـ Sink
تحتّ وتحفز الجين المتداعي للكربوهيدرات والسكريات العديدة
والدهون والبروتينات . اشارت العديد من الدراسات الى ان دور
السكر يرتبط مع مختلف



شكل - 52- يوضح جهد مضادات الاكسدة للحفاظ على توازن الاكسدة والاختزال في الخلية للتغلب على عوامل الاجهاد . عن : Maury وجماعته، (2020) .

الانزيمات خلال ظروف الاجهاد المائي ، وخلال ظروف الجفاف تبدأ النباتات بزيادة طارئة في المراحل المبكرة مقارنة مع النباتات النامية بشكل طبيعي خصوصا في الذرة ، ولكن الحبوب لا تمتلئ بشكل كامل وتكون غير خصبة وهذا ربما يعزى الى عامل تقيد انزيم الانفرتيز Invertase عند ظهور النواة Emerging kernel للذرة تحت ظروف الاجهاد .

تعتبر عملية البناء الضوئي مصدر مهم لانتاج الـ ROS والعملية ترتبط بتراكم السكريات الذائبة اضافة الى ان زيادة تراكم الكلوكوز ربما يزيد من تراكيز الـ H_2O_2 في الساييتوسول من خلال تنشيط انزيم NADPH oxidase المرتبط بالاغشية . عملية التنفس ايضا لها دور في انتاج الـ ROS من خلال سلسلة انتقال الاليكترونات ETC ، ولقد تبين ان السكريات الذائبة والـ Sugar Polyols تعتبر ككانسات للـ ROS وبالتالي سوف تقلل من سمية جذر الهيدروكسيل $OH^\bullet$ خلال تفاعل فنتون Fenton Reaction والذي يشمل الـ H_2O_2 و Fe^{+2} وبالتالي حصول اقل اجهاد تأكسدي ذو تاثيرات سمية على الاغشية والمركبات الحيوية الاخرى . السكريات الذائبة ممكن ان تدعم اكسدة الـ PPO والتي يمكن ان تزيل سمية الـ ROS أيضاً ، والمفتاح الرئيسي بالعملية في هذا المسار هو Glucose -6-phosphate (G-6-P.) الذي يسيطر تقريبا على حالة التوازن بين الاكسدة والاختزال في البلاستيدات . السكريات لها دور ايضا في اعادة الـ NADP والذي ينفع كعامل مساعد في انزيمات الاكسدة والاختزال مثل Glutathione Reductase (GR) والـ MDHAR ، علاوة على ذلك فالسكريات ممكن ان تحفز على بناء الاسكوربات AsA لان جزيئة الكلوكوز تعتبر المركب البادئ للاسكوربات والآخر يعتبر مضاد اكسدة غير انزيمي مهم لازالة الـ ROS ، كما ان لها دور مهم في تنظيم الاجهاد المرتبط بالتعبير الجيني من خلال



شكل - 53- يوضح السكريات وعلاقتها مع عمليات إنتاج الـ ROS

مسارات بعبث الاشارة والمحافظة على التوازن في عمليات الاكسدة والاختزال وللسكريات دور في Glutathion-S-Transferase (G-S-T) والـ SOD .

ان جذر الهيدروكسيل $\text{OH}\cdot$ هو جذر عالي النشاط ويعمل على الاصرة (HO-C-H) للسكريات وينتج ماء بعد الارتباط بالـ $\text{H}\cdot$ ، إن نشاط كنس الـ ROS للسكريات ممكن ان يرتبط مع عدد مجاميع الـ OH - وهذا يفسر فعالية السكروز كواحد من السكريات الثنائية والذي يحتوي على ثمانية مجاميع OH - ويكون فعالا بشكل اكثر من غيره مقارنة مع السكريات الاخرى الاحادية مثل الكلوكوز والفركتوز الحاوي كل منهما على خمسة مجاميع من OH ، ان سكريات الـ **Polyhydroxy Sugars** مثل الـ **Fructans** تمتلك درجة اعلى من البلمرة **Polymerization** للعمل بشكل افضل على كنس الـ ROS ، المركبات مثل **Galactinol** و **RFOs** و **Sugar polyols** قد ثبت انها تساهم في كنس الجذور الحرة وهي تبحث عن جذور الهيدروكسيل بدرجة اكثر فعالية مقارنة مع ايونات السوبر اوكسايد **Super oxide** **anions** ، ممكن ان تساهم دورة السكريات الكحولية في التغلب على الاجهاد التاكسدي ، في التراكيز القليلة من المانيتول **Mannitol** والـ **Sorbitol** تثبط **Salicylate** **hydroxylation** بواسطة او من خلال جذر الـ OH ومن ثم فانها تحمي البروتينات والانزيمات من عدم التنشيط والفاعلية **Inactivation** ، وتحت ظروف المختبر لوحظ ان قدرة الـ **Galactinol** والـ **Raffinose** مشابهة تقريبا لعمل مضادات الاكسدة مثل **Glu** والـ **AsA** .

الخلاصة

يمكن القول بأن العديد من السكريات يمكن ان تعمل كمضادات أكسدة ، مثل الكربوهيدرات الذائبة مثل (Trehalose و Sucrose و Raffinose وغيرها) ، ويمكن للسكريات ان تحل محل الماء أيضاً عند اجهاد الجفاف وتحافظ على سلامة الاغشية الخلوية وتمكنها من الارتباط بالماء وتمنع تكتل Fusion الاغشية من خلال المحافظة على مسافة بين جزيئات الدهون الفسفورية Phospholipids ، السكريات الاحادية مثل الكلوكوز والفركتوز والثنائية مثل السكروز ممكن ان تعمل كمركبات اشارة Signaling وتعرف كجزيئات منظمة وتسيطر على التعبير الجيني Gene Expression و ترتبط بأبيض النبات والعديد من العمليات الحيوية كالنمو والتطور ومقاومة الاجهاد . واخيرا فإن الكربوهيدرات الذائبة والمتواجدة في الفجوة الغذائية مثل Fructans ممكن ان تشترك في عمل مضادات الاكسدة في الفجوة وترتبط بشكل اساسي مع عمل مضادات الاكسدة في الساييتوسول وكل ذلك يزيد من مقاومة النبات للاجهاد .

3 - 11 علاقة الميلاتونين بمضادات الاكسدة

3 - 11 - 1 مقدمة

ان الميلاتونين Melatonin يمكن ان يحسن من نمو النبات ويطور الاستجابة لمختلف الاجهادات الحيوية وغير الحيوية مثل الجفاف والتطرف في درجات الحرارة والملوحة العالية والتلوث بالمعادن الثقيلة HMs والامطار الحامضية والاجهادات المشتركة من خلال تنظيم وتنشيط الية عمل منظومة مضادات الاكسدة الانزيمية وغير الانزيمية . ان تحسين منظومة عمل مضادات الاكسدة يساهم في منع LP وتحقيق افضل سلامة للاغشية الخلوية عندما يحصل الاجهاد ، وعلى الرغم من ذلك فهذه الاستجابات تختلف وبدرجة كبيرة من محصول لآخر وتعتمد على كثافة ونوع الاجهاد .

والميلاتونين هو جزيئة حيوية موجودة في الغدة الصنوبرية للفقرات وهي المسؤولة عن انتاجها ولها دور في تلون جلد الضفادع وأيضاً لها دور في الايقاع اليومي Circadian rhythm والتركيز الاعلى لها يكون ليلاً مما يشير الى انها جزيئة إشارة نشطة ليلاً .

اما في النباتات فقد ثبت وجود مادة الميلاتونين في 20 عائلة من ذوات الفلقة الواحدة وذوات الفلقتين ، ويتواجد الميلاتونين في أجزاء مختلفة من النبات مثل الجذور والسيقان والاوراق والثمار والازهار و البذور ولمختلف النباتات مثل البصل والرز والطماطم والموز والتفاح والخيار وغيرها . الميلاتونين يرتبط بانبات البذور ونضج الثمار ونتاج المادة الحية والبناء الضوئي و سلامة الاغشية الخلوية وشبكة تفاعلات الاكسدة والاختزال وتطور الجذور والتنظيم الازموزي وشيخوخة الورقة والاستجابة

للاجهادات غير الحيوية مثل الجفاف والملوحة العالية واجهاد الحرارة والاجهاد التأكسدي والتلوث بالمعادن الثقيلة . أشارت العديد من الدراسات الى ان الميلاتونين ينظم التعبير الجيني لحماية النبات ضد الاجهادات البيئية ، وعليه فالميلاتونين يفترض ان يكون جزيئة حيوية محفزة Bio-stimulant للمحافظة على انتاج المحاصيل بدون اية تاثيرات سلبية على النبات من خلال الظروف المناخية . أوضحت العديد من الدراسات بان هناك مسارات مختلفة تؤدي الى تكوين الميلاتونين وكنس الـ ROS عندما يواجه النبات الاجهادات غير الحيوية واعتماداً على ذلك ممكن ان نستنتج بأن هناك علاقة قوية بين الـ ROS والميلاتونين ضمن منظومة مضادات الاكسدة .

3 - 11 - 2 - البناء الحيوي للميلاتونين في النبات

ان المركب البادئ للميلاتونين هو التربتوفان Tryptophan الذي يأتي من خلال مسار حامض الشكيمييك Shikimic acid ، والتربتوفان هو المركب البادئ للـ IAA أيضاً . التربتوفان يتحول الى ميلاتونين عن طريق اربعة تفاعلات انزيمية مختلفة :

1 - يتحول التربتوفان الى Tryptamine بواسطة انزيم Tryptophan Decarboxylase (TDC) .

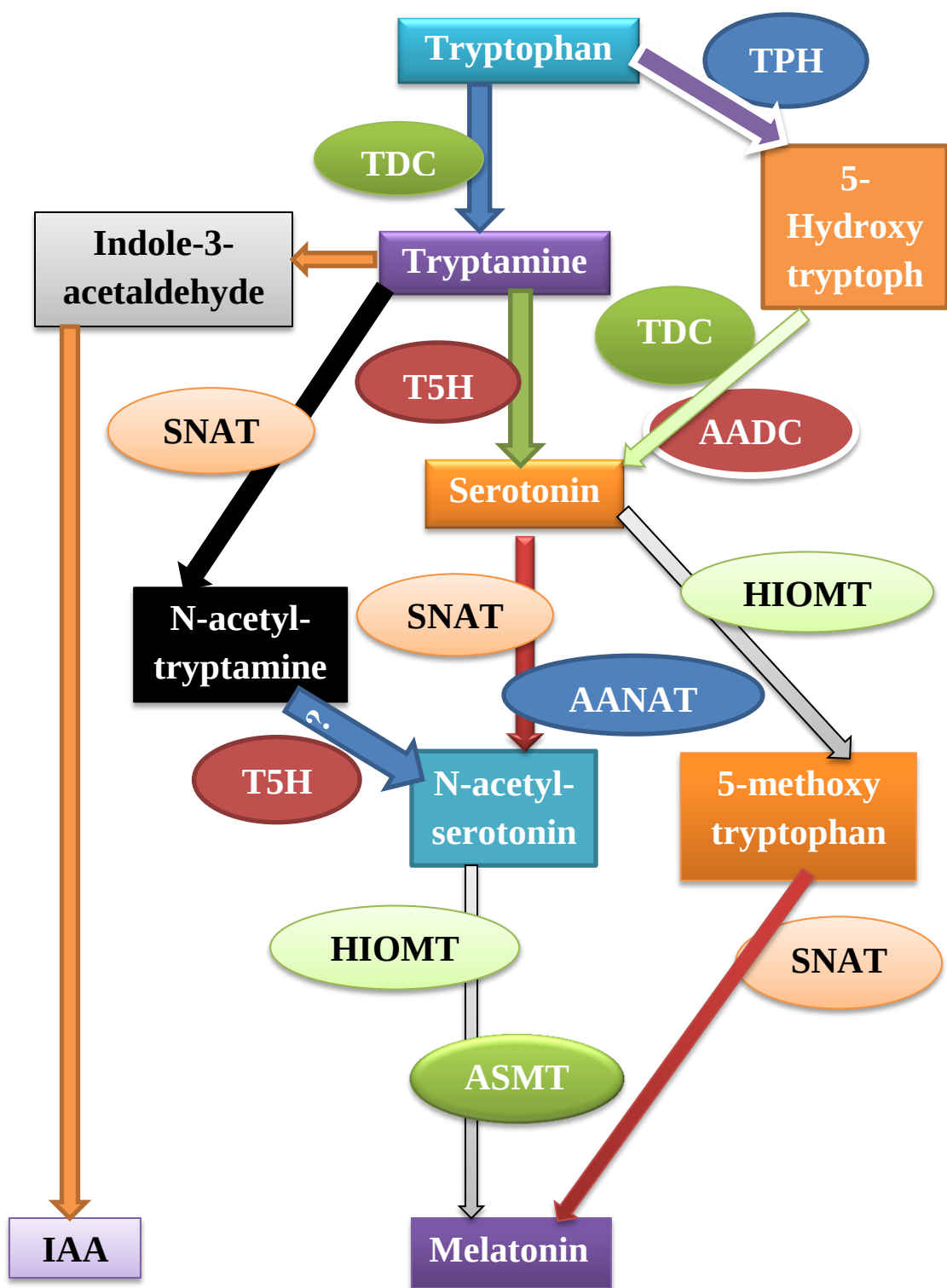
2 - يحفز انزيم Tryptamine 5-hydroxylase (T5H) تحويل الـ Tryptamine الى Serotonin هذين الخطوتين تعتبران مهمتين جداً للبناء الحيوي للـ Serotonin في النباتات ، ومع ذلك هناك مسار اخر موجود في بعض النباتات والذي فيه يتحول التربتوفان بواسطة انزيم 5-Tryptophan hydroxylase (TPH) الى 5-hydroxytryptophan والذي بعدها يحفز بواسطة Aromatic-L-amino-acid

التحول هذا يشابه مسار البناء الحيوي للـ Melatonin الذي لوحظ في الحيوانات .
Serotonin الى decarboxylase (TDC/AADC) ، مسار

3 - في الخطوة الثالثة فان الـ Arylalkylamine N- acetyltransferase (AANAT) او N- acetyltransferase (SNAT) يحول الـ Serotonin الى الـ acetyl-serotonin . ان الـ SNAT ممكن أن يحول الـ Tryptamine الى N-acetyl-tryptamine لكن T5H لا يمكن ان يحول الـ N-acetyl-tryptamine الى الـ N-acetyl-serotonin .

4 - في الخطوة الاخيرة فأن الـ N-acetyl-serotonin يحفز بواسطة N-acetyl-serotonin methyltransferase (ASMT) او Hydroxyindole-O-methyltransferase (HIOMT) الى ميلاتونين .

والمخطط التالي يوضح :



شكل - 54 - يوضح البناء الحيوي للميلاتونين .

إن أيض الميلاتونين ممكن ان يحدث بمسارات مختلفة وعلى الأقل ستة انزيمات معروفة تشترك في التفاعلات ، ان تراكم الميلاتونين وهو يتركز في العديد من المواقع الخلوية يعتمد ذلك على نظام التفاعلات الانزيمية التي تشترك في البناء الحيوي للميلاتونين ، مثلا تراكم الـ Serotonin يحدث في الشبكة الاندوبلازمية ER عندما يتحول التربتوفان الى Serotonin بواسطة T5H ، بينما في حالة انزيم TDC فإن تراكم الـ Serotonin يكون في الساييتوبلازم ، وبشكل مشابه فإن الـ Serotonin أما يتحول الى N-acetyl- serotonin أو الى 5-methoxytryptamine بواسطة SNAT أو ASMT على التوالي . في حالة SNAT N-acetyl-serotonin فالتراكم يحدث في البلاستيدات الخضراء ، بينما في حالة الـ ASMT فان التراكم يحصل في الساييتوبلازم . ان البناء الحيوي للميلاتونين يحدث في البلاستيدات الخضراء عندما يكون انزيم الخطوة الاخيرة SNAT ، بينما يشترك ASMT/Caffeic acid O-methyltransferase(COMT) في التفاعل الاخير في الساييتوبلازم .

3 - 11 - 3 - علاقة الميلاتونين بمضادات الاكسدة

أ - علاقة الميلاتونين بمضادات الاكسدة الانزيمية .

1 - علاقته بـ SOD

يرجع الـ SOD الى مجموعة الانزيمات التي ترتبط بالمعادن Metalloenzyme ، والـ SOD يحفز تحويل الـ (O_2^-) الى O_2 و H_2O_2 . ان الـ SOD يتواجد في العضيات الخلوية التي تنتج الـ ROS واعتمادا على تفاعله مع ايونات المعادن فإن الـ SOD يصنف الى ثلاث نظائر انزيمية كما ذكرت سابقا عند مناقشة موضوع الـ SOD .

ان نشاط الـ SOD يكون هو الاعلى في النباتات التي تتعرض الى مختلف ظروف الاجهادات مثل الجفاف والملوحة العالية والحرارة وسمية المعادن ، ولقد اثبتت العديد من الدراسات بان الميلتونين يزيد من نشاط انزيمات الـ SOD تحت مختلف الظروف البيئية القاسية مثل سمية المعادن الثقيلة واجهاد الفناديوم والملوحة العالية واجهاد الحرارة والجفاف . بينت نتائج العديد من الالبحاث بان التعبير الجيني للـ SOD له علاقة مباشرة مع مستويات الميلتونين الداخلية ، فقد أشار الباحث Shi وجماعته ، (2015) الى ان استخدام ثلاث تراكيز من الميلتونين (4 و 20 و 100) مايكرومول لدراسة تأثيره على نشاط الـ SOD تحت اجهاد الملوحة والجفاف والبرودة ، بينت النتائج بأن الميلتونين له تأثيرات معنوية على نشاط الـ SOD وقلل من تراكم الـ ROS التي تسبب الاجهاد التأكسدي في نبات عشب برمودا Bermudagrass وهو عشب متسلق . الباحث Gao وجماعته ، (2019) ، أوضح بأن استخدام الميلتونين بتركيز 50 و 100 مايكرومول على نبات الطماطم سبب في حصول زيادة معنوية في نشاط الـ SOD في النباتات المعاملة بالميلتونين لنبات البلوط Oak الذي نقت بذوره بالميلتونين قبل الزراعة مقارنة مع معاملة الشاهد حيث النشاط الاقل للـ SOD ، اضافة لذلك ، العديد من الباحثين أكدوا على إن زيادة نشاط الـ SOD خلال اجهاد الملوحة ساهم في تشجيع منظمات النمو ، وبنفس السياق فأن نشاط الـ SOD كان الاعلى خلال اجهاد البرودة والفيضان واجهاد المعادن الثقيلة واجهاد الجفاف . ان نشاط الـ SOD يعتمد على عدة عوامل منها : نوع النبات ، و جزء النبات المعامل بالميلتونين ، و التركيز المستعمل ، و فترة التعرض .

2 - علاقته بالـ CATs

الكاتاليزات CATs تتواجد بدرجة رئيسية في الـ Peroxisomes وهي انزيمات كنس اساسية و بشكل مباشر H_2O_2 dismutate و تعتبر ضرورية واساسية لإزالة سمية الـ ROS خلال الاجهادات وهذا يرجع الى حقيقة ان الانتشار او التكاثر للبروكسيسومات خلال الاجهاد ربما يساعد في كنس الـ H_2O_2 الذي ينتشر من الساييتوسول. ان زيادة نشاط الكاتاليز يفترض بانه صفة تكيفية او صفة تأقلم وهي من المحتمل تساعد النبات على التغلب على الضرر الحاصل في انسجة ابيض الخلية الحيوي من خلال خفض المستويات السامة من H_2O_2 .

أختلفت نتائج البحوث حول استعمال الميلا تونين (بين زيادة ونقصان او بدون أي تأثير على نشاط الـ CAT) تحت مختلف ظروف الاجهادات غير الحيوية ، الباحث Chen وجماعته ، (2018) ، اشار الى ان استعمال الميلا تونين بتركيز (20 و 100 مايكرومول حسن وبشكل معنوي من نشاط الـ CAT في الذرة الصفراء تحت اجهاد الملوحة . وبنفس الاتجاه بين الباحثان Das و Roychoudhury ، (2014) ، ان استعمال الميلا تونين بتركيز 300 ملي مول رفع من مستوى الـ OAT في نبات الثيل تحت اجهاد الملوحة ، وافترض الباحثان بان الاستعمال الخارجي للميلا تونين خفف من الاضرار التي تحصل للخلية بسبب زيادة انتاج الـ ROS خلال اجهاد الملوحة عن طريق زيادة نشاط الـ CAT . وبين الباحث Zheng وجماعته ، (2017) ، بأن الميلا تونين يزيد البناء الحيوي للـ CAT وبشكل معنوي والذي يعيقه اجهاد الفيضان خصوصا عند استعمال الرش بتركيز 200 مايكرو مول والتي أثرت على نشاط الـ CAT في الاوراق للمستويات مقارنة مع بادرات السلجم غير المعاملة . وبنفس

الاتجاه لوحظ ان المستويات الاعلى للـ CAT كانت تحت اجهاد الجفاف والامطار الحامضية واجهاد البرودة والفناديوم ، بحوث أخرى اشارت الى ان المعاملة بالميلاتونين تزيد من نشاط الـ CAT عند الاجهادات المشتركة ايضاً مثل اجهاد الملوحة والحرارة ، واجهاد الملوحة والجفاف واجهاد البرودة ، واجهاد الرصاص والامطار الحامضية . بين الباحث Turk وجماعته ، (2014) ، ان تعرض بادرات الحنطة لاجهاد البرودة ساهم في حصول اعلى مستويات نشاط للـ SOD و GPX و APX ، بينما نشاط الـ CAT ظل دون أي تغيير .

3 – علاقته بالـ Glutathion Peroxidase (GPX)

ان الـ GPX هو هيم يحوي مركب بروتيني ويتواجد بكثرة في الحيوانات والنباتات والاحياء المجهرية ، العديد من نظائر الـ GPX تتواجد في انسجة النبات مثل الفجوات وجدار الخلية والساييتوسول ويعرف الـ GPX بأنه انزيم اجهاد ويعتبر كمانع فعال للـ ROS وجذور الـ Peroxy تحت ظروف الاجهاد . ان الـ GPXs هي عائلة للعديد من النظائر التي تحث وتحفز Catalyze اختزال H_2O_2 و الـ H_2O_2 الموجود بالساييتوسول ، بجانب قدرة الـ GPXs على كنس الـ H_2O_2 فهي ممكن ان تزيل سمية ما ينتج من الـ LP والتي تحصل بسبب نشاط الـ ROS .

ان الـ GPXs تصنف الى ثلاث انواع وهي :

1- Glutathione transferase GPX activity (GST-GPX)

2 – Selenium –dependent

3 – and Non –selenium dependent phospholipid hydroperoxidase (PHGPX)

إن الـ GPX يستأصل أو يجتث البيروكسايـد Peroxide كمادة أساسية لتفاعل فنتون ، وهو يتفاعل أيضاً لكي يرتبط مع Tripeptide glutathione (GSH) الذي يتواجد بكميات كبيرة في الخلايا ، المادة الأساسية لتحفيز التفاعل للـ GPX هي H_2O_2 أو البيروكسايـد العضوي Organic Peroxide (ROOH) ، إضافة لذلك فإن الـ GPX يفكك أو يحلل البيروكسيدات مع الماء أو الكحول خلال اكسدة الـ GSH . إن الـ GPX يتنافس مع الـ CAT على الـ H_2O_2 كمادة تفاعل ويعتبر المصدر الرئيسي للحماية ضد المستويات المنخفضة من الاجهاد التأكسدي ، تحت الظروف القاسية فإن إعادة تنظيم المكونات لمنظومة مضادات الاكسدة تحدث في كلا من مستويات الاستنساخ وبعد الاستنساخ ، من ضمن مختلف مضادات الاكسدة الانزيمية فإن الـ GPX والـ CAT يعتبران كإنسين للـ ROS في النبات .

في السنوات العشرة الاخيرة ازدادت الادلة التي تثبت بأن الـ GPX في النبات يلعب دوراً مهماً في تنظيم استجابة النبات لمختلف الاجهادات مثل الملوحة والجفاف والحرارة والبرودة والاجهاد التأكسدي ، وفي معظم الحالات ، مع مضادات الاكسدة الانزيمية المستوى الوظيفي للـ GPX يزداد في الخلية بشكل متين وثابت .

الباحث Chen ، وجماعته ، (2018) ، أوضح بأن استعمال الميلاثونين بتركيز (20 و 100) مايكرومول تحت اجهاد الملوحة زاد وبشكل معنوي من نشاط الـ GPX في الذرة الصفراء . ومع ذلك هذه الدراسة افترضت بانه تحت الظروف الاعتيادية فان استعمال الميلاثونين بتركيز (20 و 100) مايكرومول لم تسبب

زيادة في مستويات الـ GPX الوظيفي تحت المستوى الخلوي . الباحث Turk وجماعته ، (2014) ، أثبت بأن استعمال الميلاتونين بتركيز واحد ملي مول سبب زيادة في نشاط الـ GPX في نباتات الحنطة التي تعرضت لاجهاد البرودة . درس الباحث Huang وجماعته ، (2019 b) ، تأثير الميلاتونين الخارجي على نشاط الـ GPX الخلوي ، و لاحظوا انه تحت اجهاد الجفاف فان نشاط الـ GPX كان الاقل في الجذور ولكنه كان الاعلى في الـ Shoot ، بينما استعمال الميلاتونين زاد من نشاط الـ GPX في الجذور وانخفض في الـ Shoot على بادرات الذرة ، اضافة لذلك فقد لاحظ الباحث Martinez وجماعته ، (2018) ، الى ان أكبر زيادة في نشاط الـ GPX كانت في الطماطم التي عوملت بالميلاتونين بتركيز (100) مايكرومول تحت الاجهاد المشترك (الملوحة 75 ملي مول NaCl + الحرارة 35 م) . ويمكن القول بأن المعاملة بالميلاتونين ممكن ان تحسن من مستوى ونشاط الـ GPX في خلايا النبات تحت مختلف الاجهادات .

4 – علاقته بالانزيمات المشتركة في دورة Ascorbate- Glutathione Cycle (AsA – GSH Cycle) .

ان التغيرات في نسبة او معدل AsA الى DHA و GSH الى Glutathione disulfide (GSSG) تستعمل لمعرفة الاجهاد التاكسدي في خلايا النبات ومدى الاستجابة . ان دورة Ascorbate-Glutathione Cycle تسمى أيضاً بمسار Halliwell-Asada Pathway وهذه تلعب دوراً مهماً في توليد الـ AsA و الـ GSH ، وفي ازالة سمية H_2O_2 من الخلية ، ان دورة الـ AsA-GSH تشمل أكسدة واختزال تدريجية للـ GSH و AsA الذي يُحفز بواسطة انزيم DHAR

و APX و MDHAR و GR وتحدث في اربعة مواقع خلوية وهي :

1 – Chloroplast

2 – Peroxisomes

3 – Cytosol

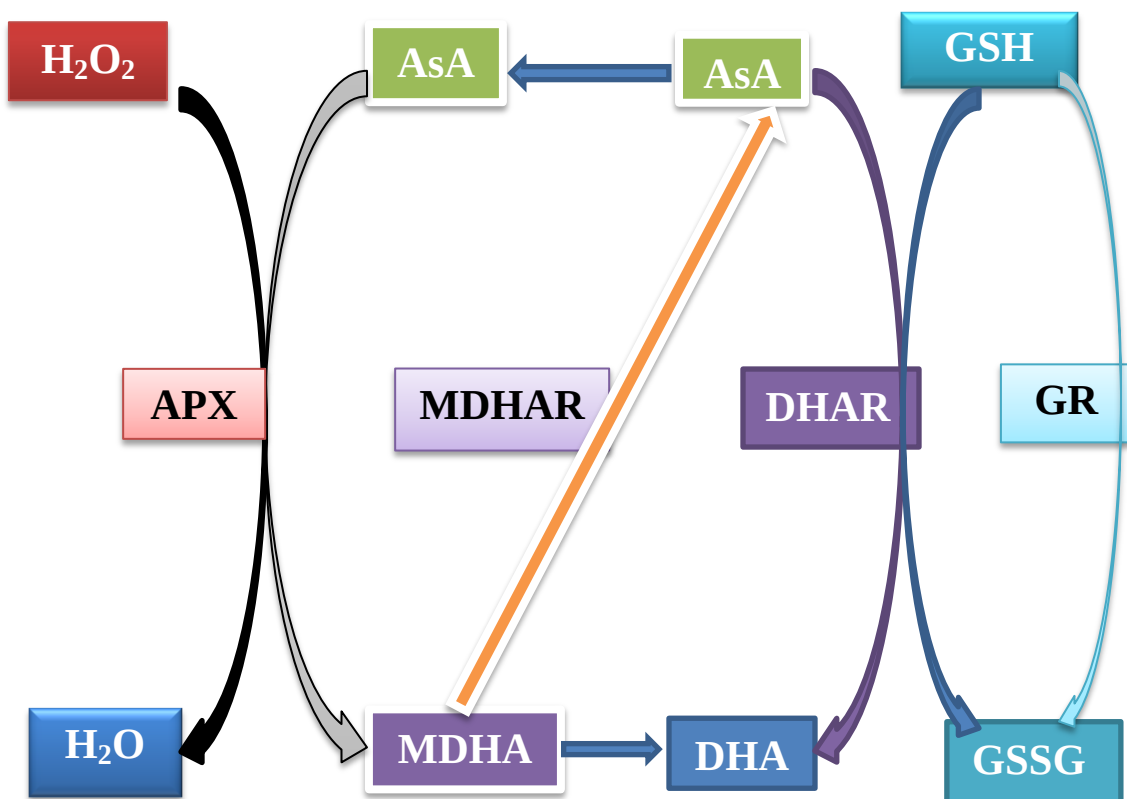
4 – Mitichondria

الدورة تمتلك مفتاح مهم من اجل التغلب على الاجهاد التاكسدي الذي يستحث بواسطة الاجهادات البيئية . الانزيمات الاربعة التي تتواجد في هذه الدورة لها أهمية قصوى في مقاومة النبات ضد الاجهاد التأكسدي من خلال المحافظة على مستويات عالية من نسبة الـ :

1 – AsA / (AsA + DHA)

2 – GSH / (GSH + GSSG)

ان تأثير الميلاتونين الخارجي Exogenous M. على أنشطة الانزيمات الاربعة موضحة في المخطط التالي :



شكل - 55- يوضح تأثير الميلاطونين على دورة Ascorbate- Glutathione Cycle .

5 – علاقته بالـ Ascorbate Peroxidase (APX)

إن الـ APX هو أنزيم أساسي يشترك في دورة الـ AsA-GSH Cycle ويلعب دوراً حيوياً في السيطرة على مستويات الـ ROS الداخلية هناك جزيئتان من الـ APX تستعمل لاختزال الـ H_2O_2 إلى ماء مع استمرارية إنتاج الـ MDHA ، إن الـ APX هو واحد من مجموعة البيروكسيدات الهيمية Class 1 Super family heme peroxidase ، وهو يُنظم بواسطة اشارات الأكسدة والاختزال و H_2O_2 ، واعتماداً على تسلسل الأحماض

الامينية هناك خمسة نظائر كيميائية للـ APX موجودة في العضيات الخلوية . ان نظائر الـ APX في الساييتوسول والبلاستيدات الخضراء هي متخصصة كواهبات اليكترون للـ AsA ، وبشكل غير مشابه فإن ميل الـ APX في الساييتوسول والذي يكون أقل حساسية لاستنزاف الـ AsA مقارنة مع انزيمات البلاستيدات الخضراء مثل انزيمات الستروما والثايلوكايد المرتبطة معها . عند تعرض النبات الى الاجهاد مثل اجهاد البرودة او الملوحة والحرارة والاضرار الفسلجية والاصابات المرضية والجفاف فإن مستويات الـ APX تبدأ بالزيادة ، ومع ذلك فالبناء الحيوي للانزيم يتفاوت بين العضيات المختلفة ، ويعتمد أيضاً على مرحلة نمو النبات وظروف الاجهاد . ان نشاط الانزيم يتحسن بالتوازي مع نشاط بقية مضادات الاكسدة والتي تعمل بشكل مترابط مع الـ APX ، ان استعمال الميلاتونين على المحاصيل تحت مختلف الاجهادات (سواء كانت المفردة او المشتركة) قد درست ، فقد بين الباحث Li وجماعته ، (2017 a) ، ان نشاط الـ APX يزداد في نبات الرقي تحت اجهاد الـ NaCl عندما تكون البادرات قد عوملت بتركيز 150 مايكرومول فقط ، وليس 50 مايكرومول . وبنفس الاتجاه سجل الباحث Jiang وجماعته ، (2016) و Wang وجماعته ، (2016) و Siddiqui وجماعته ، (2019) على نباتات الذرة الصفراء و الخيار والطماطم على التوالي . اضافة لذلك أشار الباحث Martinez وجماعته ، (2018) الى ان تأثير الميلاتونين الخارجي على نشاط الـ APX تحت الاجهاد المشترك (الملوحة 75 ملي مول NaCl + الحرارة 35 م) على نبات الطماطم وجد ما يتشابه مع الاجهاد غير الحيوي المفرد ، ان استعمال الميلاتونين بتركيز (100) مايكرومول تحت الاجهاد المشترك زاد من انتاج الـ APX . معظم الدراسات أثبتت بأن الميلاتونين ينظم او يعدل او يضبط انتاج الـ APX ، تحت

الاجهادات غير الحيوية المفردة او المشتركة على حد سواء ، تحت الظروف الطبيعية والمتطرفة فان الـ H_2O_2 ينتج في الساييتوسول والعضيات الاخرى وللحفاظ على مستويات اعتيادية من H_2O_2 فإن التعبير Expression (القدرة النسبية لاحدى الجينات لتعديل المتعضي) لنظائر الـ APX المختلفة تحدث في الخلية ، وأجمعت العديد من البحوث على أن الميلاطونين يساهم في زيادة قدرة الجينات على انتاج واستنساخ الـ APX .

6 – علاقته بالـ MDHAR and DHAR

إن الـ MDHAR مسؤول عن اعادة تنظيم الـ AsA في الخلايا من الـ MDHA ذو العمر الزمني القصير وباستعمال NADPH كعامل مختزل ، ويعاد تتركز الانزيم في الماييتوكوندريا و Peroxisomes مع الـ APX حيث يكسب الانزيم الـ Peroxides وذلك يؤدي الى أكسدة الـ AsA . ان العديد من نظائر الانزيم تتمركز في الماييتوكوندريا والبلاستيدات الخضراء والساييتوسول والـ Peroxisomes والـ Glyoxisomes . إن الـ DHAR يختزل الـ DHA الى الـ AsA باستعمال الـ Glutathione كواهب أو مانح للاليكترون ، وهذا يعني إن الـ DHAR يلعب دوراً مهماً في اعادة تنظيم مجمع او حوض الـ AsA pool ، وهذا مهم أيضاً في تنظيم حجم او مجمع الـ AsA في الـ Symplast والـ Apoplast للمحافظة على حالة الاكسدة والاختزال و الانزيم سائد في البذور والجذور وانسجة المجموع الخضري الخضراء والشاحبة .

إن نشاط الـ DHAR هو تنظيمي تحت ظروف الاجهاد كما يحصل في نبات الطماطم المزروعة في بيئة مالحة وتحت اجهاد من الكثافة الضوئية المختلفة وانخفاض في درجات الحرارة واجهاد الـ UV-C في نبات الـ *Arabidopsis* . العديد من

الباحثين أشاروا الى ان الاستعمال الخارجي للميلاتونين يؤثر على عملية البناء الحيوي للـ MDAR تحت مختلف الظروف ، فمثلا تحت اجهاد الملوحة (300 ملي مول من NaCl استعمال الميلاتونين بتركيز (50 و 150 و 500 مايكرومول) أدى الى أعلى نشاط للـ MDHAR والـ DHAR في النباتات . الباحث Martinez وجماعته ، (2018) ، أكد على ان أعلى انتاج للـ MDHAR والـ DHAR كان تحت الاجهاد المشترك من الملوحة والحرارة ، وبنفس الاتجاه تحت الحرارة العالية فقد لوحظ أعلى نشاط للـ MDHAR والـ DHAR في أوراق نبات الخيار . واثبتت الدراسات الحديثة أيضاً بأن استعمال الميلاتونين يزيد من أنشطة الـ MDHAR و الـ DHAR على مستويات البروتين والـ mRNA .

7 – علاقته بالـ (GR) Glutathion Reductase

إن الـ GR هو انزيم بروتيني مع مجموعة الفلافين Flavin ويؤدي نشاطاً في عمليات الأكسدة والاختزال ، وهذا الانزيم يستعمل الـ NADPH كعامل مختزل لازالة الـ GSSG وانتاج الـ GSH ، ان اختزال الـ GSH يوظف أو يستعمل لاعادة انتاج الـ AsA ومن ثم يتحول الى الحالة المؤكسدة منه GSSG . ان الـ GR يحفز على تكوين الـ GSSG للمحافظة على نسبة الـ GSH/GSSG لفائدة الخلية ، وهو يتواجد بشكل رئيسي في البلاستيدات الخضراء ، وقد وجدت كميات قليلة منه في المايكوبلازما والساييتوسول ، الانزيم له وزن جزيئي قليل ويعمل كعامل مختزل لمنع أكسدة الثايول ويتفاعل مع الـ ROS مثل O_2^- و $OH^\bullet$ وهناك العديد من الأدلة تشير الى ان نشاط الـ GR يختلف باختلاف تراكيز الميلاتونين المستخدم تحت مختلف ظروف الاجهاد . ان كلاً من الـ GR والميلاتونين لهما دوراً مهماً

وحاسماً في تحديد مقاومة اجهاد النبات . الباحث Liu وجماعته ، (2015 b) ، اشار الى ان أعلى بناء حيوي للـ GR في نبات الطماطم المعاملة بالميلاتونين كانت تحت اجهاد الجفاف وهذه المعاملة ساهمت في زيادة معدل او نسبة $NADP^+ / NADPH$ ratio وهو يرفع من كمية الـ $NADP^+$ ويساعد ايضاً للابقاء على معدل عالي من نسبة $GSH / GSSH$ والذي يرتبط مع انتقال الاليكترونات في عملية البناء الضوئي حالياً ، وقد لوحظت نفس النتائج مع بادرات الذرة الصفراء تحت اجهاد الجفاف . بين الباحث Turk وجماعته ، (2014) ، بأن نشاط الـ GR يزداد في الحنطة بسبب اجهاد البرودة والذي ايضا يزداد في البادرات المعاملة بالميلاتونين وبشكل متواصل فان اعلى نشاط للـ GR سجل تحت اجهاد الحرارة بواسطة Chen وجماعته ، (2018) ، على الذرة الصفراء وقد اوضحت النتائج بان المعاملة بالميلاتونين تزيد من نشاط الـ GR والذي يساهم في دورة الـ $AsA - GSH$ Cycle ويساعد لاحقا النبات للابقاء على معدل عالي من نسبة AsA / GSH ، اضافة الى ما أكده الباحث Martinez وجماعته ، (2018) ، من ان هناك علاقة بين الميلاتونين ونشاط الـ GR تحت الاجهادات المشتركة (الملوحة والحرارة) حيث لاحظ حصول أعلى نشاط للـ GR في بادرات الطماطم المعاملة بالميلاتونين ، علاوة على ذلك فان أقصى نشاط للـ GR لوحظ في مستويات الـ mRNA بواسطة الباحث Cao وجماعته ، (2018) و Martinez وجماعته ، (2018) ، واعتماداً على نتائج هذه البحوث يمكن القول أن استعمال الميلاتونين الخارجي يزيد من نشاط الـ GR مع مستويات البروتين و mRNA في مختلف المحاصيل تحت ظروف متطرفة من الاجهاد .

ب - علاقة الميلاتونين بمضادات الاكسدة غير الانزيمية .

النبات يوظف منظومة دفاع انزيمية وغير انزيمية لازالة سمية الـ ROS ، وتضم مضادات الاكسدة غير الانزيمية مركبات عدة مثل المركبات الفينولية وفيتامين C والـ Carotenoids والـ Glutathione (GSH) والقلويدات Alkaloids والـ Tocopherol وبعض الاحماض الامينية مثل البرولين .

ان الاسكوربات AsA واحد من اهم مضادات الاكسدة غير الانزيمية ويتم تخليقه عبر اربعة مسارات اهمها مسار Smirnoff Wheeler pathway - ويستحث بواسطة انزيم L-galactano- γ -dehydrogenase في مايتوكوندريا النبات ، ومع ذلك فإن انتقال الـ AsA يحدث بين مكونات الخلية الاخرى وهو يستطيع ان يخنس الـ ROS وبشكل مباشر من الخلية ، والانزيم يتأكسد بخطوتين :

1 - الاولى - تكون البداية مع أكسدة MDHA والتي لا تختزل الـ AsA حالاً ولكن بدلاً من ذلك قد لا تكون الـ DHA و الـ AsA .

2 - الثانية - إن الـ AsA يتفاعل مع H_2O_2 و Superoxide anion و أيون الهيدروكسيل $OH^\bullet$ وربما يؤدي ذلك الى تكوين الـ α - tocopherol من جذور الـ tocopherol وقد تتحقق حماية الاغشية من ضرر التأكسد ، وهو يرتبط أيضاً مع انزيم De-epoxidase enzyme violaxanthin Thiol الاضرار التأكسدية . إن الـ GSH يذوب في الماء ويمتلك Tripeptide (γ -glutamyl - cysteinyl - glycine) ، وهو مضاد اكسدة غير انزيمي مع وزن جزيئي منخفض ويستطيع ان يخنس الـ H_2O_2 و $^1O_2$ و $OH^\bullet$ و $O_2^{\cdot-}$. إن مجاميع

الثايول في الانزيم لها وظيفة دفاعية ، والانزيم يتواجد في ستروما البلاستيدات الخضراء ويشترك بجزء من انتاج الـ α -tocopherol والاسكوربات AsA كما إن الـ GSH يلعب دوراً حيوياً في تنظيم الاسكوربات لانتاج الـ GSSG . ان تحوّل الـ GSSG الى GSH يحدث أما انزيمياً عن طريق GR أو من خلال طريق denova synthesis واخيراً يغذي حوض او مجمع الـ GSH في الخلية .

الكاروتينويدات Carotenoids هي مركبات فينولية تتواجد بكميات مختلفة في الخضروات والفواكه وهي تستطيع ان تمنع حصول الـ LP من خلال كنس الاوكسجين الاحادي O_2^1 في البلاستيدات الخضراء ، هذه المركبات تنتج في البلاستيدات الخضراء وتحتوي 40-carbon isoprenoids وتعتبر هي مركبات دهنية وتختلف ألوانها فمنها الصفراء والحمراء والبرتقالية والبنية وتجتمع مع الكلوروفيلات في البلاستيدات الخضراء وقد تتواجد في البلاستيدات الملونة .

وممكن تقسيمها الى مجموعتين :

1 – الكاروتينات Carotenes

والتي تشمل الهيدروجين والكاربون وهي هايدروكاربونات نقية وتوجد بعدة انواع ولا تحوي اوكسجين وينتهي مقطع التسمية بـ – ene مثل :

أ – β -carotene

ب – α -carotene

ج – Lycopene

2 – مجموعة الزانثوفيلات Xanthophylls

وهي تتكون من اربعين ذرة كاربون وحاملة للاوكسجين وينتهي تسميتها بالمقطع -in مثل :

أ – Lutein

ب – Cryptoxanthin

ج – Zeaxanthin

د – Violaxanthin

هـ - Nioxanthin

وفي ما يلي أهم الفروق بين الكاروتينات والزانثوفيلات :

ت	وجه الاختلاف	الزانثوفيلات	الكاروتينات
1-	التواجد في الطبيعة	اكثر شيوعاً	أقل شيوعاً
2-	نسبتها	2	1
3-	تواجد O_2	تحتوي على O_2 ولهذا تكون اكثر قطبية Hydrophilic وتتكون من C, H, O	لا تحتوي على O_2
4-	تسميتها	تنتهي بالمقطع -in	تنتهي بالمقطع -ene

أما الدور المحتمل للكاروتينويدات في النباتات فهو :

1 – وقاية الكلوروفيل من الاكسدة الضوئية – حيث لوحظ تخليق وتحطيم الكلوروفيل في طفرة بادرات الذرة الخالية من الكاروتينويدات

2 – امتصاص ونقل الطاقة الى كلوروفيل A ، فقد تبين أن الانسجة الغنية بالكاروتينويدات والخالية من الكلوروفيل لا تستطيع ان تقوم بعملية التركيب الضوئي .

ان مجموعة التوكوفيرول والتي تضم (α , β , γ and δ tocopherol) ، وهي تحتوي على تركيب حلقة Chromanol ring و ذيل Phytol وتمتلك العديد من مجاميع المثل في مواقع مختلفة من الحلقة ، ومركبات الـ Tocopherol تذوب بالدهون وتمتلك خواص مضادات الاكسدة وهي تتفاعل بسرعة اكثر مع الاحماض الدهنية غير المشبعة UFA مع جذور الـ Peroxyl وتعمل حالا على كسر سلسلة التفاعل في عملية الـ LP ، واعتماداً على سيولتها فإن الـ α – tocopherol يمكن ان يزيل وبسهولة الـ ROS ويساهم في حماية الاغشية .

بعض الاحماض الامينية مثل البرولين ايضا تعمل كمضادات اكسدة غير انزيمية ، ويعتبر البرولين مضاد أكسدة غير انزيمي قوي ويقاوم الضرر المتسبب عن زيادة الـ ROS ، فقد لوحظ ان تراكم البرولين في النبات يكون اعلى تحت الظروف القاسية ، وقد يعزى ذلك إما الى بناء حيوي عالي له أو قلة هدمه في الخلية . الباحث Chen وجماعته ، (2018) ، أشار الى أنه عند زراعة بادرات الذرة الصفراء في بيئة ذات ملوحة عالية وعوملت البادرات بالميلاتونين لاحظ الباحثون مستويات عالية من الـ AsA والـ GSH ، ومع ذلك فإن مستويات الـ DHA و الـ GSSG كانت قليلة مقارنة مع النباتات غير المعاملة . وبنفس الاتجاه بين الباحث Li وجماعته ، (2017 a) ، ان المعاملة بالميلاتونين تحسن من

مستويات الـ GSH و AsA بينما تكون مستويات GSSG و DHA هي الاقل تحت الاجهاد الملحي . إن النسبة بين AsA / DHA و GSH / GSSG تكون ايضا هي الاعلى في النباتات المعاملة بالميلاتونين مقارنة مع نباتات الشاهد بعد الاجهاد الملحي . لاحظ الباحث Huang وجماعته ، (2019 a) ، ان مستوى الـ AsA و الـ DHA يزداد في اوراق وجذور بادرات الذرة الصفراء عندما تروي مع الميلاتونين ، في حين رش الاوراق بالميلاتونين لم يحدث أي تغيرات معنوية لمستويات كل من AsA و DHA ما عدا عند 100 مايكرومول ميلاتونين حيث خفض هذه المستويات في الجذور ، كما بين ان ري الجذور بالميلاتونين ممكن ان يتحسن فيها مستوى الـ GSH واقل محتوى من الـ GSSG ، بينما رش الاوراق لم يكن له أي تأثير على الـ GSH و GSSG في الاوراق ، وعلى أية حال فإن المعاملة بالميلاتونين زادت من مستويات الـ AsA والـ GSH في النباتات التي تعرضت الى اجهاد الجفاف .

