مجلة الدراسات التربوية والعلمية - كلية التربية - الجامعة العراقية
العدد الثالث والعشرون - المجلد الأول - علوم الحياة - آذار 2024 م
doi.org/10.52866/esj.2023.01.23.13

مقالة في فسيولوجيا الإجهاد الملحي وتأثيرها في النبات

احمد فتخان زبار الدليمي ، اثير محمد اسماعيل الجنابي ، ياسر صايل صخي
جامعة الانبار - كلية الزراعة - قسم البستنة وهندسة الحدائق

مستخلص

تعد الملوحة أحد أهم عوامل الاجهادات غير الحيوية A biotic stress المحددة لنمو وإنتاجية النبات، اذ تسهم في التأثير السلبي في إنبات البذور ونمو البادرات والنمو الخضري والتزهير وتكوين الثمار وبالتالي قلة الحاصل ورداءة نوعيته. وقد تعود أسباب ذلك الى كون الملوحة تؤثر في أنزيمات البناء الضوئي والكلوروفيل والكاروتينات والتغيرات في الجهد المائي والضغط الانتفاخي للورقة وغيرها. وعلى ضوء ذلك فقد صنفت النباتات إلى حساسة للملوحة (Gly-cophytes) ومتحملة للملوحة (Haplophytes) وذلك طبقا لقدرتها على النمو بالتراكيز الملحية المختلفة. تسهم التراكيز العالية للملوحة في التربة في زيادة الإجهاد الأوزموزي لمحلول التربة وتسبب اجهادا مائيا للنباتات، وكذلك تسبب حدوث السمية نتيجة زيادة تراكيز بعض العناصر مثل الصوديوم كونه لا يعزل بسهولة داخل الفجوات ، كما ان التفاعل ما بين الملح والمغذيات يتسبب بحدوث عدم توازن غذائي. ان التكيف للإجهاد الملحي يتضمن العديد من العمليات منها زيادة في محتوى (ABA) ، تراكم الذائبات كالأحماض الأمينية والسكريات وبروتينات الحماية 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 والكحولات السكرية) ، وتعمل هذه السكريات بدور الحماية اذ تسهم في الحفاظ على ثباتية الغشاء، ومن الأحماض الأمينية المهمة التي تزداد خلال الإجهاد الملحي هو البرولين والذي يقوم بدور حماية سلامة الغشاء البلازمي وإنتاج الطاقة.

الكلمات المفتاحية: الاجهاد الملحي ، مضادات الاكسدة ، النبات ، النمو ، الحاصل .

Salt Physiology stress and its effect in plants Article in

Ahmed Fatkhan Zabar Al-Dulaimy Atheer Mohammed Ismail Al-Janabi Yasir Sayel Sekhi
University of Anbar/ College of Agriculture/ Department of Horticulture and Landscape Gardening,

Abstract:

Salinity is one of the most important factors of abiotic stress that determines plant growth and productivity, as it contributes to the negative effect on seed germination, seedling growth, vegetative growth, flowering, and fruit formation, and thus the low yield and its bad quality. The reasons for this may be due to the fact that salinity affects photosynthesis enzymes, chlorophyll, carotenoids, changes in water potential, leaf swelling pressure, and others. Accordingly, plants were classified into salt-sensitive (Glycophytes) and salt-tolerant (Haplophytes) this depends on its ability to grow in different salt concentrations. High concentrations of salinity in the soil contribute to reducing the osmotic stress of the soil solution and cause water stress for plants. It also causes toxicity as a result of increased concentrations of some elements, such as sodium, as it is not easily isolated within the vacuoles. Also, the reaction between salt and nutrients causes a nutritional imbalance. Adaptation to salt stress includes many processes, including an increase in ABA content, accumulation of solutes such as amino acids and sugars, protective proteins such as (PRD) disease-related proteins, increased antioxidants, and suppression of energy expenditure pathways. These solutes that accumulate under salt stress may be involved in removing ROS. Non-structural carbohydrates also accumulate, such as (sucrose, hexose, and sugar alcohols). These sugars act in a protective role as they contribute to maintaining the stability of the membrane. One of the important amino acids that increases during salt stress is proline, which plays the role of protecting the integrity of the membrane. Plasma and energy production.

Keywords: Sail stress, Antioxidants, Plant, Growth, Yield .

المقدمة

لا بد من التفريق بين الإجهاد الملحي Salt stress والإجهاد الايوني Ion stress وذلك لان المصطلح الأول يستعمل حينما يكون تركيز الملح عاليا لدرجة ينخفض معه الجهد المائي Water stress لوسط النمو لمستوى محسوس (0.05 – 0.1 ميجاباسكال)، أما إذا كان الانخفاض في الجهد المائي طفيفا وغير محسوس فان ذلك يعني أن التأثير هنا يكون بشكل إجهاد أيوني Ion stress. ويمكن إعطاء تعريف مبسط للإجهاد الملحي بأنه عبارة عن زيادة تركيز الملح في بيئة النبات لدرجة تؤثر على الخواص الفسيولوجية للنباتات بسبب إنخفاض الجهد المائي لوسط النمو. ويُعزى اهتمام الباحثون بمشكلة الملوحة لتحول مناطق زراعية شاسعة سنوياً إلى مناطق غير صالحة للزراعة وذلك لتراكم الأملاح في التربة لدرجة تثبيط نمو معظم النباتات أو جميعها، كذلك بسبب زيادة تركيز الأملاح في المياه المستخدمة للري (Yadav وآخرون، 2019).

إن زيادة كميات الملح بالتربة لها تأثيرات ضارة على نمو وتكشف النباتات متمثلة بالآتي (إنبات البذور، نمو البادرات، النمو الخضري، التزهير وتكوين الثمار) وبالتالي انخفاض الحاصل ورداءة نوعيته (Pari-da و Das ، 2005). ويوضح (الجدول1) مدى تحمل الخضروات لملوحة التربة وملوحة مياه الري ومدى الانخفاض الحادث في المحصول عند درجات الملوحة المختلفة.

جدول (1) تحمل الخضروات لملوحة التربة وملوحة مياه الري والانخفاض في الحاصل عند درجات الملوحة المختلفة. (الحربي، 2011)

