الفصل الثالث عشر

الشيخوخة فى النبات

Senescence In Plant

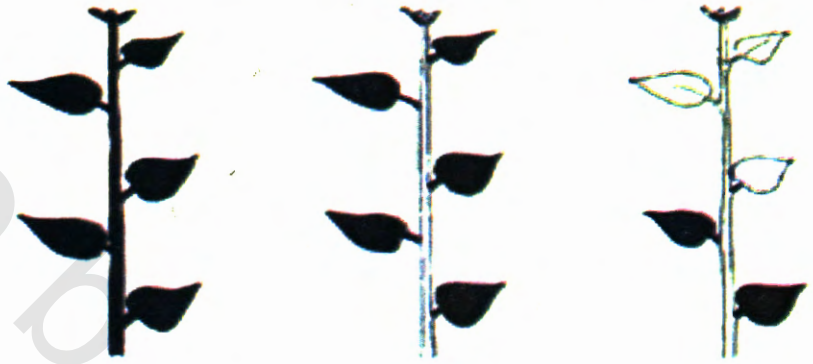
obeikan.com

obeikan.com

مقدمة :

يلى طور النضج الثمرى طور الشيخوخة Ageing والذى ينتهى بنشاط بيو كيميائى ينتج عنه تحلل الأنسجة ثم الموت، وهى مرحلة أخيرة فى مراحل تطور أى عضو نباتى وهى كأى تغير فسيولوجى يطرأ على النبات يبدأ بسلسلة من التغيرات والعمليات الغير رجعية والتى تقود فى النهاية الى الموت والتحلل · والشيخوخة مثلها مثل أى عملية فسيولوجية تنظمها أنزيمات متخصصة يتحكم فيها ميكانيكية وراثية تحدث إما تدريجيا او قد تحدث بمعدل سريع جدا لذلك فهى تختلف من نبات لآخر·
يعتبر البعض أن الشيخوخة لا تأتى فجائية أبدا حيث إنها تأتى نتيجة تراكم تغيرات ليست فى صالح الكائن الحى مثل الطفرات الغير مرغوبة، وتغير نشاط الأغشية الخلوية وحدوث نسخ خاطئ فى انقسام الخلايا يتجمع مع تقدم العمر ، ثم انخفاض فى معدل العمليات الفسيولوجية البانية وزيادة العمليات الفسيولوجية الهادمة ·

تختلف أيضا أعضاء النبات الواحد فى مواعيد شيخوختها فتختلف شيخوخة الجذور عن شيخوخة باقي النبات أما فى النباتات الحولية فالموت يكون شامل للنبات كله فى وقت واحد، فى حيث نجد فى الأعشاب المعمرة والتى لها أعضاء تخزين مثل الأبصال والكورمات والريزومات فان المجموع الخضرى هو الذى يصاب بالشيخوخة بعد تكون الأزهار والثمار الموسمى ثم تهاجر المواد الكربوهيدراتية والبروتينية بعد هدمها الى مواد بسيطة الى أماكن التخزين التى تزداد فى الحجم وتظل حية من اجل أن تعاود النشاط واعطاء مجموع خضري مرة أخرى للموسم التالي· لذلك نجد أن هناك ارتباط بين النمو التكاثري والشيخوخة ففى النباتات العشبية ذات الحول الواحد حيث تشيخ الأوراق والسيقان أثناء نضج الثمار بينما تظل السوق والأوراق حية خضراء أثناء النضج فى النباتات المعمرة التى تزهر أكثر من مرة polycarpic ولكن يحدث أثناء نضج الثمار هدم للمركبات المعقدة فى الأوراق وانتقالها الى أماكن التخزين فى البذور والثمار أو السيقان ليبدأ بها الموسم الجديد من النشاط فى إنتاج النموات الخضرية والزهرية·