وبشكل عام يمكن القول ان المعاملة بالميلاتونين لها تاثير مهم وحيوي على فعاليات النبات المختلفة طالما هو يستطيع كنس الجذور الحرة ROS مثل H_2O_2 و $O_2^{\cdot -}$ و $OH^{\cdot}$ مباشرة ، ويلعب أيضا دوراً في تنظيم العوامل المرتبطة والمتعلقة بنشاط مضادات الاكسدة الانزيمية وغير الانزيمية ، وقد أثبتت عديد الابحاث ان الميلاتونين يزيد من مقاومة اجهاد المحاصيل من خلال تنظيم منظومة دفاع مضادات الاكسدة لكي يساهم في تقوية منظومة الدفاع الذاتي عند النبات من خلال خفض الـ LP والمحافظة على سلامة الاغشية الخلوية وتقليل نفاذيتها .

3 – 12 علاقة الهرمونات النباتية بمضادات الاكسدة

3 – 12 – 1 - المقدمة

هناك عوامل محددة تتحكم في نمو النبات وهي :

1 – عوامل داخلية Internal Factors

2 – عوامل خارجية (البيئة وغيرها) External Factors

العوامل الداخلية وتضم مجموعتان أساسيتان هما :

أ – العوامل التغذوية Nutritional Factors وهذه تشمل :

1 - المركبات التغذوية Nutritional Compounds

وهي المواد التي تزود النبات بالطاقة والكاربون الذي يحصل عليها النبات من العناصر الغذائية الأساسية الكبرى والصغرى وقد يحصل عليها النبات من التربة وغيرها .

2 – المركبات العضوية Organic Compounds

وهي المركبات العضوية التي يتم تصنيعها داخل جسم النبات .

وهذين العاملين يتم تنظيمهما والسيطرة عليهما من خلال مراسلات كيميائية او منظمات نمو طبيعية او اساسية موجودة في النبات وهذه تشمل :

أ – الفيتامينات Vitamines

وهي مركبات عضوية غير غذائية يحتاجها النبات بكميات قليلة وتستخدم كعوامل مساعدة co-factors لعمل الانزيمات ، والانزيمات مهمة للعمليات الحيوية والفسلجية اللازمة لنمو النبات والتطور وتأثير الفيتامينات غير مباشر وليس مباشر .

ب – الهرمونات النباتية (PHs) Plant Hormones

وهي مركبات عضوية غير غذائية تنتج بصورة طبيعية في النبات وبتراكيز قليلة جداً وتؤثر على الحالة الفسلجية للنبات وبشكل مباشر والتي تهم تطور ونمو النبات وهي بتراكيز اقل من الفيتامينات . وتؤثر الـ PHs على العديد من الفعاليات الفسلجية والحيوية للنبات مثل النمو وفتح وغلق الثغور والازهار وعقد الثمار والنضج والشيخوخة وغيرها ومن امثلة الهرمونات النباتية هي :-

1 – Auxins

2 – Gibberllins (Gas)

3 – Cytokinins (CKs)

4 – Ethylen

5 – Absciscic Acid (ABA)

6 – Brassinosteroids (BRs)

هناك مجاميع اخرى ممكن تصنيفها كالتالي :

1 – منظمات النمو النباتية Plant Growth Regulators (PGR

وهي مركبات تشبه الهرمونات النباتية الا انها يتم تصنيعها خارج جسم النبات .

2 – معوقات النمو النباتية Plant Retardant

وهي مركبات كيميائية ليست منشطة ولا محفزة بل تعيق النمو وهي جميعها مركبات صناعية ولا يوجد لها مركبات طبيعية داخل

جسم النبات واحيانا تسمى Anti-Gibberillins لها تاثير في تقصير اطوال النموات وخاصة السلاميات ومثالها السايكوسيل Cycocel و الـ Phosphon – D هذه المركبات تعيق الاستطالة من خلال تثبيط مسار البناء الحيوي لبناء الجبريللين مما ينتج عنه نبات متقزم واقل كثافة نمو مقارنة مع النباتات غير المعاملة بهذه المركبات .

3 – مجموعة المواد المقاومة للأمراض والحشرات

Plant Resistance and defence against herbivores

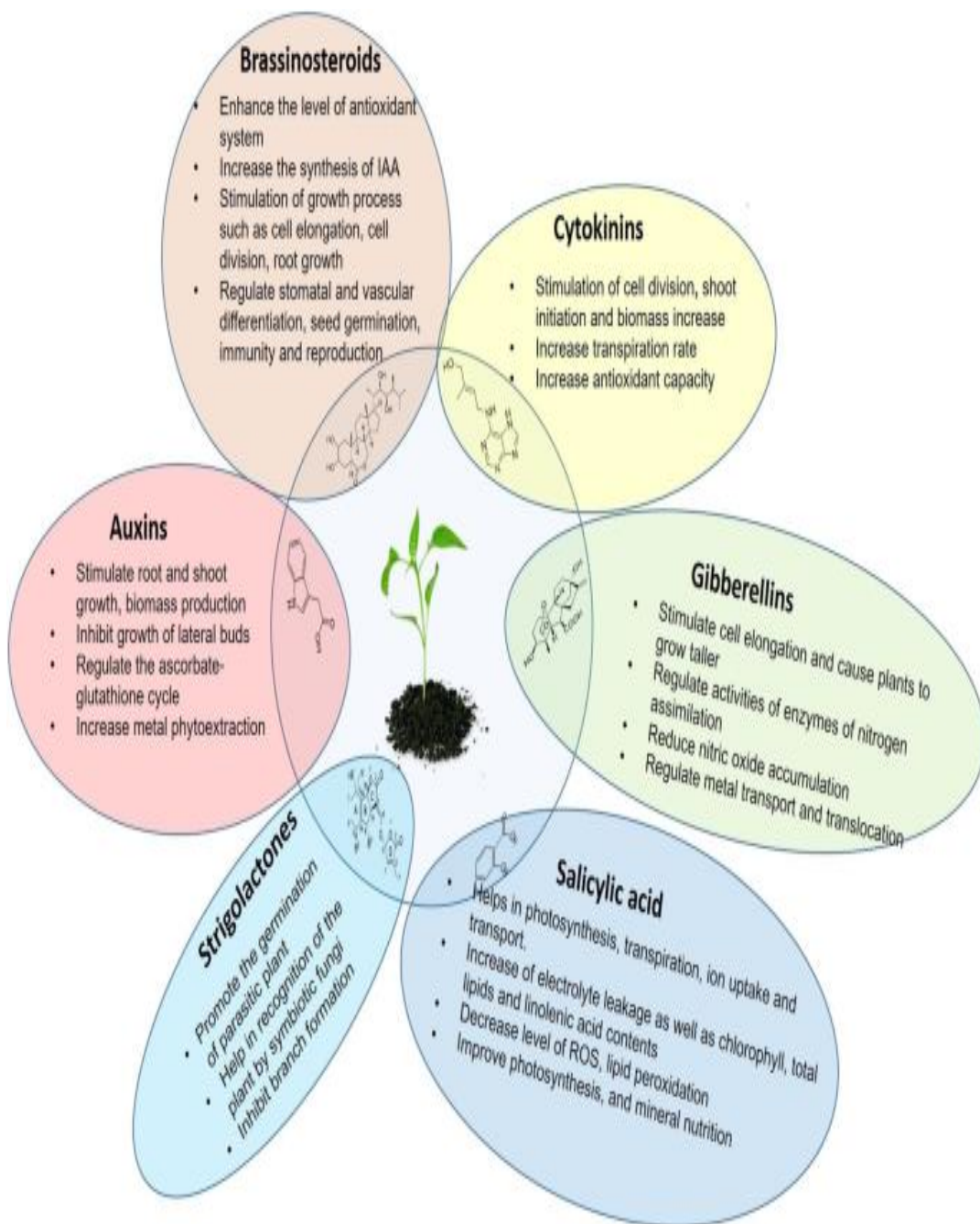
هذه المجموعة تلعب دوراً مهماً في مقاومة النبات للأمراض والدفاع ضد الاحياء المتطفلة على الاعشاب ومن اهم مركبات هذه المجموعة هي : -

1 – Poly Amines (PA)

2 – Jasmonates (Js)

3 – Salicylic Acid (SA)

4 – Cystamin (Polypeptide)



شكل - 56- يوضح الوظائف المهمة للهرمونات النباتية .

عن : Sytar وجماعته، (2019) .

3 - 12 - 2 - علاقة الاوكسينات بمضادات الاكسدة

إن دور الاوكسينات في تنظيم نمو النبات يرتبط وبقوة مع الـ ROS ، والاوكسينات لها علاقة مع ليونة الجدران الخلوية Loosening (تعني مطاطية وليونة الجدار الخلوي بحيث يسمح للجدار الخلوي التمدد بسبب زيادة المواد الذائبة فينتشر الماء داخل الخلايا ويتولد ضغط على الجدار) ، وتلعب دورا في استطالة الخلية . يتواجد في الجدران انزيم (AsO) Ascorbate Oxidase الذي يسبب زيادة الاكسدة في الـ Apoplast ويحاكي الى حد ما تأثير الاوكسين على نمو النبات ، والاوكسين ربما له علاقة بانتاج الـ ROS ويرتبط مع التغيرات في حالتي الاكسدة والاختزال الخلوية و قد يسلك كعامل اشارة Signaling في بعض العمليات الحيوية . التراكم غير المتساوي للـ ROS قد يكون له تأثير على عملية الانتحاء الارضي التي للاوكسين دور مهم فيها . ان زيادة حالة الاكسدة الخلوية ترتبط مع الـ Auxin maxima والتي من خلالها قد تتعرقل دورة الخلية في المركز الساكن Quiescent center (QC) والذي له اهمية في المحافظة على مرستيم الجذر ، ويعتقد بأن حالة الاكسدة والاختزال الخلوي Cellular redox هي تنظيم داخلي لدورة الخلية في النبات ، علاوة على ذلك فان النشاط القليل للـ GR في البلاستيدات لخلايا الجذور يؤدي الى تراكم الـ GSSG مسببا في فقد وحدة او تماسك الـ QC وسلامة مرستيم الجذر . ان التوازن في تراكم الـ O_2^- و H_2O_2 ربما يكون مسيطرا على تضاعف وانتشار وتمدد وتمايز مرستيم الجذر ومنطقة الاستطالة . عند تعرض النبات لاي اجهاد بيئي فإن الـ ROS ممكن ان تضعف اشارة الاوكسين Auxin signaling مما يؤدي الى تاثيرات في نمو واقلمة النبات ، تراكم الـ ROS هذا يغير ايضا من اشارة الاوكسين من خلال اكسدة وعدم تنشيط الاوكسين او تحطيمه ومن ثم

انخفاض التعبير الجيني المرتبط مع اشارة الاوكسين والانتقال القطبي للاوكسين ، ويمكن القول ان الاوكسين هو منظم ايجابي لزيادة مقاومة النبات للاجهاد ، كما ان الية الاوكسين في حماية الخلايا اثناء الاجهاد تبدو من خلال تنظيم زيادة في تكوين المركبات الاساسية في عملية البناء الضوئي والحفاظ على سلامة البلاستيدات الخضراء . الباحثة EL-Gaied وجماعتها ، (2013) درسوا تأثير الهورمونات النباتية وهي IAA و IBA و NAA على نشاط مضادات الاكسدة وهي APX و SOD و CAT ، في نبات الطماطم ، لاحظ الباحثون ان الـ IAA و IBA يقللان من التعبير الجيني للـ CAT و SOD بينما كان للـ NAA تأثير واضح في زيادة التعبير الجيني للـ SOD ، ولم يتأثر النشاط الانزيمي للـ CAT بدرجة كبيرة ، من جانب اخر فان نشاط الـ APX يزداد مع المعاملة بالـ NAA و الـ IBA وبشكل مثير للاهتمام لاحظ الباحثون بان نشاط الـ CAT وتراكم الـ RNA في نبات الطماطم ينسجم مع تأثير الـ IAA و الـ NAA و الـ IBA على نمو نبات الطماطم بعد 60 يوما من عمر النبات ، ويعتقد الباحثون ان الاوكسين يجاري دور الـ CAT في نبات الطماطم خلال مرحلة انبات البذور ، ان تأثير الاوكسين على بادرات الطماطم قد يسبب تحسين او عرقلة نشاط الـ CAT خلال المراحل المبكرة من انبات بذور الطماطم .

3- 12 - 3 علاقة الـ Brassinosteroids(BRs) بمضادات الاكسدة

للـ BRs وظائف مهمة في الخلية مثل انقسام الخلايا واستطالتها والتكوين و التمايز الشكلي Photomorphogenesis للانسجة الوعائية (ان التمايز الشكلي Photomorphogenesis تعني الميكانيكية التي يعمل بها الضوء في هذه العملية بطريقة تختلف عنها في عملية البناء الضوئي والتمايز يعني تخصص النسيج لاداء وظيفة معينة) ، وعملية البناء الضوئي ومقاومة الاجهاد . ان الـ BR ممكن ان تبدأ عملها في مسار الاشارة الايضي حيث يعمل ايون Ca^{+2} والـ ROS كمرسلات ثانوية في تنشيط الخلايا الحارسة ودور الكالسيوم في فتح وغلق الثغور و يعتقد بان للـ BR دور في عملية تدفق ايون الكالسيوم لكن الالية غير معروفة لأن . ان الـ Ca^{+2} ينظم عمل انزيم NADPH oxidase – dependent من خلال الارتباط مع النهاية النيتروجينية للبروتينات ، ويرتبط نشاط هذا الانزيم أيضا مع مستويات الـ BR على مستوى الخلية من خلال التأثير على التعبير الجيني وانتاج الـ ROS . ان الـ BR ينظم نشاط الانزيمات الحاوية على مجاميع الثايول في دورة كالفن ، والمستويات القليلة من BRs تقدر ان تكون Trigger لعملية انتقال وانتاج الـ ROS في خلايا البشرة المحيطة Epiderm يتبع ذلك تغيير في حالة الاكسدة والاختزال الخلوية وفتح الثغور ، وعلى العكس من ذلك فإن مستويات الـ BRs العالية قد تثير اطالة فترة تراكم الـ ROS وينتج عن ذلك استجابة للاجهاد مما يدفع بالنبات الى زيادة البناء الحيوي للـ ABA ويترتب على ذلك غلق الثغور . ان مركب الـ Brassinazole هو مثبط متخصص للبناء الحيوي للـ BRs وزيادته قد تقلل من فرص البناء الحيوي للـ BRs ، وهو يثبط أيضا تراكم الـ BRs ، ويعتقد بأن Signaling BRs تعتبر

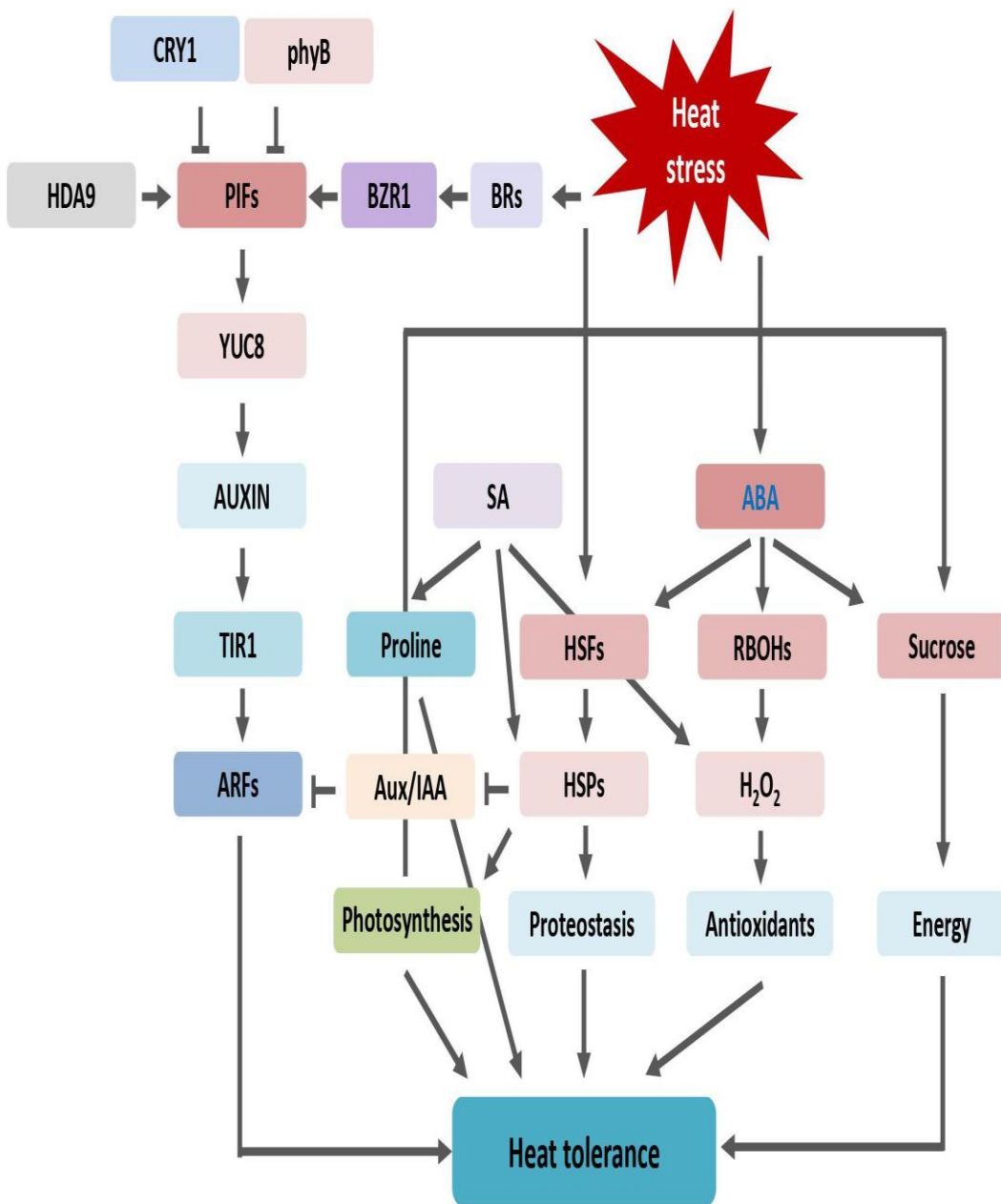
جزء اساسي من الاستجابة للاجهاد وتحسن من مقاومة النبات
لاجهاد الحرارة والاجهاد الذي يقع على الشبكة الاندوبلازمية ER
الذي يستحث بواسطة تثبيط Protein glycosylation .

3 - 12 - 4 - علاقة الجبريلينات GAs بمضادات الاكسدة

ان اشارة الـ GA تساهم في زيادة مقاومة النبات للاجهاد من
خلال السيطرة على حالة التوازن الخلوي لعمليات الاكسدة
والاختزال ، ان الزيادة في DELLA Proteins (= وهي منظم
سلبي لاشارة الـ GA والتي تعمل حالا في اتجاه مستقبلات الـ GA
(السائدة بسبب نقص الـ GAs تؤدي الى خفض مستويات الـ
ROS في الجذور ويحصل قصر في طول الجذور وانخفاض في
حساسية نمو الجذور للـ Diphenylene iodonium (DPI)
الذي يعمل كمثبط للـ NADP oxidase ، وعلى العكس من ذلك
فإن نقص الـ DELLA Proteins يزيد من تراكم الـ ROS في
الجذور وزيادة نموها . ان الـ ROS تشترك او ترتبط مع اشارة الـ
GA خلال انبات البذور . خلايا الاليرون في الحبوب تفرز انزيمات
التحلل المائي لغرض اعادة توزيع الغذاء المخزن في الاندوسبيرم
خلال الانبات من اجل دعم نمو الجنين الذي يعاني في حال تواجد
مستويات عالية من الـ ROS قد تفضي به الى الموت . ان الـ
GAs تستحث تنظيم انزيم الالفا اميليز α -amylase ،
الضروري لاستكمال التغيرات الكيميائية من اجل نمو الجنين ،
ويعتقد بأن الـ GAs تزيد من حساسية خلايا الاليرون للـ ROS .
ان انتاج الـ ROS ربما يزداد خلال الانبات في ذوات الفلقتين
كنتيجة لنشاط NADP oxidase ، كما ان للـ GAs دوراً في
اعادة تنظيم وتوزيع مواد انتاج الـ ROS خلال الانبات .

3 - 12 - 5 - علاقة حامض الالبسيسيك ABA بمضادات الاكسدة

إن الـ ABA هو هرمون اجهاد يلعب دوراً هاماً في تشجيع السكون وتثبيط انبات البذور وتطور الجذور اضافة الى دوره في تنظيم استجابة النبات للاجهادات غير الحيوية ، ان الـ NADPH oxidase ربما له علاقة مع انتاج الـ ROS في الخلايا الحارسة ويلعب دوراً مهماً في عملية غلق الثغور ، ان الـ ABA قد يستحث على انتاج الـ ROS ويمكن ان ينشط قنوات الكالسيوم Ca^{+2} ويستحث زيادة الكالسيوم في سايتوسول Cytosolic Ca^{+2} الخلايا الحارسة وبالتالي يعمل على غلق الثغور . ان انزيم مختزل النترات (NR) Nitrate Reductase يعمل على انتاج الـ NO . يعتقد بعض الباحثين بأن انزيم NADPH oxidase له دور في استحثاث الـ ABA وتراكم الـ ROS خاصة في البلاستيدات الخضراء و تنظيم الاليكترونات في عملية البناء الضوئي و / أو أيض الكربون وفي الاستجابة للاجهاد ، وعلى العكس من ذلك فان الـ ABA قد يقلل من تراكم الـ ROS في بادرات البذور المغمورة وفي خلايا الجنين خاصة ، وقد يؤدي الى تثبيط انبات البذور ، هذا يوضح بانه قد يترتب على ذلك زيادة انشطة مضادات الاكسدة الانزيمية ، ان الـ H_2O_2 يبدو انه يعمل على تنظيم عملية هدم الـ ABA من خلال عملية تشرب البذور في الـ *Arabidopsis* وقد يعرقل التعبير الجيني له وربما يعمل كمركب اشارة بالصد من ABA signaling خلال حدوث عملية التشرب لبذور النباتات وقد يتبع ذلك تثبيط لنمو الجذور الرئيسية الذي يرتبط مع تنشيط انزيم NADP oxidase وتراكم الـ ROS



شكل - 57- يوضح دور الـ ABA في زيادة مقاومة النبات ضد اجهاد الحرارة من خلال تحسين التعبير الجيني للـ HSP و RBOH وأيض السكريات . الخطوط تشير الى وجود علاقة ايجابية . عن : Li وجماعته ، (2021) .

المختصرات :

HSFs, heat shock transcription factors or heat shock factors; HSPs, heat shock proteins; RBOH, respiratory burst oxidase homologue

4 – الفصل الرابع

العوامل التي تساعد

على إنتاج الـ ROS

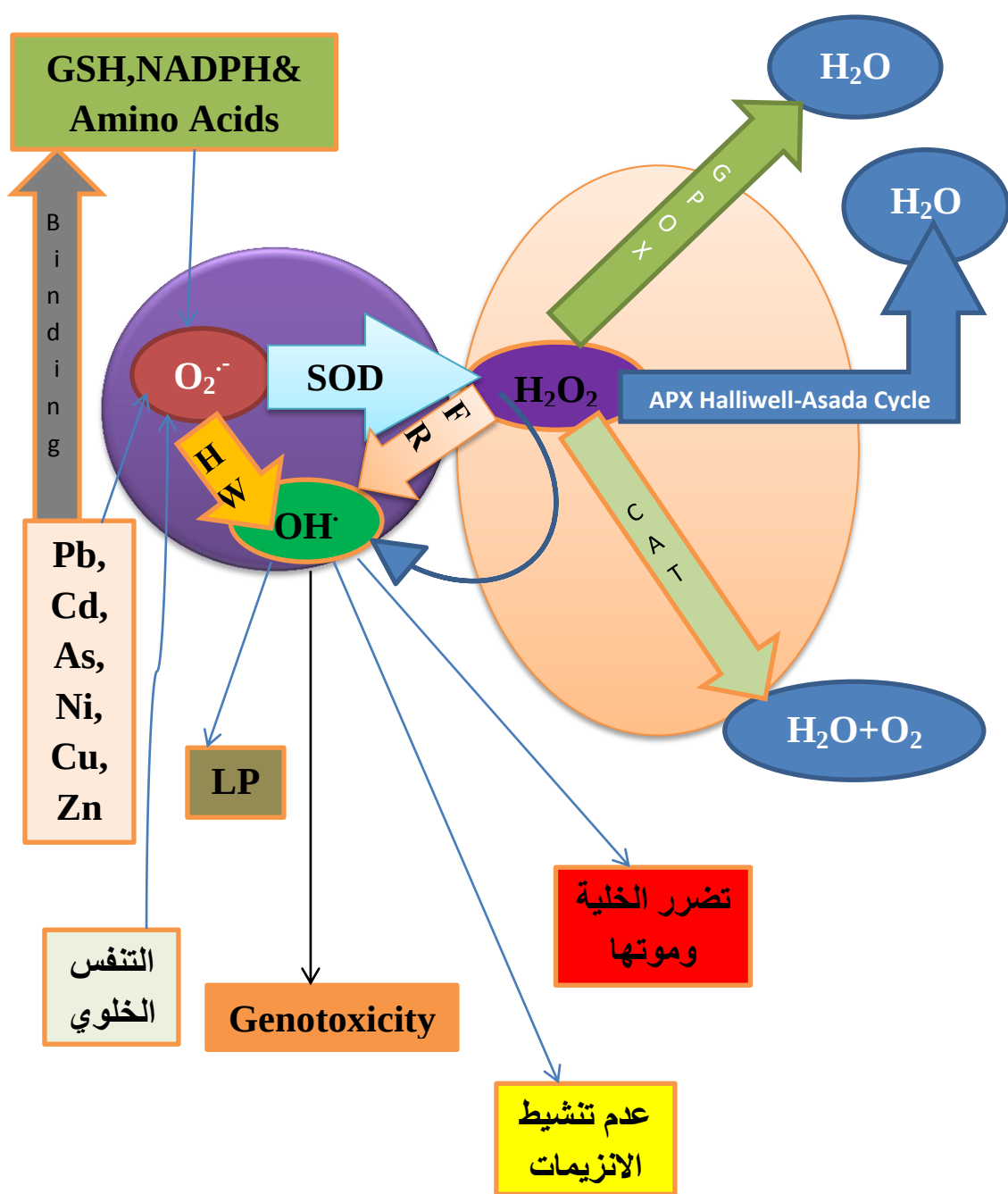
4 - 1 - اجهاد المعادن الثقيلة

4 - 1 - 1 - المقدمة

ان اجهاد العناصر الثقيلة (HMs) Heavy Metals يسبب في تغيير مكونات الدهون ، والاعشوية تصبح قاسية وصلبة Rigid وهذا يؤدي الى تغيرات في نشاط الانزيمات المرتبطة بالاعشوية . ان استخدام عنصري الرصاص والنيكل (نترات الرصاص وكبريتات النيكل) بتركيز (صفر ، 100 ، 200 ، 300) ملغم . كغم⁻¹ على نبات زهرة الشمس باستخدام اصص بلاستيكية ذات سعة 2 كغم من التربة الجافة ساهم في حصول انخفاض معنوي في محتوى الماء النسبي وعزي ذلك الى ان الاتساع الخلوي يكون محددا من خلال تأثيرات ايونات العناصر المعدنية في علاقات الماء بالخلية او في خواص الجدار الخلوي من حيث التمدد والاتساع اذ ان زيادة الجهد الازموزي يمكن ان تحد من امتصاص الماء عن طريق عرقلة الاتساع الخلوي وقلة النتج . ان نشاط الانزيمات المضادة للاكسدة مثل SOD و CAT و APX و GR و GST يزداد وبشكل معنوي عند كل مستويات اجهاد الكادميوم قياساً الى معاملة الشاهد . معاملة صنفين من البزاليا بالكادميوم سبب في حصول زيادة في مضادات الاكسدة لكلا الصنفين ولكن الزيادة كانت في الصنف AG-10 اكبر مقارنة مع الصنف AP-3 ، ضمن انظمة مضادات الاكسدة للحماية فإن الـ SOD هو المفتاح الذي ينشط عملية الازالة او التخلص من الـ ROS التي تسبب سمية الجذور مما يؤدي الى حماية اكبر لمكونات الخلية والعمليات الاساسية مثل سلسلة انتقال الاليكترونات . ان اعلى نشاط للـ SOD يحدث تحوير في المواد الاساسية لتفاعل Haber- Weiss والـ Super oxides والـ H₂O₂ مما يؤدي الى خفض في توليد جذور الهيدروكسيل (OH⁻) ، ان الـ SOD يولد الـ

H_2O_2 ويكنسه او يزيله اما بواسطة CAT او بواسطة APX و GR عن طريق دورة Ascorbate – glutathione بينما الـ AsA و الـ GSH هما مفتاح مكونات التحفيز Catalytic Components . ان اعلى نشاط للـ CAT و GR و GST يحدث ازالة كفوءة وفعالة لسمية الـ H_2O_2 للبقاء على سلامة وظيفة وتركيب الخلايا ، واخيراً يؤدي الى تحسين التكيف ضد الاجهاد . (يراجع المخطط – 58 -) بعض الباحثين لاحظوا زيادة تدريجية في أنشطة الانزيمات المضادة للاكسدة في الخردل مع زيادة تراكيز الكاديوم .

اما في ما يتعلق بالفينولات ، فإن اعلى بناء حيوي للفينولات ومشتقات الفينولات لوحظت بأنها تمنح مقاومة ضد الاجهاد في النباتات ، انواع النباتات التي تحتفظ بمحتوى اعلى من الفينولات تعرف بأنها تمتلك أعلى أنشطة في انزيم البيروكسيداز Peroxidase مما يؤدي الى افضل نمو ، ان الفينولات المتعددة تمتلك سعة وقدرة قوية لمنح ايونات الهيدروجين وتستطيع بناءً على ذلك ان تكون افضل جزيئات مضادة للاكسدة لكنس



مخطط - 58- يوضح تحفيز المعادن الثقيلة على الاجهاد التاكسدي.

شرح المخطط ..

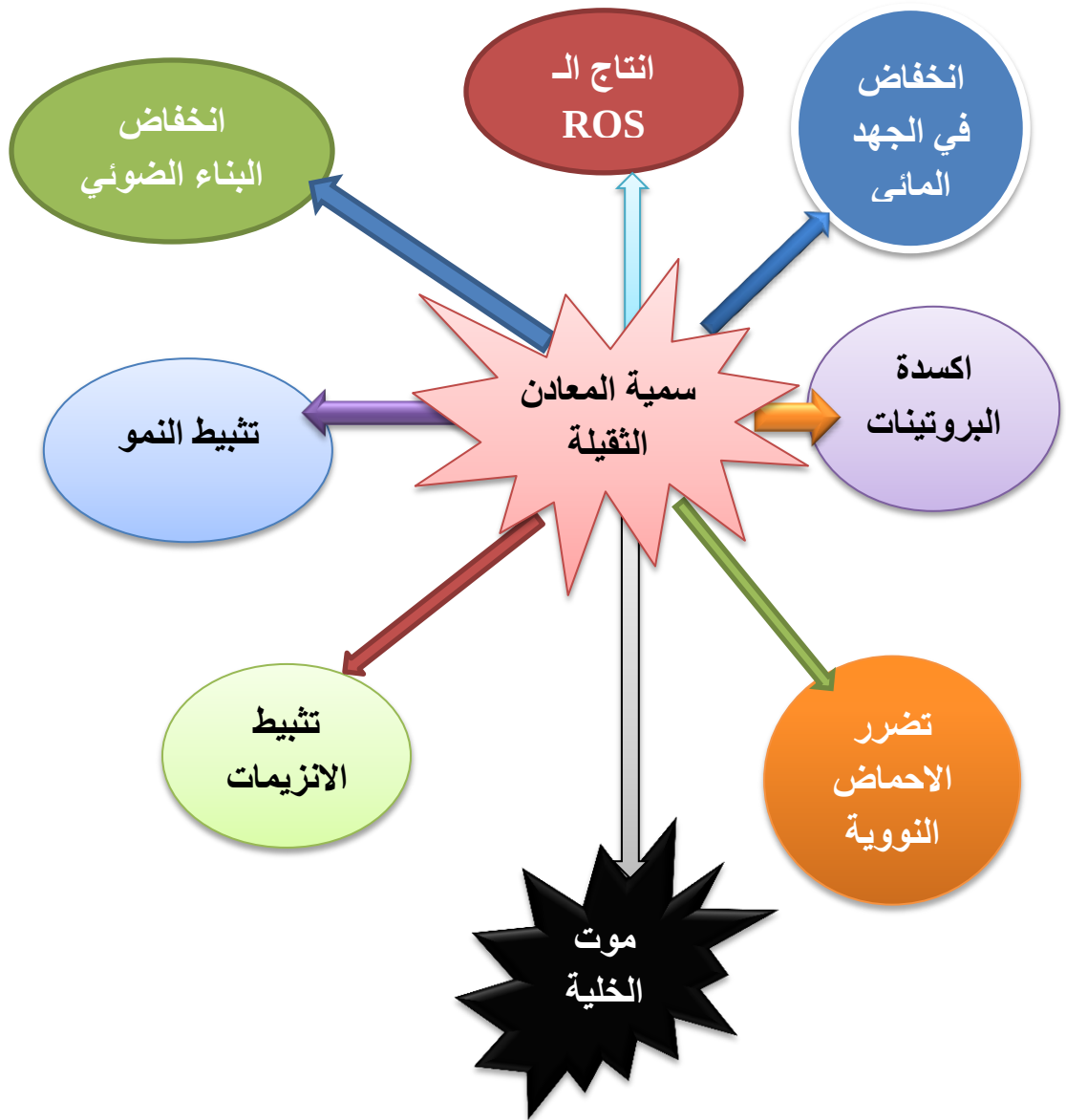
- ان جذر السوبر اوكسايد O_2^- ينتج من خلال التنفس الخلوي وهذا يتحول الى H_2O_2 بواسطة SOD . ان بيروكسيد الهيدروجين H_2O_2 المنتج يتحول الى ماء واوكسجين بواسطة العمل المشترك لكل من APX و GPOX ، و CAT و GR . مع وجود المعادن الثقيلة سوف يزداد انتاج السوبر اوكسايد وبيروكسيد الهيدروجين ، زيادة الـ ROS تتحول بدرجة غير كاملة الى الماء بواسطة مضادات الاكسدة ، وكنتيجة لذلك سوف تكون هناك سمية عالية لجذر الهيدروكسيل $OH^\cdot$ بواسطة تفاعل هابر- ويز Haber-Weiss ، رمز له في المخطط بـ (HW) او تفاعل فنتون Fenton reaction ، ورمز له بالمخطط (FR) ، وجذر الهيدروكسيل هذا هو اكثر الجذور الحرة سميةً ويعتقد بانه الباديء في تضرر الاغشية بعملية LP وعدم تنشيط الانزيمات و تسمم المادة الوراثية (الجينات) Genotoxicity وبالتالي قد يسبب موت الخلية . (انتهى شرح المخطط) .

واستئصال الـ ROS ، العديد من الدراسات اوضحت بأن زيادة تحفيز عدة جينات تحت ظروف الاجهاد (مثل الجفاف وسمية المعادن الثقيلة وفقد المغذيات والجروح) يسبب زيادة في مستوى الفينولات . ان اعلى كفاءة لعملية البناء الضوئي في العنب تعزى الى تحسين تراكم اصناف عديدة من مركبات الفينولات المتعددة والتي تؤدي الى الابقاء على الجهد المائي في اعلى حالاته .

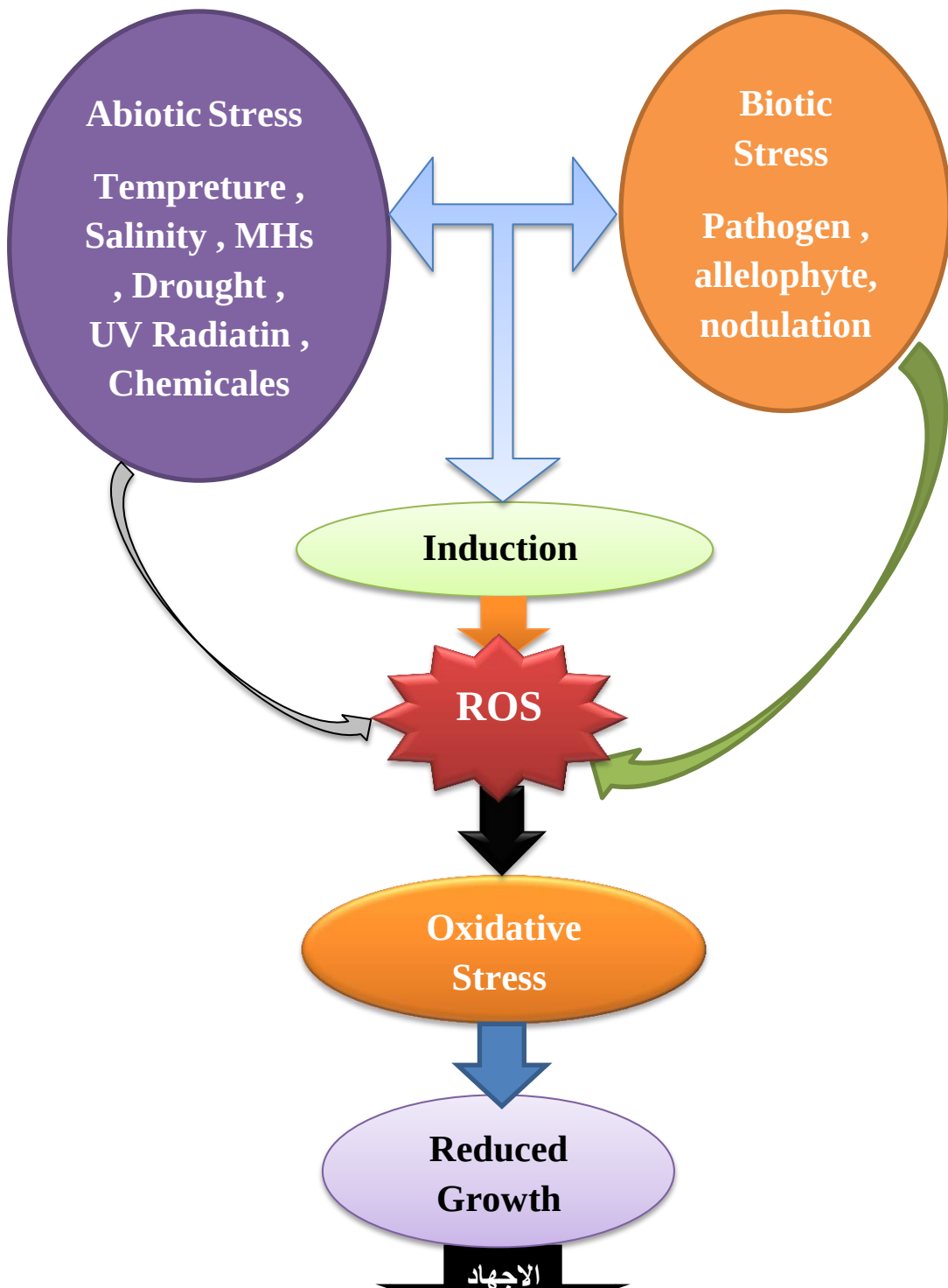
4 - 1 - 2 - تأثير المعادن الثقيلة في الـ ROS

يشكل الاوكسجين حوالي 21% من مكونات الهواء الجوي ، رغم ان الاوكسجين بحالته الطبيعية لا يشكل خطراً على النبات ، الا ان حدوث بعض العمليات الايضية في وجوده يؤدي الى تكوين العديد

من الجذور الحرة شديدة النشاط الكيميائي اذا قورنت بجزيء الاوكسجين ذاته وتسمى Reactive Oxygen Species (ROS) ، مثل Superoxide O_2^- و فوق اوكسيد الهيدروجين H_2O_2 وجذر الهيدروكسيل OH^- و الاوكسجين المثار $^1\text{O}_2$ Single Oxygen ، تنتج الثلاثة جذور الاولى من تفاعلات النقل الاليكتروني اذا تمت في وجود الاوكسجين ، بينما ينتج الاوكسجين المثار نتيجة امتصاص الطاقة الضوئية بواسطة جزيئات متخصصة مثل الكلوروفيل ونقلها الى جزئ الاوكسجين مما يغير توزيع اليكتروناته بحيث يزداد نشاطها الكيميائي مما يجعل الاوكسجين المثار عاملاً مؤكسداً قوياً . النباتات الخضراء مصممة لكي تعيش في وفرة من الماء أو على الاقل في وجود حد أدنى منه يسمح بنمو النبات بشكل طبيعي ، رغم ذلك توجد لدى النباتات آلية للتكيف للاجهاد المائي على الاقل خلال فترات وجيزة من دورة حياتها . تتباين كفاءة هذه الآليات من مجموعة نباتية لآخرى فالنباتات الصحراوية و الملحية تمثل قمة التكيف للاجهاد المائي ثم تتبعها النباتات الوسطية التي يمكن ان تتحمل درجات طفيفة من الاجهاد ولفترات محدودة غير ان ذلك يأتي على حساب نمو النبات وانتاجيته ، ثم لا ينتهي الامر بالنباتات المائية (نباتات الماء العذب) التي يندر ان يتحمل أحدها الملوحة أو الجفاف ولو بدرجة طفيفة ، من الاعراض الجانبية للاجهاد زيادة تكوين الجذور الحرة مما يعرض النبات للاجهاد التاكسدي ، يمكن ان تعمل الجذور الحرة وظيفة مزدوجة اثناء الاجهاد ، فهي من الممكن ان تعمل كإشارة ثانوية للاجهاد اذا تكونت بتركيز قليلة في الخلايا فتحفز جينات مقاومة الاجهاد ، ولكن اذا فقد النبات السيطرة على تراكيز هذه الجذور الحرة بحيث تتراكم داخل الخلية لتصل الى تراكيز عالية ، فإنها تعرض النبات حينئذ للاجهاد التاكسدي الذي يؤدي الى اضرار بالغة في الخلايا وربما موتها . تتكون الجذور الحرة في النباتات

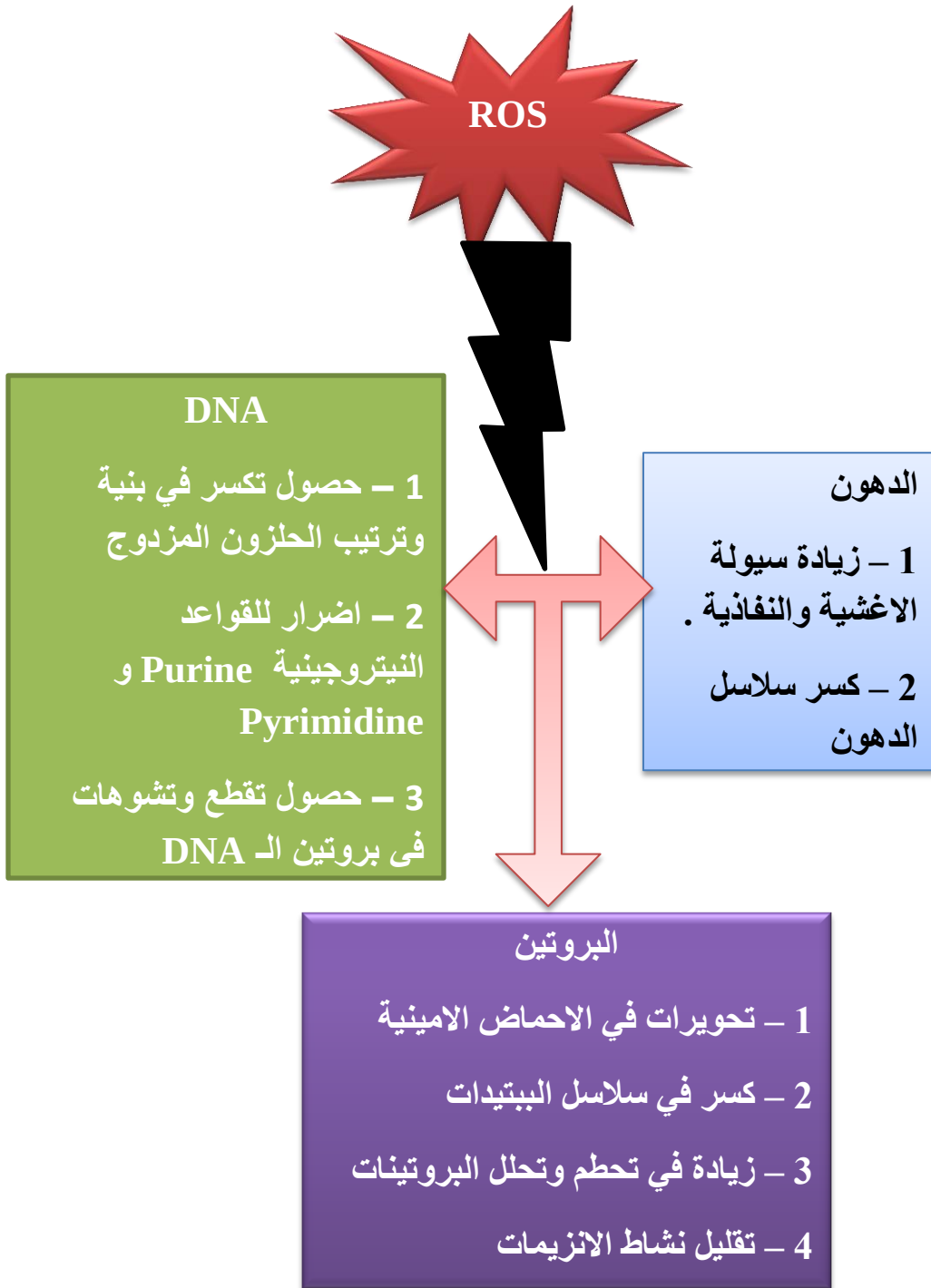


شكل - 59 - يبين تأثير المعادن الثقيلة على مجمل الفعاليات الحيوية للنبات



شكل- 60- يوضح الاجهادات بالـ ROS .
الحيوية واللاحوية وعلاقتها

الخضراء حتى ولو كانت نامية في وفرة من الماء وفي ظروف بيئية طبيعية ، غير ان تراكيز تلك الجذور تختلف فالأوكسجين المثار **Singlet Oxygen** وجذر الهيدروكسيل **OH** تتكون بتراكيز قليلة جدا ، بينما تنتج النباتات كلا من فوق أوكسيد الهيدروجين H_2O_2 والسوبر أوكسيد **Super Oxide** بمعدلات عالية في الظروف الطبيعية . والبلاستيدات من أكثر عضيات الخلية إنتاجا للجذور الحرة الفعالة ، أثناء عملية البناء الضوئي تقتنص الطاقة الضوئية ثم تنتقل الى النظامين الضوئيين الأول والثاني **Photosystem 1 and Photosystem 11** في أغشية البلاستيدات الخضراء ، يعقب ذلك سلسلة من تفاعلات الأكسدة والاختزال (تفاعلات الضوء والظلام) من خلال انتقال الأليكترونات التي تنتهي بوصول الأليكترونات الى CO_2 ، غير ان الأليكترونات أحيانا تنتقل الى مستقبلات أخرى منها الأوكسجين . في النظام الضوئي الأول يُختزل الأوكسجين باكتساب الأليكترونات من بعض مكوناته منتجا فوق أوكسيد الهيدروجين والسوبر أوكسيد من خلال تفاعل مهلر (**The Mehler Reaction**) ، يسري 10% من الأليكترونات البناء الضوئي الى تفاعل مهلر رغم ان هذا يعد تسربا للأليكترونات فانه يعتقد انه يزيد من كفاءة منظومة نقل الأليكترونات الأساسية عن طريق تخفيف العبء عنها بشكل مؤقت من ناحية أخرى يتكون الأوكسجين المثار عن طريق نقل الطاقة من الكلوروفيل الى الأوكسجين .