المحصول	معدل الإنتاجية والانخفاض الناتج في المحصول									
	إنتاجية 100٪		إنتاجية 90٪ (نسبة الانخفاض في المحصول 10٪)		إنتاجية 75٪ (نسبة الانخفاض في المحصول 25٪)		إنتاجية 50٪ (نسبة الانخفاض في المحصول 50٪)		إنتاجية zero٪ (نسبة الانخفاض في المحصول 100٪)	
	ملوحة التربة EC soil	ملوحة المياه EC water	ملوحة التربة EC soil	ملوحة المياه EC water	ملوحة التربة EC soil	ملوحة المياه EC water	ملوحة التربة EC soil	ملوحة المياه EC water	ملوحة التربة EC soil	ملوحة المياه EC water
الفاصوليا	1.0	0.7	1.5	1.0	2.3	1.5	3.6	2.4	6.3	4.2
البصل	1.2	0.8	1.8	1.2	2.8	1.8	4.3	2.9	7.4	5.0
الخس	1.3	0.9	2.1	1.4	3.2	2.1	5.1	3.4	9.0	6.0
الفلفل	1.5	1.0	2.2	1.5	3.3	2.2	5.1	3.4	8.6	5.8
البطاطا	1.5	1.0	2.4	1.6	3.8	2.5	6.0	4.0	11.0	7.1
الكرفس	1.8	1.2	3.4	2.3	5.8	3.9	9.9	6.6	18.0	12.0
السبانغ	2.0	1.3	3.3	2.2	5.3	3.5	8.6	5.7	15.0	10.0
الخيار	2.5	1.7	3.3	2.2	4.4	2.9	6.3	4.2	10.0	6.8
الطماطة	2.5	1.7	2.5	2.3	5.0	3.4	7.6	5.0	13.0	8.4
اللوبيا	4.9	3.3	5.7	3.8	7.0	4.7	9.1	6.0	13.0	8.8

تأثير الإجهاد الملحي على إنبات البذور

يحدث تثبيط في معدل الإنبات لبذور النباتات الحساسة للأملاح Glycophytes بسبب ارتفاع الجهد الأزموزى في بيئة التربة المحيطة نتيجة زيادة تركيز الأملاح (Vicente وآخرون، 2007). كما إن بذور النباتات الملحية Halophytes يثبط إنباتها كون أغلب هذه النباتات تفضل بذورها الإنبات في الماء النقي أو التركيزات المخففة من الأملاح في الماء. (Lianes وآخرون، 2005) وربما يرجع تأثير الأملاح على إنبات البذور الى السمية ألايونية أو الى التأثير ألازموزى نتيجة نقص جهد الماء في البيئة المحيطة للبذور (Akbari-moghaddam وآخرون، 2011 و Kaveh وآخرون، 2011).

تأثير إجهاد الملوحة على الكائنات الحية الدقيقة في التربة

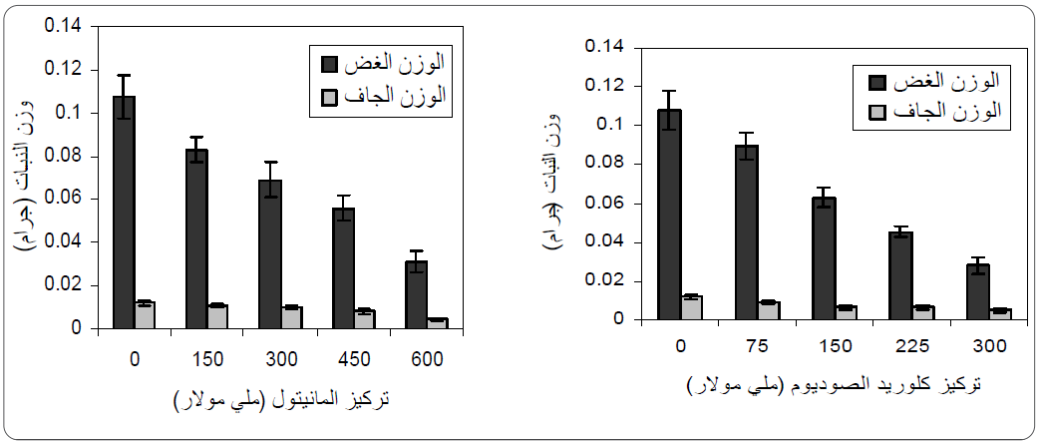
تؤثر ملوحة التربة على نشاط وتكاثر الكائنات الحية الدقيقة كما يقل نشاطها بواسطة إجهاد الضغط الأزموزي والسمية النوعية للأيونات لا سيما أيونات الصوديوم والكلوريد. وعليه قد تكون المناطق شديدة الملوحة خالية من الحياة النباتية ولكنها لا تزال تعد ملجأ لميكروبات متعددة، وتعد الميكروبات المستوطنة في الترب الملحية متكيفة للنمو تحت هذه الظروف حيث لها القدرة على تحمل التغيرات السريعة التي تحدث عندما تخفف محاليل الترب الملحية بواسطة الري أو الأمطار (Yan وآخرون، 2015). إن أعداد الكائنات الحية الدقيقة المستوطنة في التربة الملحية الصودية منخفضة وهي مشغولة بوظائفها الحيوية العادية ولا يتوقع أن تتأثر كثيرا في ظل ظروف الملوحة. إن المصلحات العضوية قد تشجع وتحفز النشاط الميكروبي الذي يكون مفيدا لبناء التربة وقد تحسن نفاذية التربة وتزيد كمية المواد الغذائية المتيسرة. اما الترب الصودية فتزداد أهمية أحياء التربة نتيجة لدورها في إنتاج الأحماض العضوية وغير العضوية وعليه فإن المعاملات الكيميائية التي تهدف إلى تقليل نسب إدمصاص (Adsorption) الصوديوم في الترب الملحية مثل مصلحات الجبس قد يكون لها تأثير مثبط على بعض أصناف الكائنات الدقيقة (Yana وآخرون، 2015).

لقد أوضحت دراسات عديدة أن عدد الميكروبات في الترب الملحية الصودية منخفض وأنه إزداد بإضافة الجبس أو الكبريت وأن الـ Streptomyces كانت موجودة بأعداد كبيرة في البداية (قبل إضافة الجبس) ولكنها بدأت تتناقص بعد إضافة الجبس. أما الـ Azato-bactor فإن أعدادها تزايدت مما يشير الى وجود سلالات عديدة منها تستطيع أن تقاوم الرقم الهيدروجيني (pH= 9–10)، كما تزايدت أعداد الميكروبات المحللة للسليلوز بوضوح بإضافة الجبس. وبالمقابل تناقصت أعداد الفطريات نسبياً مع زيادة الملوحة ولكن لم تتأثر أعداد الـ Actinomyces بالملوحة. كما وجد أن هناك علاقة بين وجود الملح وتثبيط جنس الـ Nitrobacter وربما يعود سببها لسمية الأمونيا الحر تحت الظروف الصودية. ومن كل ذلك يتضح أن الكائنات الحية الدقيقة يقل نشاطها وتكاثرها وحيويتها في الترب الملحية والصودية وذلك بسبب الإجهادات الأزموزية والسمية التي تنتج من ذلك (Rietz و Haynes، 2003 و Wong وآخرون، 2008).