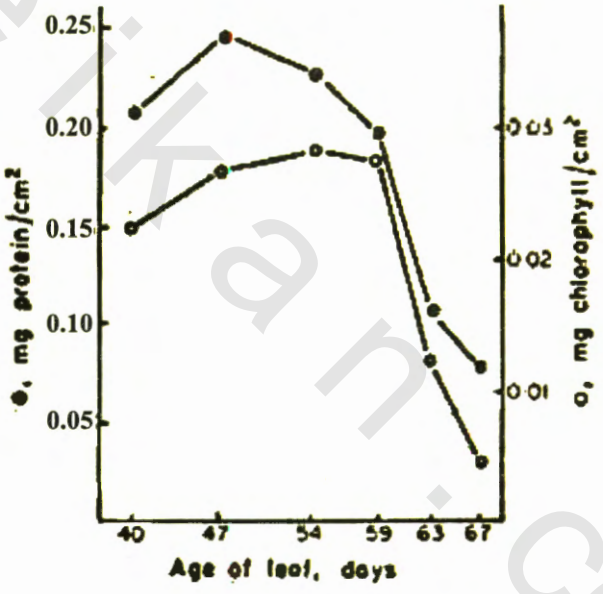
(الشكل٢٢) : يوضح تدرج دخول النبات فى الشيخوخة حيث تبدأ الشيخوخة فى الأوراق الناضجة ثم تصل الى شيخوخة كل الأوراق ثم يتبعها شيخوخة الأفرع ثم النبات ككل.

أهم مظاهر الشيخوخة :

اصفرار الأوراق وتكسر الكلوروفيل مما يزيد من ظهور الصبغات الأخرى مثل الزانثوفيل والكاروتينات فتظهر الأوراق بألوان أخرى غير الأخضر مثل الأصفر والبرتقالي والأحمر .

من علامات الشيخوخة أيضا اختفاء الريبوزومات وتكسر الشبكة الاندوبلازمية وتهدم البلاستيدات فقد أشار Vicentini وأخرون سنة ١٩٩٥ الى إن الهدم يتم عن طريق إزالة طرف جزئ الفيتول باستخدام أنزيم Chlorophyllase ثم إزالة ذرة

الماغنسيوم بواسطة إنزيم- Dechelatase Mg ثم تفتح حلقة البروفرين بواسطة أنزيم dioxgenase مع تدفق البروتين المرتبط والمتبقي من هدم الكلوروفيل ليذهب مع باقي المكونات الى الفجوات العصارية من أجل عمليات هدم مستقبلية كما يحدث اختفاء للميتوكوندريا· ثم هدم البروتينات ونقص محتوى الأوراق من الأحماض النووية الريبوزية وزيادة التنفس وبالتالي هدم الكربوهيدرات ويصاحب تحلل البروتين زيادة مستوى الأميدات والأمونيا بدليل استخدام الأحماض الأمينية فى التنفس بعد نزع مجموعات الأمين وتحولها الى أمونيا واستخدام الأحماض العضوية الكيتونية فى الأكسدة فى دورة الأحماض الثلاثية·



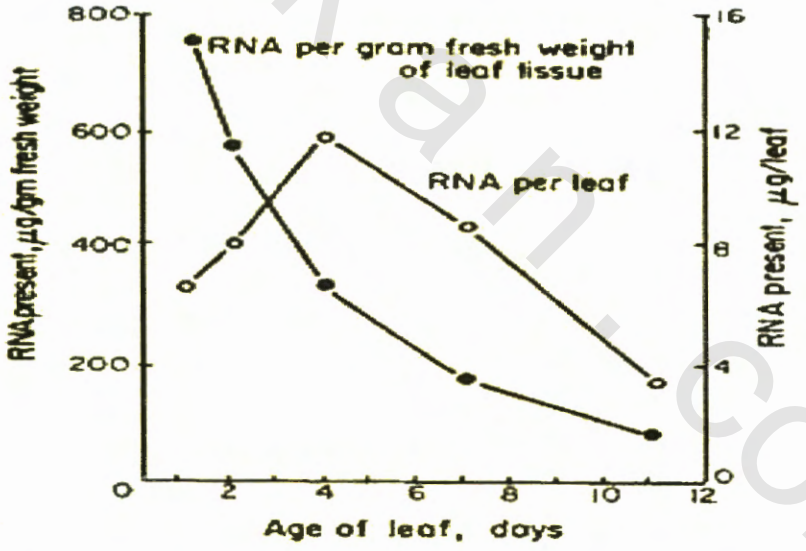
(الشكل٢٣): يوضح انخفاض الكلوروفيل والبروتين مع تقدم الورقة فى العمر ·