شكل - 61 - يوضح تأثير الـ ROS على بعض مكونات الخلية .

4 - 1 - 3 - تأثير المعادن الثقيلة في مضادات الاكسدة

4 - 1 - 3 - 1 - تأثير المعادن الثقيلة في الـ SOD و الـ CAT و الـ APX

أن من اهم الانزيمات المضادة للاكسدة هو SOD نظراً لأنه يتكون سريعاً في الخلية ، وهو يعمل على اطفاء القوة المؤكسدة للسوبر اوكسيد بهدمه الى اوكسجين وفوق اوكسيد الهيدروجين ، ولكن هذا لا ينهي الخطر فهو يهدم شقاً فعالاً وينتج آخر وهو فوق اوكسيد الهيدروجين الذي يهاجم سريعاً البروتينات التي تحتوي على مجموعة الثايول ، لذلك يحتاج الامر الى الكاتاليز أو APX لهدم فوق اوكسيد الهيدروجين ، وبالرغم من ان كلا من الكاتاليز و APX يقومان بهدم فوق اوكسيد الهيدروجين H_2O_2 فإن خواصهما في هذا الصدد تختلف ، فالكاتاليز أقل قابلية لفوق اوكسيد الهيدروجين مقارنة بالبيروكسيداز ، بمعنى ان الاول يحتاج الى تركيزات اعلى من فوق أو كسيد الهيدروجين (ملي مولات) لكي يبدأ في هدمه ، بينما الاخير يستطيع ان يهدمه حتى ولو كان تركيزه قليلاً وفي حدود ميكرو مولات ، الفرق الثاني ، ان الكاتاليز لا يحتاج الى مادة مختزلة لينقل اليها القوة المؤكسدة من فوق اوكسيد الهيدروجين ، فهو يختزل فوق اوكسيد الهيدروجين الى ماء واوكسجين (معادلة -1) ، أما البيروكسيداز فيحتاج الى مادة مستقبلية للاكسدة وهي الاسكوربات (معادلة - 2 -)



يوجد العديد من انزيمات البيروكسيداز في النباتات كلها تهدم فوق اوكسيد الهيدروجين بنقل القوة المؤكسدة منه الى مادةٍ ما ، بعض هذه الانزيمات يعمل على نقل القوة المؤكسدة من فوق اوكسيد

الهيدروجين الى مادة مستقبلية بعينها كما في AP ، بينما يستطيع بعضها ان يستخدم مواد متنوعة لهذا الغرض . توجد انزيمات المجموعة الاولى بشكل اساسي في البلاستيدة والساييتوبلازم ، بينما توجد انزيمات المجموعة الاخيرة عادة في جدار الخلية ، وتعمل على استخدام فوق اوكسيد الهيدروجين لأكسدة مواد متنوعة لنتج مركبات فينولية تتشابه جزئياتها فيما بعد لتكون مواد معقدة مثل اللكنين الذي يعد مكون اساسي من مكونات جدار الخلية لذلك يبدو ان للبيروكسيديز وظائف متنوعة في النبات لا تقتصر فقط على كنس الجذور الحرة عندما تتواجد بتركيز قليلة او كبيرة في الخلية ، بل تمتد ايضا الى التحكم الدقيق في مستوياتها بالاضافة لتوظيف تلك الجذور الحرة لبناء الجدران الخلوية ، أما الكاتاليز فربما يقتصر دوره على كنس تلك الجذور عندما توجد بتركيز كبيرة في الخلية خصوصا أثناء الاجهاد ، قد يكون هذا سببا في تعدد نظائر البيروكسيديز مقارنة بالكاتاليز ، ان الكاتاليز CAT لا يحتاج الى مواد اخرى ليهدم فوق اوكسيد الهيدروجين بينما يحتاج APX الى الاسكورات كمستقبل للقوة المؤكسدة من فوق اوكسيد الهيدروجين ، والاسكورات التي تتأكسد تحتاج الى الية خاصة لاختزالها بحيث يمكن اعادة استخدامها كمستقبل ، يسمى مسار هدم فوق اوكسيد الهيدروجين بواسطة APX واعادة اختزال الاسكورات بمسار الاسكورات – كلوتاثيون .

4 - 1 - 3 - 2 - تأثير المعادن الثقيلة في Glutathion

الاهمية الفسيولوجية لمحتوى الكلوتاثيون المختزل في النبات تنقسم الى مجموعتين : -

1 - هدم الكبريت ويعتبر جزء من منظومة الدفاع في النبات والحيوان لانه مضاد اكسدة و يُعد ايضا Redox Buffer .

2 - تأثيره في التعبير عن جينات الدفاع حيث يدخل الكلوتاثيون في التحكم في تفاعلات الاكسدة والاختزال وانقسام الخلية .

ان الانزيمات التي تنظم عملية اعادة الجلوتاثيون والاسكوربات هي: -

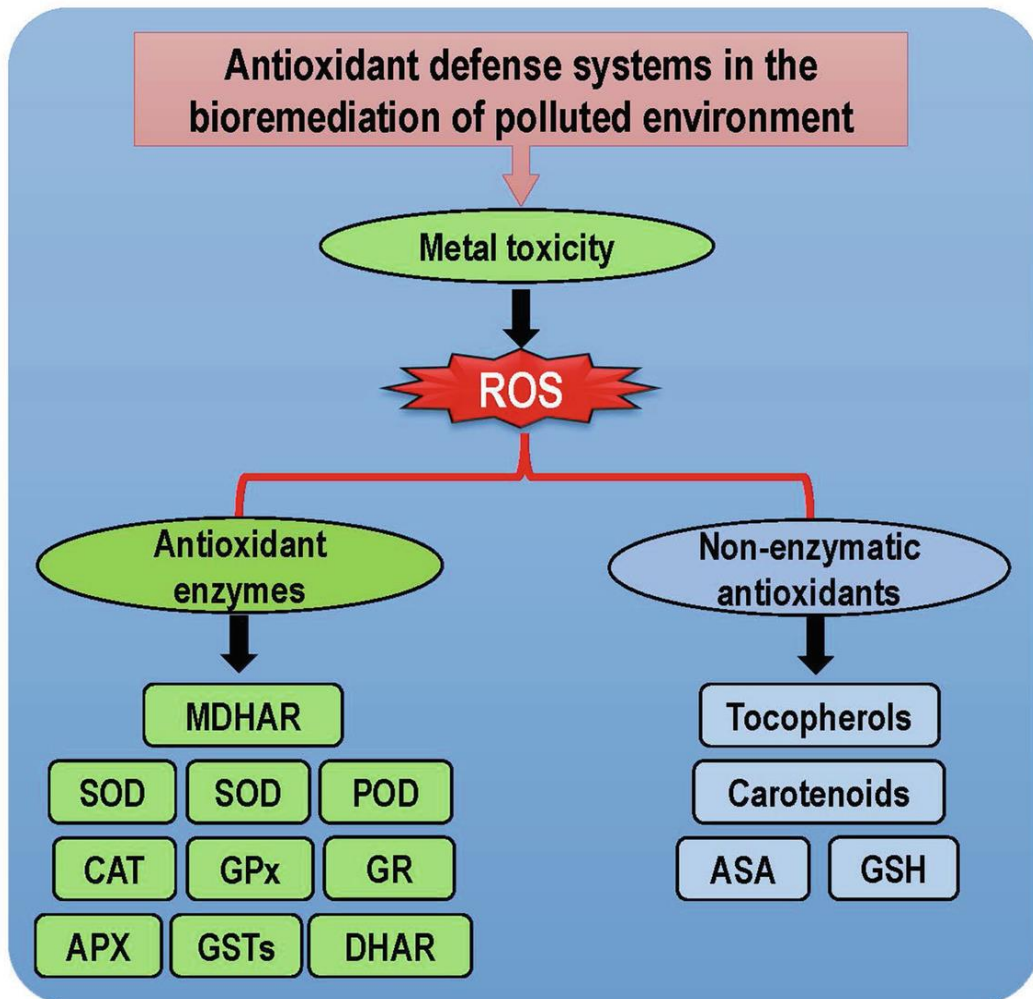
1 - Ascorbic Peroxidase (APX)

2 - Glutathion Reductase (GR)

3 - Superoxide Dismutase (SOD)

4 - Monodehydroascorbate Reductase (MDHAR

وتدخل هذه الانزيمات في اعادة تكوين مضادات الاكسدة في خلايا النبات .



شكل - 62 - يوضح اجهاد المعادن الثقيلة ومضادات الاكسدة . عن Raza وجماعته ، (2021) .

4- 3 - 3 تأثير السيلينيوم على الـ Glu و فيتامين C

عند التراكيز العالية من الـ Se فإن الـ Se يعمل كـ Pro-oxide ويساهم في توليد الـ ROS في النباتات ، و تحت اجهاد السيلينيوم يلاحظ انخفاض في مستوى الكلوتاثيون Glutathione ما عدا

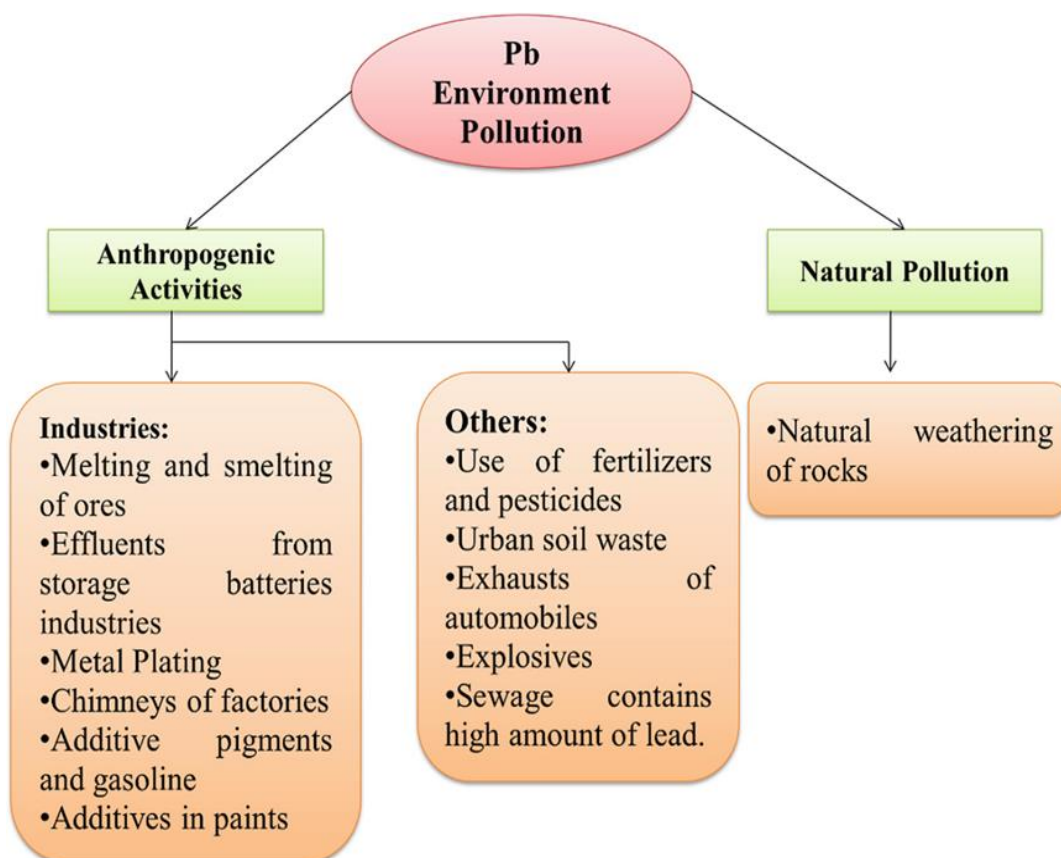
في النباتات المقاومة للـ Se حيث تبين حصول تحسين وتعزيز في مستوياته . في دراسة اخرى حصل انخفاض في طول الجذور مقارنة مع النباتات البرية النامية تحت تركيز 20 مايكرو مول من السيلينيت Selenite . في نبات اخر لوحظ بانه يحصل نضوح واستنزاف Depletion للـ Glutathione وتراكم للـ ROS ثم حصل ربط حلقات بعضها مع بعض Interlinked تحت اجهاد الـ Se . ان الزيادة في Lipid peroxidation تم معاينتها في بادرات الحنطة تحت اجهاد السيلينيوم . دراسات أخرى اشارت الى زيادة في نشاط الانزيمات المضادة للاكسدة مما يدل على تراكم الـ ROS تحت اجهاد الـ Se ، بعض الباحثين وجد ان أعلى تراكم للـ ROS ساهم في حدوث خلل في المسار الحيوي لبناء فيتامين C مقارنة مع الانواع البرية تحت اجهاد السيلينيوم . في دراسة أخرى تبين انه مع انتاج الـ ROS تبدأ آلية الدفاع المعتمدة في النبات ضد اجهاد الـ Se . العديد من الدراسات اثبتت انه تحت اجهاد الـ Se يحصل تراكم للـ ROS ويزداد الـ Lipid peroxidation وتصبح الخلية عرضة للموت في نبات الباقلاء و *Arabidopsis*

4 - 3 - 1 - تأثير الرصاص Pb على مضادات الاكسدة

1 - المقدمة

يعتبر الرصاص من المعادن السامة للنبات ، وكثافته عند درجة حرارة الغرفة تساوي 11.34 غم . سم⁻³ ، ويسبب تلويث العديد من مصادر الحياة كالماء والتربة والجو والاحياء وهناك العديد من المصادر التي تضرخ الرصاص في الجو مثل عمليات صهر المعادن Smelting واحتراق الكازولين الحاوي على نسبة من الرصاص او استعمال بعض المركبات الحاوية على الرصاص (مياه المجاري

والاسمدة) على الارض ، ويعتبر الرصاص العنصر الثاني الاكثر فتكاً بعد الزرنيخ Kabir . Arsenic وجماعته، (2010) .

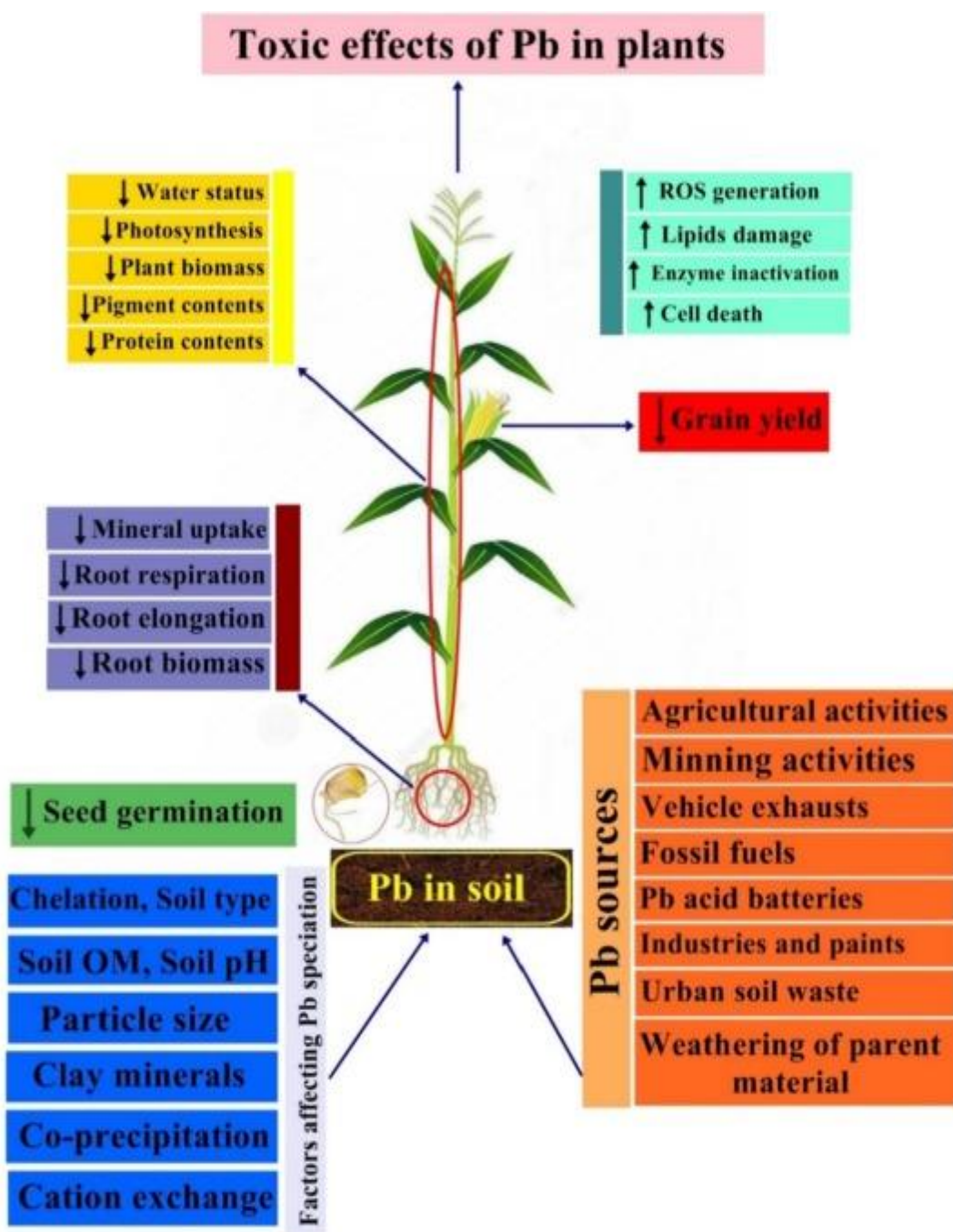


شكل - 63 - يوضح المصادر الرئيسية لتلوث البيئة بالرصاص عن Kohli ، وجماعته، (2019) .

و للرصاص تأثيرات سمية على الخصائص الظاهرية والفسلجية والحيوية للحياة وهو يتلف او يضعف ويعرقل نمو النبات واستطالة الجذور وانبات البذور ونمو وتطور البادرات والبناء الحيوي للكلوروفيل وحتى التأثير على بنية وتركيب البلاستيدات الخضراء وأخيراً انقسام الخلية ، هذه الاضرار تختلف اعتماداً على تركيز العنصر وفترة التعرض للعنصر وقدرة النبات على تحمل الاجهاد ، والنبات بالمقابل يمتلك ويطور طرق مختلفة

للتخلص من آثار سمية الرصاص ، فهو يمتلك آلية استجابة واحتواء ضد التعرض للمعدن السام ، يمتلك النبات آلية إزالة السمية داخلياً أو ميكانيكية داخلية لإزالة التأثير السام للمعدن ومنها اختيار امتصاص المعدن الثقيل ، وقدرته على الإفراز والطرح . Goncalves وجماعته ، (2009) .

و تختلف العائلات النباتية في مقدرتها على تحمل تلوث الرصاص في التربة فالمحاصيل البقولية عادة ما تكون أكثر تحملاً من نباتات العائلة الخيمية والزنبقية والمركبة والرمرامية ، لان العائلة البقولية تساهم في خفض كمية الرصاص ، ان خفض وتقليل امتصاص الرصاص بواسطة الخضروات يقلص الى حد ما من التهديد الناتج من دخول الرصاص الى السلسلة الغذائية ، بعض النباتات صُنِّفت بأن لها القدرة العالية على تحمل تراكيز عالية من الرصاص هذه النباتات تسمى Hyperaccumulators ، وبإمكانها استخلاص كميات كبيرة من الرصاص من الترب الملوثة بدون ظهور اي اعراض للتسمم على النبات ، وفي الحقيقة تمتلك هذه النباتات آلية دفاع مهمة لتدارك او للتخلص من الآثار السمية للرصاص . Khan وجماعته ، (2010) .



شكل - 64- يوضح مصادر التلوث بالرصاص والعوامل المؤثرة على ترسيبه وتأثيره على النبات . عن : Zulfiqar وجماعته (2019)

2 - وجود الرصاص وحركته وجاهزيته في التربة

ان المستوى الطبيعي للرصاص في التربة هو 50 ملغم.كغم⁻¹ ولكن فعاليات الانسان الصناعية قد ساهمت بزيادة هذه الكمية في التربة وهو ربما يكون بصيغة ايون حر او يرتبط لتكوين مركبات معقدة مع مكونات لا عضوية مثل (HCO_3^- , CO_3^{2-} , SO_4^{2-} , Cl^-) او يرتبط بمواد عضوية مثل الاحماض الامينية و حامض الفوليك و حامض الهيومك ، وعادة ما يدمص على سطوح الجزيئات Particle Surface مثل :

1 - المواد الحيوية Biological Material .

2 - المادة العضوية OM .

3 - جسيمات او دقائق الطين .

ان النشاطات الصناعية للانسان ساهمت في زيادة تراكم الرصاص على سطح التربة وتركيزه يقل مع زيادة التعمق في التربة وذلك يرجع الى ألفته العالية وقدرته على الارتباط مع المادة العضوية او معادن الطين . Opeolu وجماعته ، (2010) . ويعتقد بأن كمية قليلة من الرصاص هي ذائبة ، وعليه فإنها تتوفر للامتصاص من قبل النبات ، ان سلوك الرصاص في التربة وذوبانيته وحركته وتوفره عادة ما تسيطر عليه عوامل عديدة تتداخل مع عوامل بايوكيميائية ، هذه العوامل تشمل الرقم الهيدروجيني pH ، و ظروف الاكسدة والاختزال Redox Condition ، والسعة التبادلية الكاتايونية ، ومعادن التربة ، وظروف وتواجد الاحياء الدقيقة ، وكمية الرصاص الموجودة ومستويات المواد العضوية وغير العضوية المرتبطة ، ومستويات الكاتايونات المنافسة ونوع النبات ، هذه العوامل ربما تؤثر بشكل مفرد او تتوافق او تشترك مع بعضها البعض وربما تغير سلوك التربة او تواجد الرصاص ،

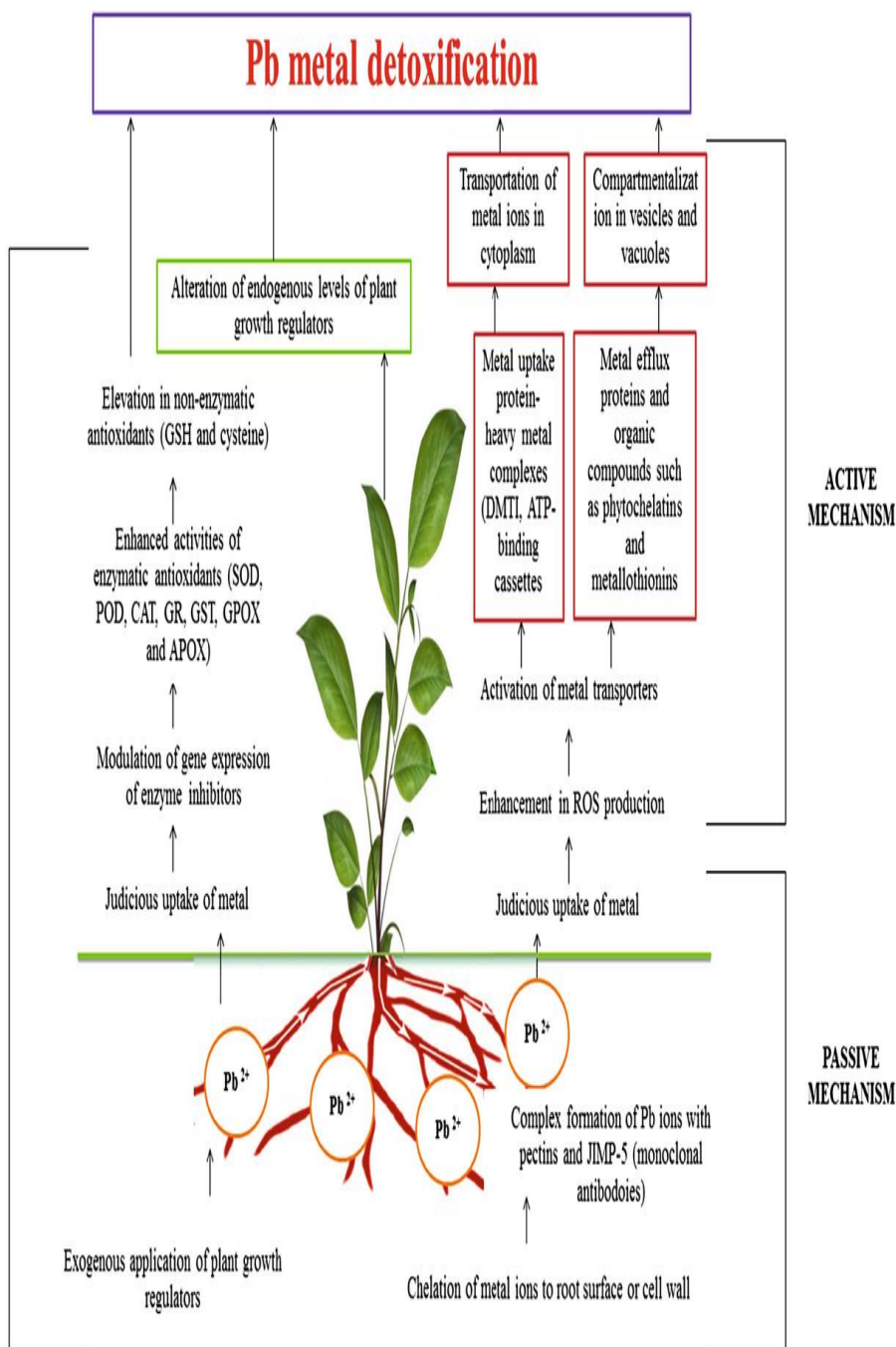
اضافة الى معدل الامتصاص من قبل النبات . Hassan و Chaudhry ، (2004) .

3 - تراكم الرصاص وامتصاصه ودخوله الى النبات

المسار الرئيسي لتراكم العنصر داخل النبات هو من خلال امتصاصه من التربة عن طريق الجذور ، قسم من الرصاص يتواجد في محلول التربة يدمص عن طريق الجذور ومن ثم يرتبط مع مجاميع الكربوكسيل لحامض اليورينيك في المادة المخاطية التي قد يفرزها النبات Mucilage Uronic Acid أو بشكل مباشر مع السكريات العديدة لسطح خلايا الجذور ، ان ادمصاص الجذور دُرس على الكثير من النباتات مثل الخس و *Brassica junica* و *Vigna unguiculata* وغيرها وقد لاحظ الباحثون انه عند ادمصاص الرصاص على اسطح خلايا الجذور يكون بإمكانه الدخول عن طريق الجذر الى داخل النبات ويتبع حركة الانتقال مع المحلول المائي ، ومع ذلك فإن امتصاص الرصاص هو ليس منتظماً على طول خلايا الجذر كتدرج تركيز العنصر من قمة الجذور Root Apex والتي يمكن ملاحظتها ، وفي الحقيقة أعلى كمية من الرصاص مكن ملاحظتها في قمة الجذور حيث تكون الخلايا صغيرة ويافعة وجدرانها رقيقة (باستثناء خلايا القلنسوة Root Cap) والتي تسهل امتصاص الجذور ، علاوة على ذلك فإن منطقة القمة النامية هي المكان الذي يكون فيه الرقم الهيدروجيني pH على اقل ما يمكن ، والتي يزداد فيها ذوبان الرصاص في محلول التربة .

4 – تأثير الرصاص على مؤشرات الانبات والنمو

عندما يتعرض النبات لاجهاد الرصاص حتى ولو بمستويات قليلة جدا تصل الى عدة مايكرومولات ، فهناك العديد من التأثيرات العكسية التي تحدث على الانبات والنمو ، يحصل تثبيط للانبات بدرجة عالية بواسطة التراكمز القليلة من الرصاص Pb^{+2} ، وذلك لان الرصاص يحث على تثبيط انبات البذور في الشعير والرز والصنوبر الحلبي والذرة الصفراء وغيرها عند المستويات الاعلى من الرصاص فانه يساهم في احداث تأثيرات عكسية على الانبات و طول الجذير والسويقة ، ربما يفسر هذا التثبيط على النبات بسبب التداخل بين الرصاص وانزيمات تحلل البروتين **Protease** وتحلل النشا **Amylase** ، لان نمو الجنين يحتاج الى سكريات بسيطة وهي الكلوكرز ليستمر نموه بشكل طبيعي أي اعاقا لهذا التحول او عرقلة لتكسير المركبات عالية الوزن الجزيئي الى مركبات ابسط سوف يعيق بالتالي عملية نمو الجنين بشكل سلس وطبيعي . تعرض النبات للرصاص يحدد وبشكل قوي تطور ونمو البادرات وعند التراكمز القليلة فان الرصاص يثبط من نمو الجذور ايضا وحتى اجزاء النبات الهوائية اذا وصل اليها ، وقد لوحظ ان التثبيط يكون عاليا وقويا في الجذور مقارنة مع المجموع الخضري ربما بسبب قدرة الجذور على تراكم كميات اكبر من الرصاص بدرجة اكبر و اكثر مقارنة مع الساق ، اضافة لذلك فقد يحصل انتفاخ وتضخم للجذور وتلتف كالجديلة **Bent** وتكون الجذور ايضا قصيرة وخشنة ، وتلاحظ زيادة في اعداد الجذور الثانوية في وحدة طول الجذور ، وايضا يحصل انتفاخ وتضخم للمايتوكوندريا وفقدان جزء من الـ **Cristae** وتحوصل وانكماش في الشبكة الاندوبلازمية **ER** واجسام كولجي ويحصل ايضا تضرر للاغشية البلازمية وتلون النوية بلون غامق بعد 48 – 72 ساعة من التعرض للرصاص في جذور الثوم .



شكل - 65 - يوضح التأثيرات السامة للرصاص على النبات

عن Kohli وجماعته، (2019)

5 - تأثير الرصاص على البروتينات

الرصاص يتداخل مع بروتينات الساييتوبلازم ، ويمكن القول ان تأثير الرصاص على التركيز الكلي للبروتينات غير واضح ، وعلى الرغم من ذلك فيحصل انخفاض واضح في كمية البروتينات ، وقد يعزى هذا الانخفاض الى الاسباب التالية : -

1 - الاجهاد التأكسدي الحاد وانتاج الـ ROS

2 - قد تحصل تحويلات في التعبير الجيني

3 - زيادة في نشاط انزيم Ribonuclease

4 - تخصيص جزء من البروتين لغرض ازالة سمية الرصاص

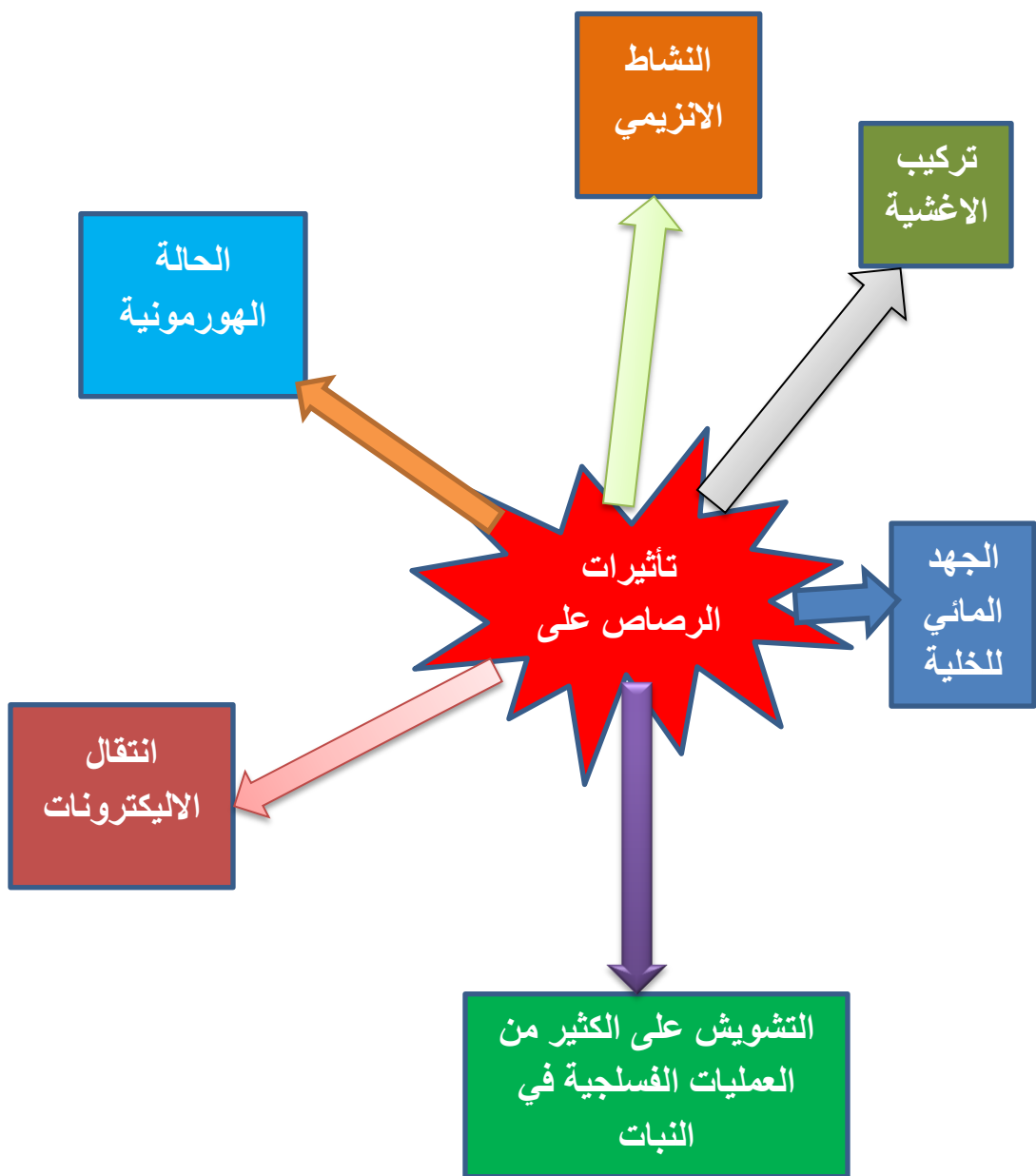
5 - نقص او تناقص Diminution في محتوى الاحماض الامينية الحرة .

وهذا يرتبط مع الاضطراب والتشويش والخلل Disturbance في ايض النيتروجين ، ومع ذلك فإن الاحماض الامينية مثل البرولين Proline تزداد تحت تأثير الاجهاد ، مثل هذه البروتينات تلعب دور اساسي في مقاومة النبات للرصاص .

6 - تأثير الرصاص على الحالة المائية

ان تعطيل امتصاص الماء بعد المعاملة بالرصاص تناولتها بحوث عدة ، اوضحت الكثير من نتائج الدراسات ان التعرض للرصاص يسبب في هبوط في عملية النتج ، اضافة الى انخفاض في محتوى الرطوبة ، ان انخفاض عملية النتج ربما ينتج عنه نقص في المساحة السطحية للورقة المخصصة للنتج الناتج بسبب قلة نمو

الاوراق ، ومع ذلك بعض انواع النباتات التي تحتوي على كثافة عالية في اعداد الثغور تكون قادرة على مواجهة هكذا تأثيرات . ان الرصاص يساهم في خفض لدونة جدران الخلايا Cell Wall Plasticity وبناءً عليه ، سيتأثر جهد او ضغط انتفاخ الخلية Cell Turger Pressure ، ان الانخفاض او الهبوط في تركيز الجزيئات التي تسيطر على ضغط انتفاخ الخلية مثل السكريات والاحماض الامينية ، اضافة الى ما يؤكد هذه الظاهرة في تاثير الرصاص على ضغط الانتفاخ ، هو التغير في ضغط الانتفاخ خصوصاً في الخلايا الحارسة مما ينتج عنه عرقلة لعملية فتح وغلق الثغور ولغرض الابقاء على ضغط انتفاخ الخلية ، تميل الخلية الى انتاج كميات كبيرة من المواد التي تنظم الازموزية وتسمى Osmolytes خصوصاً البرولين تحت ظروف الاجهاد بالرصاص ، إن فتح و غلق الثغور مسيطر عليه بواسطة حامض الابسيسيك ABA وهو هورمون نباتي ، ان وجود ايونات الرصاص يُسبب في تراكم كبير لـ ABA في الجذور واجزاء النبات العليا مما يؤدي الى غلق الثغور .



مخطط - 66 - يوضح التأثيرات المختلفة للرصاص على حياة النبات .

شرح المخطط -

ان للرصاص تأثيرات متعددة على مجمل العمليات الحيوية في النبات فهو يقلل من الجهد المائي للخلايا ، و يغير من نفاذية الاغشية الخلوية ويقلل من نشاط الهورمونات النباتية وانتقال الاليكترونات ، أما تأثيره على النشاط الانزيمي فهو قد يزيد من نشاط بعض الانزيمات ويثبط نشاط أنزيمات اخرى ، وكل ذلك بالنتيجة ينعكس سلبا على ايض النبات ويؤدي الى احداث فوضى وارباك في العديد من العمليات الاساسية في النبات .

7 - تأثير الرصاص على العناصر الغذائية

ان التعرض للرصاص يقلل من تركيز الكاتأيونات الثنائية التكافؤ مثل (Zn ، و Mn ، و Mg ، و Ca ، و Fe) في اوراق الذرة الصفراء والرز و *Brassica oleraceae* والجت و *Vigna unguiculata* و الفجل ، ومن المحتمل يفسر هذا الانخفاض بسبب غلق او توقف في امتصاص الجذور للمغذيات و انخفاض او قلة الانتقال من الجذور لاجزاء النبات العليا او التغير في توزيع هذه العناصر في النبات . تأثير الرصاص على تراكم العناصر في الاجزاء الهوائية من النبات في معظم الحالات يتبع اتجاه شائع في الجذور ، الاتجاه يختلف تبعاً لنوع النبات وكثافة الاجهاد المفروض ، ان الانخفاض في امتصاص المغذيات بوجود الرصاص ربما هو بسبب التنافس للايونات (تلك التي تشابه الرصاص في الاوزان الذرية) ، أو التغيرات في أنشطة النبات الفسلجية ، هناك تداخل قوي بين ايونات البوتاسيوم مع الرصاص و هذا ناتج من ان نصف القطر المشابه ($1.29 \text{ \AA}$: Pb^{+2} و للبوتاسيوم K^{+} : هو $1.33 \text{ \AA}$) ، هذين الايونين ربما يتنافسان للدخول الى النبات خلال

نفس قنوات البوتاسيوم وبشكل مشابه ، تأثيرات الرصاص على الـ K^+ -ATP ase و مجاميع الـ SH- لبروتينات الاغشية الخلوية بسبب تدفق Efflux للبوتاسيوم من الجذور ، ومع ذلك فالرصاص لا يسبب تدفق للنيتروجين . ان الانخفاض او الهبوط العام في تركيز النيتروجين غير العضوي في كل اجزاء النبات ربما يستحث بواسطة انزيم مختزل Nitrate Reductase وهو العامل المحدد لتمثيل النترات .

8 - تأثير الرصاص على عملية البناء الضوئي

ان تثبيط عملية البناء الضوئي هو نتيجة لتعرض النبات لسمية الرصاص ، هذا التثبيط يعتقد بأنه نتيجة لعدد من التأثيرات غير المباشرة التي تلي التعرض للرصاص بدرجة اكبر مقارنة مع التأثيرات المباشرة وتشمل :

1 - تشوه في تركيب البلاستيدات الخضراء بسبب قدرة الرصاص على الارتباط مع النيتروجين والكبريت البروتيني .

2 - انخفاض نشاط انزيمين اساسيين وهما :

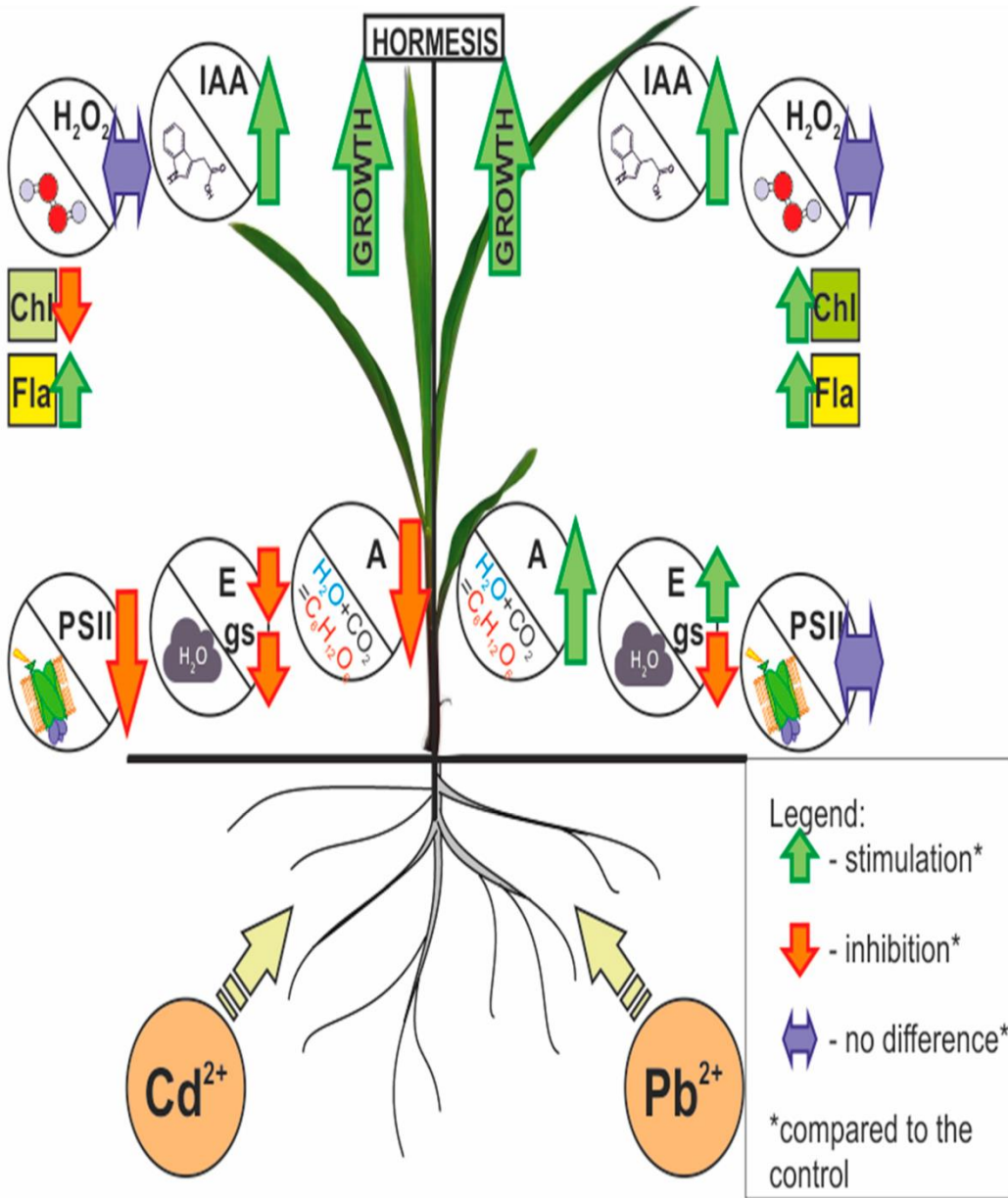
A -- Ferredoxin NADP+ reductase – أ

B --Delta-aminolevulinic acid dehydratase ب- (ALAD) .

حيث يحصل التثبيط في منشأ أو أصل التمثيل الحيوي للكلوروفيل .

3 - تثبيط التمثيل الحيوي لكل من الـ Plastoquinone و الكاروتينويدات Carotenoides .