تأثير الإجهاد الملحي على نمو وإنتاجية النباتات

إن آلية النمو في النبات تعتمد على عملية نمو الخلايا بالاستطالة وزيادة عددها بالانقسام المايتوزي. ولكي تستطيل الخلايا لابد من زيادة حجم البروتوبلاست (وحدة المادة الحية داخل الخلية) ويتم ذلك عن طريق امتصاص الماءوالمواد الغذائية ونقلها إلى البلاستيدات. ولكي تحافظ الخلايا على جهدها المائي سالباً تمتص أيضا بعض الأملاح من التربة مثل الصوديوم والبوتاسيوم والكالسيوم وتنقلها إلى الفجوات مما يؤدي إلى زيادة

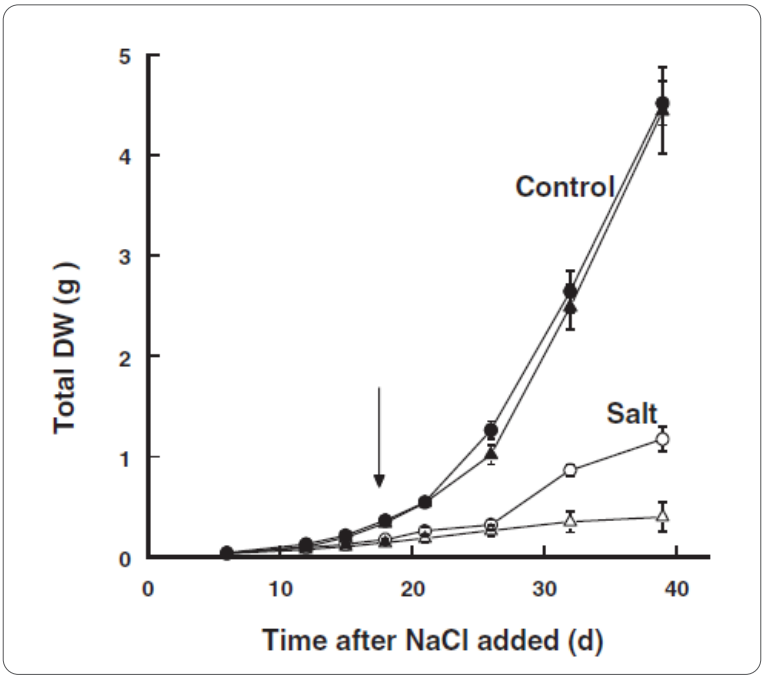
الفجوات العصارية في الحجم وبالتالي تتمدد الخلايا بفعل ضغط الامتلاء وتنمو أنسجة النبات. ويبين (الشكل1) أثر الإجهاد الملحي باستخدام كلوريد الصوديوم والازموزي باستخدام المانيتول لمدة 10 أيام على نمو نبات بصل النرجس (*Pancratium maritimum*) بدلالة الوزن الغض والوزن الجاف للمجموع الخضري. يتناقص وزن النبات (الأعمدة) كلما زادت شدة الإجهاد (تركيز كلوريد الصوديوم والمانيتول).



شكل (1) أثر الإجهاد الملحي باستخدام كلوريد الصوديوم والازموزي باستخدام المانيتول على نمو نبات بصل النرجس (Abogadallah, 2003).

يلاحظ أن النمو بهذه الطريقة لا يرتبط بعملية تصنيع مزيد من المادة الحية للخلية باستخدام البروتينات والكربوهيدرات وغيرها بل يحتاج أساساً إلى امتصاص الماء والأملاح من التربة. يحدث النمو بهذه الطريقة في الأعضاء التي تفتقر إلى أنسجة إنشائية تسهم في زيادة عدد خلاياها بشكل دائم، أو تلك التي يحتاج النبات إلى زيادة حجمها دون الحاجة إلى تصنيع مزيد من المادة الحية كما في الأوراق (Yaser وآخرون، 2006). فنمو الورقة وزيادة مساحة سطحها يعد عملية مهمة بالنسبة للنبات بهدف زيادة كفاءة عملية البناء الضوئي. ومن الواضح أن وجود الماء والأملاح هو مفتاح عملية تمدد الخلايا وبالتالي فقده يقلل وربما يوقف هذه العملية. وقد وجد أن حجم الخلايا كاملة النمو ينخفض إلى الخمس عند تعرض النبات للإجهاد الملحي الشديد باستخدام كلوريد الصوديوم أو البولي أثلين جلايكول مقارنة بالنباتات غير المجهدة . وقد يرجع السبب في نقص نمو النباتات المجهدة إلى فقد خلاياها للامتلاء، أو تناقص قدرة تلك الخلايا على التمدد بسبب زيادة صلابة جدرها (Stoeva و Kaymakanova، 2008). ومن الواضح أن الإجهاد المائي الطفيف يؤثر في النمو من خلال فقدان الخلايا لضغط الامتلاء وليس من خلال الحد من لدانة جدرها الخلوية Cell wall extensibility أي قابليتها للتمدد، أو الحد من قدرة البروتوبلاست على زيادة حموضة جدار الخلية التي تعد عاملا» أساسياً لزيادة لدانته.

عند زيادة تركيز الأملاح في السايتوبلازم والفجوات العصارية والوصول بالخلية الى حالة عدم الاتزان يظهر التأثير الضار للأملاح فتصبح سامة للنبات والذي قد يظهر في صور مختلفة من عدم اتزان في كميات البروتين المتراكمة والتي تختلف من نبات الى آخر، نقص تراكم المادة الجافة ، نقص وتضاد في امتصاص العناصر الأخرى مثل الكالسيوم والمغنسيوم.



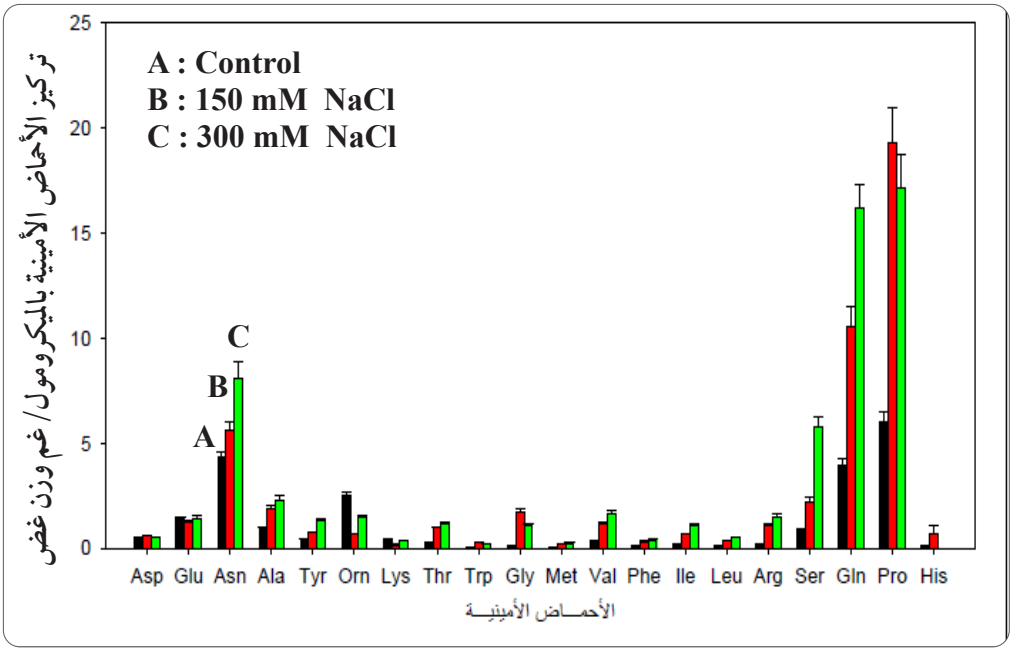
شكل (2) تأثير إضافة الـ NaCl بتركيز 150 Mm على كمية المادة المنتجة لنبات القمح (Munns ، 2002)