من علامات الشيخوخة على التركيب الداخلى للخلايا هو انحلال الغشاء البلازمي الداخلي Tonoplast للفجوات العصارية و إبطال دور الفجوة وتدفق الأنزيمات المحللة يصاحب شيخوخة الأوراق ارتفاع مستوى حمض الأبسيسيك والذى يصاحب ذلك إغلاق الثغور وخروج أيونات الكالسيوم من الخلايا الحارسة·

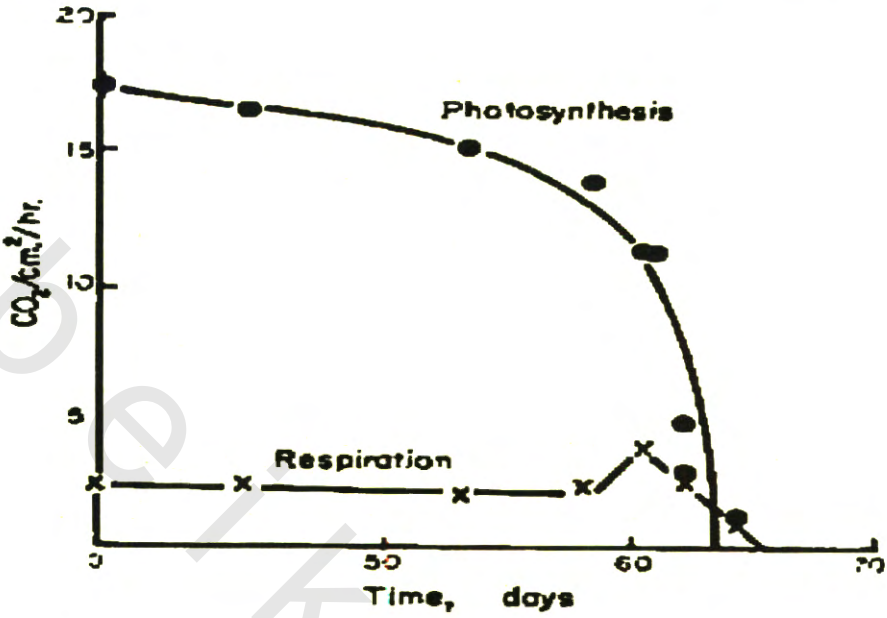
ميكانيكية النضج والشيخوخة :

تعتمد ميكانيكية الشيخوخة أولا على التنفس حيث أنه مصدر للطاقة اللازمة لأتمام التفاعلات الحيوية ثم بناء أنظمة أنزيمية جديدة التى تعمل على إحداث التغيرات اللازمة للنضج والشيخوخة ثم تكسر الخلايا وتحللها وموتها.

أما دور الهرمونات يكون على التأثير على تخليق الجديد من RNA تحت تأثير نظرية الهستون و التى تفترض أن البروتين الهستونى ينظم فعلها فى كل مرحلة من كل المراحل ابتدأ من المراحل الجنينية حتى الموت فالمادة الوراثية DNA المسئولة عن إنتاج RNA تثبط بأتحادها مع البروتين الهستونى وتنشط عن تحررها منه ويقع التنشيط والتثبيط تحت تأثير توازن هرمونى وهذا التوازن يقع تحت تأثير توازن حيوى يخضع لتوازن بيئى.



(الشكل ٢٤): يوضح انخفاض الأحماض النووية من نوع RNA بتقدم الورقة وبداية الشيخوخة.



(الشكل ٢٥) :يوضح انخفاض التمثيل الضوئي وارتفاع التنفس مع تقدم عمر الورقة وبداية الشيخوخة.

تنظيم الهرمونات للشيخوخة :

الأوكسين والشيخوخة :

يعمل الأوكسين على تأخير الشيخوخة من خلال زيادة معدل اتحاد أو ارتباط القواعد النيتروجينية ثلاثية الفوسفات ATP بالأحماض الأمينية أثناء ترجمة mRNA وبالتالي زيادة المنتج منه وقد وجد أنه يزيد من ارتباط الأحماض العطرية الأمينية خاصة Aromatic amino acids فى البروتين وبالتالي زيادة المحتوى البروتيني وهو عكس عملية الهدم أثناء الشيخوخة .