- 4 – عرقلة واعاقة نظام انتقال الاليكترونات .
- 5 – التركيز غير الكافي لثاني اوكسيد الكربون بسبب غلق الثغور
- 6 – ضعف امتصاص العناصر الاساسية مثل المنغنيز والحديد واستبدالها بكاتايونات ثنائية التكافؤ بواسطة الرصاص .
- 7 – تثبيط استحثاث انزيمات دورة كالفن .
- 8 – زيادة نشاط انزيم الـ Chlorophylase المسؤول عن تحلل الكلوروفيل .
- وفي دراسة الشمري ، (2009) ، بين ان استخدام عنصري الرصاص والنيكل (نترات الرصاص وكبريتات النيكل) بتركيزات (صفر ، 100 ، 200 ، 300) ملغم . كغم⁻¹ باستخدام اصص بلاستيكية ذات سعة 2 كغم من التربة الجافة ساهم في حصول انخفاض معنوي في تراكيز الكربوهيدرات في الانسجة الورقية لنبات زهرة الشمس وقد يعزى السبب في ذلك الى ان التأثيرات السلبية لزيادة مستويات العنصرين الرصاص والنيكل المتمثلة بصغر المساحة الورقية و تثبيط بناء الكلوروفيل وقلة الماء النسبي ، او الى قابلية العناصر الثقيلة على الارتباط مع الانزيمات مما يؤدي الى تغييرات في فعالية الانزيمات كتثبيطها او تحفيزها فقد يتم تثبيط انزيم الكربوكسيليز Carboxylase كما وجد ان المستويات العالية للرصاص تؤدي الى تثبيط فعالية الانزيمات الخاصة في مسلك انتاج فوسفات البنتوز Pentose Phosphate Pathway .



شكل 67 - يوضح اختلاف استجابة نبات الذرة لجرعات مخفضة من الرصاص والكاديوم . عن . Małkowski ، وجماعته ، (2020)

المختصرات :

A—photosynthetic rate; Chl—chlorophyll content; E—transpiration rate; Fla— flavonol content; gs—stomatal conductance; H₂O₂ — hydrogen peroxide content; IAA—auxin content; PSII—photosystem II performance and quantum yield.

9 – التأثير على عملية التنفس

عند التعرض للرصاص ، تتأثر عملية البناء الضوئي بشكل كبير وينعكس هذا التأثير على عملية التنفس وعلى محتوى الـ ATP ، وبشكل او بطريقة غير مشابه للتركيب الضوئي فان تأثير الرصاص على عملية التنفس مهم جدا حيث يؤثر العنصر على انزيم RUBISCO في النباتات ثلاثية الكربون C3-plant (والتي تشكل 85% من الانواع النباتية مثل محاصيل الحبوب كالحنطة والشعير والرز والشوفان والقطن والبنجر السكري والتبغ وفول الصويا ومعظم الاشجار) التي تسيطر على التمثيل الحيوي لثاني اوكسيد الكربون بدون التأثير على Oxygenase Activity لذا فمن الممكن الى حد بعيد بان البناء الضوئي سوف ينخفض بشكل كبير ومهم بدون اي تأثير على عملية التنفس الضوئي الذي يشمل زيادة في نسبة التنفس الضوئي الى البناء الضوئي ، ان تركيز ثاني اوكسيد الكربون في اوراق البزاليا يزداد بشكل معنوي وكبير بعد التعرض لنترات الرصاص وغالبا او على الارجح يؤدي ذلك الى انخفاض البناء الضوئي وزيادة في النشاط التنفسي . ان اجهاد الرصاص يحفز او يستحث زيادة في النشاط التنفسي نتيجة لتنفس

الظلام في المايكوكوندريا بينما التنفس الضوئي لم يتأثر . لوحظ أيضاً التنبيه او التحفيز لتنفس الظلام Dark Resp. بواسطة التعرض للرصاص في البلاستيدات الاولى Protoplast لاوراق البزاليا والشعير .

10 - التأثير على نمو الجذور

بين الباحث Xiong (1998)، ان الجذور هي اكثر حساسية للرصاص من الساق وعلل ذلك على ان الجذور هي العضو الذي يمتص العنصر أولا وبذلك سوف يتأثر بشكل أبكر بسبب زيادة تراكم العناصر الثقيلة فيه مقارنة مع بقية اعضاء النبات ، وهذا يفسر اعتماد طول الجذور كمقياس مهم وحيوي لتحديد مقاومة النبات على تحمل المعادن الثقيلة . او قد يعزى تواجد الرصاص في الجذور بشكل اكبر مقارنة مع الساق بسبب سعة المساحات السطحية للجذور الناتجة من الشعيرات الجذرية الصغيرة والدقيقة والكثيفة ايضا للعديد من النباتات ، وعليه فإن تراكم الرصاص في الجذور عادة يكون بكمية اكبر مقارنة مع Shoot ثم الاوراق . بين Kabir ، وجماعته (2010) ، ان المعاملة بالرصاص تؤثر على نمو الجذور ، وقد فسر ذلك الانخفاض في الطول الى ان الانخفاض الحاصل في الانقسام الخلوي في المنطقة المرستيمية من جذور نبات البصل وان التراكيز العالية من الرصاص تساهم في وقف عمليات النمو في النبات بعد 21 ساعة من المعاملة ، حيث يعمل الرصاص على تقليل التكرار في الانقسام الخلوي للمنطقة المرستيمية وبالتالي فهو يسبب في تأخير نمو الجذور وبالتالي على طولها .

11 - التأثير على الازهار

بين كل من Khan و Chaudhry (2010) ، في تجربة لهما باستخدام تراكيز مختلفة من الرصاص على شكل $Pb(NO_3)_2$ على ازهار القرعيات ان معاملة القرعيات بالرصاص يسبب في تأخير الازهار وبشكل معنوي وبناءً عليه سوف يؤدي ذلك الى خفض أعداد الاسدية والمدقات ، علماً بأن القرعيات تكوّن الاسدية أكثر من المدقات ففي الخيار مثلاً الاسدية من (19 – 22) في حين ان عدد المدقات من (15 – 18) كمعدل عام في النبات ، علماً بأن نبات الخيار او القرعيات تبدأ بالازهار بعد (30 – 40) يوم بعد الزراعة اعتماداً على ظروف الطقس ، وتشير النتائج الى ان اعداد الاسدية اكثر مقارنة مع اعداد المدقات فهي تنتج من (6 – 10) سداة مقابل كل مدقة واحدة ، ومعاملة الازهار بالرصاص سوف يقلل من انتاج المدقات اضافة الى الاسدية حتى ولو ظهرت الازهار بشكل طبيعي فان اعداد الاسدية والمدقات أقل من الطبيعي ، بينما على العكس من ذلك فإن استعمال الاندول حامض الخليك IAA سوف يسبب في زيادة بحدود 20,55% و 22,26% في المدقات والاسدية على التوالي مقارنة مع معاملة الشاهد .

12 - آلية مقاومة عنصر الرصاص وازالة سميته

يتبع النبات الذي يمتلك منظومة دفاع ذاتي استراتيجية رئيسية لازالة التأثير السام عند حصول التلوث بالعنصر من خلال انتاج المركبات المخلبية الحيوية (PCs) Phytochelatins وهذه عائلة من معادن مرتبطة بالببتيدات Metal- Induced Peptide تنتج في النبات عند التعرض لجرعات زائدة من العناصر الثقيلة كالرصاص والكاديوم وغيرها ، وتمتاز الـ PCs

بأنها بببتيدات غنية بالسيستين Cysteine – Rich Peptides (CRP) والتي تتكون انزيميا ، ويشير تكونها الى انها الاستجابة المباشرة لدفع الرصاص بعيدا من خلال ارتباطها معه مما يؤدي الى عزل ايونات العنصر في النبات ان اعلى تراكم للرصاص هو في الجذور وأقل تراكم كان في المجموع الخضري ، وعندما يدخل الرصاص خلية النبات حتى ولو بكميات قليلة فهو يسبب جملة من التأثيرات العكسية على العمليات الفسلجية ، لوحظ تكون حبيبات مكثفة تدعى (Electron- Dense Granules (EDG في الفجوات وجدار الخلية والساييتوبلازم في الخلايا المرستيمية بعد المعاملة بالرصاص وأظهرت التحليلات ان هذا الرصاص يترسب في PCs مكونا ما يسمى Electrone – Dense Precipitates التي تحوي على ايونات الرصاص ، ان زيادة الكميات المنتجة من PCs يوجي وكأن هذه الحبيبات هي طريق مهم لازالة الاثار السمية للمعدن الثقيل حماية للخلية من الدمار والضرر Cell Damage . ان الـ CRP عادة تتمركز في جدران الخلايا والحوصلات وتتوزع في الساييتوبلازم وهذه تظهر بعد ساعتين من التعرض لاجهاد الرصاص مما يشير الى ان أيونات الرصاص ربما تنبه او تحفز الخلية على تمثيل الـ PCs ، وقد تظهر الـ PCs بعد ثلاثين دقيقة من تعرض بعض الطحالب للكادميوم . ان الدور الرئيسي للـ PCs هو مسك واصطياد Capture المعدن الثقيل . الربيعي ، (2021) .

4 – 2 – اجهاد الجفاف Drought Stress

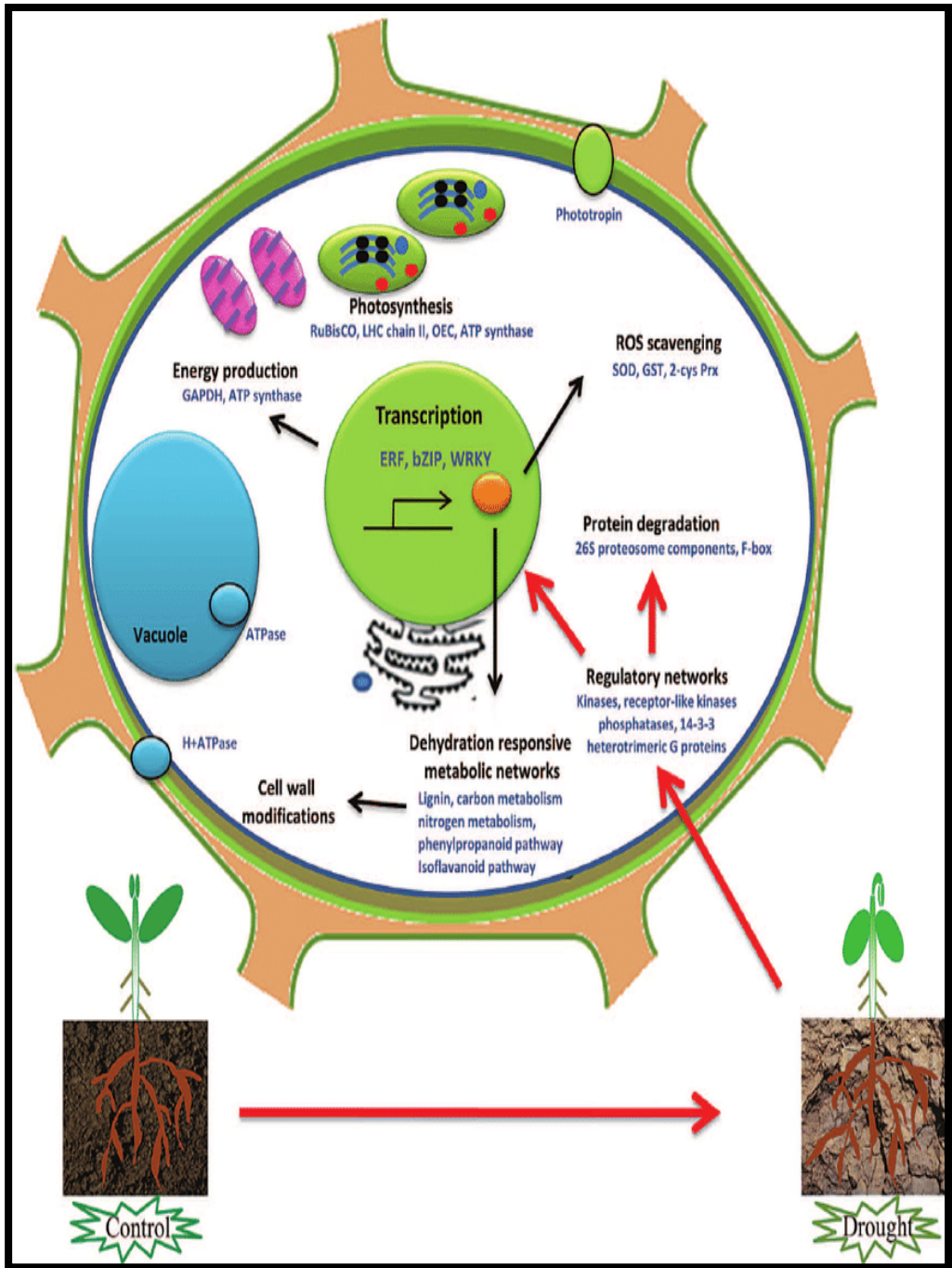
4 – 2 – 1 المقدمة Introduction

يؤدي الشد المائي بصورة مباشرة الى تغيرات في البيئة الطبيعية للنباتات عموما وبالتالي احداث تغيرات في عملها الفسلجي وعند جفاف التربة فان الجهد المائي يشهد نقصانا تعتمد درجته على مستوى الشد فيها وبالتالي يصبح من الصعوبة بمكان استخلاص الماء من قبل النبات ، ان إنتاج الغذاء ينخفض بسبب عوامل الاجهاد المختلفة التي تحدد ذلك ، وعليه تقلص هذه الفقد يتعلق بضمان أمن غذائي تحت تغير ظروف الاجهادات غير الحيوية التي تعزى الى الظروف البيئية مثل الجفاف والتطرف في درجات الحرارة والبرودة والمعادن الثقيلة والملوحة العالية التي تجعل النبات يعاني كثيرا من تأثيراتها ويعتبر إجهاد الجفاف واحد من أهم الاجهادات المؤثرة على النمو و إنتاجية النبات اكثر من أي اجهاد آخر . ان تعرض النبات لإجهاد الجفاف يأتي من اما صعوبة وصول الماء إلى المجموع الجذري أو عندما يكون معدل النتج عاليا جدا ، علاوة على ذلك فأن تأثيره قد يطل الجينات و النمو والحاصل وسلامة الاغشية الخلوية ومحتوى الصبغات والتنظيم الازموزي للعلاقات المائية ونشاط عملية البناء الضوئي ، ان حساسية النباتات لاجهاد الجفاف تختلف اعتمادا على درجة الاجهاد و تواجد عوامل الاجهاد الأخرى ونوع النبات والمرحلة التطورية له ، ان اقلمة النبات لاجهاد الجفاف هي نتيجة لعوامل عديدة ، والتي تؤدي الى تطبيع التغيرات مع النمو او فسلجة وحيوية العمليات الأساسية في النبات مثل التغير في تركيب النبات ومعدل النمو والجهد الازموزي للانسجة ودفاعات أنظمة مضادات الاكسده و من الضروري دراسة الاستجابات واقلمة المحاصيل لظروف نقص الماء وتحسين قابلية النبات لمقاومة الاجهاد لضمان

حاصل انتاج عالي ضد اجهادات الظروف البيئية غير المرغوب بها ولضمان توفير الغذاء مع زيادة الافواه الوافدة ويجب فهم العمليات التي تشمل نمو النبات وتطوره والتي تحتاج الى تطبيق عمليات زراعية كاملة وناجحة. ان النمو بشكله الامثل تحت ظروف الاجهاد يعتمد على درجة المرحلة الخضرية للنبات ونموه وانتاجيته التي ممكن ان تنظم ، ان نمو النبات هو محصلة للعديد من العمليات الأساسية وهو ناتج من العلاقات بين محدودية المصادر Sources والمصب Sink للعضوين الرئيسيين في النبات وهما المجموع الجذري والمجموع الخضري ، إن اجهاد الجفاف المؤقت او الدائم يؤثر بشكل كبير على نمو وتطور النبات اكثر من أي عامل اجهاد آخر وهو اول ما يؤثر على الانبات.

4 - 2 - 2 - تأثير اجهاد الجفاف على الصفات المظهرية وعلى مستوى الخلية

نمو الخلية يعتبر واحد من العمليات الفسلجية المهمة التي تتأثر باجهاد الجفاف ويعزى ذلك الى الانخفاض في ضغط الانتفاخ Turgor pressure ، النمو هو نتيجة لإنتاج خلايا جديدة من خلال انقسام الخلايا المرستيمية وبالتالي تمدد وانتشار واسع للخلايا الفتية ، تحت مختلف ظروف نقص الماء فأن استطالة الخلية للنباتات الراقية ممكن ان تتعوق او تنشط من خلال اعاقه تدفق وحركة سير الماء من الخشب الى الخلايا المحيطة والتي تحصل فيها ظاهرة الاستطالة او التمدد ، اجهاد الجفاف يعرقل الانقسام الميتوزي Mitosis ، استطالة الخلايا وتمدها تساهم في حفظ صفات النمو والانتاجية للنبات و العجز المائي يقلل عدد الاوراق لكل نبات ويقلص ايضاً حجم ومساحة الورقة وطول عمر الورقة leaf longevity من خلال خفض جهد التربة المائي ،



شكل - 68 - يوضح تأثير اجهاد الجفاف على العضيات المختلفة للخلية. عن Ansuman وجماعته، (2011) .

إن تمدد مساحة الورقة يعتمد على انتفاخ وامتلاء الورقة ودرجة الحرارة وقدرتها على النمو الطبيعي وهذا يعزى الى توقف او تلوؤ تمدد الورقة ومن خلال الانخفاض في عملية البناء الضوئي ، وهناك تأثير عكسي شائع للإجهاد المائي على المحاصيل هو إنخفاض الوزن الطري والجاف. الباحث Khan وجماعته (2001) قام بدراسة ستة معاملات هي الشاهد مع ستة انظمة للري (1 و 2 و 3 و 4 و 5) على نبات الذرة وشملت الدراسة ارتفاع النبات وقطر الساق والمساحة الورقية حيث حصل انخفاض ملحوظ في هذه الصفات الثلاث السابقة الذكر مع زيادة الاجهاد المائي ، ان الانخفاض في ارتفاع النبات ممكن ان يعزى الى تقليل استطالة الخلايا و وصول الورقة الى مرحلة من الشيخوخة بدرجة ابكر في النباتات الواقعة تحت تأثير الاجهاد المائي . الجفاف يؤدي الى تدهور جوهري للنمو وله علاقة بارتفاع النبات والمساحة الورقية وعدد الاوراق . نبات¹ وطول العنوص والوزن الطري والجاف للمجموع الخضري اضافة لذلك فأن الاجهاد المائي يؤثر على العمليات التطورية لنبات الذرة وتقليل تراكم المادة الحية في مرحلة Silking بحدود 37٪ وعند مرحلة امتلاء النبات بحدود 34٪ وعند النضج بحدود 21٪ . Shakeel ، وجماعته ، (2011) .

4 - 2 - 3 - تأثير اجهاد الجفاف على نمو الجذور

ان النظام الجذري الواسع هو ضروري لدعم نمو النباتات خلال المرحلة المبكرة في نموه لاستخلاص الماء من طبقات التربة الشحيحة بالماء والتي هي بطريقة او بأخرى دلائل على تأثير اجهاد الجفاف في نمو الجذور ، وعلى العموم عند تحديد كمية المياه للنباتات فأن نسبة الجذور الى المجموع الخضري للنباتات تزداد بسبب ان الجذور اقل حساسية من المجموع الجذري لتنشيط

النمو بواسطة الجهود المائية و تحت ظروف اجهاد الجفاف ،
 الجذور تحفز على بعث اشارة منتظمة الى المجموع الخضري عن
 طريق الخشب مما يؤدي الى حصول تغيرات فسلجية مع الوقت
 سوف تحدد مستوى التأقلم للاجهاد ان الـ ABA والساييتوكاينين
 والاثيلين والمالات والعوامل الاخرى غير المحددة سوف تشترك
 في بعث الاشارة من الجذور للمجموع الخضري root-to-
 leaf خلال تيار النتج مما ينتج عنه غلق المعقد الثغري
 Stomatal Closure والذي يعتبر تكيف مهم لتحديد كمية
 الماء في الحقل . ان الـ ABA يشجع على تدفق efflux ايونات
 البوتاسيوم من الخلايا الحارسة والتي تساهم في خفض ضغط
 الانتاج مما يؤدي الى غلق الثغور ، التحلل المائي يساهم في زيادة
 مستوى الـ ABA لحد 50 مرة بسبب فقدان امتلاء الخلية
 واضطرابات او خلل في اغشية الخلية علاوة على ذلك اضافة الى
 دور الـ ABA المهم كباعث اشارة من الجذور للمجموع
 الخضري و من خلال التجارب التي اوضحت بان تراكيز الـ ABA
 في عصير الخشب في النباتات الواقعة تحت اجهاد الجفاف كانت
 اقل بدرجة كبيرة مقارنة مع تركيز الـ ABA الخارجي
 Exogenous ABA الذي تحتاجه لغلق الثغور في الاوراق
 المعزولة او المفصولة ولكل الاحوال فإن الـ ABA هو اشارة غالبية
 في السيطرة على النمو والنتج ، لكن عوامل اخرى ممكن ان تكون
 مهمة . الساييتوكاينين ممكن ان يكون ذو اشارة مهمة ايضاً تنتقل
 من الجذور الى المجموع الخضري ، الجذور تنتج الساييتوكاينين
 وتشارك في الاستجابة لنقص التغذية وبما انها تنتج بشكل رئيسي
 في الجذور فهي مهمة في الاستجابات للإجهاد. Duan وجماعته
 ، (2007) .

4-2-4 - تأثير اجهاد الجفاف على الحاصل

ان العجز المائي يؤدي الى خفض واضح للمواصفات الانتاجية ويعزي ذلك الى عرقلة عملية التبادل الغازي والتي لا تتحدد بأنسجة المصادر بل تتعدها الى عرقلة عمليات الانتقال في نسيج اللحاء . اجهاد الجفاف يشبط انتاج المادة الجافة من خلال التأثيرات التثبيطية على تمدد الورقة وتطورها وبالتالي يؤدي الى خفض امكانية اصطياد او مسك الضوء (اعتراض) الضوء ، الجفاف يسبب في قلة العقد او الى عقم الازهار ، و السبب الرئيسي لهذا قد لا يكون السبب الوحيد وهو انخفاض في عملية تمثيل وعرقلة تحرك الكتلة الى ثمار النبات اي عرقلة تحرك الكتلة لمستويات تحقق افضل نمو للحبوب عندما تتعرض نباتات الذرة الى اجهاد الجفاف في مرحلة الـ *teaseling* وتؤدي الى انخفاض جوهري وواضح في الحاصل ومكونات الحاصل مثل العرائيص وحاصل الحبوب . نبات¹ والحاصل البيولوجي . نبات¹ ودليل الحصاد ، Demirevska ، وجماعته ، (2009) . الاجهاد يخفض الحاصل ومكونات حاصل النباتات استنادا الى دور المعقد الثغري كاستجابة الى قلة المحتوى المائي والذي يقلل من امتصاص CO₂ وكنتيجة لذلك سوف تنخفض عملية البناء الضوئي ، باختصار الجفاف يقلل نمو النباتات وتطوره ويؤدي الى عرقلة انتاج الازهار وملء الحبات وبالتالي انتاج حبوب اقل واصغر ، ان الانخفاض في ملء الحبات يحدث بسبب انخفاض التمثيل ونشاط مصادر انتاج السكر وانزيمات تمثيل النشا ، Samarah وجماعته ، (2009) .

4 - 2 - 5 - التأثير على الصفات التشريحية والفسلجية

1. يؤثر اجهاد الجفاف على نمو النبات من خلال : -

أ - تثبيط الانقسام الخلوي والذي يشمل أربعة مراحل وهي:

1 - G1 مرحلة قبل بناء الـ DNA .

2 - S مرحلة بناء الـ DNA Synthetase .

3 - G2 مرحلة قبل الانقسام الخيطي .

4 - M مرحلة الانقسام الخيطي .

2. غلق الثغور .

3. تثبيط تفاعل هل في البناء الضوئي وانخفاض النظام الضوئي الاول والثاني PS1 و PS11

4. خلل في دورات التنفس .

5. تراكم الذائبات .

6. اختلال التوازن الهرموني .

7. اضطراب محتوى الاحماض النووية والبروتينات ويزداد هدم البروتينات .

النباتات الجفافية هي التي تستطيع العيش تحت ظروف الجفاف وتحملها عن طريق تحورات خاصة في تركيبها الداخلي والخارجي

يمكن تلخيص أهم التحورات في ما يلي : -

1- تقوية البشرة

حيث تحاط البشرة بطبقة سميكة من الادمة وذلك بجانب تغلظ جدران خلاياها ، واحيانا تتغلظ جدران الخلايا بمادة اللكنين

2 – تكوين كميات وفيرة من النسيج السكرينيكي

تحتوي هذه النباتات على نسب كبيرة من الخلايا السكرينيكية ولا سيما في الاوراق وتوجد هذه الخلايا عادة بشكل طبقة او طبقتين تقع بين البشرة والنسيج المتوسط . او بشكل اشربة او صفائح سميكة من الالياف تمتد طوليا تحت البشرة وهذه تمنع فقدان الماء من ناحية وكدعامة ميكانيكية من ناحية اخرى عند تعرض النباتات للجفاف

3 – وفرة الشعيرات

تكون كثيرة في النباتات الجفافية خاصة على السطوح السفلية للأوراق او على الثغور لتقليل حركة الهواء وتقليل النتح الثغري

4 – انطواء الاوراق

غالبا ما يحصل انطواء للأوراق بصورة محكمة لتقليل عملية النتح خاصة عند ظروف الجفاف وهذا راجع اساسا الى تواجد الخلايا المحركة Motor Cells وقد تسمى الخلايا المفصلية .

5 – الثغور من حيث تركيبها وموضعها

هنا تكون في مستوى منخفض او غائرة تحت تجويف الغرف الهوائية

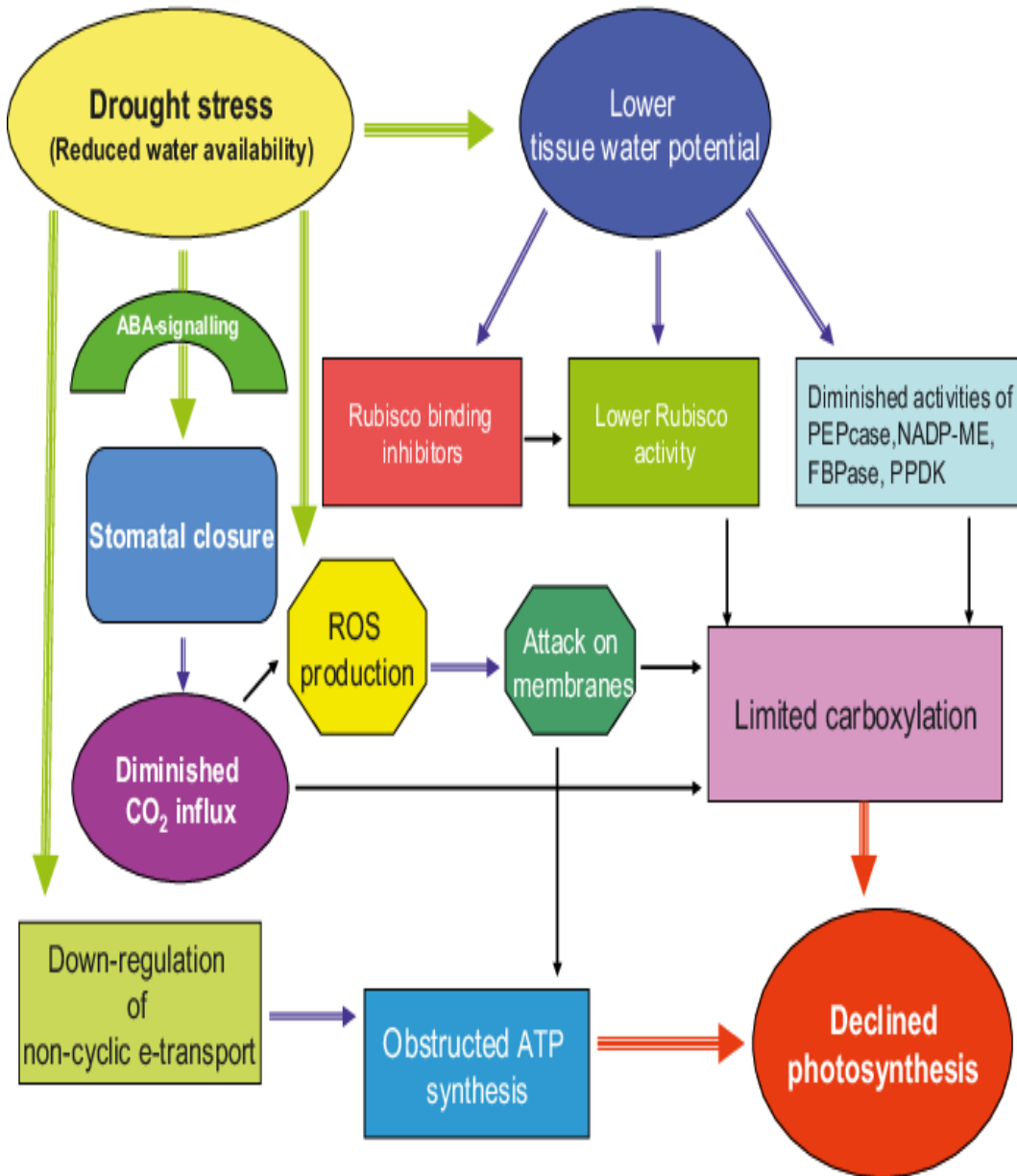
6 – اختزال سطح الورقة

تلجا بعض النباتات الى تقليل السطح الناتج من خلال حملها لأوراق صغيرة مثل نبات الكازورينا . الربيعي ، (2020) .

4 - 2 - 6- تأثير اجهاد الجفاف على عملية البناء الضوئي

الاجهادات البيئية لها تأثيرات مباشرة على منظومة البناء الضوئي وخاصة من خلال تعطيل معظم الاجزاء والمكونات الرئيسية للبناء الضوئي حيث تشمل انتقال الالكترونات في الثايلوكايدة وخفض دورة الكربون والسيطرة على كمية CO_2 عن طريق الدخول وبشكل متوافق ومتزامن مع زيادة تراكم الكربوهيدرات وهدم الدهون من خلال عملية الـ **peroxidative** (او هدم الدهون بواسطة البيروكسيد) واضطرابات التوازن المائي ، ان قدرة وقابلية النباتات للتأقلم او التكيف بمختلف الظروف ترتبط بشكل مباشر وغير مباشر بقابليتها على التكيف وعند مستوى البناء الضوئي والذي يرتبط بالتأثيرات الحيوية والفسلجية والكيميائية للنبات وبالتالي نمو وانتاجية النبات . النبات يعاني من تأثيرات اجهاد الجفاف ومؤشرات التبادل الغازي تؤدي الى انخفاض في تمدد الورقة وعرقلة آلية البناء الضوئي ودفع الاوراق الى الشيخوخة المبكرة واكسدة دهون البلاستيدات الخضراء والتغير في تركيب الصبغات والبروتينات . الباحث Anjum وآخرون (2011) ، لاحظ بأن اجهاد الجفاف على نبات الذرة ادى الى هبوط واضح في صافي عملية البناء الضوئي بحدود 33.22% ومعدل النتج 37.84% والمعدن الثغري 25.54% وكفاءة استخدام الماء 50.87% وكفاءة استخدام الماء الداخلي 11.58% و CO_2 الداخلي 5.86% مقارنة مع نباتات الشاهد التي لم تتعرض للاجهاد المائي . العديد من الدراسات اشارت الى ان انخفاض نشاط البناء الضوئي تحت ظروف الاجهاد يعزى الى آلية

فتح وغلق الثغور ، الثغور هي المدخل لفقد الماء وقابلية امتصاص CO_2 وغلق الثغور هي الاستجابة الاولى لإجهاد الجفاف والذي يسبب هبوط في معدل البناء الضوئي ، إن غلق الثغور يحرم الاوراق من دخول CO_2 وتمثيل الكربون ينخفض ، اجمعت العديد من البحوث على ان اجهاد الجفاف يساهم في غلق الثغور بشكل تدريجي وحالة الماء في الاوراق تتفاعل او تتداخل مع حالة الثغور وحركتها وهناك علاقة ارتباط **correlation** جيدة وقوية بين الجهد المائي في الورقة و حركة الثغور، وتبين أخيراً بأن اجهاد الجفاف يبعث اشارة من الجذور للأوراق والتي بسبب جفاف التربة خلال تيار النتح مما يؤدي الى غلق الثغور . التغيرات الاخرى تشمل البناء الحيوي للكلوروفيل والتغيرات في وظيفة وتركيب البلاستيدات الخضراء واضطرابات في عمليات تراكم وانتقال وعرقلة عمليات الايض الاساسية Yang, ، وجماعته (2021) . والمخطط التالي يوضح تأثيرات اجهاد الجفاف على عملية البناء الضوئي وعمل مضادات الاكسدة .



شكل - 69 - يوضح انخفاض في عملية البناء الضوئي تحت اجهاد الجفاف وحصول خلل في التوازن بين انتاج الـ ROS وعمل مضادات الاكسدة مما يؤدي الى حصول الاجهاد التأكسدي . عن Farooq وجماعته ، (2009 a) .

4 - 2 - 7 - تأثير اجهاد الجفاف على محتوى الكلوروفيل

صبغة الكلوروفيل واحدة من المكونات الأساسية للبلاستيدات الخضراء لأداء عملية البناء الضوئي ومحتوى الكلوروفيل تحت ظروف الاجهاد يعتبر عارض نموذجي لحصول الاجهاد التأكسدي وربما يكون نتيجة لأكسدة الصبغات ضوئياً او حصول الأكسدة الضوئية للصبغات **Pigment photo-oxidation** وتحطم الكلوروفيل ، إن صبغات البناء الضوئي هي مهمة للنبات خاصة في اصطياد او مسك الضوء وانتاج القوى المختزلة ان كلا من الكلوروفيل a , b هما عرضة للتحلل المائي ، ان انخفاض او عدم تغير مستوى الكلوروفيل خلال الاجهاد قد لوحظ في العديد من الانواع ، إن اجهاد الجفاف يسبب تدهور او انخفاض كبير في مستوى كلوروفيل a و b ومحتوى الكلوروفيل الكلي في العديد من اصناف دوار الشمس المختلفة ، تعرض صنفان من الزيتون لتقليل أوخفض الريات ادى الى اقل محتوى من كلوروفيل a و b وهذا الانخفاض كان 29 الى 42 ٪ لكلا الصنفين Chemlali و Cheteui على التوالي . Guerfel و آخرون ، (2009) ، ان فقد او خسارة محتوى الكلوروفيل تحت الاجهاد المائي يعتبر سبب رئيسي في عدم تنشيط عملية البناء الضوئي ، علاوة على ذلك العجز المائي يحفز على خفض محتوى الكلوروفيل ويعتقد بأنه يؤثر على اغشية البلاستيدات الخضراء فقد يحصل نوع من الانتفاخ او التضخم الزائد او المفرط فيها و تشويه او انحراف في تحوصل الصفيحة الخلوية و ظهور قطرات من الدهن ، التراكم الواطئة من صبغات البناء الضوئي ممكن ان تحدد من عملية البناء الضوئي ومن ثم الانتاج الرئيسي .

اجمعت اغلب البحوث على ان الفقد في الكلوروفيل في النبات كاستجابة لنقص الماء تحدث في خلايا الميزوفيل بشكل اكبر

مقارنة مع خلايا غلاف الحزمة التي يحصل بها أقل فقد في كمية الكلوروفيل .

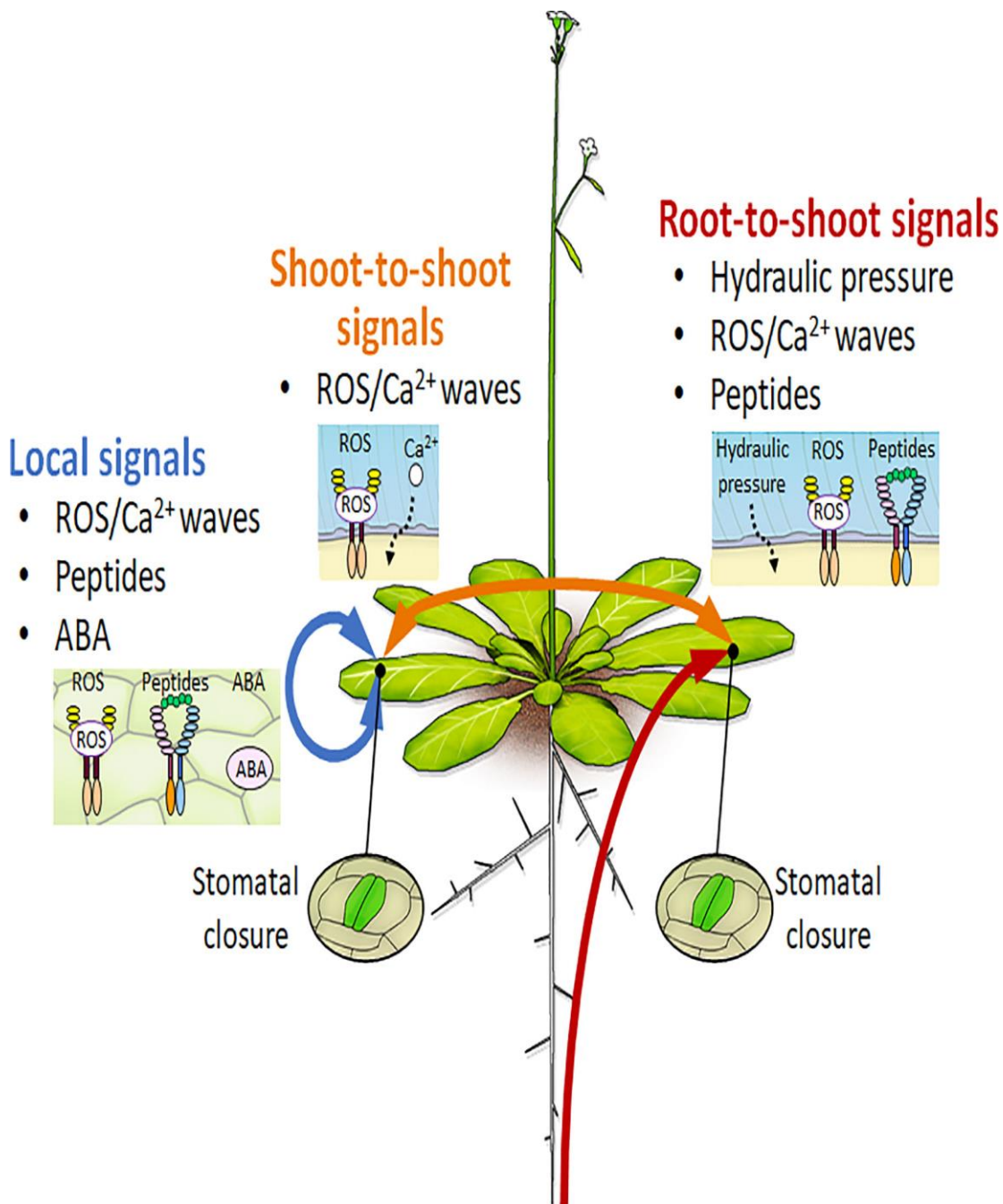
4 - 2 - 8 - تأثير اجهاد الجفاف على العلاقات المائية

مستوى الماء النسبي RWC ، وجهد ماء الورقة ومقاومة الثغور ومعدل النتح ودرجة حرارة الورقة ودرجة حرارة الغطاء النباتي Canopy هي كلها صفات مهمة تؤثر على العلاقات المائية . ان الـ RWC يعتبر مقياس لحالة النبات المائية والتي تعكس النشاط الايضي في الانسجة وتستعمل كدليل ذو معنى او هدف لمقاومة التحلل المائي . ان الـ RWC للاوراق اعلى في المرحلة الابتدائية الاولى من تطور الاوراق ومن ثم ينحدر او يهبط مع تراكم المادة الجافة ونضج الورقة ، ان الـ RWC يتأثر بامتصاص الماء من قبل الجذور اضافة الى الفقد عن طريق النتح. وقد لوحظ الانخفاض في RWC كاستجابة لاجهاد الجفاف في العديد من النباتات عند تعرض الاوراق للجفاف حيث يحصل هبوط عالي في الـ RWC والجهد المائي ، تعرض النباتات لاجهاد الجفاف سوف يخفض بشكل حقيقي وملحوظ جهد ماء الورقة ومحتوى الماء النسبي وحصول النتح وبالتزامن مع ذلك تحصل زيادة في درجة حرارة الورقة ، عند تعرض صنفين من الحور لاجهاد الجفاف بشكل تدريجي فان الانخفاض في RWC كان 23.3% في *Populus Cathayaba* بينما كان 16% في *Populus kangdingensis* . ان الـ RWC يتأثر بالتداخل بين مدة الاجهاد وضراوته وشدته ونوع النبات و في الحقيقة ان المكونات المسؤولة عن العلاقات المائية تتأثر بانخفاض كمية الماء المتوفرة وفتح الثغور وغلقها التي تتأثر بدرجة مئوية اكبر ، علاوة على ذلك التغير في درجة حرارة الورقة ربما يكون عامل

مهم في السيطرة على حالة الورقة المائية او وضع الورقة المائي تحت ظروف الاجهاد ، الانواع المقاومة للجفاف تحافظ على كفاءة استخدام الماء من خلال خفض فقد الماء ومع ذلك نمو النبات قد يتعرقل ويتوقف تمدد الاوراق وتنخفض كفاءة استعمال الماء WUE بشكل معنوي .

4 - 2 - 8 - تأثير اجهاد الجفاف على تراكم المواد الازموزية Osmolyte accumulation

النبات يراكم انواع عديدة من الذائبات العضوية وغير العضوية Solutes في الساييتوسول لخفض الجهد الازموزي وبهذه الطريقة سوف يحافظ على انتفاخ وامتلاء الخلية تحت ظروف الاجهاد من خلال المحافظة على انتفاخ وامتلاء الخلية ربما يتم انجازه بطريقة تعديل الازموزية كأستجابة لتراكم البرولين والسكرورز والكاربوهيدرات الذائبة والكلاسين بيتان Glycinebetaine والذائبات الاخرى في الساييتوبلازم التي تحسن من عملية امتصاص الماء من التربة الجافة ، ان عملية التراكم لهذه الذائبات تحت اجهاد الجفاف تعرف بالتنظيم او التعديل الازموزي Osmotic adjustment والتي تعتمد بشكل اساسي على معدل اجهاد الماء للنبات ، نبات الحنطة مثلاً يلاحظ انخفاض هذا المستوى بسبب تناغم وملائمة هذه الذائبات وتراكم وانتقال البرولين مما ساهم في تحسين مقاومة النبات للاجهاد المائي مع تواجد هذه الذائبات ، البرولين درس كثيراً نظراً لأهميته البالغة في مقاومة الاجهاد ان تراكم البرولين هو الاستجابة الاولى للنباتات التي تتعرض الى اجهاد العجز المائي لتقليل الاضرار على الخلايا ، تدرّج اجهاد الجفاف يحفز تراكم كبير للبرولين في نباتات الذرة الواقعة تحت الاجهاد المائي ان محتوى



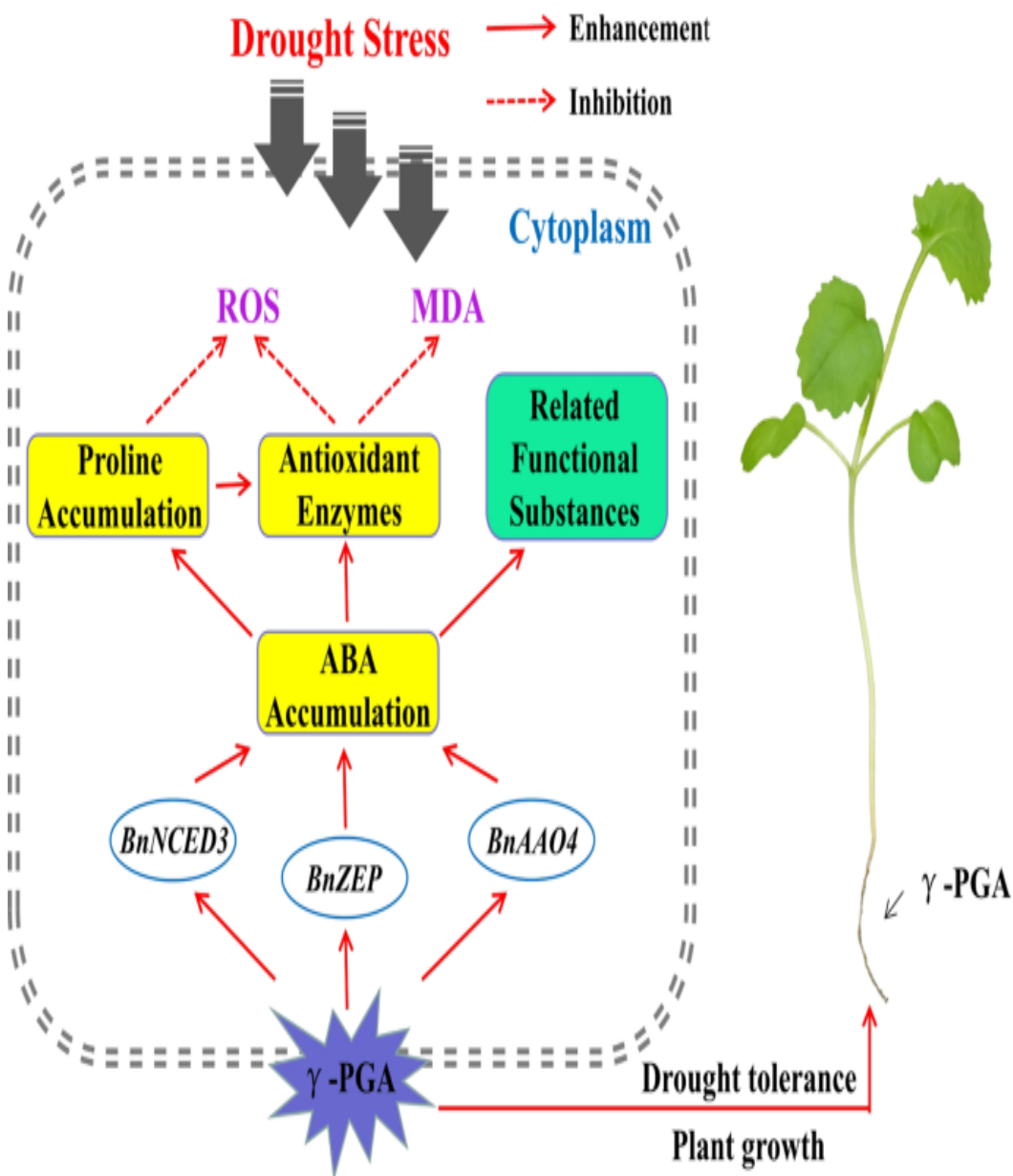
شكل - 70 - يوضح الاشارة من الجذور لل Shoot وبالعكس والاشارات الموضعية Local Signals لمقاومة اجهاد الجفاف .
عن : Takahashi وجماعته ، (2020) .