تأثير الإجهاد الملحي على محتوى الأنسجة النباتية من البرولين

من أهم المحتويات البيوكيمائية تأثراً في النبات تحت ظروف الإجهاد (الملحي أو المائي) هو المحتوى من الحامض الأميني (البرولين) والذي له علاقة وثيقة الصلة في ميكانيكية مقاومة النبات لظروف الإجهاد (Chutipaijit وآخرون، 2011). ويعد البرولين من أهم مواد مضادات الأكسدة حيث يعمل على التخلص من الجذيرات الحرة Free radicals من الأنسجة النباتية، ويعمل على ضبط الوسط الأزموزي لخلايا الأنسجة النباتية وإزالة الآثار السامة لتراكم الأمونيا في الخلايا والحفاظ على ثبات وحيوية البروتين والأغشية السايتوبلازمية وعدم تأثرها بظروف الإجهاد المدمرة (Meloni وآخرون، 2001). كما يسهم في حماية وتنشيط وثبات إنزيمات المايتوكوندريا تحت ظروف الإجهاد (Ashraf و Foolad، 2007). ومن المهم معرفة أن محتوى البرولين داخل الخلايا يزداد تحت ظروف الإجهاد وذلك لحماية النباتات من هذه الظروف، ويرجع سبب تراكم البرولين إلى نقص أكسدته من ناحية وزيادة هدم البروتين وتحوله إلى أحماض أمينية ومنها البرولين (Molinari وآخرون، 2007). وقد لوحظت علاقة وثيقة بين زيادة تراكم البرولين وزيادة المحتوى من السكريات الذائبة والتي تساعد على ضبط إزموزية الخلايا والأنسجة النباتية (Salehi وآخرون، 2016). ومن المعروف بأن تراكم الجذيرات الحرة يتم التحكم فيه بواسطة المواد الكانسة Radicals scaven-gers مثل Dismutase ، Super oxide، Peroxidase ، Catalase Sugars و Proline. ويعد الـ Proline من المواد الفعالة في اصطياد مجموعة الـ OH^-، ويقوم بحماية الأغشية البلازمية من الأكسدة (Yamada وآخرون، 2005).

إن تراكم البرولين يكون بسبب الإضطراب في هدم الأحماض الأمينية المتعلق بتكسير البروتين والشيخوخة الناتجة من الملوحة (Al-Khayri، 2002). كما إن تراكم

الجلوتامات والأمونيا في النباتات المعرضة للإجهاد الملحي يؤدي إلى إستحثاث تكوين البرولين بالتأثير المباشر أو غير المباشر من نسبة المواد البنائية الى المواد الناتجة (Jain وآخرون، 2001). وهناك سبب آخر لتراكم البرولين في النبات وهو نقص نشاط كل من Proline Dehydrogenase و Proline Oxidase. وقد أشار بعض الباحثين إلى أهمية الكربوهيدرات الذائبة في إستحثاث تراكم البرولين عن طريق تثبيط أنزيمات هدم البرولين مما يؤدي إلى زيادة بناء وتراكم البرولين (Khedr وآخرون، 2003).



شكل (3) تركيز الأحماض الأمينية في أوراق نبات بصل النرجس بعد إجهاده ملحيا» بكلوريد الصوديوم لمدة عشرة أيام (Abogadallah, 2003)

التفسير الإنزيمي لتراكم البرولين أثناء الإجهاد الملحي

يتحكم في أيض البرولين إنزيمان هما PRODH و P5CR فالأول يسمح بتصنيع البرولين والثاني بتحويله. إن القدرة الإنزيمية لـ P5CR تكون ضعيفة خلال المراحل المظلمة وفي بداية المرحلة المضيئة، ولكن تكون سريعة خلال المرحلة المضيئة وتزيد لتصل إلى أقصاها حوالي الساعة السادسة بعد بداية الإضاءة، ثم تتناقص بعد ذلك للحفاظ على مستوى ثابت خلال بقية النهار. في حين أن القدرة الإنزيمية للـ PRODH تكون ضعيفة سواء خلال المرحلة المضيئة أو المظلمة وهي ثابتة على طول النهار. كما أن نشاط كلا من الإنزيمين يعتمد بصفة كبيرة على درجة حرارة وسط التحضين، فعند 10 م فان الـ PRODH يكون ضعيفا جدا وصعب القياس، في حين يكون نشاط P5CR مميز وواضح، ومع رفع درجة الحرارة إلى 60 °م يرتفع نشاط كلا الإنزيمين ثم بعد هذه الدرجة يتناقص (Trovato وآخرون، 2008 و Surender وآخرون، 2015).

علاقة البرولين بالبروتين

بدراسة الخريطة الجينية للنباتات التي تتحمل قدر أكبر من الملوحة أو الجفاف نلاحظ ارتفاع نسبة الحامض الأميني البرولين والذي يتكون في الورقة ثم ينتقل إلى باقي أجزاء النبات (الساق والجذور)، لكي يتراكم ابتداء من الـ Glutamate الذي يرجع إلى Semi alde-hyde ثم إلى حلقة برولين (Rejeb وآخرون، 2015).

يؤدي تكوين البرولين الى منع تكسر البروتينات داخل النبات وبالتالي يمنع تحللها فوجوده يقوي الروابط بين الأحماض الأمينية المكونة للبروتين لا سيما في مراحل نمو النبات الأولى إذ أن انكسار البروتينات في هذه المرحلة الحساسة يعرض النبات إلى الشيخوخة أو الموت، ومن أجل تطوير مقاومة النباتات للملوحة والجفاف يستعمل طريقة الرش بمحلول البرولين مع عدم وجود أي تأثيرات سلبية شرط أن لا يزيد تركيزه عن 30 ملغم لتر$^{-1}$. إن وجود البرولين بكميات كبيرة يصنع نظاما دفاعيا ضد سمية التانينات ويمنع الفعل التثبيطي لها (Burton، 1991).