يصاحب شيخوخة الخلايا سواء فى الثمار والأوراق والبتلات نقص فى معدل الأوكسين الطبيعى فالأوكسين يحافظ على طفولة الخلايا ولقد وجد أن المعاملة بنفثالين

حمض الخليك NAA يعيق ليونة الثمار ويعمل على زيادة الأحماض الفوسفاتية · وبالرغم من أن الأكسينات تنبه إنتاج الأثيلين لكنها تعيق النضج وأن التأثير المثبط على النضج يفوق إي تأثير ناتج الأثيلين وعندما تبدأ الثمار فى النضج والشيخوخة فلأن الأثيلين ينشط الأنزيمات الهادة والتى تودى الى خفض مستواه·

الجبرللين والشيخوخة :

يؤخر الجبرللين من طور الشيخوخة وذلك بتأثيره على تنشيط عمليات بناء mRNA والبروتين كما يعيد اخضرار الثمار الناضجة والمتجهة الى الشيخوخة كما يعوق هدم الكلوروفيل ويعوق ليونة الثمار وتراكم الكاروتينات كما وجد أن له علاقة بزيادة استهلاك الأكسجين وارتفاع مستوى الفوسفات · كما أدت المعاملة به الى تأخير شيخوخة المشمش عندما رش بتركيز ١٠ – ١٠٠ جزء فى المليون قبل الجمع ·

ولقد لوحظ زيادة مستوى ABA عند التقدم نحو الشيخوخة يعقبة نقص مستوى GA ، ولقد ذكر أن هناك تأثيرا مثيرا للجبرللين على انشيخوخة فى أوراق الخيار وهو تأثير يرتبط بالقدرة على التكوين الشكل اللولبى لل DNA ثنائى الخيط loop forming DNA وأنه فى وجود حمض الجبرللين يظهر أثر عكسى فقد احتفظت الخلايا بقدرتها على تكوين الشكل اللولبى او الحلقى نتيجة اتصال GA ب DNA عند موقع خيوط DNA وحيدة الخيط وان أهمية ذلك غير معروفة الآن·

السيتوكينين و الشيخوخة :

أشارت الدراسات أن للسيتوكينين دور فى المحافظة على عدم هدم البروتين بل يزيد من معدل بناءها وقد استعمل السيتوكينين لتأخير شيخوخة ثمار الفراولة وكذلك أدت المعاملة به الى تحمل المحاصيل الورقية للتخزين دون تدهور كما فى السبانخ والأسبرجس · كما أعاقت المعاملة به من التغير فى اللون فى ثمار البرتقال الخضراء ويعتقد أن السيتوكينين يعمل من خلال المحافظة على مستوى الجبرللين الداخلي أو إعاقة الزيادة فى ABA like compounds .

اكتشف أهمية السيتوكينين فى تأخير الشيخوخة والحفاظ على الكلوروفيل ١٩٥٧ فهو من خلال تثبيط أنزيم RNA ase وتثبيط عمليات التحلل وتشجيع نشاط أنزيم Aminoacyl-s-RNA وهو ما يفسر قلة كمية الأحماض الأمينية فى الأنسجة المعاملة بالكينيتين بالمقارنة بالغير معاملة كما ينظم من عمليات إنتاج الطاقة وذلك بزيادة محتوى الأوراق من الجلوكوز فوسفات والأدينوسين فوسفات عن طريق نشاط أنزيم الانفرتيز invertase كما تشجع Transformation من الليبيدات الى سكريات.

كما وجد أن للكينيتين دورا على تحول حمض الابسيسيك من الصورة الحرة الى الصورة المرتبطة الغير نشطة . كما لوحظ أن السيتوكينين يقلل من تنفس الأوراق الزائد عند بداية شيخوختها وذلك بإيقاف سريان تدفق الإلكترونات داخل الميتوكوندريا وبذلك يقل تأكسد المركبات السكرية والذي من شأنه تأخير عمليات الهدم . كما يساعد السيتوكينين على توفر المواد الأيضية وكثير من المركبات وفيها الأوكسين من خلال ميكانيكية source / sink / relation ship والتى تجذب المركبات من خارج الورقة الى حيث مكان احتفاظ الأجزاء المعاملة والمحتوية على تركيز عالي من السيتوكينين بحيوتها لفترة أطول . فقد وجد أن الفوسفور ينتقل الى الأماكن الذى يرتفع فيها هرمون السيتوكينين خلال اللحاء دون الارتباط بحركة الماء فى الخشب.