الخطوط الحمراء تعني الإشارة من الجذر للـ Shoot ، الخطوط البرتقالية تعني الإشارة من الـ Shoot الى الـ Shoot ، الخطوط الزرقاء تعني الإشارة الموضعية Local Signals . (انتهى شرح المخطط) .

البرولين يزداد كلما تدرج اجهاد الجفاف حتى يصل الى القمة peak حيث سجل بعد عشرة 10 ايام من الاجهاد ومن ثم ينخفض وتعاني النباتات كثيرا تحت تاثير الاجهاد المائي كما لوحظ ذلك بعد 15 يوماً من الاجهاد . Foolady و Ashraf (2007) ، البرولين ممكن ان يعمل كجزئية اشارة لتغيير او تعديل وظائف المايتوكوندريا ويؤثر على تزايد اعداد الخلايا او موتها ويحفز على التعبير الجيني . ان تراكم البرولين تحت الاجهاد في العديد من النباتات يرتبط مع مقاومة الاجهاد وتركيزه وقد لوحظ بانه عادة ما يكون اعلى في النباتات المقاومة للاجهاد مقارنةً مع الحساسة للاجهاد ويؤثر على ذوبانية البروتين ويحافظ على التركيب الرباعي للبروتينات المعقدة ويحمي او يضمن سلامة الاغشية الخلوية تحت ظروف الاجهاد ويقلل من اكسدة دهون الاغشية او التثبيط الضوئي Photoinhibition وهو ايضا يساعد على ثباتية التراكيب الخلوية ويساهم في كشف الجذور الحرة ويوازن جهد تفاعلات الاكسدة والاختزال الخلوية تحت ظروف الاجهاد . Harb وجماعته ، (2010) .

4 - 2 - 9 - تأثير اجهاد الجفاف على انتاج الـ ROS

ان توليد الـ ROS هي واحدة من الاستجابات الاولى او المبكرة للخلايا الحقيقية للاجهادات الحيوية وغير الحيوية ، ان انتاج الـ ROS في النبات يعرف على انه اندفاع تأكسدي وهي اولى



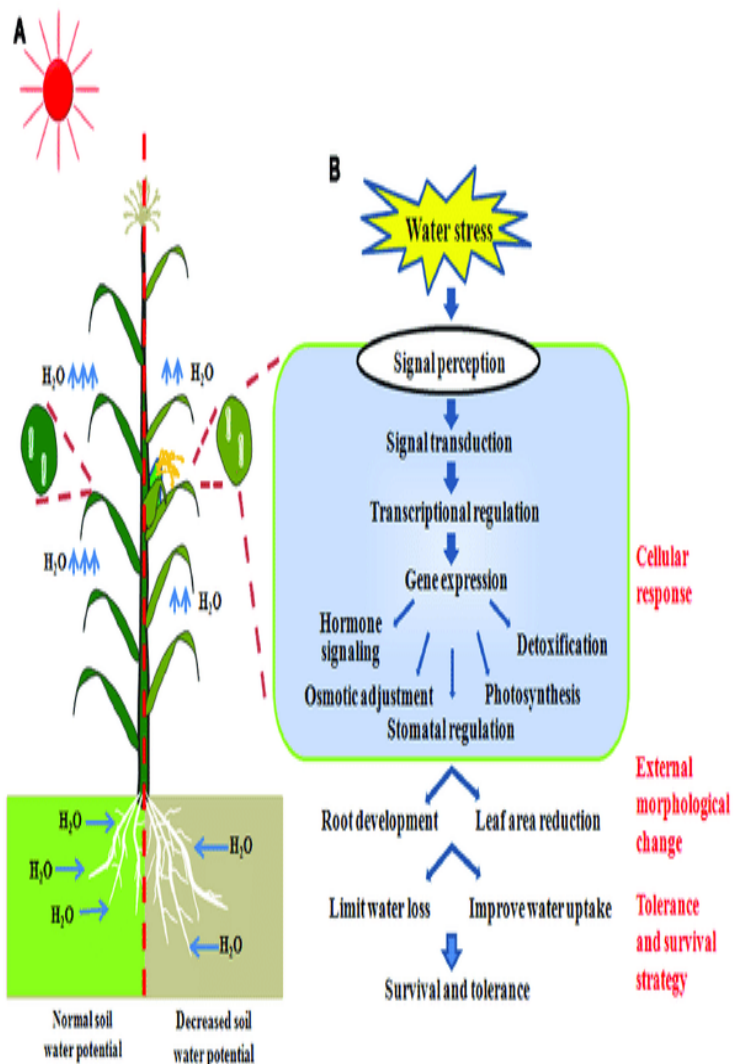
شكل - 71- يوضح الالية المحتملة للـ poly- γ -glutamic acid (γ -PGA) في تحفيز المقاومة ضد اجهاد الجفاف في نبات *Brassica napus* ، الخطوط المستقيمة تعني تنشيط والخطوط المتقطعة تعني تثبيط . عن : Xu وجماعته ، (2020) .

محاولات النبات للدفاع عن نفسه كاستجابة لجهد نقص الماء وتعمل كممرسل ثانوي لتحفيز دفاعات التفاعلات التالية الأخرى في النبات . ان الـ ROS والتي تشمل ايونات الاوكسجين والجذور الحرة والـ Peroxides تنتج بشكل طبيعي من خلال عمليات الايض الطبيعية للاوكسجين ولها دور اساسي في بعث الاشارة للخلية و مع ذلك فخلال ظروف الاجهاد مثل الجفاف فان الـ ROS يزداد بشكل دراماتيكي او مفاجئ مما ينتج عنه اضرار الاكسدة للبروتينات والـ DNA والدهون ، ان تواجد الـ ROS بشكل وبمحتوى عالي ممكن ان يهدد النبات بشكل جدي من خلال زيادة عملية (LP) Lipid peroxidation وتحطم البروتينات وتشتيت وتشظي الـ DNA وأخيراً موت الخلية . الاجهاد يحفز على الاجهاد التأكسدي في النبات من خلال تواجد الـ ROS مثل O_2 ، H_2O_2 ، OH وهذه ممكن ان تهاجم دهون الاغشية بشكل مباشر وتزيد عملية الـ LP ، الجفاف يحفز على زيادة انتاج وتوليد الجذور والجذور الحرة او الافراط في الانتاج Over production ، كما ان الـ ROS يزيد من محتوى MDA . ان محتوى الـ Malondialdehyde(MDA) ، يعتبر كمؤشر او كدليل لنشاط الجذور الحرة ROS و الـ MDA يعتبر دليل مناسب لعملية LP للأغشية الخلوية ، ان انخفاض ثباتية الاغشية ينعكس او يعكس مدى حصول عملية LP المتسببة بواسطة ROS علاوة على ذلك فان الـ LP هي دليل سيطرة او تفوق او انتشار تفاعلات الجذور الحرة في الانسجة اضافة لذلك امتصاص الاوكسجين الى الأنسجة في كل العمليات يولد أنواع الأوكسجين التفاعلية ROS خصوصاً H_2O_2 والذي ينتج بمعدلات عالية جداً من خلال تفاعل Reaction colycoilate oxidase في Peroxisome البروكسيسومر في التنفس الضوئي ، لقد لاحظ الباحثون ان زيادة تركيز MDA و H_2O_2 في الغُقل Cutting

التي تعرضت للجهاد المائي كان 88.9% و 99.7% في *P. Cattayana* على التوالي ، بينما كانت فقط 44 و 63.6% في *P. Kangdingensis* ، في الـ *pea* البزاليا مستوى الـ LP في الأوراق يزداد مرتين او اربع مرات مع زيادة إجهاد الجفاف وهذا مسار يرتبط بدرجة عالية مع Protein peroxidation . Anjum و جماعته ، (2011) .

4 - 2 - 10 - إجهاد الجفاف و مضادات الأكسدة الانزيمية

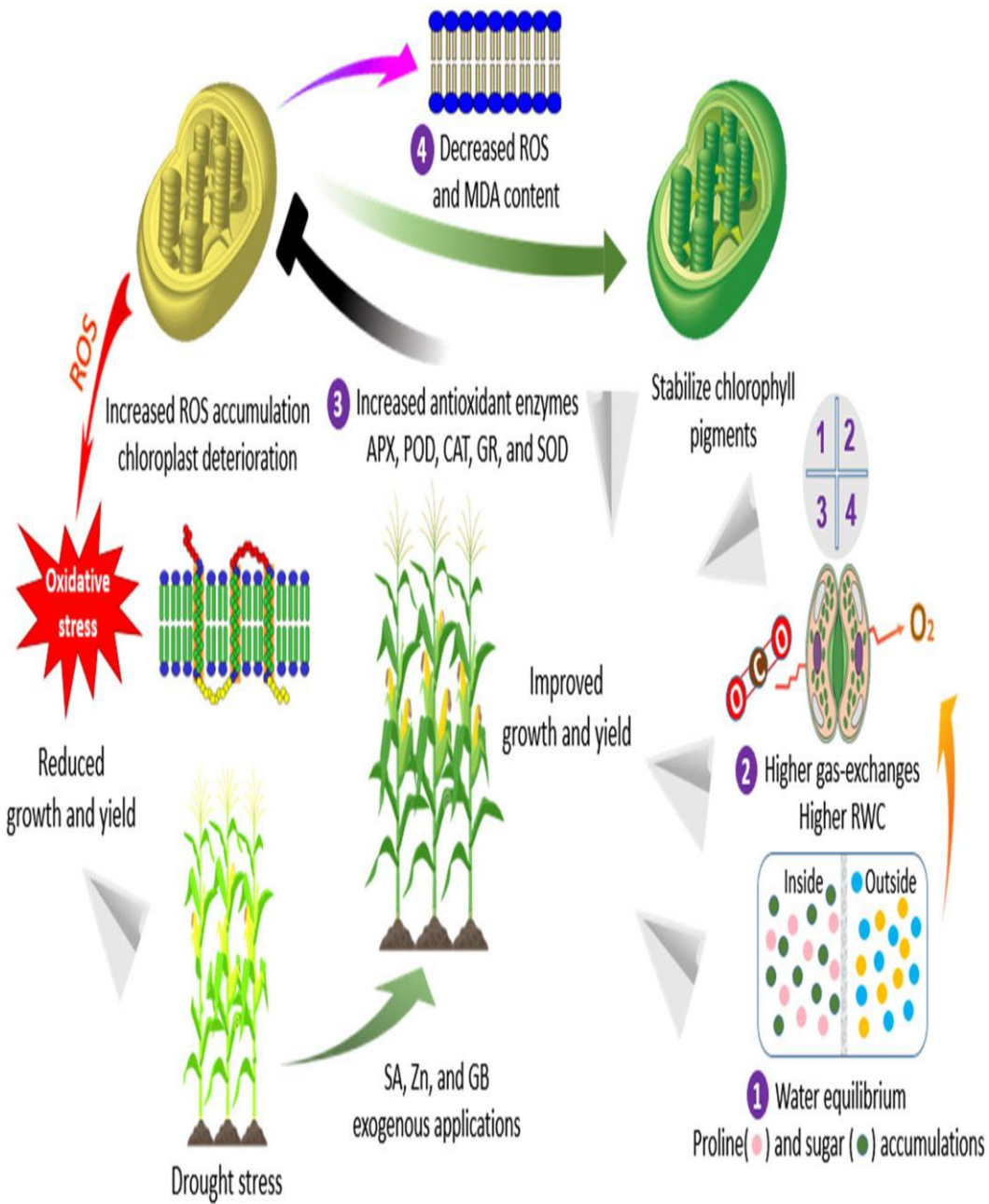
هناك منظومة دفاع ذاتي في النباتات ، أن التوازن بين أنتاج الـ ROS ونشاط مضادات الأكسدة الانزيمية يتحدد بقدر بعث اشارة الأكسدة او حصول الضرر لتقليل تأثيرات إجهاد الأكسدة ، النباتات طورت او أنشأت نظام اكسدة انزيمي وغير انزيمي معقد مثل مضادات اكسدة ذات وزن جزيئي قليل (Glutathione و Ascorbate و الكاروتينويدات) و انزيمات كنس الـ ROS مثل (SOD ، POD ، CAT ، APX) . مضادات الاكسدة غير الانزيمية تعمل معاً لحفظ وصيانة و سلامة الأغشية التي تحصل بها عملية البناء الضوئي تحت إجهاد الاكسدة ، المركبات الانزيمية ربما وبشكل مباشر تكنس الـ ROS او ربما تعمل بواسطة انتاج مضادات اكسدة غير انزيمية ، ان الهدم الفعال او التخریب الفعال الذي تحدثه O_2 و H_2O_2 في خلايا النبات يحتاج فعل منسق او مرتب او عمل بانسجام لمضادات الاكسدة ، ان الـ O_2 ممكن dismutated الى H_2O_2 بواسطة SOD في البلاستيدات الخضراء والميتوكوندريا والساييتوبلازم والـ Peroxisomes . المخطط التالي يوضح قدرة النبات الفسلجية والمظهرية على التأقلم في ظروف نقص الماء .



شكل 72 – (A) - يوضح قدرة النبات الفسلجية والمظهرية على التأقلم في ظروف نقص الماء .

(B) – استجابة الخلية للاجهاد المائي والتي تشمل انتقال الإشارة والتغيرات الفسلجية للبقاء على حياة النبات .

عن Wang وجماعته ، (2017)



شكل - 73 - يوضح استعمال الاليات المختلفة لحامض الساليسيلك SA والخاصين Zn والكلايسين بيتانين GB للتخفيف من آثار اجهاد الجفاف على نبات الذرة الصفراء . عن Shemi ، وآخرون ، (2021) .

شرح الرموز في المخطط:

ROS = Reactive Oxygen Species

APX = Ascorbate Peroxidase

GR = Glutathione Reductase

POD = Peroxidase

CAT = Catalase

SOD = Super Oxide Dismutase

MDA = Malonaldehyde

RWC = Relative Water Content

ان الـ **POD** يلعب دور المفتاح **Key role** في الـ H_2O_2 الذي ينتج خلال عملية **dismutatron** للـ O_2 و يتحفز بواسطة **SOD** . الـ **CAT** أنزيم رئيسي يساهم في طرد وازالة H_2O_2 في المايكوبلازما و عليه سوف يساعد في تحسين تحديد او تقييد التأثيرات الضارة لاجهاد الاكسدة ، لقد وجد على انه في الـ **Peroxisomes** ، اهمية لا غنى عنها لتحلل الـ H_2O_2 خلال الاجهاد ، **Mittler** ، (2002) . الحفاظ على اعلى مستوى من نشاطات مضادات الأكسدة الانزيمية ربما يعزى الى الجفاف المستثار بواسطة زيادة القدرة ضد ضرر الأكسدة كما ان قابلية مضادات الأكسدة الانزيمية على كنس الـ **ROS** وتقليل و تقليل تأثيرات الضرر ربما ترتبط مع مقاومة الجفاف في النبات . **Sharma و Dubey** ، (2005) .

Abiotic stress

(Drought, Salinity, Cold, Heat)

Accumulation of functional metabolites

Antioxidants

Flavonoids

Anthocyanins
Flavanols

Compatible solutes

Sugars

Sugar Alcohols

Galactinol Sucrose
Raffinose

Amino Acid

Proline BCAAs
Glycine betaine

ROS scavenging

Osmotic adjustment

Regulatory factor

Stress resistance

شكل - 74 - يوضح مواد الايض ووظائفها في مقاومة الاجهاد غير الحيوي وخاصة اجهاد الجفاف والملوحة والحرارة والبرودة .
عن Takahashi ، وجماعته ، (2020) .

شرح المخطط :

النباتات تبدي استجابة مختلفة لمقاومة الاجهاد فقد يحصل تراكم للسكريات (مثل الرافينوز والسكرور) و السكريات الكحولية (مثل Galactinol) و الاحماض الامينية كالبرولين وذلك من اجل المحافظة على التوازن المائي في الخلية وضمان سير الفعاليات الحيوية بانسيابية كاملة ، علاوة على ان بعض مواد الايض تعتبر كائنات للـ ROS . (انتهى شرح المخطط) .

4- 2 - 11 - تأثير اجهاد الجفاف على تراكم المادة الجافة

ان عملية تراكم المادة الجافة هي محصلة لثلاث عمليات وهي :

1. الضوء المحجوز

2. كفاءة النبات الضوئية

3. التنفس

ان النباتات المعرضة للشد المائي تختلف في قدرتها على حجز الضوء ويتأتى ذلك من خلال مساحة الاوراق ونقص في دليل المساحة الورقية ، اما كفاءة عملية البناء الضوئي حيث ان الطاقة الضوئية الممتصة من الشمس تتحول الى طاقة كيميائية عن طريق تثبيت CO_2 ويتأتى ذلك من اختزال المقاومة الثغرية وتحديد امتصاص CO_2 لكن ذلك لا يؤثر بأكثر من 7% ، اما الجانب الثالث فهو يمثل كفاءة تحويل الكربون المثبت الى مادة مخزونة وهذا يتطلب تحديد تأثير عملية التنفس وتأثير الشد المائي عليها ، هذا من ناحية ومن ناحية اخرى فإن الضوء المحجوز من قبل الاوراق يتناسب مع مساحة الورقة وزاويتها و بانخفاض الجهد الازموزي

للمحلل المغذي فيؤدي ذلك الى خفض في مساحة الاوراق وهذا يؤدي الى قلة المادة الجافة المتراكمة كما ان اختزال المساحة الورقية يؤدي الى تقليل كمية المادة الجافة المتراكمة عن طريق اختزال السطح الذي يحجز الضوء للقيام بعملية البناء الضوئي . ان ذبول الاوراق يتأثر بالشد المائي الذي قد يغير من الزاوية الورقية والذي من شأنه ان يغير من قابلية الورقة على حجز الضوء ، ان تلك التأثيرات لابد وان تنعكس على انتاجية النبات.

ان تراكم المادة الجافة وعلاقتها بالإنتاجية في النباتات المعرضة للشد المائي وانخفاضها ربما تعود الى الاسباب التالية:

1-اختزال معدل نشوء الاوراق على قمة الساق مع هبوط عمليات الانقسام الخلوي.

2-انخفاض في استطالة السيقان ومعدلات اتساع الاوراق.

3- هبوط في انتاج الافرع الثمرية في مختلف المحاصيل.

4- تقليص نمو الجذور بسبب عجز الماء.

4 - 2 - 12 - تأثير اجهاد الجفاف في متغيرات النمو

تشمل متغيرات النمو معدل النمو وفترة النمو ومساحة الورقة او اطوالها ان خفض معدل اتساع الورقة يحدد نمو النبات عن طريق اختزال مساحة الاوراق الكلية التي تقوم بعملية البناء الضوئي كما ان خفض الجهد الازموزي للتربة من شأنه ان يؤدي الى اختزال معدل اتساع الورقة ، ان الشد المائي يختزل مساحة الورقة النهائية وذلك باختزال متوسط معدل النمو بينما لم تتغير فترة النمو كثيراً . ان زيادة فترة النمو للأوراق المعرضة للشد المائي قد

أبدتها دراسات كثيرة ، ان زيادة فترة نمو المحصول في ظروف عجز الماء من شأنها ان تزيد مقاومة المحصول لتلك الظروف والمحافظة على الانتاجية .

4- 2- 13 تأثير اجهاد الجفاف في عمليات النمو في الورقة

ان اختزال مساحة الورقة بسبب ظروف عجز الماء من الظواهر التي يمكن ملاحظتها تحت تأثير الشد المائي والذي يؤدي الى اختزال الانتاجية ، لقد وجد ان اختزال عمليات النمو المتمثلة بالانقسام الخلوي والانتساع الخلوي والتنظيم الخلوي من الاسباب الرئيسية وراء اختزال مساحة الاوراق تحت تلك الظروف ، لقد اشارت اغلب الدراسات ان كمية اختزال الانتساع الخلوي في مراحل النمو المبكرة هي الأرجح في التأثير، بينما يختزل عدد الخلايا في المراحل المتأخرة من النمو وبعد زيادة فترة تأثير الشد المائي .

لقد وجد بأن معدل الزيادة في الدنا DNA يقل الى 60% عندما يهبط الجهد المائي- 0.2 ميكا باسكال باستعمال مادة المانيتول في بادرات الفجل وهذا يدل على ان الشد المائي يختزل عمليات الانقسام الخلوي ، أن تأثير الشد المائي على النشاط المايوتوزي يبين على ان اختزال نمو الخلايا انما يأتي من جانبين رئيسيين هما:

1. اختزال المحتوى المائي يؤدي الى ايقاف تقدم الدورة

الخلوية وذلك عن طريق مرحلتي الانقسام المايوتوزي G1 و G2 وهما قبل بناء DNA وبعد بناء DNA على التوالي ، وهذا يعني اختزال بناء الاحماض النووية او الاسراع في هدمها .

2. ان نوع الماء يؤثر كثيراً على بناء الدنا DNA في مرحلة S-Stage حيث ان الخلايا لا يمكنها المرور عبر هذه المرحلة عندما يكون المحتوى المائي اقل من 75% ، من جانب آخر فإن الشد المائي قد لا يؤثر على عملية الانقسام الخلوي مباشرة حيث يمكن ان نتوقع بأن الخلية المرستيمية يجب ان تصل الى حجم مناسب قبل حصول عملية الانقسام الخلوي وهذا يعني اتساعاً خلوياً يجب ان يعقب كل انقسام قبل حصول الانقسام التالي ، وعليه فقد يؤثر الشد المائي على عملية الانقسام الخلوي بصورة غير مباشرة وذلك بتأثيره في عملية الاتساع الخلوي .

4 - 2 - 14 - التأثير على عملية التنفس

أن التأثيرات اللاثغرية للشد المائي على عملية التنفس قد توضح طبيعة الاستجابة المعقدة لهذه العملية في تلك الظروف .

أن أهم التأثيرات هي كالتالي :-

1. هبوط حاد في عملية الفسفرة الأيضية والذي يصاحب زيادة في عملية التنفس وعدم تضمين الفوسفات ADP uncoupling في عملية النقل الألكتروني وأنتاج ATP وبالتالي نقص الفسفرة التأكسدية (P O) .

2. ان زيادة عملية التنفس تحت ظروف من عجز الماء تصاحب زيادة في نشاط انزيم الكاتاليز Catalase وهبوط في نشاط انزيم Peroxidase وزيادة محتوى حامض الأسكوربك .

3. يشهد استهلاك الأوكسجين O_2 نقصاناً عندما تتعرض الماييتوكوندريا إلى الشد المائي القاسي إلا أن نشاط انزيم Cytochrome oxidase يزداد مع زيادة الشد المائي .

4. ربما تزداد عملية التحلل السكري Glycolysis عند الشد المائي المعتدل والذي يؤدي إلى زيادة تحرير CO_2 والكحول الأيثلي وهذا يعني : -

أ - هبوط عملية التنفس الهوائي وزيادة التنفس اللاهوائي .

ب- تحديد تجهيز المركبات الوسطية الناتجة خلال عملية التنفس الهوائي بسبب هبوط هذه العملية .

ج - تنشيط عملية النقل الألكتروني في الماييتوكوندريا .

5. قد يستعمل مسار Monophosphate Hexose shunt تحت ظروف عجز الماء .

6. ان الشد المائي القاسي (الذي يسبب نزع ماء شديد) من شأنه أن يؤدي إلى نقص المسافات البينية و هبوط في عملية التبادل الغازي والذي يسبب هبوطاً في معدل التنفس .

7. النزع القاسي للماء يسبب زيادة في لزوجة محتويات الخلية وبالتالي انخفاض في انتشار المواد الاساسية والناتجة من عملية التنفس .

4 - 2 - 15 - تأثير اجهاد الجفاف على التوازن الكربوني

يقصد بالتوازن الكربوني بأنه محصلة المادة الكربوهيدراتية المضافة عن طريق عملية البناء الضوئي و استخدام جزء منها في

عملية التنفس من خلال فتره معينة أو يمكن أن يعبر عنه بأنه قياس لمعدل CO_2 المتبادل والذي يرتبط بدرجة كبيرة مع معدل الإنتاج في المحصول ، أن التوازن الكربوني خلال النهار يتأثر بمعدلات العمليات الفسيولوجية التي ترتبط بالتوازن الكربوني وهي عمليات البناء الضوئي والتنفس الضوئي والتنفس ، أما في الليل فأن عملية التنفس هي التي تحدد التوازن الكربوني .

وهناك معيارين أساسيين لغرض تثبيت التوازن الكربوني هما :

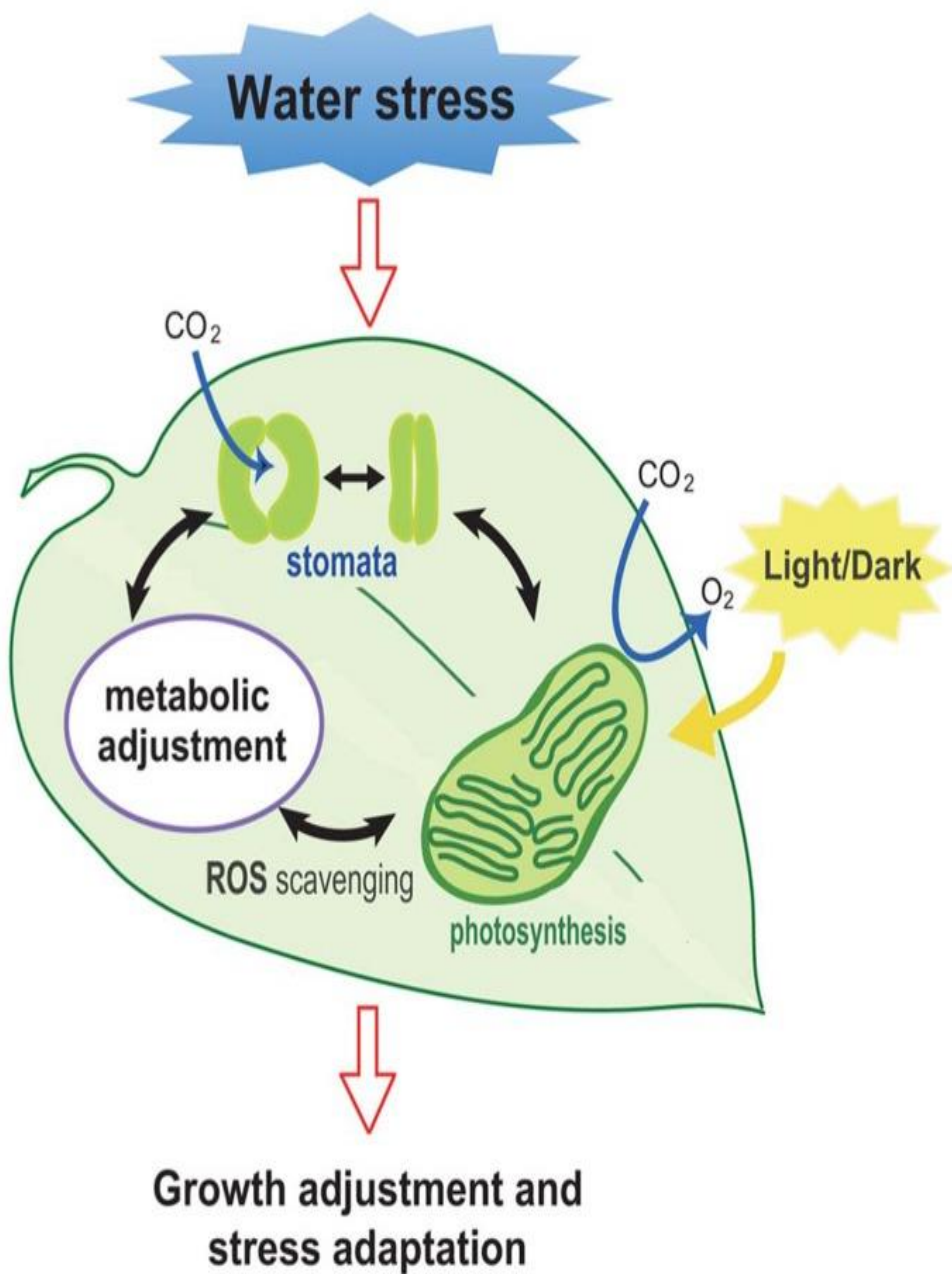
1. أجمالي البناء الضوئي ناقصاً التنفس الضوئي .
2. التنفس الكلي خلال فترة معينة ولتكن 24 ساعة .

ويمكن تلخيص أهم التأثيرات الخاصة باجهاد الجفاف المزمّن على التوازن الكربوني اليومي بـ :

1. اختزال المادة الكربوهيدراتية الناتجة عن عملية البناء الضوئي وذلك بسبب اختزال مساحة الورقة واختزال معدل البناء الضوئي في وحدة مساحة الورقة .
2. اختزال المادة الكربوهيدراتية المفقودة في التنفس والخاصة بالنمو بالمقارنة مع اختزال المادة الكربوهيدراتية المضافة الناتجة عن البناء الضوئي .
3. اختزال المادة الكربوهيدراتية المفقودة بالتنفس والخاصة بالادامة بدرجة موازية مع الأختزال العام في مستوى النشاط الأيضي .

أن اجهاد الجفاف يؤثر بشكل فاعل على أحداث العديد من التغيرات منها

1. التنظيم الأزموزي و ما تتطلبه من طاقة لغرض الابقاء على انتفاخ الخلايا وإدامة النمو فيها.
 2. عملية توزيع Compartmentalization للأيونات والمركبات العضوية من مختلف العضيات الخلوية لغرض التنظيم الأزموزي داخل الخلية نفسها .
 3. تغيرات تخص تسمك الجدران الخلوية تحت ظروف الملوحة أو الجفاف كأجراء تكيفي ومايتطلبه ذلك من طاقة حيوية.
- والمخطط التالي يوضح بعضا من تأثير اجهاد الجفاف على
الفاعليات الحيوية في الخلية :



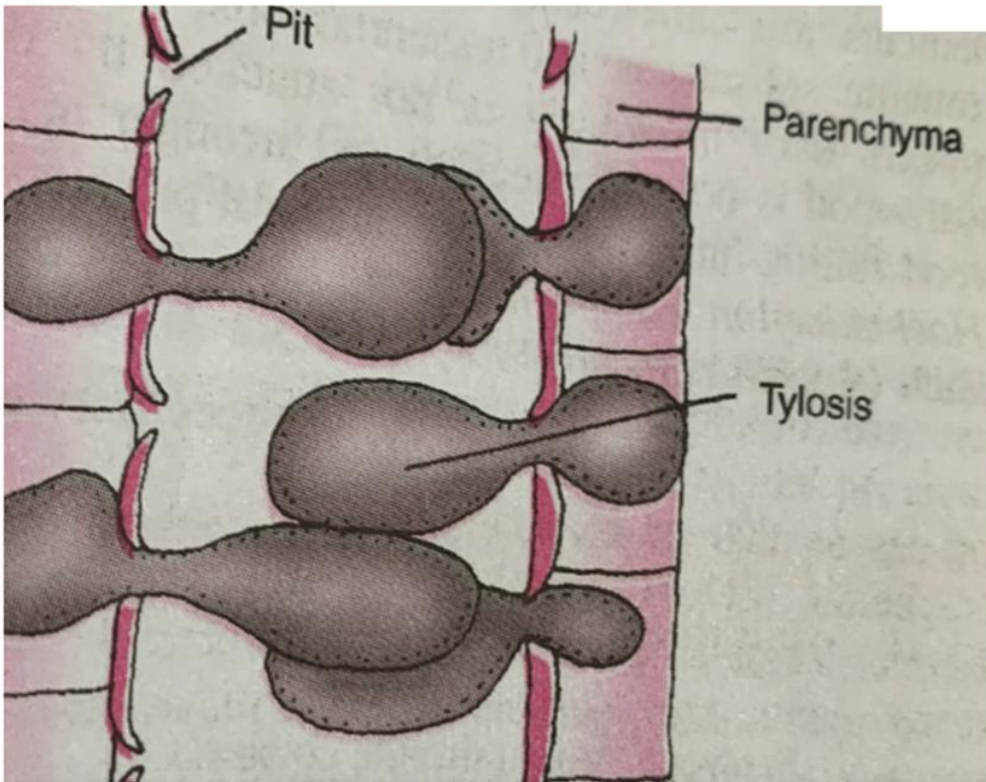
شكل - 75- يوضح استجابة النبات للجهاد المائي وكُنس الـ ROS و البناء الضوئي . عن : Osakabe وجماعته ، (2014) .

4- 2- 16 - حالات ذبول فسلجية للنبات دون الاصابة بمرض معين

هذه الحالات قد تحصل ومن أهمها : -

1- تكون التايلوزات Tylosis

وهي عبارة عن تراكيب مثانية الشكل تظهر داخل الاوعية والقصيبات في الخشب الابتدائي والثانوي ، وهي اكثر شيوعا في الخشب الثانوي وتكون بسبب انتفاخ الجدار الخلوي لخلية بيرينكيما الخشب او بيرينكيما شعاعية مجاورة لوعاء او قصيبة من خلال النقرة الى فراغ ذلك الوعاء .



شكل - 76 - يوضح التايلوزات Tylosis في نسيج الخشب .

2 – ظاهرة تهدل الاوراق Epinasty

تحصل هذه الظاهرة للنباتات التي تعاني من ارتفاع الماء الارضي وهي عبارة عن اتجاه اعناق الاوراق للأسفل بسبب زيادة نمو الخلايا على السطح العلوي للورقة نتيجة لزيادة تركيز الاثيلين أي ان الذبول يحصل بالرغم من وجود الماء . Farooq (2009 a) .

الخلاصة

إن انخفاض معدل نمو النبات بشكل عام تحت تأثير إجهاد الجفاف ينقص الماء يعود إلى انخفاض معدل امتصاص الماء من قبل جذور النباتات والضروري لتحويل المدخرات الغذائية وتحللها وانتقالها فضلا عن تأثير الجفاف في نشاط الأنزيمات المحللة للمواد الغذائية ونقلها وتمثيلها إذ لوحظ أن نشاط أنزيم β -amylase و α -amylase يتشبهان وبشكل كبير بفعل الجفاف ، كما أدى انخفاض جهد الماء في منطقة الجذر بسبب نقص المحتوى المائي بتأثير طول مدة الجفاف أو بوجود فرق في جهد المحلول بين داخل النبات وخارجه إلى نقص الماء في النبات الذي أدى بدوره إلى انخفاض أو تثبيط عملية الانقسام الخلوي ومن ثم توقف النمو، وهذا ما اشارت اليه العديد من البحوث من خلال انخفاض معدل نمو النبات كمؤشرات شكلية تجلت في انخفاض طول النبات وعدد الأوراق ومساحة المسطح الورقي .

هذه النتائج تتوافق مع نتائج العديد من الدراسات التي أشارت إلى انخفاض في نمو النباتات وتأثر نظام مضادات الأكسدة فيها سلبا عند تعرض النباتات الى ظروف إجهاد الجفاف ، حيث يسبب ذلك في انخفاض طول النبات وعدد الأوراق ومساحة المسطح الورقي

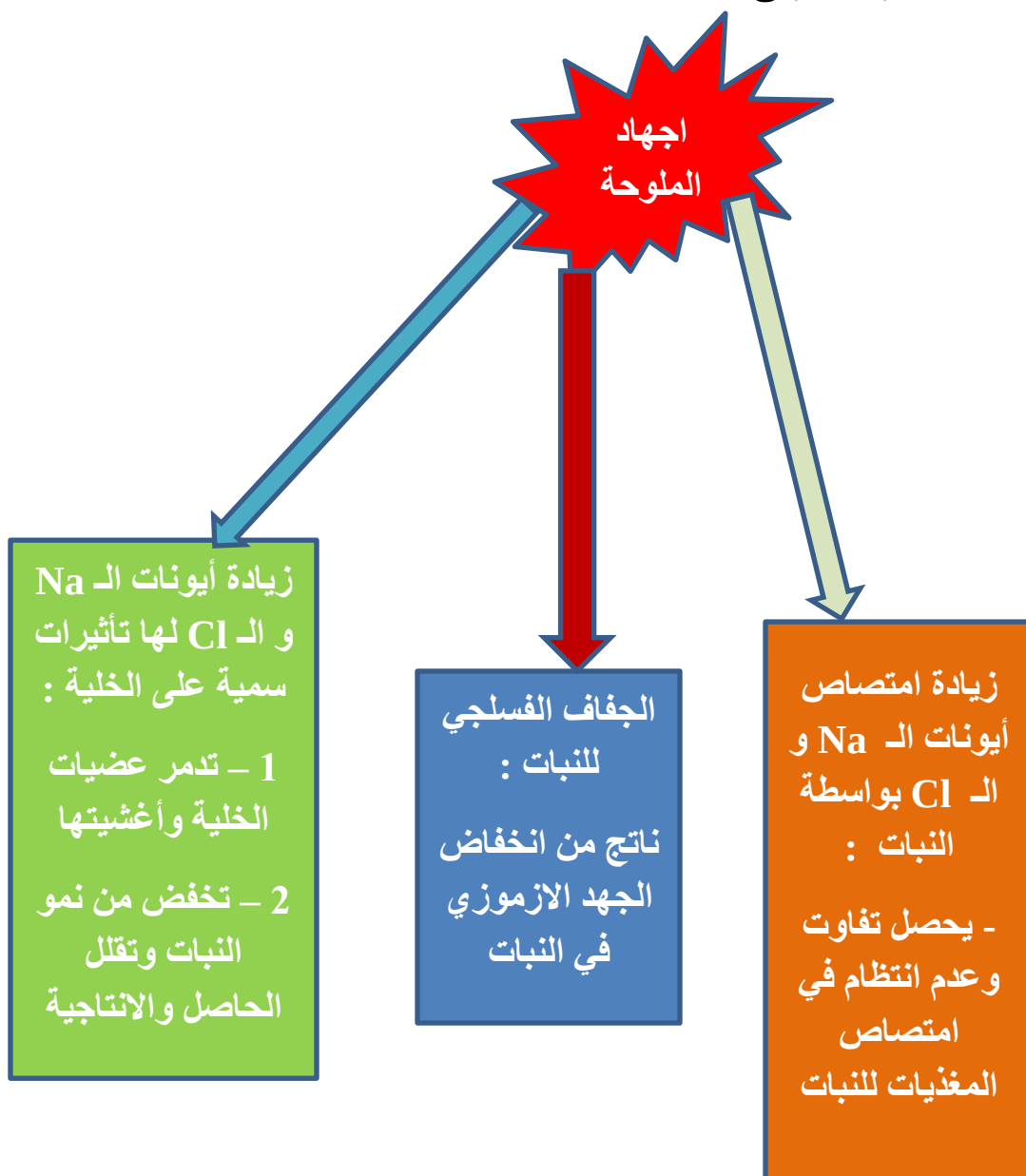
مقارنة بمعاملة الشاهد ، فضلا عن انخفاض محتوى الماء النسبي وعملية التمثيل الضوئي . ويمكن الاستنتاج أن معدل استطالة الخلايا حساس جدا للجفاف ، وهذا يعود إلى اعتماد نمو الخلايا بالتمدد والاستطالة على الحفاظ على مستوى معين من الماء يضمن امتلاء الخلية الذي يتأثر بشكل مباشر بإجهاد الجفاف ، فضلا عن ذلك فإن الجفاف يعمل على تثبيط النمو نتيجة نقص ضغط امتلاء الخلايا أو بسبب نقص وصول الماء إلى الأنسجة النامية نظرا إلى عدم قدرة الجذور على النمو وامتصاص الماء والأملاح المعدنية بسبب نقص التدرج في جهد الماء بين الخشب والخلايا النامية ، الذي يؤدي في النهاية إلى انخفاض المحتوى المائي في أنسجة النبات الذي سيؤثر سلبا في العمليات الحيوية ، ان المجاميع المتنوعة الواسعة من الكائنات تقوم بتركيب وتراكم مركبات جزيئية صغيرة معروفة بالذائبات المتوافقة **Osmolytes or Compatible solutes** او تسمى **Osmoprotectants** في خلاياها كطريقة لتحمل الاجهاد كالجفاف او التراكيز العالية من الاملاح وغيرها ، بصورة عامة فان الـ **Osmoprotectants** تصبح ذائبة بتراكيز عالية من دون ان تثبط عمل المركبات الخلوية الاخرى ، من انواع الـ **Osmoprotectants** المكتشفة لحد الان في النباتات تتضمن احماض امينية (برولين و سترولين)، مركبات اونيوم (كلايسين بيتان وثلاثي دايمثيل سلفونو بروبيونيت)، سكريات احادية (فركتوز) ، سكر الكحول (مانيتول و بينيتول) وسكريات بنسبة ضئيلة (سكروز، ترهالوز و فروكتان) ، ومنها ايضا كلايسين بيتان المتكون في نباتات الجفافيات والمتحملة للملوحة (**Xerophytes and Halophytes**) في حين يتراكم السترولين **Citrulline** في اوراق نباتات الرقي البري تحت اجهاد الجفاف.

4 - 3 - الملوحة

4 - 3 - 1 المقدمة

إن الملوحة تعتبر واحدة من العوامل التي تؤثر على الانتاج الزراعي في المناطق الجافة وشبه الجافة ، وهي تنتج بسبب رداءة الري او تراكم الاملاح في الطبقة العليا من التربة او بسبب الخاصية الشعرية وارتفاع الاملاح من الماء الارضي نحو منطقة الجذور بسبب زيادة التبخر ، وللملوحة تأثيرات عكسية على ارتفاع النبات وعدد الاوراق وطول الجذور . وتعتبر الملوحة من المشاكل المزمنة في الاراضي المروية حيث وجد بأن أكثر من 25 % من الاراضي المروية هي مالحة خاصة في العراق ومصر وايران والهند وباكستان وسوريا ويحصل انخفاض واضح في نمو المجموع الخضري وتضرر اساسي في سلامة الاغشية الخلوية تحت ظروف الملوحة مما يؤدي الى الاخلال بعمليات امتصاص وانتقال الايونات من خلال تدفق الكتلة . وتحت ظروف الملوحة ، فإنه إذا بقيت أيونات Na و Cl في الساييتوبلازم فإنها توقف او تقلل من نشاط الانزيمات وإذا تواجدت في جدران الخلايا فإنها تسبب في جفاف وتجعد الخلايا وعادة ما يكون نمو الجذور أقل تأثراً بالملوحة مقارنة مع نمو الأوراق . إن الإجهاد الملحي يؤثر بشكل واضح على صفات النمو الخضري للنبات في كلا مرحلتَي الانبات ونمو البادرات وبالتالي قد يحصل توقف لانقسام واستطالة الخلايا أو قد تنغلق الثغور مما يؤدي الى خفض في عملية التركيب الضوئي وتحطم البروتين وفي النهاية يكون نمو النبات ضعيف وغير منتج وتعتبر السيقان هي أكثر الأعضاء تراكماً للـ Na والـ Cl مقارنة مع الأوراق اضافة الى ان تراكم الـ Cl يزداد بدرجة أكثر مقارنة مع الـ Na في نبات الكانتالوب .

و تكاد تتسع مشكلة الملوحة في العراق وتتمدد مساحات شاسعة من الاراضي الملحية تضاف سنويا لرصيد الأراضي الزراعية التي يخسرها العراق .



شكل - 77 - يوضح تأثير الملوحة على العديد من الفعاليات الفسلجية والحيوية في الخلية .

4 - 3 - 2 - تأثير الملوحة على الصفات الظاهرية للنبات

ان للملوحة تأثير معنوي واضح في جميع صفات النمو مثل صفتي الوزن الجاف للمجموع الجذري والوزن الطري للازهار وقد يعزى هذا السبب الى حصول انخفاض واضح في صافي معدل التركيب الضوئي وبشكل معنوي مما اثر سلبا على تمثيل CO_2 وانخفاض في امتصاص المغذيات ومن ثم هبوط في معدل نمو النبات وبالتالي الوزن الجاف له ويتأثر المجموع الخضري بشكل اكبر مقارنة مع المجموع الجذري تحت ظروف الاجهاد الملحي مما يشير الى ان الجذور اكثر مقاومة للملوحة من المجموع الخضري Turan وجماعته، (2010). وتؤثر الملوحة على الجهد الازموزي للخلايا وامتصاص الايونات وتمثيل الاحماض النووية والبروتين والنشاط الانزيمي والتوازن الهورموني. El-Gamal، (2000)، ويحصل انخفاض في الوزن الطري للمجموع الخضري بدرجة اكبر من المجموع الجذري. Campose وجماعته، (2007). وتصغر خلايا جذر النبات المعرضة للاجهاد الملحي واوراقه وسوقه وتتضرر جدران الخلايا اذ يزداد تثخنها وتميل نحو التصلب اي انها تكون اقل مرونة Plasticity واكثر صلابة Rigidity نتيجة فعل تجمع الاملاح في الخلايا وكذلك بعض المركبات مثل Glucan وتكبر فجوات الخلية لتجمع اكبر قدر ممكن من الاملاح، ويحصل اخلال بالتوازن الغذائي تحت اجهاد الملوحة من خلال تثبيط عمل مضخات $H^+ - ATPase$ أو من خلال الاختلال الوظيفي لغشاء الخلية فإحلال أيونات الصوديوم محل أيونات الكالسيوم في الأغشية يؤثر سلبا في الاختيارية النفاذية لها كما تؤثر الملوحة في عمليات البناء الضوئي والتنفس ومسالك نقل الاليكترون، أو تعمل الملوحة على وقف النمو الخضري والجذري نتيجة لتثبيط عمل الهورمونات المنشطة للنمو كالجبريلينات والساييتوكاينينات وتنشيط عمل الهورمونات المعيقة للنمو كحامض

الابسيسيك ABA . فضلا عن ذلك قد تتلف الملوحة او تضعف
النفاذية الاختيارية للاغشية الخلوية وربما تزيد من التسريب
الاليكتروني ويقلل الاجهاد الملحي من عدد الازهار للنبات وقطر
الزهرة مقارنة مع النباتات غير الواقعة تحت تاثير الاجهاد الملحي
Bayat وجماعته ، (2012) .