دور بعض منظمات النمو في التغلب على الأثر الضار للإجهاد الملحي

لوحظ أن لمواد النمو مثل الأوكسينات والجبرلينات والسايتوكاينينات دور فعال في التغلب على الأثر الضار للإجهاد الملحي وذلك من خلال إحداث تراكم لنواتج التحولات الغذائية مثل البرولين، الأمينات، السكريات، الأيونات والبولي أمينات وهذا يؤدي إلى زيادة الضغط الإزموزى للعصير الخلوي لمقاومة الإجهاد الملحي الخارجي، علاوة على إن هذه المواد أيضاً تعمل كمضادات أكسدة. كما إن الهرمونات النباتية أيضاً تؤدي إلى تنشيط عمليات فسيولوجية معينة يكون من نتيجتها التغلب على الأثر الضار للإجهاد الملحي وذلك من خلال دورها في زيادة وتنشيط نمو الجذور وبالتالي زيادة امتصاص الماء والعناصر المغذية، وتسهم ايضا في التغلب على الخلل والتغيرات التي حدثت في محتوى العناصر وصبغات البناء الضوئي والمحتوى الداخلي من الهرمونات النباتية. كما تؤدي الهرمونات إلى زيادة المحتوى من البوتاسيوم عن طريق زيادة إمتصاصه، كما تؤدي إلى زيادة تراكم السكريات في أنسجة النباتات. ولقد لوحظ بان المعاملة بالهرمونات النباتية النشطة تؤدي إلى زيادة نسبة المنشطات إلى المثبطات من المحتوى الداخلي للهرمونات النباتية مما ينشط النمو وبالتالي التغلب على الأثر الضار للإجهاد الملحي. وتسهم ايضا في زيادة المحتوى من الكربوهيدرات والبرولين والأحماض العضوية ، ومن المعروف أن هذه المواد تمثل منظمات ازموزية Osmoregulators، وكذلك مضادات أكسدة للجذيرات الحرة Free radicals الناتجة عن الإجهاد الملحي. كما تعمل الهرمونات على التغلب على الأثر الضار للملوحة من خلال تنشيط تصنيع الكلوروفيلات وتثبيط هدم صبغات البناء الضوئي. وتسبب الهرمونات أيضاً زيادة المحتوى من الكاروتين، الجلوتاثيون، التوكوفيرول وبعض الإنزيمات مثل SOD، APX ، GR و Catalase وكلها مضادات أكسدة وتحمى الخلايا النباتية من مركبات الأوكسجين الفعالة المسببة للإجهاد Reactive oxygen species (ROS) الناتجة من الإجهاد الملحي (Javid وآخرون، 2011).

دور حامض السالسيلك Salicylic acid في تقليل تأثير الإجهاد الملحي

يسهم حامض السالسيلك في التقليل من نسبة الصوديوم إلى البوتاسيوم في الجذور ويزيد من تراكم الصوديوم في خلايا الأوراق، ويعمل كـ Osmolyte غير عضو، ويؤدي إلى زيادة جهد الماء ومحتوى الماء. ويحسن الأداء الضوئي للنبات تحت ظروف الإجهاد وطيف الكلوروفيل ويعطي إشارة عن قدرة النبات على تحمل الإجهاد . وهذا يدل على أن المعاملة بحامض السالسيلك يحسن معدل التحول الغذائي للكربون تحت الضغط الأزموزي. وفي وجود حامض السالسيلك يحصل تراكم للمواد المختلفة مثل السكريات والكحولات والبرولين. كما ان المعاملة بالسالسيلك يلاشي التغير في مستوى الهرمونات الضوئية في بعض البذور تحت الإجهاد الملحي وهذا يمنع أي انخفاض في هرمون الـ IAA و Cytokinine ، ويقلل التأثير المثبط للإجهاد على نمو النبات. كما لوحظ ان المعاملة بالسالسيلك تسهم

في زيادة مستوى الـ APA في البذور (Afzal وآخرون، 2006 و Gunes وآخرون، 2007 و Hayat وآخرون، 2010).

دور الأسكوربيك والجلوتاثيون والستريك والتوكوفيرول في تقليل الإجهاد الملحي

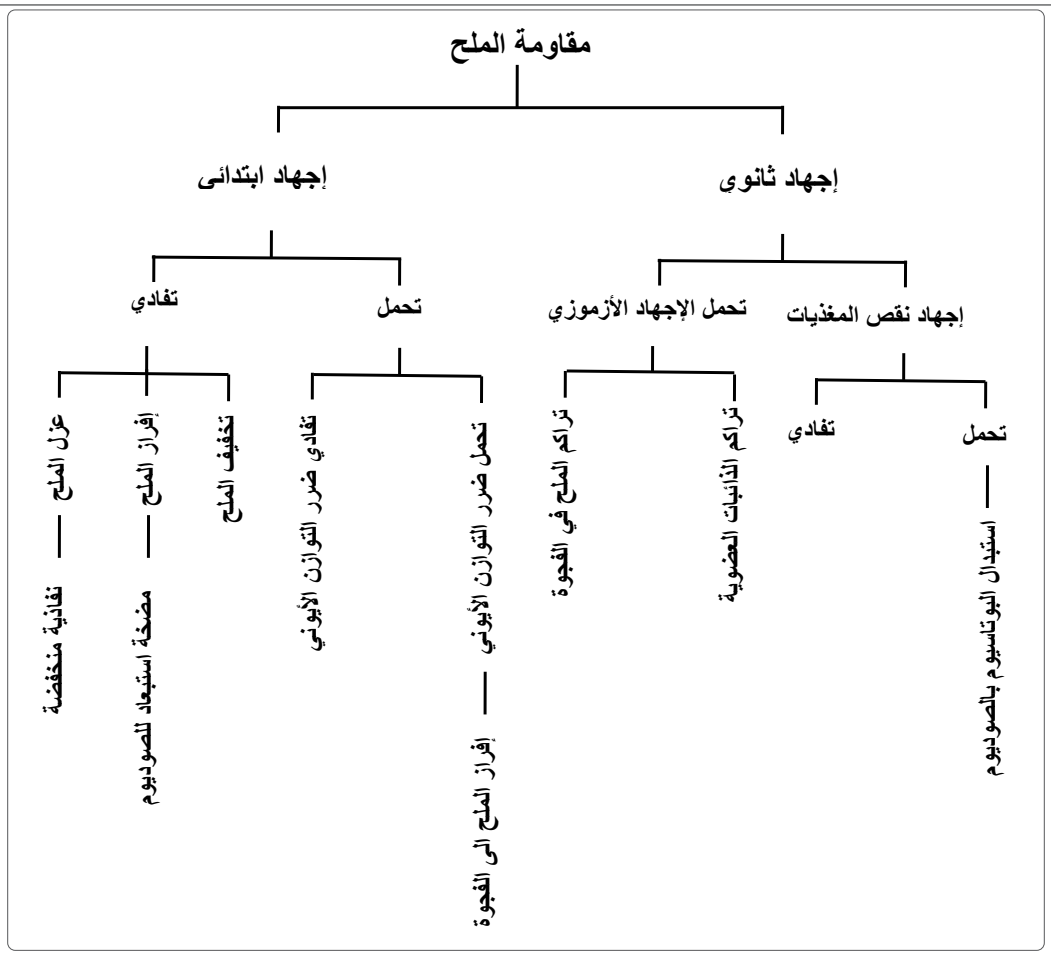
إن كل من (الأسكوربيك والجلوتاثيون والستريك والتوكوفيرول) تقلل التأثير الضار لمركبات الـ ROS وذلك عن طريق منع تكوين Lipid Peroxidation . كما تدخل في إنتقال الألكترونات في النظام الضوئي الثاني ونظام مضاد الأكسدة في الكلوروبلاست. وتزيد ثبات الغشاء، فضلا عن دورها في أسر كل من (Oxy-gen Free Radical، Singlet Oxygen و Lipid Per-oxy radical). فضلا عن تفاعلها مع Peroxyl radi-cal المتكون في الغشاء المزدوج. وتقوم بتثبيت تركيب الغشاء، وتقلل نفاذية Digalactosyl glycerol vesicle للجلوكوز والبروتين (Bahaa وآخرون، 2015).