الاثيلين والشيخوخة:

يلعب دور فى تنظيم عمليات تساقط الأزهار والثمار والأوراق عند نضج الثمار وشيخوخة الأوراق فالمعاملة به تؤدى الى غلق الأزهار التى على وشك التفتح وان تفتحت فان ألوانها تبهت وتسقطت ويساعد الأثيلين على شيخوخة الأوراق من خلال منعه انتقال الأوكسين من نصل الورقة الى قاعدتها فينتج التدرج الأوكسينى فى منطقة الانفصال وتتكون منطقة الانفصال كما يزيد من نشاط IAA- oxidase فيقل مستوى الأوكسين الطبيعى ويزيد من نشاط أنزيم السليوليز فى منطقة التساقط والذى يعمل على تحلل جدر الخلايا فى منطقة الانفصال مما يؤدى الى انفصال العضو مثل انفصال

الورقة عن الساق ٠ يزيد أيضا الأثيلين من نشاط أنزيم Chlorophyllase لذلك ينهدم الكلوروفيل وتصفر الأوراق عند بداية شيخوختها٠

حمض الأبسيسك :

يزداد مستوى حمض الأبسيسك مع تقدم الأوراق فى العمر وبداية تحولها الى طور الشيخوخة ويقل تركيز الجبرلين ويرتبط ما هو موجود بالورقة ليكون جلوكوزيدات غير نشطة للجبرللين٠

مثبطات النمو الإخرى :

آدت المعاملة بال B_9 الى تأخير حدوث دروة التنفس فى التفاح وبالتالى زادت مقدرة الثمرة على التخزين والتداول٠

حمض الجاسمونك: عرف مؤخرا أن حمض الجاسمونك والاستر الجاسمونى مع الميثيل MJA (Methyl Jasmonic acid) وهما من مشتقات حمض اللينولينك بأنه من مؤخرات النمو أو أحد الهرمونات المؤدية للشيخوخة حيث انه يقلل من مستوى التعبير الجينى إلا إن اعتباره هرمون شيخوخة قابل اعتراض٠ حيث وجد بتركيزات عالية فى منطق النمو والمرستيمات الورقية الصغيرة، إلا إن المؤيدين يرونه كذلك حيث إنه يزداد انتقاله من الأوراق الى لسيقان الأرضية S:olen لنبات البطاطس مما يدفعها لتكوين الدرنات والتخزين وهو مظهر من مظاهر بداية الشيخوخة حيث يتبع تكون الدرنات وانتهاء التخزين الكربوهيدراتي بها بداية شيخوخة المجموع الخضرى (العرش)٠

يصاحب الشيخوخة نقص شديد فى الكربوهيدرات نتيجة زيادة التنفس ونتيجة نقص المدد منة نتيجة تكسير الكلوروفيل ونقص البناء الضوئى عند إذن تعتمد الخلايا فى تنفسها على البروتينات بعض تحللها الى أحماض أمينية ثم تهدم الأحماض الأمينية فينفرد الأمونيا وتستخدم الأحماض الكيتونية كوقود للتنفس يعقبها استخدام الدهون عن

طريق استخدام جزيئات الدهون الموجودة بالأغشية السيتوبلازمية مما يؤثر على تلك الأغشية فتفقد دورها فى تنظيم المرور ولذلك يستخدم جزء من جزيئات الدهن وهو حمض اللوينولنيك فئ التحول الى الجاسمونك بمساعدة أنزيم phospholipidase Acyl hydroxylase كما أن MJA يعمل على تثبيط بناء البروتين الداخل فى بناء البلاستيدات بعض هدمها، كذلك شجعت المعاملة به من الخارج من هدم الكلوروفيل والبروتين وأكسدة الليبيدات.

الشيخوخة والاجهاد :

الاجهاد المائي أو الجفاف Water Stress:

عند تعرض الأوراق لنقص الماء (الإجهاد المائى) يتبعة نقص البروتين والأحماض النووية والكلوروفيل ثم زيادة مستوى ABA ونقص نشاط GA ويتأثر ذلك بدرجة الحرارة فأنخفاض درجة الحرارة يعطل ذلك التغير فى المستوى الهرمونى وارتفاع درجة الحرارة يسرع منه وهذا من شأنه إسراع شيخوخة الأوراق ويؤدى الإجهاد المائى الى انخفاض الضغط الانتفاخي لخلايا الأوراق وإيقاف الانقسام الخلوي لتراخى الجدر الخلوية ، كما يؤدى ألاجها المائى الى نقص نشاط إنزيم Nitrate reductase ، Glutamine synthetase .