4 - 3 - 3 تأثير الملوحة على شكل الخلايا والجدران للنبات

تؤثر الملوحة في شكل خلايا النبات وكذلك مظهر النبات ومعدل
تنفسه والتمثيل الكربوني فيه وانتاجية المادة الجافة في وحدة
المساحة ، وبشكل عام تصغر خلايا جذر النبات واوراقه وسيقانه
عندما ينمو في الوسط الملحي كذلك جدران الخلايا تتضرر هي
الآخرى بالشد الملحي اذ يزداد تثخن جدران الخلايا وتميل نحو
التصلب عليه فإن الخلايا تكون اكثر صلابة لدى تعرضها لشد
الاملاح ، فضلا عن ذلك قد تقوم بعض الخلايا بتجميع حبيبات النشا
والدهون في الكلوروبلاست Turan ، وجماعته ، (2010) ،
وفي الوقت نفسه فانه لاجل التخلص من التركيز العالي لايونات
الصوديوم بالذات فان فجوات الخلية تبدأ بزيادة حجمها حتى تحتل
حيزا كبيرا من سايتوبلازم الخلية وذلك لتجمع اكبر قدر ممكن من
الاملاح . وتزداد أنشطة تصنيع بعض المركبات مثل ABA و SA
و IAA والاثيلين في النباتات المتحملة للملوحة والنامية تحت شد
الملوحة وذلك في الية لحماية ازموزية الخلايا من جهة
Osmoprotectants واصلاح ضرر الملوحة Salinity
Damage Repair من جهة اخرى . Yokas ، وجماعته ،
(2008) .

4 - 3 - 4 تأثير الملوحة على الصفات الفسلجية للخلية

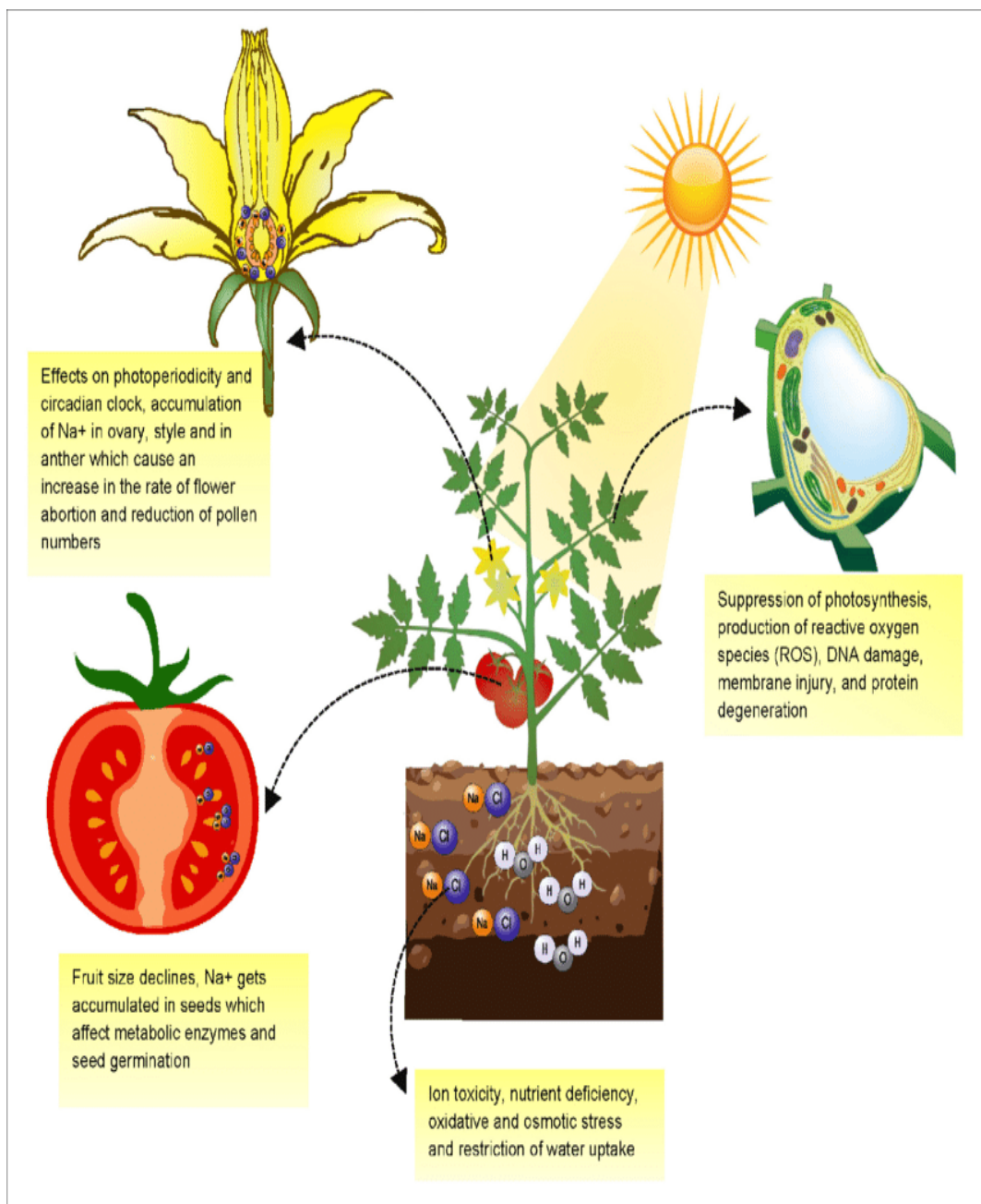
يمكن ايجاز ضرر الملوحة على النبات بالاتي :

1 - اعاقة امتصاص بعض العناصر الغذائية لنمو النبات بسبب وجود ايونات بعض عناصر الاملاح ولا سيما ايونات الصوديوم .

2 - التسمم الايوني للخلية نتيجة تجمع معدلات عالية من الصوديوم والكلور والكبريتات فوق طاقة تحمل خلية النبات .

3 - قلة امتصاص الماء بسبب الشد الازموزي المسلط على جذر النبات النامي في الوسط الملحي العالي .

4 - التسمم الوراثي Genotoxic اذ انه بزيادة تركيز الاملاح في سايتوسول الخلية لحد معين يتحطم DNA الخلية وتموت حالا .
إن العوامل الاساسية المحددة لنمو وتكشف النبات في الترب الملحية الجافة هي الرقم الهيدروجيني والملوحة العالية High salinity . بصورة رئيسة حوالي 90% من NaCl مسؤول عن زيادة الملوحة والبقية هي كلوريدات و كاربونات وبيكاربونات الصوديوم و البوتاسيوم و المغنيسيوم والكالسيوم وان آليات التحمل للملح تتطلب توفر محاليل متلائمة تتجمع في السايتوبلازم والعضيات التي لها وظيفة في التنظيم الاوزموزي وحاميات الاوزموزية Osmoprotectants ، كما إن الأصناف الرئيسة للمحاليل العضوية الاوزموزية تتكون من سكريات بسيطة (بصورة رئيسة الفركتوز والكلوكوز) و سكريات كحولية (كليسول و Methylated inositols) وسكريات معقدة (تريهالوز و رافينوز و Fructans) وأخرى تتضمن مشتقات الأحماض الأمينية الرباعية .



شكل - 78 - يوضح التأثيرات المختلفة للملوحة على الثمار والازهار وكفاءة عملية البناء الضوئي وانتقال المغذيات والـ ROS على نبات الطماطة . عن Egamberdieva ، وجماعته ، (2019) .

4 - 3 - 5 تأثير الملوحة على الغشاء البلازمي

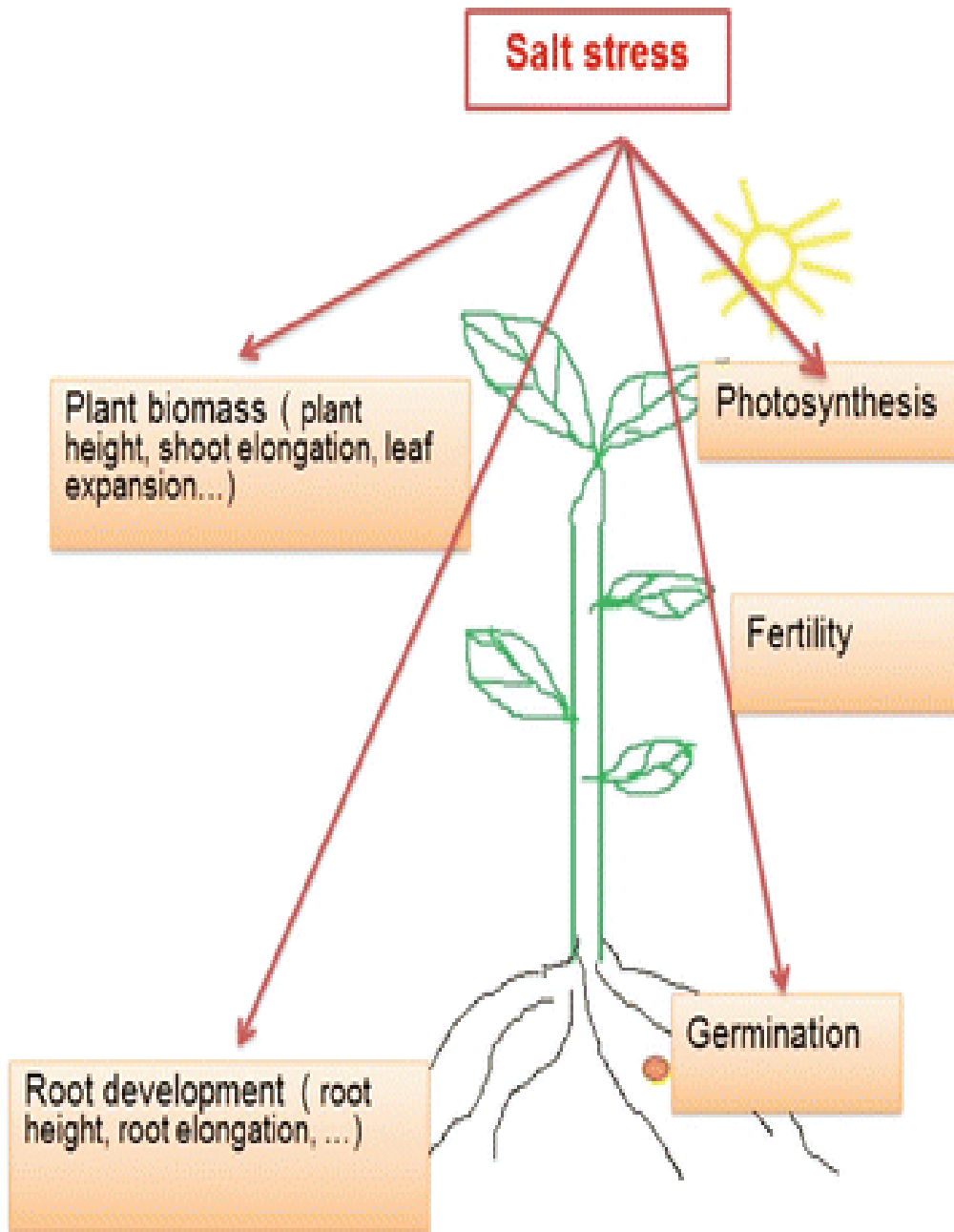
ان الغشاء البلازمي له دور فاعل في الحفاظ على مرونته تحت الشد ، وذلك لكي يضمن التنافذ الطبيعي للماء والايونات بين الخلايا ومنع الايونات الضارة من الحاق الضرر بالخلايا ولا سيما الغشاء الداخلي للساييتوبلازم والفجوات وكذلك مقدرة الخلية على زيادة حجم الفجوات واحتجاز Compartmentation أيونات الصوديوم بشكل خاص ، حيث تكون الخلية في هذه الحالة بمنأى عن تأثير ضرر أيونات الصوديوم لأنها انتقلت من ساييتوسول الخلية الى داخل الفجوة المحاطة بجدار ، ان ذلك يؤدي الى حالة ثبات الخلية في وظائفها تحت الشد ، اذ يحدث واحد أو أكثر من الاتي :

- 1 - تقييد او استبعاد ايونات الصوديوم عن ساييتوسول الخلية بواسطة الغشاء البلازمي .
- 2 - حبس أيونات الصوديوم داخل الفجوات .
- 3 - طرد أيونات الصوديوم من الخلية الى المسافات البينية Apoplast .

4 - 3 - 6 تأثير الملوحة على البلاستيدات وصبغات البناء الضوئي

- 1 - لوحظ انتفاخ البلاستيدات وتآكل صفائح الكرانا وتشوه في حجمها .
- 2 - نقص كفاءة الفسفرة الضوئية .

- 3 - اكسدة الكاروتين الذي بدوره يحمي الكلوروفيل من الاكسدة الضوئية ، فعند اكسدته يتم هدم الكلوروفيل بسرعة .
 - 4 - نقص كفاءة عملية البناء الضوئي من خلال التأثير على تفاعل هل وعملية تثبيت CO_2 ضمن تفاعلات الظلام .
 - 5 - نقص محتوى صبغات الكلوروفيل بسبب نشاط أنزيمات تحلل الكلوروفيلات .
 - 6 - نقص بناء السايتركرومات في جذور النباتات وتلكؤ انتقالها الى المجموع الخضري .
- اي انه باختصار تأثير الاجهاد ينحصر في ثلاث مفاصل مهمة وهي: -



شكل - 79 - يوضح تأثيرات الملوحة على النبات . عن Mbarki وجماعته ، (2018) .

١ - تركيب البلاستيكة .

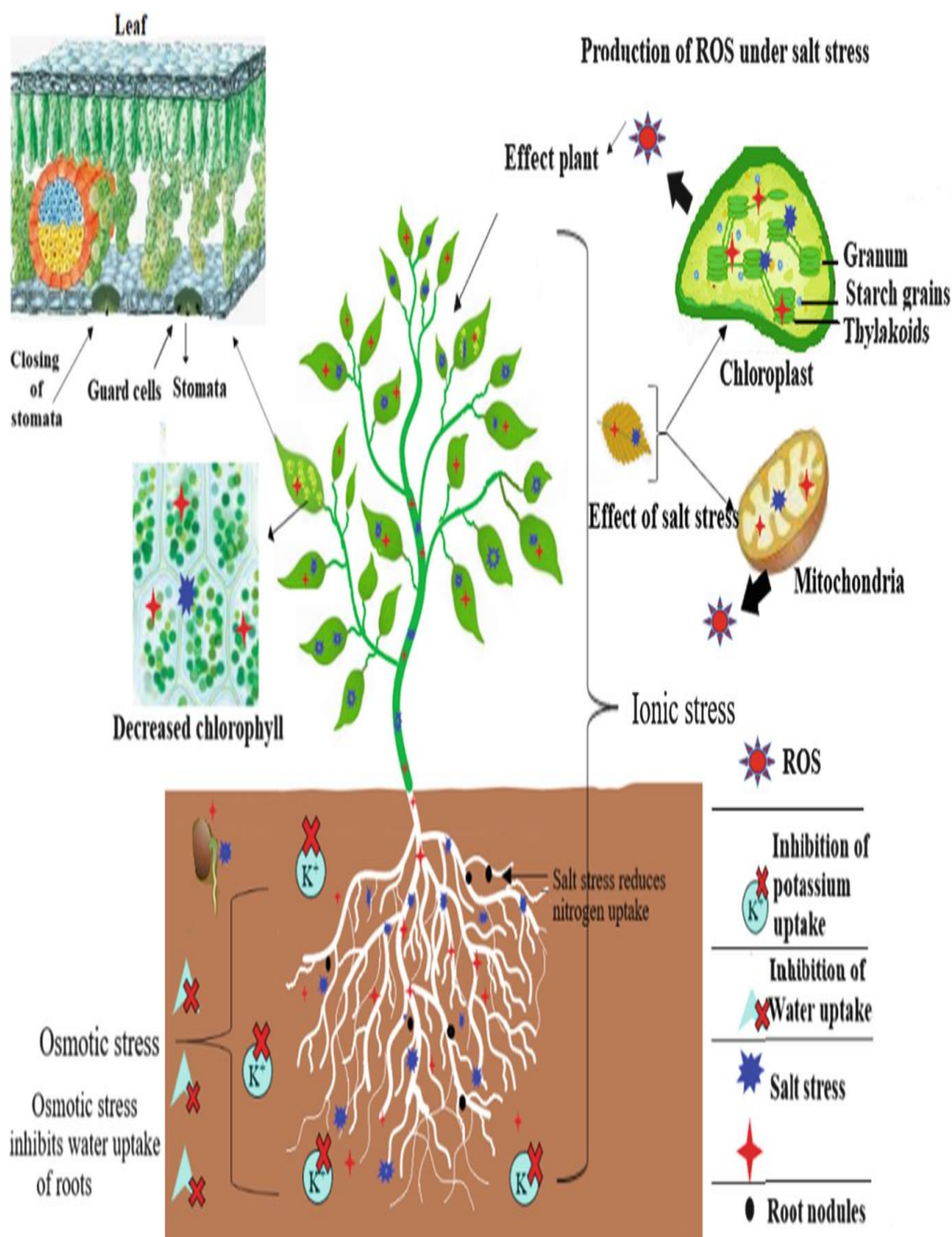
ب - الصبغات الاساسية كالكلوروفيلات والمساعدة كالكاروتينات .

ج - تفاعلات البناء الضوئي .

4 - 3 - 7 - تأثير الملوحة على الاجهاد التاكسدي وانتقال المغذيات

إن الملوحة تعتبر من اهم العوامل المحددة لنمو وانتاجية المحاصيل وتصنف ثلث مساحة العالم بأنها معرضة أو متأثرة بأخطار الملوحة وتؤثر الملوحة في العديد من الصفات المظهرية والفسلجية والحيوية للنبات فهي تزيد من مستويات الجذور الحرة وReactive Oxygen Species (ROS) وهذه تهاجم الاغشية الخلوية وتؤثر بشكل مباشر على النفاذية الاختيارية للاغشية اضافة الى دور الملوحة في التأثير على تكون وانتقال الهرمونات من الجذور للاوراق . Bayat وجماعته ، (2012) . وتؤثر الملوحة ايضا في سمية الايونات والاجهاد الازموزي الذي يمنع امتصاص الماء والمغذيات الاخرى . Arghavani وآخرون ، (2017) . اضافة لذلك فان للملوحة عدة اضرار يمكن اختصارها بانها تعمل على اعاقا امتصاص بعض الايونات والتسمم الايوني للخلية نتيجة تجمع معدلات عالية من الصوديوم والكلور ومن ثم قلة امتصاص الماء بسبب الشد الازموزي المتسلط على الجذر النامي في الوسط الملحي العالي واخيرا فهي قد تسبب التسمم الوراثي Genotoxic اذ انه بزيادة تركيز الاملاح في سايتوسول الخلية لحد معين قد يحصل تحطم لـ DNA الخلية وتموت حالا . أشار الباحث Bayat وجماعته ، (2012) ، الى ان استخدام ثلاث مستويات من الملوحة وهي (0 ، 100 و 200 mM) على

نبات الاقحوان ساهم في حصول تاثيرات سلبية وبفروق معنوية على النبات في صفات ارتفاع النبات ومساحة الورقة وعدد الازهار وقطر الزهرة والوزن الجاف للمجموع الخضري والجذور والكلبي . في حين اشار Arghavani وجماعته ، (2017) ، ان استخدام ثلاث مستويات من الملوحة وهي (0 ، 40 و 80 mM) ساهم في حصول فروق معنوية لنبات الكلية المرجية Kentucky Bluegrass في نسبة انبات البذور وطول الرويشة والجذير والوزن الجاف للرويشة والجذير . وحصل الباحث Gharineh وجماعته ، (2013) على فروق معنوية جراء استخدام ستة مستويات من الملوحة وهي (0 ، 1 ، 3 ، 5 ، 7 و 10 dsm^{-1}) على انبات بذور الاقحوان في صفة نسبة الانبات وطول الرويشة والجذير والوزن الجاف لهما . و اشار الباحث Sayyed وجماعته ، (2014) الى ان استخدام اربعة مستويات من الملوحة وهي (50 ، 100 ، 150 و 200 mM) على نبات الجعفري ساهم في حصول فروق معنوية في ارتفاع النبات وعدد الاوراق وطول الجذور والوزن الرطب والجاف . ويمكن استعمال طريقة الرش الورقي للتخفيف ولو قليلاً من التأثيرات الضارة للاجهاد الملحي حيث ثبت ان استخدام الرش الورقي يهدف الى زيادة نسبة ما يستفاد منه النبات من العناصر المضافة رشا فضلا عن التغلب على مشاكل التربة ولسرعة امداد النبات بما يحتاجه من العناصر في اثناء فترة نموه وحتى علاج نقص العناصر ولا سيما الصغرى Gregory ، (2006) .



شكل - 80 - يبين تأثيرات الملوحة على النبات . عن Rao وجماعته ، (2019) .

ان رش الأسمدة العضوية ساهم في الإسراع في نمو النبات وزيادة الانتاجية وزيادة تحمل النبات للجفاف ودرجات الحرارة المتطرفة ، حمزة وآخرون ، (2010) .

4 - 3 - 8 تأثير الملوحة على العلاقات المائية

يمكن تلخيص ذلك بالنقاط التالية هي:

أولا : بواسطة زيادة الإجهاد الأوزموزي لوسط التجذير نتيجة للمحتوى العالي و الذوبانية حيث أن النباتات لها القدرة على أخذ الماء من التربة وهذا يقود إلى بطء النمو وانخفاض الضغط الانتفاخي للخلية ، وسبب ارتباط هذا الضغط في الأنسجة النامية فأن انخفاضه سبب رئيس لتثبيط توسع الورقة تحت الظروف الملحية .

ثانيا : بواسطة التأثير السام للتراكيز العالية من الأيونات حيث الملح ربما يدخل مجرى النتح وبالتالي أصابه الخلايا في الأوراق النامية ويؤدي إلى انخفاض كبير بالنمو حيث تتراكم أيونات الصوديوم في الأوراق خلال التنفس النتحي ، والتراكيز العالية لهذه الأيونات في الأجزاء داخل الخلية Intracellular تكون سامة للمكونات الخلوية أن معظم الأعراض المورفولوجية الناتجة عن التعرض للإجهاد الملحي تكون بصورة رئيسة بسبب تثبيط استطالة الخلايا ، أن الإجهاد الملحي يقود إلى جفاف خلوي Cell dehydration الذي يسبب أجهدا أوزموزيا وإزالة الماء من الساييتوبلازم داخل المساحات بين الخلوية وبالتالي اختزال في حجوم الساييتوبلازم والفجوات.

4 - 3 - 9 - ميكانيكية التحمل والتكيف والتجنب للملوحة

الظروف البيئية المختلفة لها تأثيرات معاكسة على نمو وتكشف النباتات بواسطة التأثيرات السمية للأملاح في التربة والممتصة من قبل النباتات ، النباتات المتحملة للملح لها القابلية على تقليل التأثيرات على النبات بواسطة العديد من التحويلات و التكيفات التشريحية والمورفولوجية والفسولوجية مثل النظام الجذري الواسع و غدد خازنة للملح **Secreting glands** على سطح الورقة . إن التأثيرات التي تسببها النسب المختلفة من الملوحة للنباتات كفيلة بموت الكثير من النباتات لاسيما الحساسة منها أو على الأقل تعيق النمو أو تقلل من نسب الإنبات أو الحاصل ، لذلك أصبح من الضروري أن يحصل النبات على التكيفات التي تسمح له بالحفاظ على ديمومة حياته ونموه ، وقد قسم بعض الباحثين ميكانيكيات التكيف للملوحة إلى مجموعتين هما : -

اولا : التكيفات المظهرية

ومنها قلة عدد أوراق النبات وصغر حجمها وزيادة سمك طبقة الكيوتكل والطبقة الشمعية للأوراق وقلة عدد الثغور في وحدة المساحة للورقة واختزال في تمايز وتكشف الأنسجة الناقلة واختزال تكشف الشعيرات الجذرية وغيرها من التكيفات الشكلية الحاصلة في كثير من النباتات . الملوحة تؤثر في توفر المغذيات والماء وتسبب خفض كبير في جودة الأراضي الصالحة للزراعة وتبديل التراكيب في المجتمعات البيئية **Ecological Communities** .

ثانياً : التكيفات التشريحية والحيوية

ان التكيف للإجهاد الملحي هنا يتضمن العديد من العمليات منها : زيادة في محتوى ABA و تراكم الذانبات مثل الأحماض الأمينية

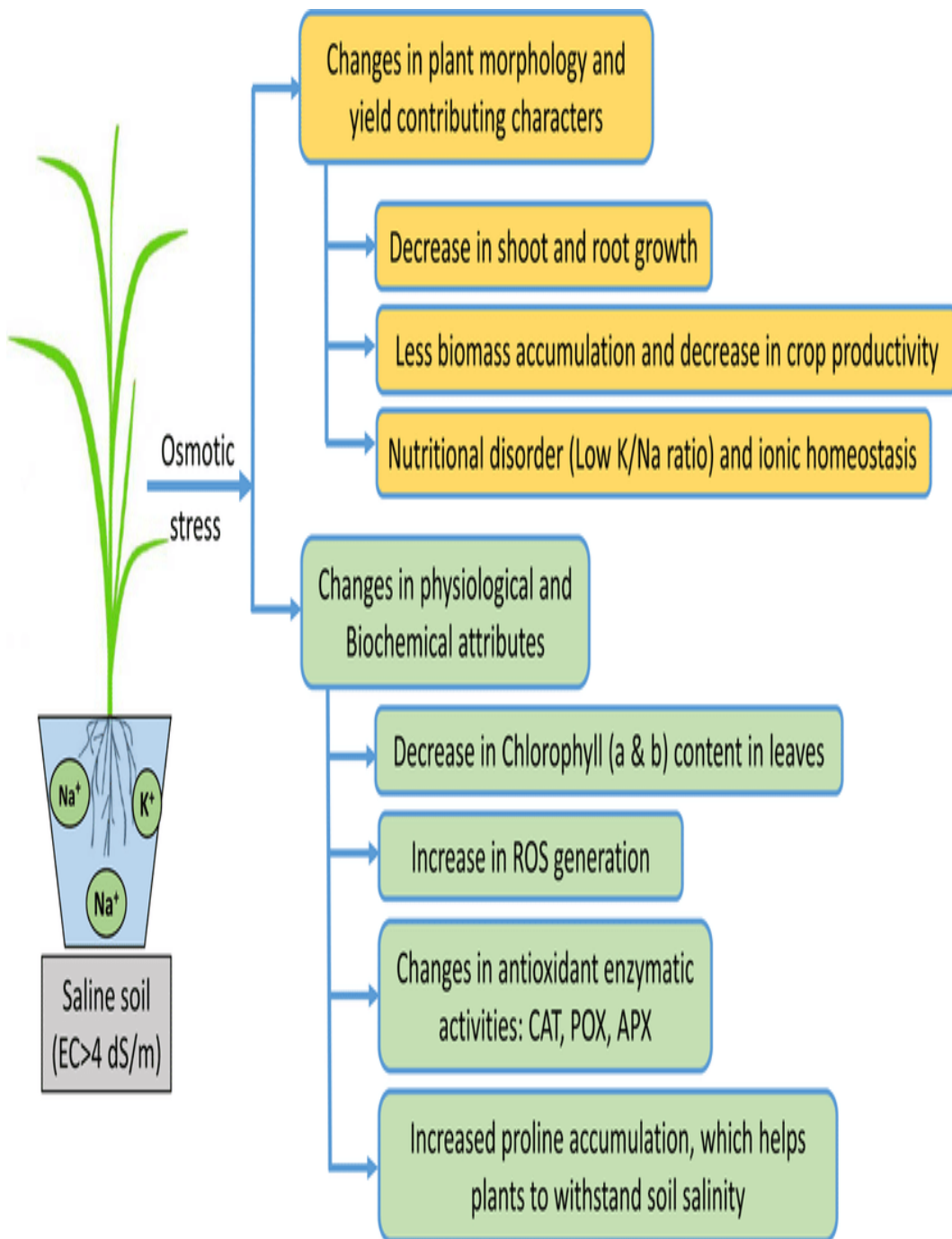
والسكريات وبروتينات حماية **Protective protein** مثل (PRD) البروتينات المتعلقة بالأمراض وزيادة مضادات الأكسدة وكبح مسالك استهلاك الطاقة وتلك الذائبات التي تتراكم تحت الإجهاد الملحي ربما تشترك في إزالة الـ ROS كذلك تتراكم الكربوهيدرات غير التركيبية **Non-structural carbohydrates** مثل (السكروز والهكسوز والسكريات الكحولية) وتعمل هذه السكريات بدور الحماية حيث تساهم في الحفاظ على ثباتية الغشاء ومن الأحماض الأمينية المهمة التي تزداد خلال الإجهاد هو البرولين حيث يقوم بدور حماية سلامة الغشاء البلازمي وإنتاج الطاقة .

4 - 3 - 10 - ميكانيكية السيطرة على الملوحة

تكاد تتفق النباتات المقاومة للملوحة على ميكانيكية خاصة به (الميكانيكية أو الآلية **Mechanical** تختلف عن التحويلات **Modification**) وتتلخص الآلية بخطوتين مهمتين : -

1 - عزل الأيونات المعدنية وعدم إشراكها في التفاعلات الحيوية للخلية واستبعاد الصوديوم والكلور إلى فجوة الخلية للمحافظة على الساييتوبلازم من التراكيز العالية له ، وحتى لا تتضرر دورة التحلل السكري **Glycolyses** جراء زيادة الملوحة في ساييتوسول الخلية

2 - قدرة النبات المقاوم على منع انتقال الصوديوم والكلور إلى أجزاء النبات العليا (حتى لا يحصل تضرر للقمم النامية الحساسة للتراكيز الملحية وبالتالي عدم الانتقال ، وهذا يعني سلامة القمم النامية وعدم تضررها) ، وهذا يتطلب طاقة إضافية لذلك تكون الماييتوكوندريا لهذه النباتات كبيرة ومتضخمة لأنها واقعة تحت تأثير إجهاد مستمر من إنتاج الطاقة للتخلص من الأملاح الزائدة



شكل - 81 - يوضح استجابة النبات لاجهاد الملوحة . عن : Kibria و Hoque ، (2019) .

وامتصاص الماء . وتجدر الإشارة الى ان المجموع الخضري يتأثر بشكل اكبر مقارنة مع المجموع الجذري تحت ظروف الاجهاد الملحي مما يشير الى ان الجذور أكثر مقاومة للملوحة من المجموع الخضري . الربيعي ، (2020) . كما ان النباتات التي تتعرض الى اجهاد الملوحة او الجفاف تعمل على انتاج البرولين ، وهو حامض أميني ينتج في عملية التركيب الضوئي غير المكتملة أو من عملية الهدم غير المكتملة ، وأهم فائدة له : -

1 - يعمل البرولين على مسك الاغشية المائية أو مسك جزيئات الماء من النبات حيث يتحد مع الماء لجعله مقيداً .

2 - يعمل البرولين كمخزن للمواد المذابة ضمن الخلية والتي تقوم بتنظيم الازموزية ، لذا فهو يعمل على زيادة الضغط الازموزي للنبات حتى يساهم في حصول فرق في التركيز لصالح الخلية لغرض دخول الماء الى الخلية وليس خروجه منها . الساهوكي والخفاجي ، (2014) .

4 - 3 - 11 - أهم التحويلات Modification الخاصة بالنباتات المقاومة للملوحة Halophyta

هناك تحويرات خاصة للعديد من النباتات المقاومة للملوحة من اجل التخلص من الملوحة وهذه التحويلات تختلف حسب نوع النبات ومن اهمها : -

1 - تتواجد غدد ملحية على البشرة تعمل على التخلص من الاملاح كما في نبات القطف *Limonium axillare* ونبات القرم *Avicennia marina* الذي يكثر في منطقة البحر الاحمر وشواطئ الخليج العربي .

2 – قد تفرز هذه النباتات الملح على هيئة محلول مركز من خلال الغدد الملحية فيتبخر الماء وتبقى طبقة الملح على سطح الاوراق تزيلها الرياح او تذيبها مياه الامطار .

3 – قد تتخلص من قدر كبير من الاملاح عن طريق التخلص من الاوراق المسنة بعد تخزين كميات كبيرة من الاملاح بها كما في نبات السويد *Suaeda vermiculata* .

4 – قد تحتوي على حويصلات ملحية على الاوراق حيث تقوم هذه النباتات بتجميع الاملاح وتخزينها في هذه الحويصلات .

5 – تحتوي على عدد كبير من المايتوكوندريا وهي ذات حجم اكبر لان هذه النباتات تحتاج الى قدر اضافي من الطاقة للتخلص من الاملاح الزائدة وامتصاص الماء .

4 – 3 – 12 - آلية تحمل شد الملوحة في النبات

تختلف نباتات الانواع والاجناس النباتية في الية تحملها لشد الملوحة بحسب ما لديها من مجموعة الجينات المسؤولة عن صفات نباتية مظهرية وتشريحية وكيميائية ووظيفية ، وهذه المجاميع الاربع لها مجاميع خاصة من الجينات ومواقع الصفات الكمية (QTL) Quantitative Trait Loci تحكمها ،

ويمكن ايجاز ذلك بالاتي : -

1 – ثبات خلايا النبات Homeostasis في وظائفها تحت الشد .

2 – مقدرة الخلايا على عدم احداث ضرر من شد الملوحة .

3 – مقدرة الخلايا على ازالة السمية Detoxicity الناتجة من تجمع الاملاح .

4 – مقدرة الخلايا على تنظيم النمو تحت شد الملوحة عن طريق حماية نفسها . Yildirim و Guvenc ، (2006) .

وهناك الية التكيفات الفسلجية التي قسمت إلى نوعين هما التحاشي أو التجنب Avoidance وطرق التحمل Tolerance المتعددة ، ويقصد بطرق التجنب أو التحاشي قلة امتصاص الايونات الملحية حيث إن بعض النباتات لها قابلية انتقائية في امتصاص الايونات الضارة بميكانيكية تسمح بعد ذلك بامتصاص الايونات المفيدة والتخلص من الأملاح الفائضة أو طرحها خارجا وذلك من خلال استبعاد الملح Exclusion وهذا يمكن أن ينجز بواسطة نفاذية الجذور لايونات مختلفة وخصوصا الصوديوم ، وكذلك من خلال عملية الإفراز Secretion وهذا يعتمد على وجود غدد ملحية وتراكيب مثانية Bladder خاصة ، وآليات التحاشي للملوحة الأخرى هي تخفيف Dilution تركيز الأملاح الداخلة إلى النباتات بواسطة العصارية حيث في بعض الأحيان يزداد سمك الورقة النباتية إلى درجة تصبح كأنها ورقة نبات عصاري كما تقوم نباتات الطماطم البرية المقاومة بغلق الثغور وبذلك تقلل من عملية النتح ، أما ميكانيكيات التحمل للملوحة فهي تتضمن بعض الميكانيكيات المهمة التي تمنح النباتات آلية التحمل وهذه تتضمن استبعاد الايون والحفاظ على اخذ ايونات البوتاسيوم K^+ و التنظيم الاوزموزي و تحمل النسيج لايونات الصوديوم Na^+ وتجمع ايونات الصوديوم في الأوراق القديمة ، إن المحاولات المشتركة لتحسين التحمل للملوحة في نبات الحنطة هي بواسطة (تنقيع البذور في الماء) Hydropriming و معاملات البرودة قبل البذار Pre-sowing chilling treatment و(تنقيع البذور

بالمـلـح) ، و قد اـشـار البـاحـثـان Naliwajski و Sklodowska ،
(2021) ، الى ان تعرض النبات للاجهاد الملحي يساهم في
حصول تغيرات عديدة في أيض النترات والكربون ويحصل نشاط
عالي للانزيمات وخاصة انزيمات مسار PPO وقد يعزى السبب
في ذلك الى الطلب العالي على حامض الكلوتامك Glutamic
acid و NADPH على التوالي ، وتفسير ذلك هو ان الطلب
العالي على حامض الكلوتامك يرجع الى الاحتياج العالي للبرولين
كحامي ازموزي Osmoprotectant فعال ومهم وبنفس
الطريقة فان الطلب العالي على NADPH ربما يرجع الى
مشاركته في العديد من عمليات الايض باعتباره عامل مساعد
Cofactor مركزي في منظومة مضادات الاكسدة والبناء الحيوي
للبرولين .

4 - 4 - إجهاـ درجات الحرارة المنخفضة

4 - 4 - 1 - المقدمة

يمكن القول بأن هناك نوعان من إجهاـ الحرارة المنخفضة وهما :

1 - إجهاـ البرودة Chilling Stress عند تعرض النباتات الى درجات منخفضة اعلى من الصفر المئوي .

2 - إجهاـ الانجمـ Freezing Stress

يعرف على انه الاجهاـ الناجم من تعرض النباتات الى درجات حرارة منخفضة اقل من الصفر المئوي او يسمى احيانا إجهاـ الحرارة المنخفضة (LTS) Low Temp. Stress .

إن أعراض إجهاـ البرودة تظهر على النباتات الحساسة بعد 48 - 72 ساعة وتعتمد على نوع النبات ودرجة حساسيته ،

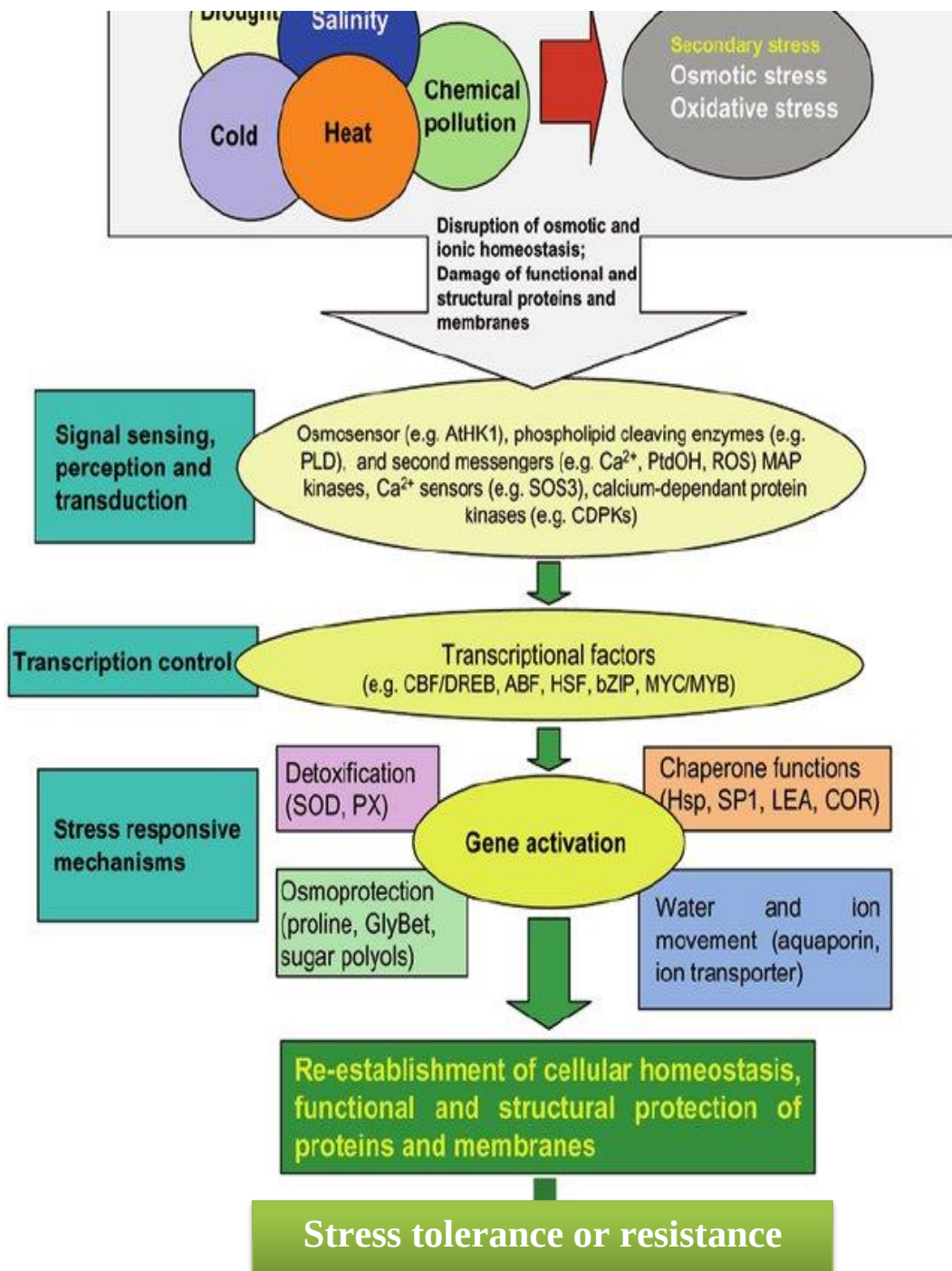
وسنناقش تأثيرات إجهاـ الحرارة المنخفضة على مجمل فعاليات النبات .

4 - 4 - 2 - تأثير إجهاـ الحرارة المنخفضة على التغيرات الفسلجية للنبات

أ - محتوى الماء الكلي ينخفض بينما يزداد الماء المرتبط Bound Water .

ب - الاحماض الدهنية غير المشبعة UFA تزداد والاحماض الدهنية المشبعة تنخفض .

ج - حامض الـابسيسيك الـ ABA يزداد بينما تنخفض الجبريلينات ويظهر السكون .



شكل - 82- يوضح الاجهادات الرئيسية والثانوية على النبات .
 عن : Wang وجماعته ، (2003) .

شرح المخطط : -

ان الاجهادات الرئيسية مثل البرودة و الجفاف والملوحة والتلوث التي تسبب ضرر بالغ للخلية ، والاجهادات الثانوية مثل اجهاد الازموزية والاجهاد التأكسدي كلها تعمل مجتمعةً في احداث تأثيرات مهمة في الخلية على مستوي البروتينات وسلامة الاغشية الخلوية وبالتالي قد تحدث تغيرات غير عكسية مما يعطل عمل عضيات الخلية وتؤدي بها الى الموت . (انتهى شرح المخطط) .

4 - 4 - 3 - تأثيرات اجهاد الحرارة المنخفضة على الايض الخلوي

أ - امتصاص الذائبات من قبل الجذور ينخفض ويتضرر التوازن المائي والنتح ويكون اكثر مقارنة مع امتصاص الماء ويعزى ذلك الى ان النبات يفقد الماء وانطواء الورقة Leaf curls .

ب - ينخفض معدل البناء الضوئي بسبب انخفاض درجات الحرارة بينما يزداد معدل التنفس .

ج - التنفس الهوائي ينخفض بينما يزداد التنفس اللاهوائي وينخفض نشاط انتقال الاليكترونات وعمليات الفسفرة .

د - تتحطم المواد العضوية الاساسية مثل البروتينات ويحصل نقص كبير في الدنا DNA ومركبات الطاقة وخاصة ATP .

4 - 4 - 4 - تأثير اجهاد الحرارة المنخفضة في التغيرات الخلوية

أ - يحصل تغيير في الاغشية الخلوية من ناحية التركيب والمكونات وينخفض التيار البلازمي او الانسياب البلازمي او ما يسمى **Protoplasm Streaming** .

ب - بعض الاحيان تحصل ظاهرة البلزمة وتغيرات عدة في عمليات الايض الخلوي .

ج - الزيادة او الانخفاض في عملية التنفس اعتمادا على قساوة الاجهاد .

د - انتاج بعض المواد الايضية الشاذة وغير الطبيعية **Abnormal metabolites** بسبب الظروف غير الهوائية .

هـ - قد يحصل ذبول سريع ومفاجئ يتبعه تكون مناطق مائية منخفضة وقد تتطور الى بقع او نقر غائرة ما يعكس تضرر انسجة الخلايا يتبعه عادة جفاف هذه البقع تاركةً تنقر **Necrosis** على سطح الاوراق .

4 - 4 - 5 - تأثير اجهاد احراة المنخفضة على المؤشرات المورفولوجية

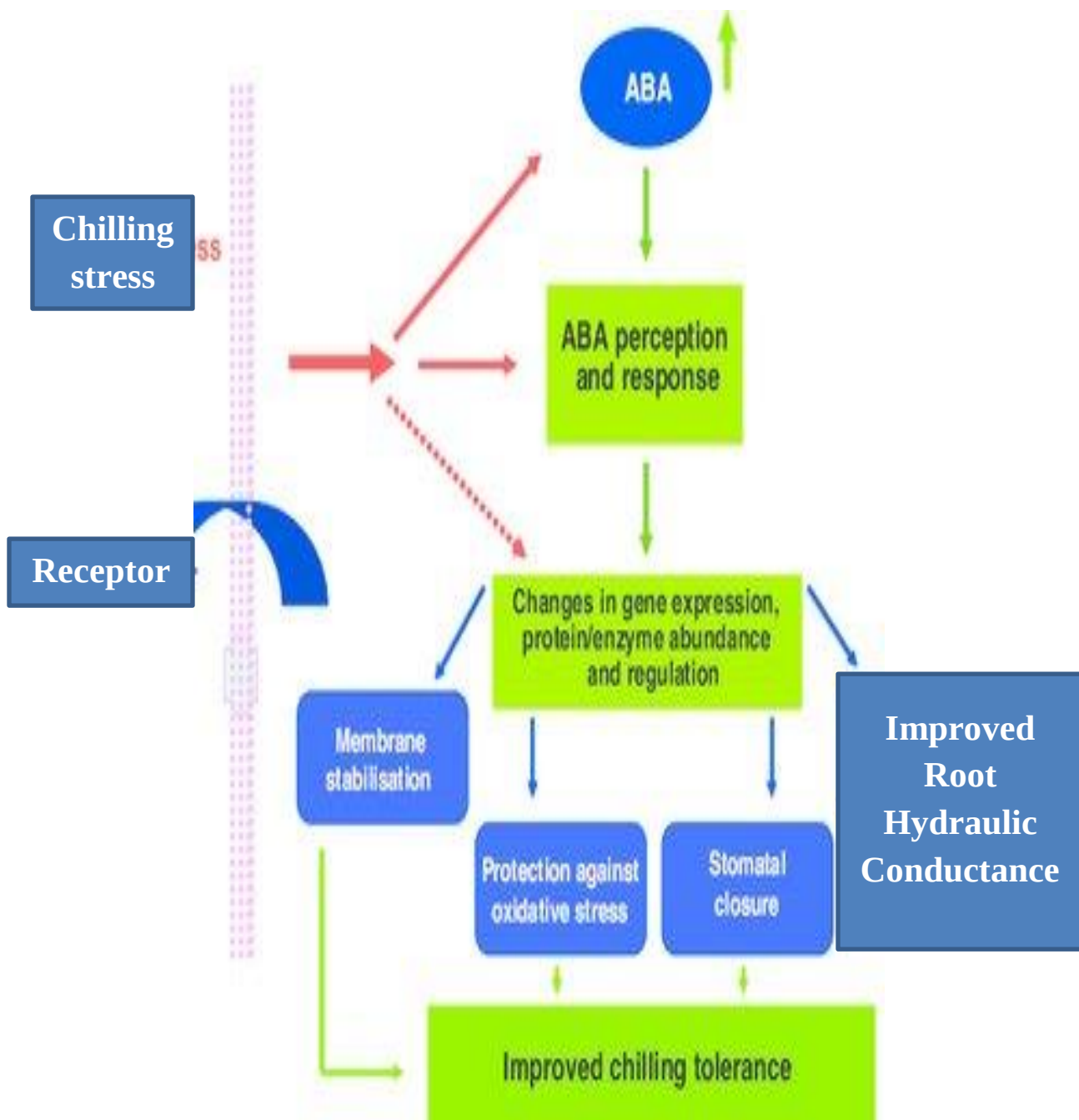
أ - انخفاض نمو النبات ومن ثم موته .