دور الـ Polyamine في تقليل الإجهاد الملحي

تلعب الـ Polyamine دوراً كبيراً في النظام المضاد للأكسدة وحماية الغشاء من الـ Peroxidation. وتؤثر في تقليل تأثير الملوحة على نمو النباتات من خلال عدة عوامل من أهمها تنشيط جهاز المناعة المضاد للأكسدة، ويقلل مستوى السوبر أوكسيد وفوق أوكسيد الهيدروجين في الأوراق وبالتالي يقلل تدمير الخلايا، ويختزل الـ ROS عن طريق إخماد الأوكسجين الذري ويثير الكلوروفيل عن طريق زيادة مستوى الكاروتين وبذلك يحافظ على غشاء الكلوروبلاست، ويقلل تسريب الغلاف ويقلل محتوى الـ MDA و Lipid peroxidation في أوراق النبات، ويمنع تدمير الخلايا نتيجة طبيعته كـ poly cationic ، ويزيد نشاط (APX، GR، CAR وGSH) في كل مستويات الملوحة، ويستحث تكوين الكلوروفيل (Todorova وآخرون، 2013 و Borromeo وآخرون، 2023).

آليات مقاومة الملوحة في النباتات

إن التكيف للإجهاد الملحي يتضمن العديد من العمليات منها زيادة في محتوى الـ ABA، تراكم الذائبات مثل الأحماض الأمينية والسكريات وبروتينات الحماية Protective protein مثل (البروتينات المتعلقة بالأمراض وزيادة مضادات الأكسدة وكبح مسالك استهلاك الطاقة). إن تلك الذائبات التي تتراكم تحت الإجهاد الملحي ربما تشترك في إزالة الـ ROS ، كما تتراكم الكربوهيدرات غير التركيبية Non-Structural carbo-hydrates مثل (السكروز والهكسوز والكحولات السكرية ... الخ) وتعمل هذه السكريات بدور الحماية إذ تساهم في الحفاظ على ثباتية الغشاء، ومن الأحماض الأمينية المهمة التي تزداد خلال الإجهاد هو البرولين والذي يقوم بحماية الغشاء البلازمي وإنتاج الطاقة. كما ينتج النبات مركبات تساعده على حفظ التوازن التنافذي (الازموزي) في ظروف الإجهاد الملحي كالاحماض الأمينية Amino acids ومركبات السلفونيوم Sulpho-nium ومن هذه المركبات مركب الجلايسين بيتاين Gly-cin Betain. كما إن بعض النباتات المقاومة للأملاح تجمع كميات كبيرة من مركب Proline Analogues وهذا المركب هو من منظمات الضغط التنافذي Os-moprotectants وهو يستخدم اليوم في معالجة البذور للحصول على بادرات مقاومة لأملاح التربة (Munns و Tester، 2008 و Gupta و Huang، 2014 و Zelm وآخرون، 2020).



(شكل4) آليات مقاومة النباتات لأملاح الصوديوم (ياسين ، 2001)

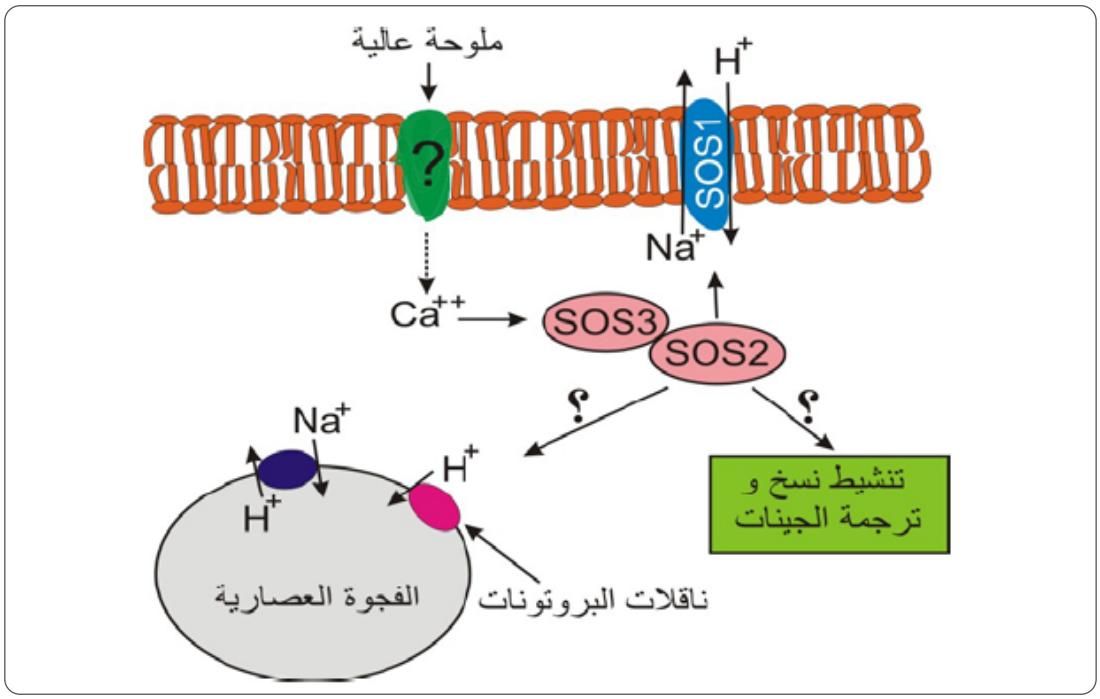
تحكم بعض الجينات في مقاومة الاجهاد الملحي

إن الإجهاد الملحي يثبط انقسام الخلية النباتية ويعود ذلك إلى مورث يدعى بالـ ICK1 وهذا المورث مسؤول عن منع الخلية من الانقسام عند تعرضها لاجهاد ملحي. وهذا النمط من المورثات ينشط كذلك عند تعرض الخلية النباتية للإجهادات الأخرى كالجفاف والبرودة، وغالباً فإن مثل هذه المورثات لا تنشط في الظروف الطبيعية. أما مورث الـ HKT1 فهو عبارة عن ناقل لعنصر الصوديوم من الأجزاء الهوائية في النبات إلى المجموع الجذري وبالعكس (Quesada وآخرون، 2000).

يختص مسار الجينات عالية الحساسية للملوحة Salt Overly Sensitive (SOS) باستشعار الإجهاد الملحي. ومدخل هذا المسار هو الأملاح الزائدة (لا سيما الصوديوم) سواء في داخل الخلية أو خارجها. أما المخرج فهو تنشيط الجينات المنتجة للأنزيمات الناقلة للأيونات مثل الصوديوم والبروتونات. تعمل هذه الإنزيمات على تخفيف الأيونات الضارة داخل الفجوة العصارية أو طردها إلى الأبوبلاست. يبدأ مسار الـ SOS عند الغشاء البلازمي حيث تحفز الأملاح الزائدة تراكم أيون الكالسيوم في السايتوبلازم، وليس معلوما كيف يكتشف هذا المسار الإجهاد الملحي، وبالمثل كيفية تراكم أيونات الكالسيوم في السايتوبلازم، والتي يمكن أن يكون مصدرها إما الأبوبلاست أو من داخل عضيات الخلية كالشبكة الإندوبلازمية والبلاستيدات والمايتوكوندريا. ومن البديهي أن توجد بعض الخطوات

الوسيطة عند هذه النقطة التي لا تزال غير مفهومة (Zhu، 2000 و Zheng وآخرون، 2018 و Mousavi وآخرون، 2022).