الإجهاد الملحي Salinity stress :

تسرع الملوحة من دخول الأوراق الى مرحلة انشيخوخة ويزاد فيها مستوى ABA وقد لوحظ فيها أيضا نقص مستوى السيتوكينين حيث تؤثر الملوحة على نشاط أنزيم Mailc dehydragenase وهو ما يؤثر على نشاط المركبات الوسطية لدورة الستريات.

الشيخوخة والأمونيوم :

هناك علاقة بين تمثيل الأمونيوم Ammonium assimilation والشيخوخة حيث أن تراكم الأمونيوم فى الأوراق أثناء تقدم عمر الورقة وشيخوختها وذلك راجع لنقص إنزيم Glutamine synthetase وزيدة معدل اختزال النترات وقد فسر ذلك أو تشجيع الأمونيوم للشيخوخة على أنه ربما يرجع الى أنه يعمل كحاجز لمنع تدفق أيون الكالسيوم الى السيتوبلازم وكذلك يتراكم الأمونيا عن طريق نزع مجموعة الأمين من الأحماض الأمينية وهدم الأحماض النووية وتحولها الى جلوتامين.

الكالسيوم والشيخوخة :

وجد عند توفر الكالسيوم فى أنسجة الثمار يتكون ذلك من شأنه تأخير نضج الثمرة وانخفاض معدل تنفسها وقلة إنتاج الأثيلين وبالتالى تأخر ليونة الثمار وشيخوختها . وقد أدت المعاملة به الى تأخير هدم الكلوروفيل وتأخير تراكم البيروكسيديز ، وأن تلف الأغشية أثناء الشيخوخة مرتبط بعمليات هدم الفوسفوليبيدات الذى يشجعها وجود الكالسيوم.

الشيخوخة والأجسام الدقيقة بالخلية :

الأجسام الدقيقة Micro- bodies هى جسيمات صغيرة توجد فى سيتوبلازم الخلايا ذات أقطار صغيرة (٠٢- ١٠٥ ميكرون) ذات غشاء فردى تختلف عن البلاستيدات والميتوكوندريا فى عدم احتوائها على تراكيب داخلية . وعادة تكون مرتبطة بالشبكة الأندوبلازمية وهى ثلاث أنواع هى البيروكسوزوم Peroxisome يوجد قريب من البلاستيدات الخضراء يتم فيه تمثيل الجليكولات Glycolate المنتج في البلاستيدات (من خلال عملية التنفس الضوئى فى النباتات ثلاثية ورباعية الكربون) والجليكسوزوم Glyoxysomes التى تتواجد فى أنسجة البذور الزيتية حيث يمثل فيها الدهون الى كربوهيدرات أثناء الإنبات (بذور فروع) والأسفيروزم

Spherosome وتحتوى على أنزيمات التحلل مثل Hydrolase، Esterase، Phosphatase، Rilonuclease ، Protease .

التنفس الضوئى فى البيروكسوزوم يسحب ناتج التمثيل الضوئى لأكسدته ضوئيا لذلك يعد خسارة دون الحصول على مكسب ، ثم تخليق المادة الكربوهيدراتية سواء للتخزين أو للاستخدام فى التنفس لانتاج الطاقة أو فى بناء المركبات الأخرى ومن الجدير بالذكر أنه عند الشيخوخة يزداد التنفس الضوئى داخل البيروكسوزوم الى الدرجة التى تهدم معظم الكربوهيدرات المنتجة بالتمثيل الضوئى كما أن عمليات الهدم يدخل من ضمنها عمليات الانتقال واعادة التوزيع Remobilization للمركبات الناتجة من الهدم ويمثلها انتقال الأميدات كالجلوتامين والاسبرجين والأحماض الأمينية والسكروز من الأماكن التى وصلت فيها الأعضاء الى الشيخوخة الى الأماكن الأخرى حيث تخرج الأعضاء الحديثة أو الأزهار أو الثمار.