ب - أضرار واضحة على سطح الاوراق .

ج - إنطواء الاوراق بشكل غير طبيعي .

د - حركة الاوراق تكون بطيئة ويحصل بها تجعد .

- هـ - قد يحصل تسرب للماء من الانسجة .
- و - تمزق وتشقق الساق ومن ثم موته .
- ز - تلون غير منتظم للحزم الوعائية بلون بني .
- ح - زيادة حساسية ثمار النبات للتلف .
- ط - فشل في نضج الثمار بشكل طبيعي .
- ي - فقدان النكهة وتفقد البطاطا قدرتها على التزريع في حال تعرضت لانخفاض درجات الحرارة .



شكل - 83 - يوضح تأثير الـ ABA في زيادة مقاومة نبات الذرة
 لاجهاد البرودة . عن : Farooq وجماعته ، (2009 b) .

شرح المخطط :

ان مستويات الـ ABA تزداد عند التعرض لاجهاد البرودة مما ينتج عنه تغيرات في التعبير الجيني والبروتينات والانزيمات ونتاجها وتنظيمها مما يساهم في ثباتية الاغشية الخلوية وتنظيم بيئة نمو الجذور وتقليل اضرار الاجهاد التاكسدي . (انتهى شرح المخطط) .

4 - 4 - 6 - تأثير اجهاد الحرارة المنخفضة على الاغشية الخلوية

1 - الاعراض الاولى لضرر البرودة هي مرحلة الانتقال من الحالة البلورية السائلة الى الحالة الجيلاتينية الصلبة .

2 - تكوين ترسبات بلورية في خلايا الجذور والبشرة المحيطة ونسيج الميزوفيل والانسجة الوعائية للورقة وتحصل تغيرات في غشاء الفجوة Tonoplast .

4 - 4 - 7 - تأثير اجهاد الحرارة المنخفضة على التغيرات السايوبلازمية

أ - انتفاخ اغشية البلاستيدات والثاييلوكايدة وتحطم وتفسخ الكرانا Grana واغشية المايكوندريا وتقلص حجم الكرستا Cristae واتساع وتمدد الاعراف Cisterna التابعة للشبكة الاندوبلازمية الناعمة Smooth ER .

ب - انخفاض في حجم وعدد حبيبات النشا

ج - زيادة عدد وحجم الـ Plastoglobules

د - بالنسبة للدهون ، تصبح النسبة بين الاحماض الدهنية غير المشبعة الى الاحماض الدهنية المشبعة اعلى في النباتات المقاومة للبرودة .

هـ - تحصل زيادة في نشاط الاحماض الدهنية في النباتات المقاومة للبرودة .

4 - 4 - 8 - تأثير اجهاد الحرارة المنخفضة على نمو البادرات .

أ - تثبيط عمليات الايض الحيوي في البذور النابتة وعرقلة عملية تحطم الكربوهيدرات و انتاج الطاقة لغرض اكتمال تسلسل التغيرات المصاحبة لعملية انبات البذور .

ب - البرودة تسبب عملية التثبيط الضوئي Photoinhibition وخفض عملية البناء الضوئي واعاقة النمو .

ج - تحت ظروف من قساوة اجهاد البرودة ربما تؤدي الى موت البادرات .

4 - 4 - 9 - تأثير اجهاد الحرارة المنخفضة على نمو الجذور وامتصاص المغذيات

أ - تقلل البرودة من نمو الجذور واستطالتها وتراكم المادة الجافة فيها خاصةً النباتات الحساسة للبرودة في المناطق الاستوائية

Tropical Origin مثل الموز و الذرة الصفراء والطماطم
والفلفل والقطن .

ب - عادة ما تكون درجة حرارة التربة والهواء (10 - 15) م
وهي قريبة من درجة تحديد النمو .

ج - البرودة ممكن ان تسبب في خسارة او فقد في انتفاخ خلايا
الاوراق ويحصل نقص كبير في الماء بسبب انخفاض امتصاصه
وحركته وحركة النتج .

د - تصبح الاغشية البلازمية اقل سيولة واقل نفاذية اختيارية
للماء والمواد الاخرى ، فعند انخفاض درجات الحرارة يحصل
ضغط كبير على الاغشية الخلوية وربما تنتقل من الحالة السائلة
البللورية الى الحالة الجيلاتينية ومرحلة الانتقال هذه تقلل من
النفاذية الاختيارية للاغشية وخاصة للمركبات البروتينية الصغيرة
وعوم الذائبات والماء ، ومع استمرار ظروف الاجهاد قد تتمزق
الاغشية الخلوية وتنتهي وظيفتها ويحصل تسرب غير مسيطر
عليه بين الخلايا قد يؤدي الى موتها . وتجدر الاشارة الى ان
الاغشية الخلوية تمتلك طبقتين من الدهون تفصلهما طبقتين من
البروتين والستيرول Sterols ، ان الخواص الفيزيائية للدهون
تؤثر على نشاط وسلامة بروتينات الاغشية ، الدهون في النباتات
الحساسة للبرودة ربما تكون اكثرها احماض دهنية مشبعة ولها
درجة انجماد أعلى Freezing Point .

هـ - تقلل البرودة من نشاط الانزيمات في دورة كالفن و سلسلة
انتقال الاليكترونات ETC ودورة كرب وتنشيط الانتقال والتمثيل
الغذائي مسببة في تحطم البروتين ، وفي بعض الثمار ربما تشكل
زيادة التنفس بداية الضرر بتشجيع من الاثيلين وكل هذه التغيرات
قد تؤدي الى موت الخلية .

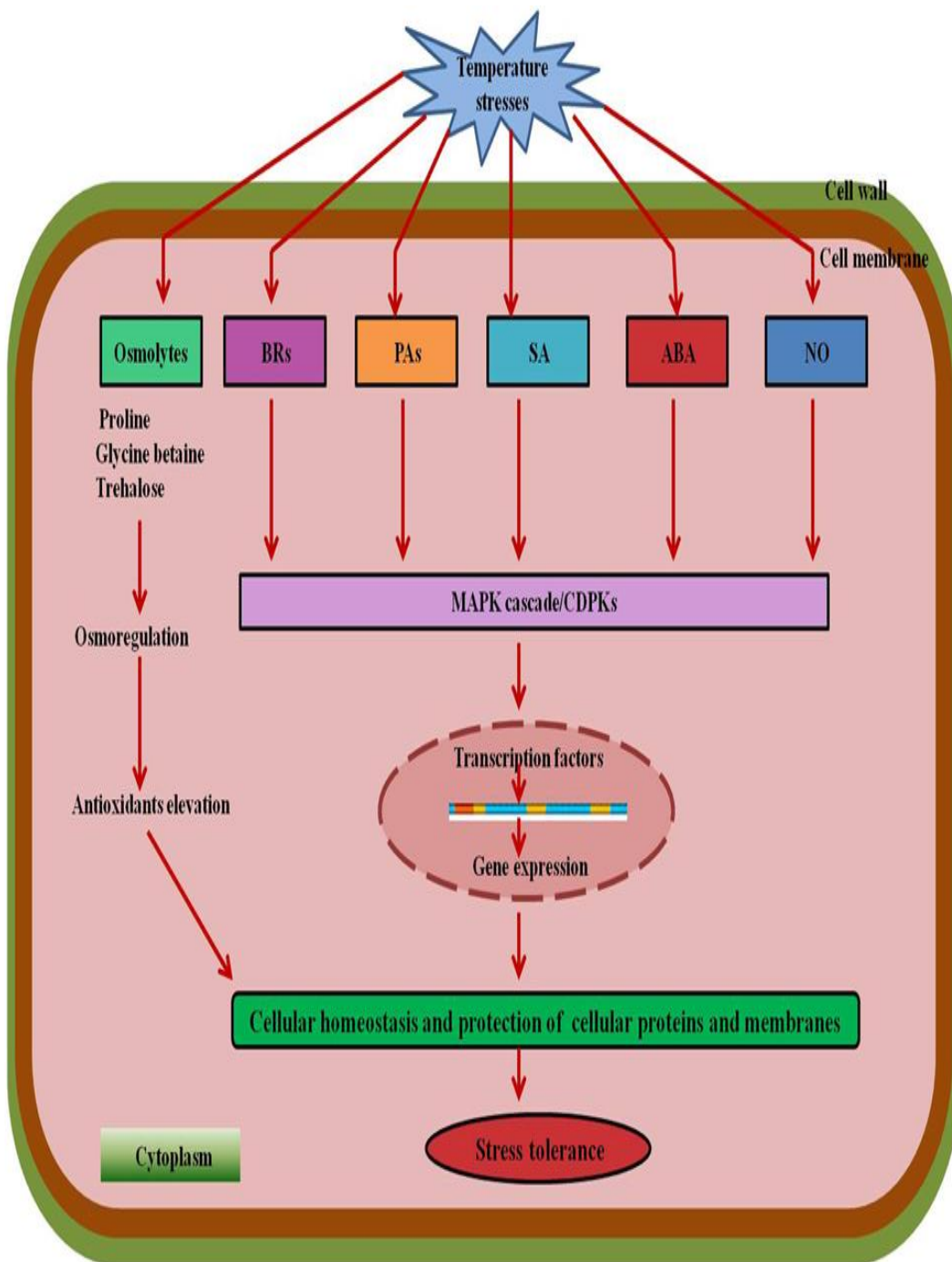
4 - 4 - 10 - تأثير اجهاد الحرارة المنخفضة على الاجهاد التأكسدي

تقلل البرودة من نشاط عملية البناء الضوئي وقد تسبب في تراكم الـ ROS الذي يضر الاغشية الخلوية من خلال LP وتتضرر البروتينات والـ DNA وغيرها ، ان محتوى الـ H_2O_2 قد يزداد بمقدار اربع مرات في بادرات الذرة الصفراء ، ان اقلمة النباتات لتحمل بعض الحرارة المنخفضة هو اجراء مهم وضروري لغرض استقرارية الاغشية الخلوية وتقليل الضرر الواقع عليها قدر الامكان وتسبب الاقلمة في زيادة نسبة الاحماض الدهنية غير المشبعة UFA ، ويلعب الكالسيوم دوراً مهماً في اجهاد البرودة ويعتبر مرسل اشارة مهم في مسار النقل عند انخفاض درجات الحرارة ، ويعتبر التغير في مستوى الكالسيوم في الساييتوسول خطوة اولى لتحسس الانخفاض في درجات الحرارة وقد تحصل زيادة سريعة في مستوى الكالسيوم كاستجابة لانخفاض درجات الحرارة ويعزى ذلك الى تدفق Influx الكالسيوم من العضيات الخلوية الخازنة له ، وهناك عدة طرق واساليب لزيادة المقاومة لدرجات الحرارة المنخفضة منها : -

1 - اختيار الاصناف المقاومة للبرودة .

2 - اجراء عمليات الاقلمة Acclimation .

3 - قد تستخدم بعض منظمات النمو النباتية مثل ABA و CCC و PP330 و Amo-1618 .



شكل 84- يوضح مسارات الدفاع والاشارة Signaling المختلفة في الاستجابة لاجهاد الحرارة. عن. Awasthi، وجماعته (2015)

شرح المخطط :

إن اجهاد الحرارة يؤثر على الاغشية البلازمية وعلى تنشيط قنوات الكالسيوم والتي تحفز تدفق Ca^{+2} وهناك علاقة بين الـ MAPK والتعبير الجيني ، كما ان الاشارات الثانوية مثل بعض الـ ROS والـ ABA تؤدي الى مقاومة الاجهاد . (انتهى شرح المخطط) .

المختصرات :

- CaM3 = Calmodulin ; CDPKs = Calcium-dependent protein kinases; MAPKs = Mitogen activated protein kinases ; N0 = Nitric oxide ;
PLD = Phospholipase D ; PIPK = Phosphadidylinositol-4,5-biphosphate kinase ;
PA = Phosphatidic acid ; IP3 = D-myo-inositol-1,4,5-triphosphate ; DAG = Diacylglycerol.

4 – 5 – اجهاد الاشعة فوق البنفسجية -UV Radiation

4 – 5 – 1 - المقدمة

الاشعة فوق البنفسجية تقسم الى ثلاث حزم ضوئية هي :

1 – UV-C الطول الموجي لها من 100 – 280 نانوميتر nm وهذه ممكن ملاحظتها في المصادر الصناعية مثل المصابيح الزئبقية والمصابيح التي تبديد الجراثيم ، وهذه الاشعة تُمتص بالكامل بواسطة طبقة الاوزون والاكسجين .

2 – UV-B الطول الموجي لها 280 – 315 نانوميتر، وهي أكثر الاشعة الحادة والقوية والمجهدة والكثيفة والتي عادة ما تكون بين الساعة 10 قبل الظهر والساعة 3 بعد الظهر عندما تكون اشعة الشمس أكثر سطوعاً وهي كثيفة خلال اشهر الصيف وتقدر بحوالي 60 – 70 % من الاشجار تتعرض لها سنوياً وهي لا تخترق الزجاج وتُمتص من قبل طبقة الاوزون ولكن البعض منها يصل الى الارض ، وهي تشكل أقل من 0.5% من اشعة الشمس وهذه الاشعة غالباً ما تحدث تغيرات فسلجية وحيوية ضارة في الخلايا ، وهي ممكن ان تؤثر على النبات بطريقتين وهما : -

أ – بشكل ضرر مباشر على الدنا DNA والذي قد يؤدي الى حصول الطفرات الوراثية وتغيرات في الاغشية الخلوية ودنترة البروتين Protein denaturation .

ب – عن طريق غير مباشر من خلال التأثير على الوظائف الحيوية والفسلجية للنبات .

ولقد طور النبات من اليات مقاومة الـ UV-B من خلال : -

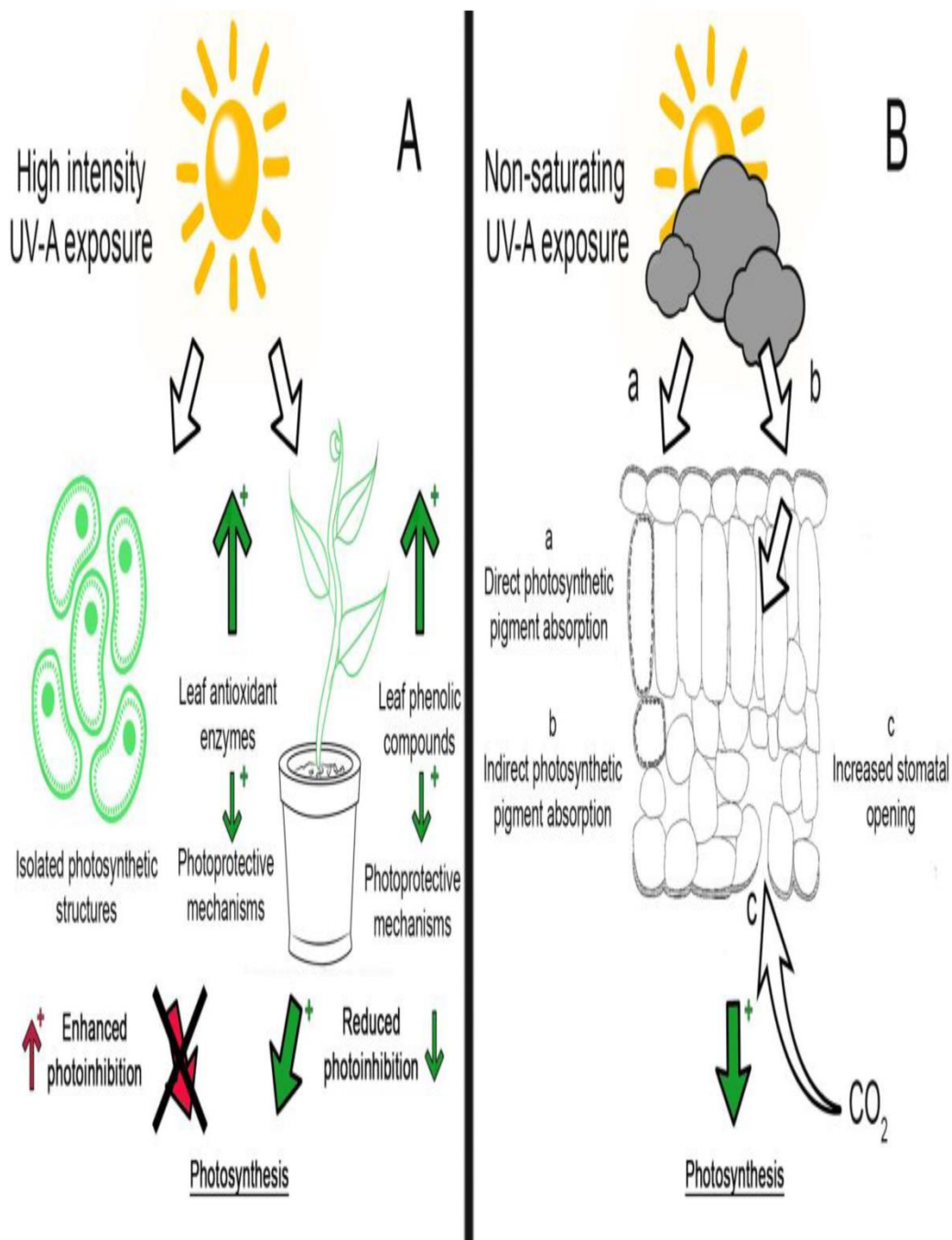
أ - تحسين منظومة مضادات الاكسدة .

ب - زيادة تراكم المركبات التي لها القدرة العالية على امتصاص اشعة الـ UV-B .

ج - التغيرات في العوامل البيئية الاخرى مثل نقص الماء وارتفاع الحرارة والحالة الغذائية للنبات هذه العوامل ممكن ان تحسن او تضعف من مقاومة النبات لاجهاد الـ UV-B .

3 - UV-A الطول الموجي لها من 315 - 400 نانوميتر وهي الاشعة الاكثر ثباتاً مقارنة مع UV-B بدون اي اختلافات خلال اليوم وخلال السنة وهي لا ترشح بواسطة الزجاج ولا تمتصها طبقة الاوزون .

ان الاطوال الموجية الاقصر هي الاكثر طاقة ، والاشعة هذه تسبب ضرراً للأشجار . اشعة الـ UV-C ممكن ان تعمل دماراً هائلاً ولكن لحسن الحظ هي قد تربك الحياة على الارض لكنها لا تشكل مجازفة كبرى عليها وهي ترشح بالكامل بواسطة طبقة الاوزون والاكسجين ، ويلعب الاوزون دوراً حيوياً في فلترة اشعة الـ UV-B الاشعة الاكثر ضرراً على الحياة في الارض رغم ان الاوزون لا يمتص كل اشعة الـ UV-B .



شكل - 85 - يوضح تأثير اشعة الـ UV-A على البناء الضوئي. عن Loconsole و Santamaria، (2021).

شرح المخطط :

علامة الـ (+) تدل على تحسن الاستجابة ، الخطوط الخضراء تدل على استجابة موجبة ، والخطوط الحمراء تدل على استجابة سالبة ،

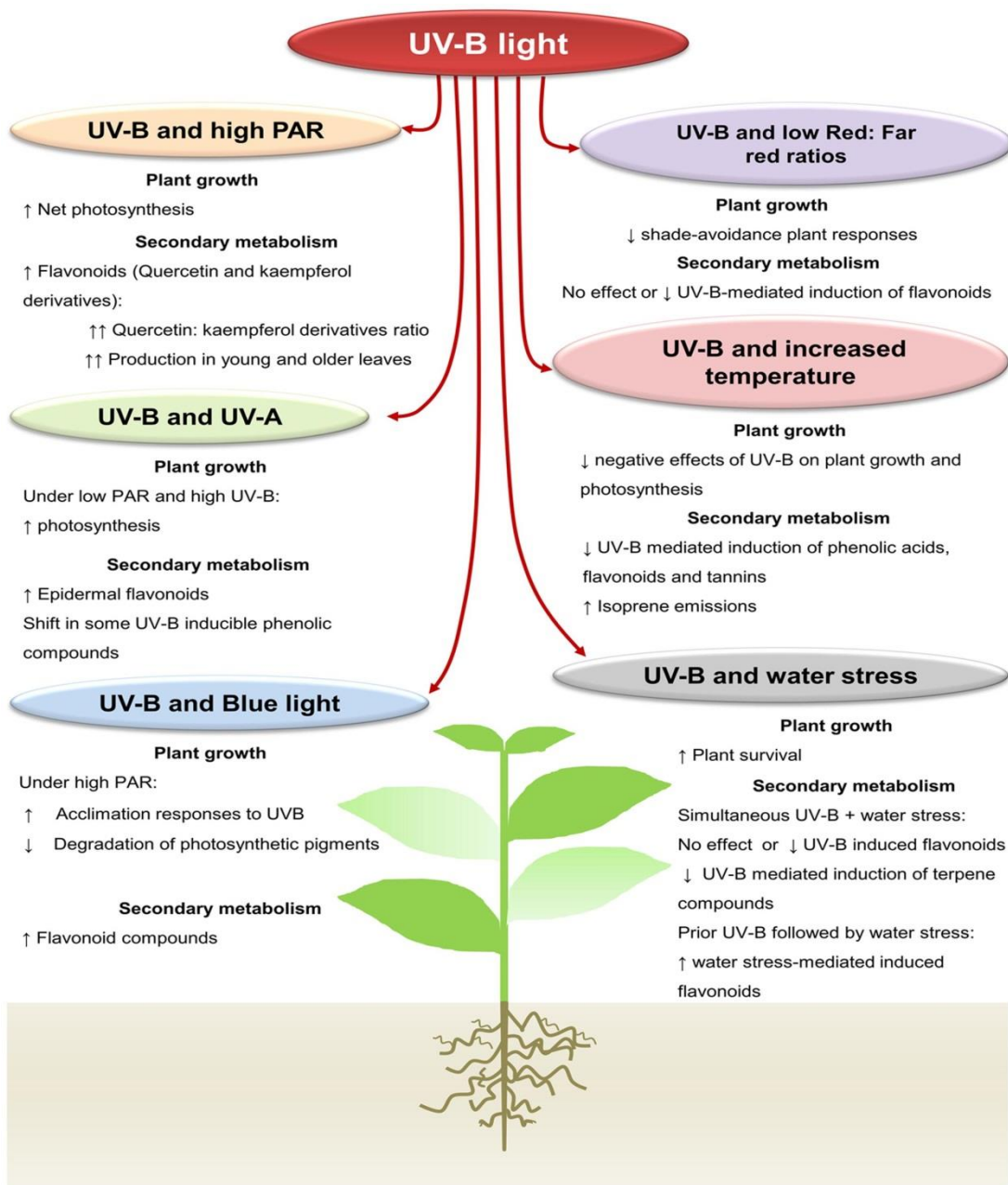
الـ (A) التعرض لكثافة عالية من اشعة الـ UV-A تعزز من التثبيط الضوئي في التراكييب الضوئية المعزولة (البلاستيدات الخضراء والثايلوكايده) ، بينما الاوراق التي تعرضت الى UV-A تنشط فيها آليات الحماية الضوئية Photoprotective mech. (كالمركبات الفينولية و انزيمات مضادات الاكسدة) وحصل انخفاض في التثبيط الضوئي .

أما الـ (B) فالنبات ليس تحت كثافة ضوئية عالية ومباشرة (a) و غير مباشرة (b) ، امتصاص أشعة الـ UV-A بواسطة صبغات البناء الضوئي تحفز تفلور الضوء الازرق – induced blue-green fluorescence – بواسطة المركبات الفينولية و / أو زيادة عملية فتح الثغور مما يؤدي الى تحسين معدلات البناء الضوئي . (انتهى شرح المخطط) .

4 - 5 - 2 - علاقة أشعة الـ UV بالاجهاد التأكسدي ومضادات الاكسدة

اشارت العديد من الابحاث الى ان التعرض للـ UV يساهم في حصول زيادة في الـ ROS والـ NOS اضافة الى زيادة مسارات الاشارة الموازية التي تتحكم في الاستجابة

للجينات الخاصة بالتعرض لأشعة الـ UV ، على مدى أربعة سنوات تم تعريض بادرات الصنوبر الاسكتلندي *Pinus sylvestris* والـ *Spurce* النرويجي *Picea abies* المزروعة في سنادين في حاضنة مسيطر بها على الضوء و باستعمال تربة طبيعية ، تم تعريض النباتات الى تراكيز متذبذبة من الاوزون O_3 وأشعة الـ UV ، بعد موسم نمو واحد جمعت الاوراق الابرية للنباتات بعمر ستة أشهر تماماً وحللت لدراسة وتقدير مضادات الاكسدة الانزيمية وغير الانزيمية ، بينت نتائج الدراسة ان الـ CAT والـ POD و الـ AsA والـ Glu قد حصلت بها زيادة في حين لم تطرأ زيادة على مستويات الـ SOD في اوراق كلا النوعين كاستجابة لمستويات الاوزون المتضاعفة . ان اشعة الـ UV بوجود الاوزون تسبب زيادة طفيفة في نشاط الـ SOD في الـ *Spurce* ولكنها لم يكن لها اي تاثير على مضادات الاكسدة في الصنوبر الاسكتلندي . ان مستويات الاوزون مع اشعة الـ UV تبطل او تقاوم استحثاث الاوزون لزيادة الـ AsA والـ CAT في الصنوبر الاسكتلندي ولكن ليس في الـ *Spurce* ، تحت هذه الظروف بينت النتائج ان الاوراق الابرية للـ *Spurce* حصل بها اعلى حماية من قبل مضادات الاكسدة و اظهرت عدم وجود دليل لحصول عملية الـ LP ، أما أوراق الصنوبر الاسكتلندي التي تعرضت للـ UV ومستوى مرتفع من الاوزون فقد أظهرت مستوى مرتفع من LP وزيادة تقدر بخمسة مرات في مستوى الـ DHA وهذا يبين حساسية النبات للجهد التاكسدي مقارنة مع نبات الـ *Spurce* .



شكل - 86 - يوضح تداخل التأثيرات بين الـ UV مع عوامل الاجهاد اللاحيوي الاخرى . عن Escobar-Bravo وجماعته ، (2017) .

ان تكوين الاوكسجين النشط Active Oxygen Formation (AOF) يزداد في أجنة الـ *Fucus spiralis* التي تتعرض للـ UV-B ، وهناك استجابتان للتثبيط الضوئي Photoinhibition قد شخصتا وهما : -

1 - انحدار سريع في حاصل PS11 وربما يعزى ذلك الى دورة الـ Violoanthin-zeaxanthin cycle (حماية ضوئية)

2 - أوطأ انحدار في المرحلة الثانية -Slower second-phase decline ، وهذا يرتبط مع الـ AOF ، ان معدل انتقال الاليكترونات يزداد مع زيادة عمر الجنين ويرتبط مع انتاج الـ AOF ، ان تحسين انتاج الـ AOF يرتبط مع بطء استعادة حاصل الـ PS11 مع زيادة جرعات الـ UV .

4 - 5 - 3 - علاقة الـ UV-B بالـ ROS

اشعة الـ UV-B ممكن ان تساهم في زيادة انتاج الـ ROS على مستوى الخلية ، والـ ROS قد تسبب اكسدة البروتينات والدهون والجزيئات الحيوية الاخرى وتمتلك النباتات منظومة دفاع ذاتي من مضادات الاكسدة الانزيمية وغير الانزيمية . وتلعب الفينولات (وهي من مضادات الاكسدة غير الانزيمية) دورا مهما في هذا المجال من خلال السيطرة على الاجهاد التاكسدي ، تم تعريض اوراق الزيتون لاشعة الـ UV-B والى اجهاد مشترك من الحرارة والجفاف ، ان اوراق الزيتون تمتلك كمية كبيرة من المركبات الفينولية اهمها : -

1 – الفلافونيات Flavonoids مثل Luteolin-7-O-glucoside و Luteolin-5-O-glucoside و Luteolin-4-O-glucoside ومشتقات الـ Hydroxycinnamic acid .

2 – الكحولات الفينولية مثل Tyrosol و Hydroxytyrosol

3 – الاحماض الفينولية مثل Caffeic acid و Chlorogenic acid .

ان نموذج الاستجابة للفينولات المتعددة بين ان هناك اختلافات في الانواع والاصناف النباتية ضمن الفينولات المتعددة ، فالفلافونيات هي واحدة من المركبات المهمة السائدة ولها صفات مضادات الاكسدة وهي تنتج في طبقات البشرة Epidermal للاوراق وهي عادة تمتص كمية او نسبة كبيرة من اشعة الـ UV-B وتقلل من اختراقها لانسجة الورقة التي تحتها في العمق ، اضافة لذلك هذه من مواد الايض الثانوية تلعب دورا مهما في كنس الـ ROS والفلافونيات تستطيع ان تتغلب على الـ ROS من خلال اختزال الاوكسجين الاحادي O_2^1 ومنع الانزيمات التي تشترك في انتاج وتوليد الـ ROS مثل : -

1 – Lipoxygenase

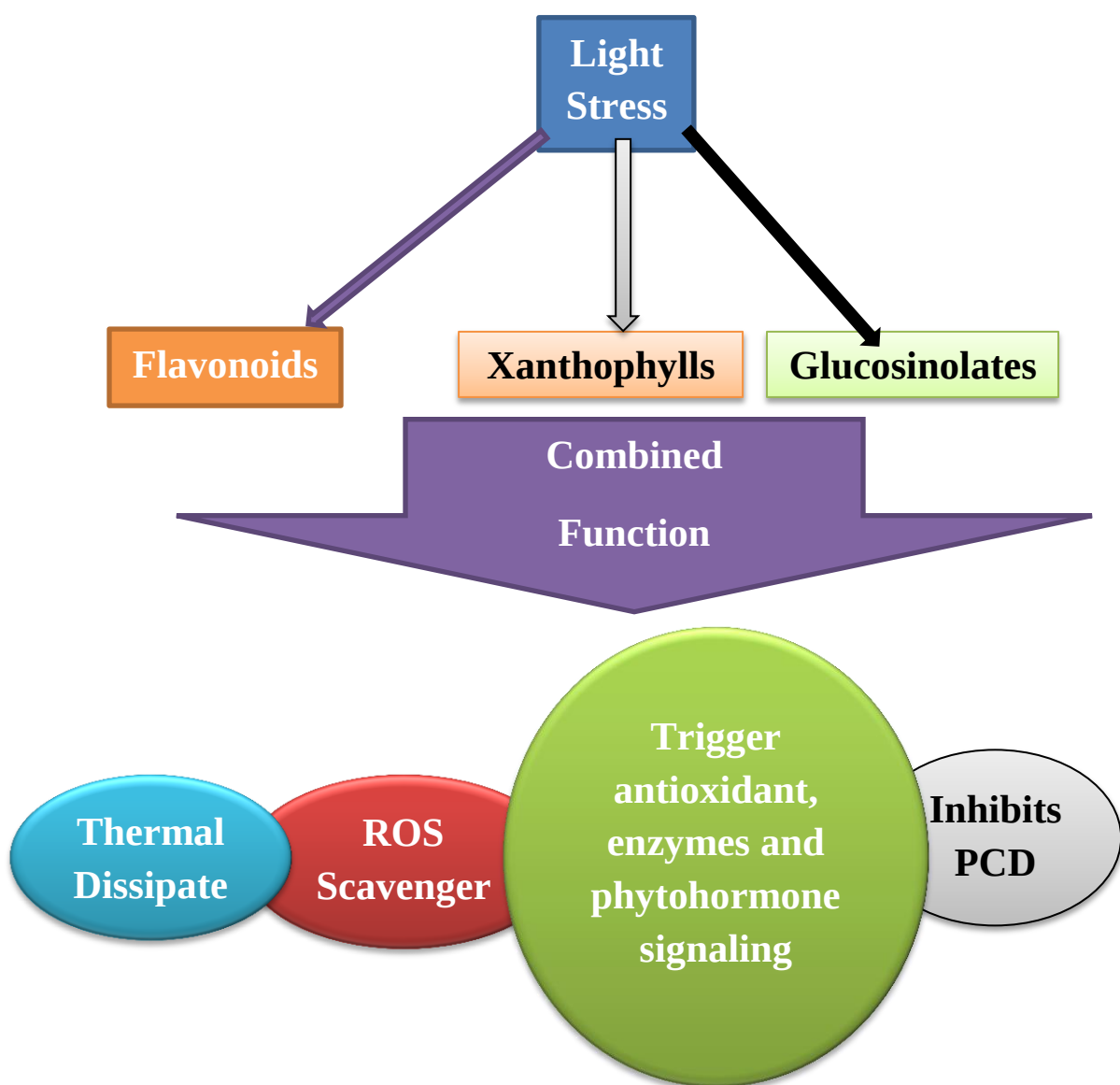
2 – Cyclooxygenase xanthine oxidase

3 – Monooxygenase

ومن خلال خلب ايونات المعدن التي تقدر Trigger انتاج الـ ROS وتوقف عملية الـ LP بواسطة عدد من تفاعلات الجذور الحرة وتساعد في اعادة تدوير مضادات الاكسدة الاخرى . هناك علاقة ارتباط سلبية بين محتوى الفلافونيات والـ Pi ، وبين محتوى الفلافونيات والـ Fv / Fm حيث كانت قيمة r هي (-)

0.712) و (-0.749) على التوالي (العلاقة السالبة تعني ان الرقم القليل لاحد العوامل يرتبط مع رقم عالي للعامل الاخر) ، وهذا يعني أن الحالة الصحية الاسوأ للنباتات هي تلك التي تنتج او لها قيم منخفضة من كفاءة عملية البناء الضوئي (F_v/F_m and P_i) ناتجة من زيادة في محتوى الفلافونيات ، عليه يمكن تفسير ان الالية الدفاعية للنباتات موجودة لغرض التغلب على اومقاومة ظروف الاجهاد الناشئة بسبب التعرض للـ UV-B .

المخطط التالي يوضح تاثير اجهاد الضوء على المركبات الايضية الرئيسية التي تتراكم في انسجة النبات الذي يتعرض الى الاجهاد الضوئي ودورها الرئيسي في زيادة مقاومة النبات للاجهاد الضوئي .



شكل - 87 - يوضح تأثيرات اجهاد الضوء على بعض الفعاليات في الخلية .

4 - 5 - 4 - أهم التأثيرات الفسلجية والحيوية لاشعة الـ UV

يمكن تحديد تأثيرات التعرض لاشعة الـ UV على النباتات من خلال النقاط التالية :

- 1 - زيادة بعض المركبات الفينولية مثل التانينات وبعض الـ Flavonoids وحامض الـ Hydrocinnamic acid .
- 2 - زيادة بعض مركبات الايض الثانوي في الاوراق مثل الكيومارين و الـ Aescultin و Scaparone و احماض فينولية اخرى و يحصل التخليق في الجذور بدرجة اكبر من الـ Shoot .
- 3 - انخفاض في محتوى كلوروفيل a و b .
- 4 - قد تحصل زيادة في السكريز والرافينوز والكلوكوز في قلف بعض الاشجار المعاملة بالـ UV .
- 5 - قد يحصل تبكير او تاخير في موعد الازهار حسب النوع النباتي .
- 6 - قد يحصل انخفاض في ارتفاع النبات والمساحة الورقية والوزن الجاف للـ Shoot عند التعرض لاشعة الـ UV-B .
- 7 - زيادة سمك الخلايا البيرينكيميية للنسيج العمادي في أوراق بعض النباتات وقد يقل عدد الجذور الجانبية وعدد الاوراق .
- 8 - انخفاض صافي معدل البناء الضوئي الى 12% في بعض النباتات والمادة الجافة بحدود 50% عند التعرض للـ UV-B وقد يتضرر النظام الضوئي الثاني PS11 بينما تبين بأن النظام الضوئي الاول PS1 غير حساس لاشعة الـ UV-B وحصل انخفاض ايضاً

في مستوى تمثيل CO_2 من خلال تضرر دورة كالفن وعملية انتقال الاليكترونات .

10 – بالنسبة لمضادات الاكسدة حصلت زيادة في الـ CAT و الـ POD و الـ AsA والـ Glu ولم تحصل زيادة في الـ SOD .

المصادر

1 – المصادر العربية

- 1 -ابو زيد ، الشحات نصر . 2000 . الهورمونات النباتية والتطبيقات الزراعية . الدارالعربية للنشر والتوزيع . جمهورية مصر العربية .
- 2 - حمزة ، موسى محمد وحسن علوان سلمان وعمر حمد عبيد . 2010 . تأثير عدد مرات الرش ومستوى السماد Humusoil في نمو وحاصل الخيار *Cucumis sativus* L. المزروع داخل البيت الزجاجي . مجلة الفرات للعلوم الزراعية . 28 – 24:(1)2
- 3 - الخفاجي ، مكي علوان . 2014 . منظمات النمو النباتية تطبيقاتها واستعمالاتها البستنية . وزارة التعليم العالي والبحث العلمي . جامعة بغداد . كلية الزراعة . العراق .
- 4 - الربيعي ، مسلم عبد علي و سامي كريم محمد أمين و حيدر عريس عبد الرؤوف الدليمي . 2012 . تأثير ماء الري المعالج مغناطيسيا والرش بحامض الساليسلك في صفات النمو الخضري والزهري لنبات الأستر *Callistiphus chinensis* L. مجلة الكوفة للعلوم الزراعية . 4 (1) : 210 – 221 .
- 5 – الربيعي ، باقر جلاب هادي وعبد الامير كاظم فرهود . 2011 . تأثير مستويات مختلفة من عنصر الكاديوم وخلطات السماد العضوي في بعض الصفات الطبيعية لشتلات الطماطة *Lycopersicon esculuntum* L. صنف بوليانا . مجلة القادسية للعلوم الصرفة . 16 (2) : 76 - 89 .
- 6 – الربيعي ، باقر جلاب هادي . 2012 . تأثير تراكيز مختلفة من الملوحة والتلوث بالرصاص في بعض الصفات الطبيعية لشتلات

الباذنجان *Solanum melongena* صنف برشلونة . مجلة
جامعة كربلاء العلمية . 10 (3) : 73 – 78 .

7 - الربيعي ، باقر جلاب هادي الربيعي و تركي مفتن سعد
العارضي . 2013 . تأثير الرش الورقي بمواد مختلفة ومستويات
النیکل في بعض الصفات الطبيعية لشتلات الشجر *Cucurbita*
pepo L. مجلة المثنى للعلوم الزراعية . 1(2) : 5 – 13 .

8 - الربيعي ، باقر جلاب هادي . 2014 . تأثير مستويات مختلفة
من الرش الورقي وعنصر الخارصين في بعض الصفات الطبيعية
لشتلات الخيار *Cucumis sativus* صنف بيت ألفا . مجلة
المثنى للعلوم الصرفة . 2 (1) : 17 – 24

9 - الربيعي ، باقر جلاب هادي . 2015 . تأثير التسميد البوتاسي
والرش بالسماذ العضوي وحامض الساليسيلك في نمو وحاصل
قرع الكوسة . اطروحة دكتوراه . قسم البستنة . كلية الزراعة .
جامعة بغداد . العراق .

10 - الربيعي ، باقر جلاب هادي وأيمان جابر عبد الرسول .
2015 . تأثير التسميد بالبوتاسيوم والرش بالسماذ العضوي
السائل وحامض الساليسيلك في نمو وحاصل قرع الكوسة
Cucurbita pepo L. مجلة المثنى للعلوم الزراعية . 3 (2) :
1 – 18 .

11 - الربيعي ، باقر جلاب هادي . 2018 . تأثير التلوث بالمعادن
الثقيلة من عوادم السيارات في بعض الصفات الطبيعية والكيميائية
لنبات الباميا المزروعة في جنوب العراق . مجلة الكوفة للعلوم
الزراعية . 10 (1) : 250 – 267 .

12- الربيعي ، باقر جلاب هادي الربيعي . 2020 . (150) سؤال وجواب في تغذية وفسلجة وتشريح النبات . جامعة المثنى . كلية الزراعة . العراق .

13 - الربيعي ، باقر جلاب هادي . 2021 . المعادن الثقيلة وتأثيرها على النبات . جامعة المثنى . كلية الزراعة . العراق .

14 - الزبيدي ، كريم معيان ربيع . 2007 . تأثير اضافة السماد العضوي والكيميائي في الصفات المورفولوجية والفسولوجية والحاصل الكلي والبذري والزيت ومكوناته لنبات القرع *Cucurbita pepo L.* اطروحة دكتوراه- قسم البستنة- كلية الزراعة – جامعة بغداد- العراق .

15 – الساهوكي ، مدحت مجيد و مصطفى جمال الخفاجي . 2014 . آلية تحمل النبات لشد الملوحة . مجلة العلوم الزراعية العراقية . 45 (5) : 430 – 438 .

16 - الشمري ، فائق حسن علي . 2009 . تأثير عنصري الرصاص والنيكل في النمو وبعض الجوانب الفسلجية لنبات زهرة الشمس *Helianthus annuus L.* مجلة التربية والعلم . 22 (2) : 47 – 63 .

17 - عبد الله ، عبد العزيز عبد الله . 2010 . تأثير الرش بحامض الساليسيليك والأسكوربيك والنيامين في نمو وحاصل بعض هجن الطماطة *Lycopersicum esculuntum Mill* المزروعة تحت الأنفاق البلاستيكية في المنطقة الصحراوية . البصرة . أطروحة دكتوراه- قسم البستنة – جامعة البصرة – العراق .

18 - عبد الله ، عبد الله عبد العزيز و عواطف نعمة جري و خيون عبد عبد السيد . 2011 . تأثير الرش بحامض الساليسيليك في نمو

وحاصل هجيني الباذنجان " جواهر " و " برشلونة " تحت
الأنفاق البلاستيكية الواطنة جنوبي العراق . مجلة الزراعة
العراقية البحثية (عدد خاص) . 16 (6) : 65 – 71 .

19 – عبد الواحد ، محمود شاكر و عقيل هادي عبد الواحد و رواء
هاشم حسون . 2012 . تأثير الرش بحامضي الأسكوربيك
والساليسلك في بعض الصفات الفيزيوكيميائية لشتلات النارج
المحلي *Citrus aurantium* L. مجلة جامعة ذي قار
للبحوث الزراعية . 1 (2) : 43 – 54 .

20- عبدول ، كريم صالح . 1988 . منظمات النمو النباتية .
الجزء الثاني . وزارة التعليم العالي والبحث العلمي . جامعة صلاح
الدين . جمهورية العراق .

21 - علي ، نور الدين شوقي . 2003 . تأثير مستويات وطريقة
اضافة سماد البوتاسيوم والزمن في تجمع البرولين في نباتات
الطماطة . مجلة العلوم الزراعية العراقية . 34(6):43-48.

22 - - فيصل ، حسن عبد الإمام . 2011 . تأثير تراكيز حامضي
الساليسيلك والأسكوربيك وطريقة الاستعمال في النمو والإزهار
والحاصل الأخضر لنبات الباقلاء *Vicia faba* L. رسالة
ماجستير - كلية الزراعة - جامعة البصرة . العراق .

23 - النعماني ، رقية منون حسن . 2013 . تأثير الرش بالـ
Salicylic Acid و Grofalcs في بعض الصفات الفيزيائية
والكيميائية لثمار التفاح المحلي *Malus pumila* M. مجلة
الفرات للعلوم الزراعية . 5 (1) : 34 – 39 .

24 – محمد ، عبد العظيم كاظم و عبد الهادي الرئيس . 1988 .
فسلجة النبات . العراق .

- 25 -Abd El-Wahed, M. S. A. and H. F. Abouzien.2014 . Efficacy comparison of stearic acid , Glutathione and Salicylic acid on wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars productivity in sandy soil . International J. of Plant and Soil . 3(6);554-574 .
- 26 –Abu-Zinada, I. and E. Taha . 2015 . Effect of Ethephon spray stage on sex expression and yield of summer squash . Advances in Applied Agric. Sci. 03 (04) : 01 – 07 .
- 27 – Ahmed, H. A. H. ; M. H. Kalil and Farrag A. M. 2000. Nitrate accumulation , growth , yield and chemical composition of Rocket (*Eruca vesicaria subsp. Sativa*) plants as affected by NPK fertilization , kinetin and salicylic acid .Cairo Univ. Egypt 495-508 .
- 28 –Akbarpour, V. ; H. Aruei and S. H. Nemati . 2014 . Phytochemical and morphological attributes of Borage (*Borago officinalis*) affected by salicylic acid as an enhancer. Not, Sci. Biol. 6(2):138 – 142 .
- 29 - Alikhani , F. ; A. Saboori and K. Razavi . 2011 . Changes in osmolites contents ,

lipid peroxidation and photosynthetic pigments of *Aeluropus lagopoides* under potassium deficiency and salinity . J. of Stress Phsiology & Biochem. 7(2):5 – 19 .

30 - AL-Rubaye Baqer Challab Hadi and Emad Abd Atia. 2016 . The Influence of Foliar Sprays on The Growth and Yield of Summer Squash. International Journal of Scientific & Engineering Research, 7. (6) : 664 – 669 .