يرتبط الكالسيوم بالبروتين SOS3 الذي ينشط بدوره البروتين SOS2 وهو كاينيز، أي أنه إنزيم يضيف مجموعة فوسفات إلى بروتين ما (Serine/threonine pro-tein kinase). يحفز كل من SOS3 و SOS2 تفعيل Ex-pression الجين SOS1 الذي ينتج إنزيماً ناقلا للصوديوم والبروتونات خلال الغشاء البلازمي للخلية. يعمل هذا الإنزيم كمضخة لطرد أيونات الصوديوم خارج الخلية. إن أهمية كل من الـ SOS3 و SOS2 لا تنحصر في تنشيط الجين SOS1 بل هما ضروريان للنشاط الإنزيمي الناقل للبروتين. ينتمي البروتين SOS3 إلى فصيلة البروتينات المولجة للكالسيوم (Calcium binding proteins) ولديه قابلية تركيبية للتواجد في حيز الغشاء البلازمي، رغم أن بعض جزيئاته قد تتواجد بعيدا عن الغشاء البلازمي، ربما تساعد هذه الخاصية على تواجد الـ SOS3 و SOS2 قرب الغشاء البلازمي حيث يوجد SOS1 الذي ينشطانه، فضلا عن دوره في تنشيط SOS2 يمكن أن يتفاعل مع البروتينات الشبيهة بالبروتين SOS3 أي كاينيزات البروتين Protein kinase. ربما يؤدي هذا التفاعل إلى تنشيط تصنيع حامض الأبسيسك ABA والذي يلعب دورا محورياً في استشعار الإجهاد المائي (Munns، 2005 و Niones وآخرون، 2006 و Ati-eno وآخرون، 2017). ويوضح (الشكل 5) مسار الـ SOS لطرد وحصر أيونات الصوديوم إذ يبدأ المسار عند الغشاء البلازمي ربما بمجس (غير معلوم) يستجيب لوجود تراكيز عالية من الأملاح خارج الخلية فيحفز تراكم الكالسيوم الذي ينشط SOS3 وبالتالي ينشط SOS2 الذي يحفز الخلية على إنتاج SOS1 وهو إنزيم ناقل للصوديوم يعمل كمضخة لطرده خارج الخلية. ربما يشتمل هذا المسار أيضا على آلية لتنشيط ناقل الصوديوم الموجود في الفجوة العصارية الذي يضخ الصوديوم من السايتوبلازم إلى الفجوة العصارية.



(شكل 5) مسار الـ SOS لطرد وحصر أيونات الصوديوم خارج الخلية (Abogadallah, 2003)

أما SOS2 فينتمي إلى مجموعة من كاينيزات البروتين التي اكتشفت فقط في النبات (حتى الآن). يحتوي هذا البروتين على نطاق منظم Regulatory domain وآخر محفز (Catalytic domain) في غياب مادة التفاعل SOS3 يتفاعل النطاقان بحيث يبقى النطاق المحفز خاملا. وعند ارتباط SOS3 بالنطاق المنظم يتغير الشكل المعماري للبروتين بحيث ينشط النطاق المحفز.

المصادر

- **الحربي، أمجاد عبيد.** 2011. تأثير الأملاح على النبات. جامعة سلمان بن عبد العزيز، كلية التربية.
- **ياسين، بسام طه.** 2001. أساسيات فسيولوجيا النبات. قسم العلوم البيولوجية، كلية العلوم، جامعة قطر. ص634 .
- **Abogadallah, G.M. 2003.** Genetic impact of plant water stress. PhD Thesis, Mansoura University, Egypt.
- **Afzal, I., S.M.A. Basara; M. Faooq and A. Nawaz. 2006**. Alleviation of salinity stress in spring wheat by hormonal priming with ABA, salicylic acid and ascorbic acid. Int. J. Agric. Biol., 8: 23-28.
- **Akbarimoghaddam, H.; M. Galavi; A. Ghanbari and N. Panjehkeh. 2011.** Salinity effects on seed germination and seedling growth of bread wheat cultivars. Trakia J. Sci., 9:43–50.
- **Al-Khayri, J.M. 2002**. Growth, proline accumulation and ion content in sodium chloride stressed callus of date palm. In Vitro Cell Dev. Biol. Plant., 38:79–82.
- **Ashraf, M.F.M. and M. Foolad. 2007.** Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. Environ. Exp. Bot., 59(2):206–216.
- **Atieno, J.; Y. Li; P. Langridge; K. Dowling; C. Brien and B. Berger. 2017.** Exploring genetic variation for salinity tolerance in chickpea using image-based phenotyping., Sci. Rep. 7(1): 1–11.
- **Bahaa, El-Din Mekki; H. Hussien and H. Salem. 2015.** Role of glutathione, ascorbic acid and α-Tocopherol in alleviation of drought stress in Cotton plants. International Journal of ChemTech Research., 8(4): 1573-1581.
- **Borromeo, I.; F. Domenici; M. Del Gallo and C. Forni. 2023**. Role of polyamines in the response to salt stress of Tomato. Plants., 12(1855): 1-25.
- **Burton, R.S. 1991.** Regulation of proline synthesis in osmotic response: effects of protein synthesis inhibitors. J. Exp. Zool., 259:272–277.
- **Chutipaijit, S.; S. Cha-um and K. Sompornpailin.** 2011. High contents of proline and anthocyanin increase protective response to salinity in *Oryza sativa* L. spp. indica. Aust. J. Crop Sci., 5:1191–1198.
- **Gunes, A.; A. Inal; M. Alpaslam; F. Erslan; E.G. Bagsi and N. Cicek 2007.** Salicylic acid induced changes on some physiological parameters symptomatic for oxidative stress and mineral nutrition in maiz (*Zea mays* L.) grown under salinity. J. Plant physiol., 164: 728-736.
- **Gupta, B. and B. Huang. 2014**. Mechanism of Salinity Tolerance in Plants: Physiological, Biochemical, and Molecular Characterization. International Journal of Genomics. 20: 1-19.