يبدو أن عمليات الهدم لا تحدث إلا فى حالة توفر الشوارد الحرة Free radicals والتى تقوم بدور العامل المساعد للأنزيمات الهاضمة فتقوم بهدم المركبات الأساسية فى الخلية بالإضافة الى أكسدة الكلوروفيل . كذلك توفر الأكسجين النشط Hydrogen peroxide (H_2O_2) الناتج عن الإجهاد البيئى يكون هو الفاعل الأول فى عمليات الهدم ولكن تسير بجنب عمليات الهدم السابق ذكرها عمليات أخرى تثبط الشيخوخة وتؤخر من الوصول للموت لتبقى الخلايا المسنة حية الى أقصى مدى ، من هذه الميكانيكيات المقترحة قيام بعض الجينات بإنتاج بروتينات تعمل على مجابهة تراكم الشوارد الحرة بالارتباط بها ، وكذلك إبطال سمية Detoxify فوق أكسيد الهيدروجين الناتج من التنفس الضوئى بواسطة تلك البروتينات أو الأنزيمات مثل أنزيم Catalase.

العوامل المؤثرة على الشيخوخة :

أثناء مراحل تطور النبات ووصول النبات الى مرحلة بداية الشيخوخة يؤدى أى عامل من عوامل الإجهاد البيئى الى الإسراع من الشيخوخة مثل الإجهاد الحرارى أو الجفاف أو الإضاءة الضعيفة أو نقص التغذية او الأصالة المرضية والحشرية.

الهرمونات النباتية الداخلية التى تساعد على التطور الثمرى تساعد أيضا على بداية الشيخوخة مثل السيتوكينين و الأثيلين وبعض المركبات التى تنتمي الى الهرمونات مثل حمض الجاسمونك وعلى ما يبدو إن التحكم الذى يبديه السيتوكينين على الشيخوخة يكون على مستوى عملية النسخ بحيث يثبط كل التغيرات الجينية التى لها علاقة بالشيخوخة . أما الأثيلين فيمثل استجابة النبات الى العوامل الخارجية مثل الجروح والمسببات المرضية والتلوث والإجهاد البيئى حيث ينتج عنها جميعا ارتفاع محتواة ثم يسرع هو من التعبير الجينى للأنزيمات التى تعمل على شيخوخة الخلايا او الإنضاج فى الثمار.

على العكس من ذلك نجد أن نباتات الطماطم تتميز بإنتاج الأثيلين بمستوى عالى ورغم ذلك لا يحدث شيخوخة للأزهار ولا للثمار والأوراق وذلك لتضاءل الإشارات الأخرى الواردة لإحداث الشيخوخة هذ يدفعنا الى الاعتقاد بأن دور الأثيلين ربما لا يقوم به الى بعد ورود الإشارات الأخرى للشيخوخة والتى منها نقص معدل تثبيت الكربون فى الأوراق أو زيادة حساسية الأوراق للتأثيرات الخارجية وذلك بعد تنشيط حينات فرط الحساسية Hypersensitive response مثل جين LSC54 والذى يكون من تأثير نشاط الخلايا الزائد لردود الأفعال ضد العدوى بالمرض والتى تؤدى الى قتل الخلايا المصابة لنفسها وللخلايا المحيطة لوقف تقدم المرض فتكون المقاومة بحصر مكان الإصابة نتيجة فرط الحساسية للإصابة بالموت.

نظريات الشيخوخة :