31- Al-Rubaye Baqer Challab Hadi and Thaer Y. Khudair . 2020 . The effect of fertilization with boron and potassium on some natural and flowering traits of the Gazania plant . *Plant Archives*. 20. (2) ; 140-144

32 - Amanullah M. M. ; S. Sekar and S. Vincent . 2010 . Plant growth substances in crop production ; AReview Asian J. of Plant Sci. 9 (4) 215 – 222.

33 - Amini, F. and A. E. Ehsanpour . 2005 . Soluble protiens, proline, carbohydrates and Na^+/K^+ changes in two tomato *Lycopersicon esculuntum* Mill) cultivars under in vitro salt stress . American J. of Biochem. and Biotech.1(4):212-216 .

- 34 – Anjum SA, Wang LC, Farooq M, Hussain M, Xue LL, Zou CM . 2011. Brassinolide application improves the drought tolerance in maize through modulation of enzymatic antioxidants and leaf gas exchange. J. Agron. Crop Sci., doi:10.1111/j.1439-037X.2010.00459.x.**
- 35 –Ansuman Roy, Paul J. Rushton & Jai S. Rohila . 2011. The Potential of Proteomics Technologies for Crop Improvement under Drought Conditions, Critical Reviews in Plant Sciences, 30:5, 471-490 .**
- 36 - Apel Klaus and Heribert Hirt . 2004 .**
Reactive Oxygen Species : Metabolism, Oxidative Stress, and Signal Transduction. Annu. Rev. Plant Biol. 2004. 55:373–99 .
- 37 -Arghavani M. ; A. Zaeimzadeh ; S. Savadkoohi and L. Samiei. 2017. Salinity tolerance of Kentucky bluegrass as affected by nitrogen fertilization .J. Agric. Sci. Tech. 19 :173 – 183 .**
- 38 – Ashraf M and Foolad MR . 2007 . Roles of glycinebetaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. Environ. Exp. Bot., 59: 206-216.**

- 39 - Awasthi Rashmi ; Kalpna Bhandari and Harsh Nayyar . 2015 . Temperature stress and redox homeostasis in agricultural crops . Frontiers in Environmental Science . Environmental Toxicology March 2015 . Volume3 . Article11
- 40 —Basra, S. M. A. ; Farooq M. ; Rehman H. and Saleem B. A. 2007 . Improving the germination and early seedling growth in melon (*Cucumis melo* L.) by pre-sowing salicylate treatments . Inter. J. of Agric. and Bio. 9 (4):550 – 554 .
- 41 - Bayat H. ; M. Alirezaie and H. Neamati . 2012 . Impact of exogenous salicylic acid on growth and ornamental characteristics of calendula (*Callendula officinales* L.) under salinity stress . J. of Stress Phys. And Biochem. 8 (1) : 258 – 267 .
- 42 - Borah Mrigakhi and Ashalata Devi. 2012. Effect of heavy metals on *Pisum sativum* Linn. International J. of Advanced Biological Res. I.J.A.B.R., Vol. 2(2) 2012: 314-321 .
- 43 - Boussama N, Ouariti O, Suzuki A, Ghorbal MH . 1999 . Cadmium stress on nitrogen assimilation. J. Plant Physiol 155(3):310–317

- 44 — Campos C. A. B. ; P. D. Fernandes ; H. R. Gheyi and F. F. Blanco . 2007 . Production of tomato seedlings under saline irrigation . Gaatinga (Mossoro , Brasil) . 20 (2) :32 – 38 .
- 45 - Canakci, S. and O. Munzuroglu . 2007 . Effect of Acetylsalicylic Acid on germination growth and chlorophyll amount of cucumber (*Cucumis sativus* L) seeds . Pakistan J. of Biol. Sci. 10(17);2930-2934 .
- 46 - Cao, S.; Shao, J.; Shi, L.; Xu, L.; Shen, Z.; Chen, W.; Yang, Z. 2018 . Melatonin increases chilling tolerance in postharvest peach fruit by alleviating oxidative damage. Sci. Rep. 8, 806.
- 47-Charlton, A.J., J.A. Donarski, M. Harrison, S.A. Jones, J. Godward, S. Oehlschlager, J.L. Arques, M. Ambrose, C. Chinoy, P.M. Mullineaux and C. Domoney. 2008. Responses of the pea (*Pisum sativum* L.) leaf metabolome to drought stress assessed by nuclear magnetic resonance spectroscopy. Metabolomics, 4(4): 312.
- 48 – Chen, Z. ;J. W. Ricigliano and D. F. Klessig . 1993 . Purification and characterization of a soluble salicylic acid

binding protein from tobacco . Proc. Natl. Acad. Sci. USA . 90:9533 – 9537 .

49- Chen, Y.E.; Mao, J.J.; Sun, L.Q.; Huang, B.; Ding, C.B.; Gu, Y.; Liao, J.Q.; Hu, C.; Zhang, Z.W.; Yuan, S. 2018 . Exogenous melatonin enhances salt stress tolerance in maize seedlings by improving antioxidant and photosynthetic capacity. Physiol. Plant. 164, 349–363

50 - Chomchan R., Siripongvutikorn S., Puttarak P. 2017 . Selenium bio-fortification: an alternative to improve phytochemicals and bioactivities of plant foods. Functional Foods in Health and Disease; 7(4); 263-279 .

51 - Chutipaijit, S, ; S. Cha-um and K. Sompornpailin . 2009 . Differential accumulation of proline and flavonoids in Indicarice varieties against salinity .Pakistan J. Botany . 41(5);2497 – 2506 .

52 - Das, K. and Roychoudhury . 2014 . A. Reactive oxygen species (ROS) and response of antioxidants as ROS-scavengers during environmental stress in plants. Front. Environ. Sci. 2, 53.

53 – Demirevska K, Zasheva D, Dimitrov R, Simova-Stoilova L, Stamenova M, Feller U .

2009 . Drought stress effects on Rubisco in wheat: changes in the Rubisco large subunit. Acta Physiol. Plant., 31: 1129-1138.

54 –Du, J., J. Qi, D. Wang and Z. Tang. 2012. Facile synthesis of Au@ TiO₂ core–shell hollow spheres for dye-sensitized solar cells with remarkably improved efficiency. Energy Environ. Sci., 5(5): 6914-6918

55 - Duan B, Yang Y, Lu Y, Korpelainen H, Berninger F, Li C. 2007 . Interactions between drought stress, ABA and genotypes in *Picea asperata*. J. Exp. Bot., 58: 3025-3036.

56 – Egamberdieva D, Wirth S, ; Bellingrath-Kimura SD, Mishra J and. Arora NK . 2019. Salt-Tolerant Plant Growth Promoting Rhizobacteria for Enhancing Crop Productivity of Saline Soils. Front. Microbiol. 10:2791. Doi: 10.3389/fmicb.2019.02791.

57 - El-Gaied , Lamiaa F., Ghada A. Abu El-Heba & Nahla A. El-Sherif . 2013. Effect of growth hormones on some antioxidant parameters and gene expression in tomato, GM Crops & Food, 4:1, 67-73, DOI: 10.4161/gmcr.24324 .

- 58 - El-Gamal I. M. 2000. Interaction between cobalt and salinity on the plant growth . Cairo Univ. , Egypt 525 – 533 .**
- 59 - El Hadrami Abdelbasset and Jameel M. Al-Khayri . 2012 . Review articles, Socioeconomic and traditional importance of date palm . Emir. J. Food Agric. 2012. 24 (5): 371-385 .**
- 60 - Elwan, M. W. and El-Shatoury R. S. A. 2014 . Alleviation of NaCl stress in summer squash (Eskandrani) by foliar application of salicylic acid . J. of Hort. Res. 22(2):131-137**
- 61 - Ende Wim Van den and Darin Peshev. 2012 . Sugars as Antioxidants in Plants . Crop Improvement Under Adverse Conditions pp 285-307 .**
- 62- Escobar-Bravo R, Klinkhamer PGL and Leiss KA. 2017 . Interactive Effects of UV-B Light with Abiotic Factors on Plant Growth and Chemistry, and Their Consequences for Defense against Arthropod Herbivores. Front. Plant Sci. 8:278. doi: 10.3389/fpls. 2017 . 00278 .**
- 63 - Farooq , M ; A. Wahid ; N.Kobayashi ; D. Fujita and S.M.A. Basra .2009a . Plant drought**

**stress: effects, mechanisms and management
Agron. Sustain. Dev. 29 . 185–212.**

64 - Farooq Muhammad ; Tariq Aziz ; Abdul Wahid ; Dong-Jin Lee and Kadambot H. M. Siddique. 2009b . Chilling tolerance in maize: agronomic and physiological approaches . Crop & Pasture Science, 60, 501–516 .

65 - Fayez, K. A. ; D. E. M. Radwan ; A. K. Mohamed and A. M. Abdelrahman . 2011 . Herbicides and salicylic applications caused alterations in total amino acids and proline contents of peanut cultivars . J. of Environmental Studies . 6 :55 -61 .

66 -Gad El-Hak, S. H. ; A. M. Ahmed and Y. M. M. Moustafa . 2012 . Effect of foliar application with two antioxidants and humic acid on growth , yield and yield components of peas (*Pisum sativum* L.) J. of Horticultural Science and Ornamental Plants . 4(3) ; 318 – 328.

67 - Gao,W.; Feng, Z.; Bai, Q.; He, J.;Wang, Y.2019 . Melatonin-mediated regulation of growth and antioxidant capacity in salt-tolerant naked oat under salt stress. Int. J. Mol. Sci. 20, 1176.

68 -George, S. ; N. M. Minhas ; S. A. Jatoi.; S. U. Siddiqui and A. Ghafoor. 2015 . Impact of polyethylene glycol on proline and membrane stability index for water stress regime in tomato (*Solanum lycopersicom*) . Pakistan J. Botany . 47(3):835-844

69 - Gharineh M. H. ; H. R. Khodami and M. R. Kopaei . 2013 . The influence of different levels of salt stress on germination of marigold (*Callendula officinales* L.) . Inter. J. of Agr. And Crops Sci. 5-4 : 1581 – 1584 .

70 - Goncalves J. F. ; A. G. Becker ; L. B. Pereire ; J. B. T. Da Rosa; D. Cargnelutti ; L. A. Tabaldi ; V. Battisti ; J. G. Farias ; A. M. Fiorenza ; G. M. M. Flores ; F. T. Nicolas and M. R. C. Schetinger . 2009 . Response of *Cucumis sativus* L. seedling to Pb exposure . Braz. J. Plant Physiol . 21(3) : 175 – 186 .

71 - Gratão P. L. ; L. R. Alves and L. W. Lima. -- 2019 . Heavy Metal Toxicity and Plant Productivity: Role of Metal Scavengers . Plant-Metal Interactions, <https://doi.org/10.1007/978-3-030-20732-8378>

72 - Gregory P. 2006 . Plant Root growth activity and interaction with soil . Black well publishing. UK

73 - Grene , Ruth . 2002 . Oxidative Stress and Acclimation Mechanisms in Plants . American Society of Plant Biologists. Arabidopsis Book. ; 1: e0036. Published online . Apr 4. Doi: 10.1199/tab.0036.1 .

74 - Guerfel M, Baccouri O, Boujnah D, Chaibi W, Zarrouk M . 2009 . Impacts of water stress on gas exchange, water relations, chlorophyll content and leaf structure in the two main Tunisian olive (*Olea europaea* L.) cultivars. Sci. Horticult., 119: 257.

75 -Harb A. ; Arjun K. ; Madana M.R. Ambavaram and Andy P. 2010 . Molecular and Physiological Analysis of Drought Stress in *Arabidopsis* Reveals Early Responses Leading to Acculimation in Plant Growth. Plant Physiology , November , Vol. 154, pp. 1254–1271.

76 - Hasanuzzaman Mirza ; M. H. M. Borhannuddin Bhuyan ; Taufika Islam Anee; Khursheda Parvin ; Kamrun Nahar ; Jubayer Al Mahmud and Masayuki Fujita .2019 . Regulation of Ascorbate-Glutathione Pathway in

**Mitigating Oxidative Damage in Plants under Abiotic Stress . Antioxidants . 8, 384 ;
doi:10.3390/antiox8090384**

77 - Hasanuzzaman M. ; M.H.M. Borhannuddin Bhuyan . ; Faisal Zulfiqar . ; Ali Raza . Sayed Mohammad Mohsin . ; Jubayer Al Mahmud . ; Masayuki Fujita and Vasileios Fotopoulos . 2020 . Review Reactive Oxygen Species and Antioxidant Defense in Plants under Abiotic Stress: Revisiting the Crucial Role of a Universal Defense Regulator . Antioxidants , 9, 681; doi:10.3390/antiox9080681.

78 - Hassan A. and N. Y. Chuadhry . 2004. Effect of growth hormones i. e GA3 and kinetin and heavy metals i. e. Pb(NO₃)₂ on the seedlings of *Cucumis sativus* L. Pak. J. of Biol. Sci. 7 (8) :1453 – 1462.

79 - Hegazi, A. M. and A. M. El-shraiyy . 2007 Impact of salicylic acid and paclobutrazol exogenous application on the growth, yield and nodule formation of common bean. Australian J. of Basic and Applied Science . 1(4) ; 834 – 840 .

80 – Horemans N ; Foyer CH ; Potters G and Asard H . 2000 . Ascorbate function and

associated transport system in plants . Plant Phys. 38;531 – 540 .

81 - Hossain MA, Bhattacharjee S, Armin S-M, Qian P, Xin W, Li H-Y, Burritt DJ, Fujita M and Tran L-SP . 2015. Hydrogen peroxide priming modulates abiotic oxidative stress tolerance: insights from ROS detoxification and scavenging. Front. Plant Sci. 6:420. Doi: 10.3389/fpls.2015.00420 .

82- Hossain , Mohammad Anwar ; Mirza H. and Masayuki F. 2017 . Coordinate induction of antioxidant defense and glyoxalase system by exogenous proline and glycinebetaine is correlated with salt tolerance in mung bean . Front. Agric. China 2011, 5(1): 1–14 DOI 10.1007/s11703-010-1070-2

83 - Hsu, S. Y. ; Y. T. Hsu and C. H. Kao. 2003 . The effect of polyethylene glycol on proline accumulation in rice leaves . Bil. Plant, 46 : 73 – 78

84 - Huang H, Ullah F, Zhou D-X, Yi M and Zhao Y . 2019a. Mechanisms of ROS Regulation of Plant Development and Stress Responses. Front. Plant Sci. 10:800 . doi: 10.3389/fpls.2019.00800

- 85 - Huang, B.; Chen, Y.-E.; Zhao, Y.-Q.; Ding, C.-B.; Liao, J.-Q.; Hu, C.; Zhou, L.-J.; Zhang, Z.-W.; Yuan, S.; Yuan, M. 2019b . Exogenous melatonin alleviates oxidative damages and protects photosystem II in maize seedlings under drought stress. *Front. Plant Sci.* 10, 677.
- 86 - Hussein, M. M. ; L. K. Balbaa and M. S. Gaballah. 2007 . Salicylic acid and salinity effects on growth of maize plants . *Res. J. of Agric. and Biol. Sci.* 3(4) :321-328
- 87 - Jamshidi-Kia F, Wibowo JP, Elachouri M, Masumi R, Salehi Jouneghani A, Abolhassanzadeh Z, et al. 2020 . Battle between plants as antioxidants with free radicals in human body. *J Herbmec Pharmacol.* ;9(3):191-199. Doi: 10.34172/hp.2020.25.
- 88 - Jiang, C.; Cui, Q.; Feng, K.; Xu, D.; Li, C.; Zheng, Q. 2016 . Melatonin improves antioxidant capacity and ion homeostasis and enhances salt tolerance in maize seedlings. *Acta Physiol. Plant.* 38, 82.
- 89 -Kabir M. ; M. Z. Iqbal ; M. Shafiq and Z. R. Farooq . 2010. Effects of lead on seedling growth of *Thespsia populnea* L. *Plant Sci. Environment* . 56 (4) : 194 – 199 .

90 - Khan MB, Hussain N, Iqbal M. 2001. Effect of water stress on growth and yield components of maize variety YHS 202. J. Res. (Science), 12: 15-18.

91 - Khan, A. S. and N. Y. Chaudhry . 2010 . Florigenic effects of IAA for improving pistillate and staminate flowering in some cucurbitales under Pb stress . Pakistan J. Bot. 42 (3);1835-1840.

92 -Khan, N., A. Bano, M.A. Rahman, B. Rathinasabapathi and M.A. Babar. 2018. UPLC-HRMS-based untargeted metabolic profiling reveals changes in chickpea (*Cicer arietinum*) metabolome following long-term drought stress. Plant Cell Environ. doi: 10.1111/pce.13195.

93 - Khan, N., S. Ali, M.A. Shahid and A. Kharabian-Masouleh. 2017. Advances in detection of stress tolerance in plants through metabolomics approaches. Plant Omics., 10(3): 153

94 - Khandaker, L. ; A. S. M. G. M. Akond and S. Oba . 2011 .Foliar application of salicylic acid improved the growth ,yield and leafs bioactive compounds in red Amaranthus (*Amaranthus*

tricolor L.) . vegetative crops . Res. Bulletin . 74 ; 77 – 86 .

95 - Kibria, M.G. and Hoque, Md.A. 2019 . A Review on Plant Responses to Soil Salinity and Amelioration Strategies. Open Journal of Soil Science, 9, 219-231.

<https://doi.org/10.4236/ojss.2019.911013>

96 - Kohli, S.K.; Khanna, K.; Bhardwaj, R.; Abd-Allah, E.F.; Ahmad, P.; Corpas, F.J.2019 . Assessment of subcellular ROS and NO metabolism in higher plants: Multifunctional signaling molecules. Antioxidants . 8, 641.

97 - Kumar, S. P. ; C. V. Kumar and B. Bandana . 2010 . Effects of salicylic acid on seedling growth and nitrogen metabolism in cucumber (*Cucumis sativus* L.) . J. of Stress Phys. & Bioch.6(3):102 – 113 .

98 - Kumar, S.; Trivedi, P.K. 2018 . Glutathione S-transferases: Role in combating abiotic stresses including arsenic detoxification in plants. Front. Plant Sci. ; 9, 751.

99 - Kumari A. , N. Pandey , and S. Pandey –Rai . 2017 . Protection of *Artemisia annua* roots and leaves against oxidative stress induced by arsenic *Biologia Plantarum* . 61 (2): 367-377.

**100 - Lefevere Hannes ; Lander
Bauters and Godelieve Gheysen . 2020 . Salicylic
Acid Biosynthesis in Plants . Front. Plant Sci.,
17 April | <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00338>**

**101 -Li, H.; Chang, J.; Chen, H.; Wang, Z.; Gu,
X.; Wei, C.; Zhang, Y.; Ma, J.; Yang, J.; Zhang,
X. . 2017a . Exogenous melatonin confers salt
stress tolerance to watermelon by improving
photosynthesis and redox homeostasis. Front.
Plant Sci. 8, 295. 312 .**

**102 - Li P. , C.Z. Zhao, Y.Q. Zhand, X.M.
Wang, J.F. Wang, F. Wang, and Y.R. Bi. 2017b .
Silicon enhances the tolerance of *Poa annua* to
cadmium by inhibiting its absorption and
oxidative stress Biologia Plantarum. 61 (4): 741-
750 .**

**103 - Li N, Euring D, Cha JY, Lin Z, Lu M,
Huang L-J and Kim WY . 2021 . Plant
Hormone- Mediated Regulation of Heat
Tolerance in Response to Global Climate
Change. Front. Plant Sci. 11:627969. doi:
[10.3389/fpls.2020.627969](https://doi.org/10.3389/fpls.2020.627969)**

**104 - Liu Xiaoyu ; Kristin S. Rockett ; Camilla
J. Kørner and Karolina M. Pajerowska-
Mukhtar. 2015a . Salicylic acid signalling: new**

insights and prospects at a quarter-century milestone . Essays Biochem. 58, 101–113: doi: 10.1042/BSE0580101

105 - Liu, J.; Wang, W.; Wang, L.; Sun, Y.2015b. Exogenous melatonin improves seedling health index and drought tolerance in tomato. Plant Growth Regul. 2015, 77, 317–326.

106 - Locato. V, Sara Cimini and Laura De.Gara.2013.StrategiestoincreasevitaminCinplants:fromplantdefenseperspectivetofoodbiofortification. Frontiers in Plant Sci. 4(152);1 – 13 .

107 - Loconsole Danilo and Pietro Santamaria .2021. UV Lighting in Horticulture: A Sustainable Tool for Improving Production Quality and Food Safety . Horticulturae., 7, 9. <https://doi.org/10.3390/horticulturae7010009>

108 –Mady , M. A. 2009 . Effect of foliar application with salicylic acid and vitamin E on growth and productivity of tomato(*Lycopersicon esculuntum* , Mill)plant . J. Agric. Scien. Mansoura Univ. 34(6):6735 – 6746 .

109 – Mady , M. A. 2014 . Inducing cold tolerability in squash (*Cucurbita pepo* L.) plant by using salicylic acid and chelated calcium

application . Inter. J. of Agric. Sci. and Research. Vol 4 ; (4) : 9-24 .

110 - Małkowski Eugeniusz; Krzysztof Sitko; Michał Szopiński ; Zaneta Gierón ; Marta Pogrzeba ; Hazem M. Kalaji; and Paulina Zieleznik-Rusinowska . 2020 . Hormesis in Plants: The Role of Oxidative Stress, Auxins and Photosynthesis in Corn Treated with Cd or Pb. Int. J. Mol. Sci. 21, 2099; doi:10.3390/ijms21062099 .

111 –Manzano, S. ; C. Martinez ; Z. Megias ; P. Gomez ; D. Garrido and M. Jamilena . 2011 . The role of ethylene and brassinosteroids in the control of sex expression and flower development in *Cucurbita pepo* . Plant Growth Regulator. 65 ; 213 – 221 .

112 – Mardani H. ; H. Bayat ; A. H. Saeidnejad and E. E. Rezaie . 2012 . Assessment of salicylic acid impact on seedling characteristic of cucumber (*Cucumis sativus* L.) under water stress . Not . Sci. Biol. 4(1);112-115 .

113 - Martinez, V.; Nieves-Cordones, M.; Lopez-Delacalle, M.; Rodenas, R.; Mestre, T.; Garcia-Sanchez, F.; Rubio, F.; Nortes, P.; Mittler, R.; Rivero, R.2018 . Tolerance to stress

combination in tomato plants: New insights in the protective role of melatonin. *Molecules*. 23, 535.

114 - Maury Gabriel Llauradó ; Daniel Méndez Rodríguez ; Sophie Hendrix ; Julio César Escalona Arranz ; Yilan Fung Boix ; Ania Ochoa Pacheco ; Jesús García Díaz Humberto J. Morris-Quevedo ; Albys Ferrer Dubois Elizabeth Isaac Aleman ; Natalie Beenaerts Isidro E. Méndez-Santo ; Teresa Orberá Ratóns ; Paul Cos and Ann Cuypers . 2020 . *Antioxidants in Plants: A Valorization Potential Emphasizing the NeeAntioxidants for the Conservation of Plant Biodiversity in Cuba . Antioxidants . 9(11), 1048; <https://doi.org/10.3390/antiox9111048>-*

115 – Mbarki S. ; Oksana S. ; Artemio C. ; Marek Z. ; Anshu R. ; Xiaolan He. ; Aziza Z. ; Chedly A. and Marian B. . 2018 . *Strategies to Mitigate the Salt Stress Effects on Photosynthetic Apparatus and Productivity of Crop Plants Salinity Responses and Tolerance in Plants, Vol. : 85-136. 1*

116 - Meena Mukesh ; Kumari Divyanshu ; Sunil Kumar; Prashant Swapnil ; Andleeb

Zehra ; Vaishali Shukla; Mukesh Yadav and R.S. Upadhyay. 2019 . Regulation of L-proline biosynthesis, signal transduction, transport, accumulation and its vital role in plants during variable environmental conditions . Heliyon 5 ; e02952

117 - Mistry Hiten D. and Paula J.Williams. 2011 . Review Article , The Importance of Antioxidant Micronutrients in Hindawi Publishing Corporation . Oxidative Medicine and Cellular Longevity. Vol. Article ID 841749, 12 pages . doi:10.1155/2011/841749Pregnancy.

118 - Mittler R . 2002 . Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. Trends Plant Sci., 7: 405-410.

119 – Naliwajski, M.; Skłodowska, M. 2021 . The Relationship between the Antioxidant System and Proline Metabolism in the Leaves of Cucumber Plants Acclimated to Salt Stress. Cells, 10, 609. <https://doi.org/10.3390/cells10030>

120 - Nawal E. A. ; El-Fiki A. I. ;Mohammed F. G. and El-Habbak M. V. 2006 . Biochemical changes in squash leaves sprayed with some chemicals for induceing resistance to powdery

mildew .The 2nd Conf. on Farm Integrated pest. Management . Fayoum , Egypt. 211 – 222.

121– Nemeth M.; T. Janda ; E. Hovarth, ; E. Paldi and G. Szali . 2002 . Exogenous salicylic acid increases polyamine content but may decrease drought tolerance in maize . Plant Science . 162:569-574.

122 - Ni, J.; Wang, Q.; Shah, F.; Liu,W.; Wang, D.; Huang, S.; Fu, S.; Wu, L.2018 . Exogenous melatonin confers cadmium tolerance by counterbalancing the hydrogen peroxide homeostasis in wheat seedlings. Molecules. 23, 799 .

123 -Noctor Graham and France Christine H. Foyer . 1998 . Ascorbate and glutathione : Keeping Active Oxygen Under Control . Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 49:249–79

124 - Noctor, G.; Foyer, C.H. 2016 . Intracellular redox compartmentation and ROS-related communication in regulation and signaling. Plant Physiol. 171, 1581–1592.

125 – Obata, T., S. Witt, J. Lisec, N. Palacios-Rojas, I. Florez-Sarasa, J.L. Araus, J.E. Cairns, S. Yousfi and A.R. Fernie. 2015. Metabolite profiles of maize leaves in drought, heat and

combined stress field trials reveal the relationship between metabolism and grain yield. Plant Physiol., 1: 01164.

126 - Opeolu B.O., .O.Adenuga;P.A.Ndakidemi and O.O Olujimi. 2010 . Assessment of phyto-toxicity potential of lead on tomato (*lycopresicon esculuntum* L.) planted on contaminated soils Inter J. of Physical Sci. 5(2):068-073.

127 - Orabi S. A. ; S. R. Salman ; and M. A. F. Shalaby . 2010 . Increasing resistance to oxidative damage in cucumber (*Cucumis sativus* L.) plants by exogenous application of Salicylic acid and Paclobutrazol . World J. of Agric. Sci. 6 (3) : 252-259 .

128 - Osakabe Yuriko ; Keishi Osakabe ; Kazuo Shinozaki1 and Lam-Son P.Tran . 2014 . Response of plants to water stress. Frontiers in Plant Science | Plant Physiology March . Vol. 5 , Article 86 ; 2 .

129 - Oumayma Labidi ; Vicente Vives-Peris ;Aurelio Gómez-Cadenas ; Rosa M. Pérez-Clemente and Noomene Sleimi . 2021 . Original Research , Assessing of growth, antioxidant enzymes, and phytohormone regulation in

***Cucurbita pepo* under cadmium stress . Food Sci, and Nutrition DOI: 10.1002/fsn3.2169**

130 - Pandey P, Singh J, Achary VMM and Reddy MK . 2015. Redox homeostasis via gene families of ascorbate-glutathione pathway. Front. Environ. Sci. 3:25. Doi: 10.3389/fenvs.2015.00025

131 - Pandey VP, Awasthi M, Singh S, Tiwari S, Dwivedi UN . 2017. A Comprehensive Review on Function and Application of Plant Peroxidases. Biochem Anal Biochem 6: 308. Doi: 10.4172/2161-1009.1000308-69

132 – Parviz Moradi. 2016 . Key plant products and common mechanisms utilized by plants in water deficit stress responses. Botanical Sciences 94 (4): 1-15.

133 - Pooladvand, S., M. Ghorbanli and M. Farzami Sepehr. 2012. Effect of various levels of iron on morphological, biochemical, and physiological properties of *Glycine max* var. Pershing'. Iranian Journal of Plant Physiology 2 (4), 531-538 .

134 - Racchi , Milvia Luisa. 2013 . Review Antioxidant Defenses in Plants with Attention to

***Prunus* and *Citrus* spp. . *Antioxidants*, 2, 340-369;
doi:10.3390/antiox2040340 .**

135 - Radwan D. E. M. ; K. A. Fayes ; S. Y. Mahmoud ; A. Hamed and G. Lu . 2007 .

Physiological and metabolic changes of *Cucurbita pepo* leaves in response to zucchini yellow mosaic virus (ZYMV) infection and salicylic acid treatments .*Plant Physiology and Biochemistry* . 45 ; 480 – 489 .

136 - Rao M. P. N. ; Zhou-Yan D. ; Min Xiao. And Wen-Jun Li. 2019 . Effect of Salt Stress on Plants and Role of Microbes in Promoting Plant Growth Under Salt Stress .*Microorganisms in Saline Environments: Strategies and Functions* Vol. 56 pp 423-435 .

137 - Raza Ali ; Sadam Hussain ; Rida Javed ; Muhammad Bilal Hafeez and Mirza Hasanuzzaman . 2021 . Antioxidant Defense Systems and Remediation of Metal Toxicity in Plants . *Approaches to the Remediation of Inorganic Pollutants* pp 91-124 .

138 - Rosalein I. 1992 . Salicylate :a new plant hormone . *Plant Physiol.* 99 :799 – 803 .

- 139 - Sadiq Muhammad ;N. A. Akram ;M. Ashraf and F. Al-Qurainy and P. Ahmad. 2019 . Alpha-Tocopherol-Induced Regulation of Growth and Metabolism in Plants Under Non-stress and Stress Conditions .J. of Plant Growth Regulation. 38 : 1325 – 1340.**
- 140 - Sakhabutdinova A. R. ; D. R. Fatkutdinova ; M. V. Bezrukova and F. M. Shakirova . 2003 . Salicylic acid prevents the damaging action of stress factors on wheat plants . Bulg . J. Plant Phys. Special Issue . 314 – 319**
- 141 - Samarah NH, Alqudah AM, Amayreh JA, McAndrews GM . 2009 . The effect of late-terminal drought stress on yield components of four barley cultivars. J. Agron. Crop Sci., 195: 427-441.**
- 142 - Sanaa A. M. ; M. A. Mostafa and S. A. M. Shehata . 2006 . Physiological studies on the effect of kinetin and salicylic acid on growth and yield of wheat plant . Annals Agric. Sci. , Ain Shams Univ. Cairo. 51(1): 41 – 55 .**
- 143 - Sayyed A. ; H. Gul ; Z. Ullah and M. Hamayan . 2014 . Effect of salt stress on growth of *Tagetes erecta* L.Pakhtunkhwa J. Life Sci. 02(03/04):96 – 106 .**

**144 - Seo S. ; K. Ishizuka and Y. Ohashi . 1995 .
Induction of salicylic acid B-glucosidase in
tobacco leaves by oxygenous salicylic acid .Plant
and Cell Physiology . 36 (3) : 447 – 453 .**

**145 – Shakeel Ahmad AnjumS. A. ; Xiao-yu Xie.
; Long-chang W. ; Muhammad F. S. ; Chen M.
and Wang L. . 2011. Review Morphological,
physiological and biochemical responses of
plants to drought stress. African Journal of
Agricultural Research Vol. 6(9), pp. 2026-2032, 4
May, 2011 .**

**146 - Sharma Pallavi and Rama Shanker Dubey
. 2005 . Drought induces oxidative stress and
enhances the activities of antioxidant enzymes in
growing rice seedlings. Plant Growth Regulation
46:209–221 .**

**147 - Shemi R. ; Rui W. ; El-Sayed M. S.
Gheith ; Hafiz Athar Hussain. Saddam Hussain.
; Muhammad Irfan. ; Linna Cholidah. ;
Kangping Zhang. ; Sai Zhang. And Longchang
Wang . 2021. Effects of salicylic acid, zinc and
glycine betaine on morpho-physiological growth
and yield of maize under drought stress .
Scientific Reports. 11:3195 .**

- 148 - Shi, H.; Jiang, C.; Ye, T.; Tan, D.X.; Reiter, R.J.; Zhang, H.; Liu, R.; Chan, Z . 2015 . Comparative physiological , metabolomic, and transcriptomic analyses reveal mechanisms of improved abiotic stress resistance in bermudagrass [*Cynodon dactylon* (L). Pers.] by exogenous melatonin. J. Exp. Bot. 66, 681–694 .
- 149 - Siddiqui, M.H.; Alamri, S.; Al-Khaishany, M.Y.; Khan, M.N.; Al-Amri, A.; Ali, H.M.; Alaraidh, I.A. ; Alsahli, A.A.2019 . Exogenous melatonin counteracts NaCl-induced damage by regulating the antioxidant system, proline and carbohydrates metabolism in tomato seedlings. Int. J. Mol. Sci. 20, 353.
- 150 - Stepheniea Sarah ; Ying Ping Changb; Ashok Gnanasekaranc ; Norhaizan Mohd Esad and Charles Gnanaraje . 2020 . An insight on superoxide dismutase (SOD) from plants for mammalian health enhancement . J. Functional Food. 68; 103917 .
- 151 - Sure S. ; H. Arooie and R. D. Moghadam . 2011 . Influence of drought stress and its interaction with Salicylic acid on medicinal pumpkin (*Cucurbita pepo* L.) seedling growth .Botany Research J. 4 (4-6); 35 – 40 .

**152 - Sure S. ; H. Arooie and M. Azizi . 2013 .
Effect of GA3 and Ethephon on sex expression
and oil yield in medicinal pumpkin (*Cucurbita
pepo* var.styriaca) . International J. of Farming
and Allied Sciences .2-9 / 196 – 201 .**

**153 - Sytar Oksana ; Pragati Kumari;
Saurabh Yadav Marian Brestic and Anshu .
2019 . Rastogi Phytohormone Priming:
Regulator for Heavy Metal Stress in Plants.
Journal of Plant Growth Regulation. 38:739–
752 <https://doi.org/10.1007/s00344-018-9886-8>**

**154 - Swapnil Prashant ; Mukesh Meena ;
Sandeep Kumar Singh; Umesh Praveen
Dhuldha ; Harish; Avinash Marwal . 2021 .
Review article Vital roles of carotenoids in plants
and humans to deteriorate stress with its
structure, biosynthesis, metabolic engineering
and functional aspects . Current Plant Biology
26 : 100203**

**155 –Takahashi F, Kuromori T, Urano K,
Yamaguchi-Shinozaki K and Shinozaki K. 2020 .
Drought Stress Responses and Resistance in
Plants: From Cellular Responses to
LongDistance Intercellular Communication.
Front. Plant Sci. 11:556972. doi:
10.3389/fpls.2020.556972**

- 156 - Treutter Dieter . 2010 . Review ,
Managing Phenol Contents in Crop Plants by
Phytochemical Farming and Breeding—Visions
and Constraints . Int. J. Mol. Sci. 11, 807-857;
doi:10.3390/ijms11030807**
- 157- Turan M. A. ; A. H. ; H.A. Elkarim ; N.
Taban and S. Taban. 2010. Effect of salt stress
on growth and ion distribution and
accumulation in shoot and root of maize plant .
African J. of Agric. Res. 5(7):584-588.**
- 158 - Turk, H.; Erdal, S.; Genisel, M.; Atici, O.;
Demir, Y.; Yanmis, D.2014 . The regulatory
effect of melatonin on physiological, biochemical
and molecular parameters in cold-stressed wheat
seedlings. Plant Growth Regul. 74, 139–152**
- 159 - Umebese C. E. and A. E. Bankole . 2013 .
Impact of salicylic acid on antioxidants , biomass
and osmotic adjustments in *Vigna unguiculata*
L.walp. during water deficit stress . African J.
of Biotech. 12(33):5200 – 5207**
- 160 - Venkatesh J. and Se Won Park. 2014
.Review; Role of L-ascorbate in alleviating
abiotic stress in crop plants . Botanical studies .
55;38.**

161 - Wang Wang xia ; Basia Vinocur and Arie Altman. 2003 . Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: towards genetic engineering for stress tolerance . Planta . 218: 1–14 DOI 10.1007/s00425-003-1105-5 .

162 -Wang, L.; Liu, J.; Wang, W.; Sun, Y. 2016 . Exogenous melatonin improves growth and photosynthetic capacity of cucumber under salinity-induced stress. Photosynthetica . 54, 19–27.

163- Wang H and Qin F. 2017. Genome-Wide Association Study Reveals Natural Variations Contributing to Drought Resistance in Crops. Front. Plant Sci. 8:1110. doi: 10.3389/fpls.2017.01110

164 - Warth, B., Parich, A. Bueschl, C. Schoefbeck, D. Neumann, N.K. Kluger, B. Schuster, K. Krska, R. Adam, G. Lemmens, M. and R. Schuhmacher. 2015. GC–MS based targeted metabolic profiling identifies changes in the wheat metabolome following deoxynivalenol treatment. Metabolomics, 11(3): 722-738.

165 - Witt, S., L. Galicia, J. Lisec, J. Cairns, A. Tiessen, J.L. Araus, N. Palacios-Rojas and A.R Fernie. 2012. Metabolic and phenotypic

responses of greenhouse-grown maize hybrids to experimentally controlled drought stress. Mol. Plant., 5(2): 401-417.

166 - Willekens, H.; Inzé, D.; Van Montagu, M.; Van Camp, W. 1995 . Catalases in plants. Mol. Breed. 1, 207–228.

167 - Xia , Xiao-Jian ; Yan-Hong Zhou ; Kai Shi ; Jie Zhou ; Christine H. Foyer and Jing-Quan Yu . 2015 . Review Paper Interplay between reactive oxygen species and hormones in the control of plant development and stress tolerance. Journal of Experimental Botany, Vol. 66, No. 10 pp. 2839–2856, doi:10.1093/jxb/erv089 Advance Access publication 18 March 2015

168 - Xiong Z. T. 1998 . Lead uptake and effects on seed germination and plant growth in a Pb hyperaccumulator *Brassica pekinensis* Rupr. Bull. Environ. Contam. Toxicol. 60 ; 285 – 291 .

169 - Xu Z, Sun M, Jiang X, Sun H, Dang X, Cong H and Qiao F. 2018 . Glycinebetaine Biosynthesis in Response to Osmotic Stress . Depends on Jasmonate Signaling in Watermelon Suspension Cells. Front. Plant Sci. 9:1469. doi: 10.3389/fpls. 01469.

170 - Xu Zongqi ; Junjie Ma ; Peng Lei ; Qian Wang ; Xiaohai Feng and Hong Xu .2020 . Poly- γ -glutamic acid induces system tolerance to drought stress by promoting abscisic acid accumulation in *Brassica napus* L. Scientific Reports 10:252 <https://doi.org/10.1038/s41598-019-57190-4>

171 - Yang, X.; Lu, M.; Wang, Y.; Wang, Y.; Liu, Z.; Chen, S. . 2021 . Response Mechanism of Plants to Drought Stress. Horticulturae. 7, 50. <https://doi.org/10.3390/horticulturae7030050>

172 - Yildirim E. and I. Guvenc . 2006 . Salt tolerance of pepper cultivars during germination and seedling growth . Turk. J. Agric. For. 30:347-353-

173 - Yildirim E. ; M. Turan and I. Guvenc. 2008 . Effect of foliar salicylic acid application on growth , chlorophyll and mineral content of cucumber grown under salt stress . J. of Plant Nutrition .31:593-612

174 - Yokas I. ; A. L. Tuna ; B. Burun ; H. Altunlu ; F. Altan and C. Kaya . 2008 . Response of the tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) plant to exposure to different salt forms and rates . Turk. J. Agric. For. 32 :319 – 329

175 - Zarghami M. ; M. Shoor. ; A. Ganjali. ; N. Moshtaghi and A. Tehranifar. 2014 . Effect of salicylic acid on morphological and ornamental characteristics of *Petunia hybrida* at drought stress . Indian Journal of Fundamental and Applied Life Sciences ISSN: 2231-6345 (Online) An Open Access, Online International Journal Available at <http://www.cibtech.org/jls.htm> 2014 Vol. 4 (3) July-September, pp.523-532.

176 - Zhang R, Zhou Y, Yue Z, Chen X, Cao X, Ai X, et al. 2019 . The leaf-air temperature difference reflects the variation in water status and photosynthesis of sorghum under waterlogged conditions. PLoS ONE 14(7): e0219209. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.021920>

177 -Zheng X, Zhou J, Tan D-X, Wang N, Wang L, Shan D and Kong J. 2017 . Melatonin Improves Waterlogging Tolerance of *Malus baccata* (Linn.) Borkh. Seedlings by Maintaining Aerobic Respiration, Photosynthesis and ROS Migration. Front. Plant Sci. 8:483. doi: 10.3389/fpls.2017.00483

178 - Zulfiqar Usman ; Muhammad Farooq ; Saddam HussainaMuhammad

**MaqsoodaMubshar HussaindeMuhammad
IshfaqaMuhammad Muhammad Zohaib Anjum
. 2019 . Lead toxicity in plants: Impacts and
remediation Journal of Environmental
,Vol. 15 November , 109557 Management250**

المؤلف في سطور



السيد أ. د. باقر جلاب هادي العبادي
الربيعي من مواليد السماوة / العراق هو
شاعر وكاتب وباحث علمي . بدأ حياته
كجميع العراقيين الذين يهيمنون حبا
بالشعر ، قرأ للعديد من الشعراء القدامى
والمحدثين ، حصل على شهادة
البكالوريوس – كلية الزراعة والغابات -
جامعة الموصل / العراق عام 1979م ،

وحاصل على شهادة الماجستير في العلوم الزراعية كلية الزراعة -
جامعة بغداد / العراق عام 1987 م ، وحاصل على شهادة
الدكتوراه في العلوم الزراعية من جامعة بغداد عام 2015 . نشر
أكثر من اربعين بحثاً علمياً في المجلات المحلية والعالمية .
شارك في العديد من المهرجانات التي أقيمت داخل وخارج العراق ،
استمر كاتباً في العديد من الصحف العربية ، وكان الأديب عبد
الحميد كانون رئيس تحرير جريدة الشمس / الليبية ، قد حجز
زاوية خاصة للشاعر باقر السماوي لفترة جاوزت الخمس سنوات
بقليل .

صدرت له اثنا عشرة مجموعة شعرية وهي :-

- 1 - في بيروت عام 2002 تحت عنوان (جداول تحترق) وقد نال
استحسان العديد من النقاد العرب الذين كتبوا عنه .
- 2 - في عام 2008 نشر ديوانه الثاني في بغداد تحت عنوان (
الجراح امرأة) وكانت معظم القصائد تتحدث عن محاوراة الطرف

الآخر في زمن دخل فيه الانترنت إلى بيوتنا وما يحمله هذا من هموم وأشجان وأشياء أخرى ..

وكتب عنه العديد من النقاد العراقيين في صحف البلاد ،

3 - نشر ديوانه الثالث عام 2010 في بغداد بعنوان (اعترافات متأخرة) وكانت معظم القصائد تتحدث عن المظلومية التي وقعت على البسطاء والمكتوبين بنار الاستبداد والذين وقفوا بوجه الجلاذ والمخبرين ومن خلال عديد القصائد هناك تأكيد على إن حركة التاريخ لا تسمح بولادة طاغية جديد وفرعون آخر وان قوة الشعوب هي التي تعصف بعروش الطغاة ... والقصائد كانت خطوة في هذا الطريق الطويل من التضحيات ومحاولة للمساهمة في بناء الذات العراقية التي جرحتها سنوات الاستبداد والطغيان وتهميش بل إلغاء الآخر .

4 - نشر ديوانه الرابع بعنوان (قضبان ومزامير) في 2011 وقد تنوعت مواضيع القصائد في مواضيع عدة ..

5 - نشر ديوانه الخامس بعنوان (حينما تمطر كفي حجراً) في عام 2012 وكانت معظم القصائد تتحدث عن قضية العرب الكبرى قضية القدس الشريف .

6 - في عام 2013 نشر ديوانه السادس بعنوان (سمراء تحفر في ذاكرتي) وقد تنوعت قصائد الديوان وضمت مواضيعاً شتى ..

7 - نشر ديوانه السابع بعنوان (تراتيل خلف الشمس) في عام 2016 وقد تناول به مواضيع شتى وكتب عنه العديد من النقاد

8 - في عام 2018 نشر ديوانه الثامن بعنوان (عيون سومرية) .. في بغداد

- 9 – في عام 2019 نشر ديوانه التاسع بعنوان (حينما .. يرحل القمر) في مصر .
- 10 – في عام 2019 نشر ديوانه العاشر بعنوان (اشتياق بنكهة الوجد) في مصر ايضا
- 11 – في عام 2019 نشر ديوانه الحادي عشر بعنوان (عزف .. على جراح نازفة) في مصر
- 12 – في عام 2020 نشر ديوانه الثاني عشر بعنوان (وجد .. في خاصرة الوطن) في بغداد .
- 13 – صدرت الاعمال الكاملة له بأربعة اجزاء عام 2020 في بغداد
- 14 – صدر له (الشعر .. وهموم أخرى) في بغداد عام 2020
- 15 – صدر له الجزء الاول والثاني من كتاب (كوميديا الفساد) في بغداد 2019 و 2020 وهو كتاب نقدي يسخر من قضايا الفساد التي تنخر بجسد الدولة .
- 16 – صدر له كتاب علمي (150 سؤال وجواب في تغذية وفسلجة و تشريح النبات) في بغداد 2020 .
- 17 – صدر له كتاب علمي ثاني بعنوان (المعادن الثقيلة وتأثيرها على النبات 9 جزئين عام 2021 .
- لديه مخطوطة شعرية هي

1 – قيامة وطن

تأثر كثيرا بالشاعر المبدع بدر شاكر السياب .. تم اختياره كشخصية العام الثقافية في مصر من قبل دار النيل والفرات للطبع والنشر والتوزيع للعام 2019 وتم عمل مسابقة على مستوى

الوطن العربي والعالم للشعر العمودي وشعر التفعيلة والقصة
باسم (مسابقة باقر السماوي للإبداع الادبي) ، وتم اختيار ديوانه
التاسع (حينما يرحل القمر) كأفضل اصدار لعام 2019 ،

حاصل على درجة الاستاذية في فسلجة وتغذية النبات منذ 2017
وهو حاليا استاذ في جامعة المثنى / كلية الزراعة / العراق

تم بحمد الله

Antioxidants

By

**Prof. Dr. Baqer
Challab Hadi AL-
Rubaye**

**AL-Muthana Univ.
College of
Agriculture - IRAQ**

2021