- **Molinari, H.B.C.; C.J. Marur; E. Daros; M.K.F. De Campos; J.F.R. De Carvalho and J.C.B. Filho. 2007**. Evaluation of the stress-inducible production of proline in transgenic sugarcane (Saccharum spp.): osmotic adjustment, chlorophyll fluorescence and oxidative stress. Physiol. Plant. 130(2):218–229.
- **Mousavi, S.; R. Mariotti; M.C. Valeri; L. Regni; E. Lilli; E. Albertini; P. Proietti; D. Businelli and L. Baldoni. 2022**. Characterization of differentially expressed genes under salt stress in Olive. Int. J. Mol. Sci., 23(1):1-23.
- **Munns, R. 2002.** Comparative physiology of salt and water stress. Plant, Cell and Environment. 25:239–250.
- **Munns, R. 2005**. Genes and salt tolerance: bringing them together. New Phytol., 167: 645–663..
- **Munns, R. and M. Tester. 2008**. Mechanisms of salinity tolerance. Annual Review of Plant Biology., 59(1):651-81.
- **Niones, J.M.; G. Gregorio; E. Tumimbang; D. Adorada and J. Hernandez. 2006.** Fine mapping of the salinity tolerance gene in chromosome 1 of rice (*Oryza sativa* L.) using near isogenic lines. In: Proceedings of the 36th CSSP Scientific Conference. 31 (supplement no. 1): 1-17.
- **Parida, .AK. and A.B. Das. 2005**. Salt tolerance and salinity effects on plants: a review. Eco toxicol Environ Saf., 60(3): 324-349.
- **Quesada, V.; M. R. Ponce and J.L. Micol 2000**. Genetic analysis of salt-tolerant mutants in *Arabidopsis thaliana*.
- **Hayat, Q.; S. Hayat; M. Irfan and A. Ahmad. 2010**. Effect of exogenous salicylic acid under changing environment: A review. Environ Exp. Bot., 68: 14-25.
- **Jain, M.; G. Mathur; S. Koul and N.B. Sarin. 2001.** Ameliorative effects of proline on salt stress-induced lipid peroxidation in cell lines of groundnut (*Arachis hypogaea* L.). Plant Cell, 20: 463–468.
- **Javid, M.G.; A. Sorooshzadeh; F. Moradi; S.A.M. M. Sanavy and I. Allahdadi. 2011**. The role of phytohormones in alleviating salt stress in crop plants. Australian Journal of Crop Science. 5(6):726-734.
- **Kaveh, H.; H. Nemati; M. Farsi and S.V. Jartoodeh. 2011** How salinity affect germination and emergence of tomato lines. J. Biol. Environ. Sci., 5:159–163.
- **Khedr, A.A.; M.A. Abbas; A.A. Abdel-Wahid; W.P. Quick and G.M. Abogadallah. 2003**. Proline induces the expression of salt-stress-responsive proteins and may improve the adoption of *Pancratium maritimum* L. to salt stress. Journal of Experimental Botany, 54: 2553-2562.
- **Lianes, A., H. Reinoso and V. Luna. 2005.** Germination and early growth of Prosopis strombulifera seedlings in different saline solutions. World J. Agric. Sci., 1(2):120–128.
- **Meloni, D.A.; M.A. Oliva; H.A. Ruiz and C.A. Martinez. 2001**.Contribution of proline and inorganic solutes to osmotic adjustment in cotton under salt stress. J. Plant Nutr., 24:599–612.

alleviating salt stress. Springer Science.

- **Trovato, M.; R. Mattioli and P. Costantino. 2008**. Multiple roles of proline in plant stress tolerance and development. Rendiconti Lincei., 19:325–346.
- **Vicente, M. J.; J. Alvarez-Rogel; J. A. Franco and J. J. Martınez-Sanchez. 2007**. Effects of various salts on the germination of three perennial salt marsh species. Aquatic Botany 87: 167–170.
- **Wong, V.N.L.; R.C. Dalal, and R.S.B. Greene. 2008**. Salinity and sodicity effects on respiration and microbial biomass of soil. Biology and Fertility of Soils., 44(7): 943-953.
- **Yadav, S.P.; R. Bharadwaj; H. Nayak; R. M.; R.K. Singh and S.K. Prasad. 2019**. Impact of salt stress on growth, productivity and physicochemical properties of plants: A Review. International Journal of Chemical Studies., 7(2): 1793-1798.
- **Yamada, M.; H. Morishita; K. Urano; N. Shiozaki; K. Yamaguchi-Shinozaki; K. Shinozaki and Y. Yoshiba. 2005**. Effects of free proline accumulation in petunias under drought stress. J. Exp. Bot., 56:1975–1981.
- **Yan, N.; P. Marschner; W. Cao; C. Zuo and W. Qin. 2015**. Influence of salinity and water content on soil microorganisms. International Soil and Water Conservation Research. 3(4): 316-323.
- **Yana, N.; P. Marschnerc; W. Caoa; C. Zuoa and W. Qin. 2015**. Influence of salinity and water content on soil microorganisms. International Soil and Water Conservation Research., 3: 316–323.

Genetics. 154: 421–436.

- **Rejeb, K.B.; D.L. Vos; I.L. Disquet; A.S. Leprince; M. Bordenave; R. Maldiney; A. Jdey; C. Abdelly and A. Savoure. 2015**. Hydrogen peroxide produced by NADPH oxidases increases proline accumulation during salt or mannitol stress in Arabidopsis thaliana. New Phytol., 208: 1138–1148.
- **Rietz, D.N. and R.J. Haynes. 2003**. Effects of irrigation-induced salinity and sodicity on soil microbial activity. Soilless Biology Biochemistry., 35: 845–854.
- **Salehi, A.; H. Tasdighi and M. Gholamhoseini. 2016.** Evaluation of proline, chlorophyll, soluble sugar content and uptake of nutrients in the German chamomile (*Matricaria chamomilla* L.) under drought stress and organic fertilizer treatments. Asian Pac. J. Trop. Biomed., 6(10):886–891.
- **Stoeva, N. and M. Kaymakanova. 2008**. Effect of salt stress on the growth, photosynthetic rate of bean plants (*Phaseolus vulgaris* L.). J. Central Europ. Agric., 9(3):385-392.
- **Surender, R.P.; G. Jogeswar, G.K. Rasineni; M. Maheswari; A.R. Reddy; R.K. Varshney and P.B.K. Kishor. 2015**. Proline over-accumulation alleviates salt stress and protects photosynthetic and antioxidant enzyme activities in transgenic sorghum [*Sorghum bicolor* L. Moench]. Plant Physiol. Biochem., 94:104–113.
- **Todorova, D.; Z. Katerova; I. Sergiev and V. Alexieva. 2013.** Role of polyamines in

- **Yaser, F.; O. Uzal; S. Tufenkci and K. Yildiz. 2006**. Ion accumulation in different organs of *Faba bean* genotypes grown under salt stress. Plant Soil Environ. 52(10):476-480.
- **Zelm, E.; Y. Zhang and C. Testerink. 2020**. Salt Tolerance Mechanisms of Plants. Annual Review of Plant Biology., 71(1): 1-32.
- **Zheng, L.; S. Chen; L. Xie; Z. Lu; M. Liu; X. Han; G. Qiao; J. Jiang; R. Zhuo and W. Qiu. 2018**. Overexpression of cysteine protease gene from Salix matsudana enhances salt tolerance in transgenic Arabidopsis. Environ. Exp. Bot., 147: 53-62.
- **Zhu, J.K. 2000.** Genetic analysis of plant salt tolerance using Arabidopsis. Plant Physiol., 124 (3): 941-948.