المحاولة الوحيدة لاعطاء تفسير لحدوث الشيخوخة في النبات أجريت بواسطة العالم Molisch (1938) علي أساس تجاربه التي عدل فيها من حدوث الشيخوخة بإزالة الأزهار والثمار وقد اقترح بأن أنشطة الإكثار في النبات وخاصة نمو وامتلاء الثمار بالمواد الغذائية الذي يؤدي الي تفريغ بقية النبات من المواد الغذائية والتي تحدث من انتقالها للثمار وهذا الافتراض أثبتته الدراسات التي أجريت علي انتقال المواد الغذائية للثمار التى قام بها كل من Mothes(1931) وبعده (١٩٤٠) Petrie علي تتبع المواد النتروجينية في نبات الدخان في مختلف أجزاء النبات خلال نموه. فقد لاحظوا انه يمكن تقليل انتقال المواد النتروجينية من أوراق نبات الدخان الي الثمار بواسطة التطويش. وقد تبين لهم أن نمو النورات الزهرية سببت نقص المواد البروتينية في أجزاء النبات خاصة الأوراق ووجد كذلك أن قطع النورات الزهرية أوقفت لحد كبير فقد الأوراق للمواد البروتينية.كما أثبتت القدرة الهائلة للأعضاء التكاثرية لجذب المواد الغذائية من بقية أجزاء النبات إليها. كما أظهرت التجارب أن تنبيه حدوث الشيخوخة يزداد تدريجياً خلال فترة التكاثر من أولها لأخرها. فقد أظهرت تجارب علي فول الصويا أن تأثير منبه الشيخوخة يزداد حتي في فترة الأزهار وقبل أن تتكون أي ثمار وتمتلئ بالمواد الغذائية. وأن هذا التأثير يكون في أعلي مراحله خلال فترة النضج الثمرى وبعد اكتمال انتقال المواد الغذائية إليها.

وجد Varner (1961) أ نه بزيادة العمر يمكن أن يحدث تغيرات جوهرية في تركيب الأغشية البلازمية الحية فمن دراسة التغيرات في الخلايا خلال تساقط الأوراق أدت الي استنتاج إن تدهور الأغشية الحية يمكن أن تكون السبب في تدهور الخلايا كلها فقد وجد أن هناك زيادة في نفاذية أنسجة أوراق الفول كلما اقتربت من الشيخوخة وقد بينت نتائجهم انه لا يحدث زيادة في فقد العناصر فقط من الأوراق بزيادة العمر ولكن وجد أن تطويش النبات يؤخر شيخوخة الأوراق ويوقف أيضا زيادة نفاذية

الخلايا وبزيادة العمر تزداد نفاذية الأوراق حيث تزداد درجة التوصيل الكهربي للمحاصيل عند تطوش النبات بعد ٩ أيام.

قد يكون التدهور في النظام الحيوى للخلايا والأنسجة والأعضاء عند الشيخوخة نتيجة لزيادة المسببات للتدهور مثل زيادة أنزيم RNA ase أو لاضعاف أنشطة بناء RNA والبروتين أو الكلوروفيل فإن ارتباط تدهور الكلوروفيل مع تدهور البروتين و RNA يؤكد إن تنظيم أو التحكم في الشيخوخة أحد وظائف لـ RNA.

تأثير انتقال العناصر Mobilization effect أصبح الأكثر أهمية عند دراسة ظاهرة الشيخوخة وذلك عندما لاحظ Richmand and Lang أن الكينيتين عند معاملة الأوراق به يؤخر حدوث الشيخوخة فيها ، بعد ذلك لاحظ العالم Moths (1959) أن نفس المادة يمكن أن تكون مناطق جذب لانتقال العناصر المغذية إليها من الأنسجة المحيط الى الأوراق عند معاملتها مثل جذب الكربوهيدرات والأحماض الأمينية ومختلف أيونات العناصر الغذائية وبذلك تحتفظ الأوراق المعاملة بأخضرارها وبمحتواها من البروتين عن الأوراق الغير معاملة والتي تدخل في طور الشيخوخة أسرع منها. مما يثبت إن الكينيتين يؤخر حدوث الشيخوخة عن طريق قدرته على جذب وانتقال العناصر الغذائية.

مراجع مختارة :

1- Baka, Z.A.M. and Aldesuquy H.S. (1992): Changes in ultrastructure and hormones of the fully senescent leaf of *Senecio aegyptius*. Beitrage Biol. Zur Pflanzen. 66: 271-281.

2- Reid, M. S. (1995): Ethylene in plant growth, development, and senescence. In PJ Davies, eds, Plant Hormones: Physiology, Biochemistry and Molecular Biology, Ed 2. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, pp 486-508

3- Dalling, M. J. and Nettleton A. M. (1986): Chloroplast senescence and proteolytic enzymes. In Plant Proteolytic Enzymes. Edited by Dalling M.J. pp. 125–153. CRC Press, Boca Raton.

4- Vierstra, R. D. (1996): Proteolysis in plants: mechanisms and functions. Plant Mol. Biol. 32: 275–302.

5- Vierstra, R.D. (1993): Protein degradation in plants. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 44: 385–410.

obeikan.com