



بيولوجيا التنامي النباتي





منشورات جامعة دمشق
كلية العلوم

بيولوجيا التنامي النباتي

”الجزء النظري“

الدكتور

محمد شفيق عامر

أستاذ في كلية العلوم

قسم علم الحياة النباتية

1435-1434 هـ

2014-2013 م

جامعة دمشق



الفهرس

7	1- مقدمة.
13	الباب الأول : العوامل العامة للتنامي
17	الفصل الأول: الكمون الخلوي، والتمايز الخلوي والعودة عنه.
21	الفصل الثاني: العوامل الوراثية.
37	الفصل الثالث: القطبية.
51	الفصل الرابع : التناظر
53	الفصل الخامس : الهرمونات النباتية.
57	الفصل السادس : مثبطات النمو والتأثيرات المتبادلة:
57	1- التأثيرات المتبادلة للنمو.
79	2- التأثيرات المتبادلة لهجوع البراعم.
83	الباب الثاني : النسيج الجنينية المنشئة (المرستيم):
85	الفصل الأول : منشأ المرستيم وتموضعه وأنواعه.
89	الفصل الثاني : بنية المرستيم ووظائفه .
89	1-المرستيم الابتدائي الجذري.
99	2- المرستيم الابتدائي الساقى
116	3- المرستيم الثانوي
116	أ- الكمبيوم الفليني
116	ب- الكمبيوم الوعائى.
149	الباب الثالث : التنامي الجنيني ما قبل الانبات ومفهوم النباتات البيوضة والنباتات الولودة
151	الفصل الأول : عاريات البذور

155	الفصل الثاني : مغلفات البذور
181	الباب الرابع التنامي الجنيني ما بعد الإنبات (تنامي الأعضاء النباتية)
183	الفصل الأول : تنامي الجذور
184	أولاً : تنامي الجذور الثانوية.
185	1- آلية التنامي
192	2- الضبط الفيزيولوجي للانتحاء (الانجذاب)
232	ثانياً: تنامي الجذور العربية والاستئصال
267	الفصل الثاني : تنامي الأوراق والبراعم الجانبية
295	الفصل الثالث: تنامي الزهرة والنواة والثمرة
315	المصطلحات العلمية
323	المراجع

مُقَدِّمَة

يمر التنامي الفردي، كما هو معروف، بسلسلة من المراحل المتتالية، والتي تبدأ مع تنامي البيضة الملقحة، وتنتهي بموت المتعضية. ويطرأ على الكائن الحي، أثناء هذه المراحل (دورة حياته)، نوعان من التبدلات:

1- تبدلات كمية تُعبر عن تزايد حجم المتعضية ووزنها، وهذا ما يُعرف بالنمو، الذي يُعزى إلى حادثتين أساسيتين: التقسم Meresis أي تكاثر الخلايا الذي يؤدي إلى زيادة عددها، والتباعد Auxesis أي استطالة الخلايا وازدياد أبعادها.

2- تبدلات كيفية وتشمل الخصائص الجديدة التي تكتسبها المتعضية شكلية أكانت أم وظيفية، وهذا ما يسمى التمايز Differentiation، الذي يقتضي تبديلاً في البرنامج كالانتقال من القمة الإغاثية إلى القمة الزهرية مثلاً.

إن مجمل هذه التبدلات الكمية منها والكيفية يشكل ما يُطلق عليه مصطلح التنامي، أي النمو مع اتخاذ الشكل Developpement (التقسم والتباعد والتمايز). ويُعد هذا العلم الذي يعالج المراحل المتتالية والمؤدية إلى تنامي الفرد البالغ من أكثر فروع علم البيولوجيا أهمية. فالقدرة على بناء الشكل على نحو محدد، هي من دون شك، من أكثر الخصائص المشتركة بين الكائنات الحية وضوحاً، إلا أنها ما تزال من أشدها غموضاً وأكثرها تعقيداً. فتنامي الكائن الحي ليس مجرد نمو لبني مسبقة التنامي Structures preformees، كما تصوّر في الماضي عدد من علماء الجنين. فهناك بني جديدة تتكوّن في مختلف المستويات الجزيئية منها والخلوية، ولذلك أُطلق على هذه الحادثة مصطلح التنامي التراكمي أو المترج Terme epigenese. ومع ذلك فإن هذا الأخير لا يمكن، بأي حال من الأحوال، أن يحدث بدءاً من نمط لم يصل بعد إلى درجة متقدمة من التنظيم الذاتي Autoregulation، فالبنى الجديدة لا يمكن أن تظهر إلا إذا كانت موجودة مسبقاً ولكن تحت شكل آخر أو في مستوى آخر من تلك البنى مسبقة التنامي. وإذا ما رجعنا في دورة حياة المتعضية إلى الوراء، فإننا سنصل حتماً إلى مرحلة أصلية خلوية، هي مرحلة البيضة الملقحة أو الخلية الأم.

فالتنامي، إذًا، هو بناء أو تشييد الشكل النوعي للكائن الحي بدءاً من تلك الخلية الأم ومروراً بتكوين البنى البيولوجية المختلفة التي تُعد المكونات الأساسية لهذا الكائن.

ويمر هذا البناء للشكل بالمراحل الرئيسة الآتية:

3- مرحلة تكوين الخلايا وعضياتها Cytogenese، والتي تتصف بتكوين خلايا متشابهة في الشكل والوظيفة وحتى البرنامج الوراثي.

4- مرحلة تكوين النسيج Histogenese، حيث تتباين هذه الخلايا إلى أنماط متنوعة تؤدي في النهاية إلى تشكل نسيج مختلف تبدي في كثير من الحالات شيئاً من التخصص الشكلي والوظيفي كالأوبار والمسام في خلايا البشرة مثلاً.

5- مرحلة تكوين الأعضاء Organogenese، وفيها تتجمع هذه النسيج بطرائق محددة لتعطي الأعضاء المختلفة (جذراً، ساقاً، ورقة، زهرة) مع خصائصها الشكلية والتشريحية والوظيفية.

6- أخيراً، يؤدي تنامي كل عضو من هذه الأعضاء إلى الشكل النهائي، المميز للفرد المكتمل.

وتتطوي دراسة التنامي على فهم آلية تمايز هذه الوحدات البنوية (أي المكونات الأساسية للمتعضية) وطرائق تناميها التي تؤدي في النهاية إلى تنامي المتعضية المكتملة. فهذا الانتقال من الجزء إلى الكل أو من وحدات فرعية إلى وحدات أكبر يجب أن يتم على مراحل انطلاقاً من تركيب الجزيئة العملاقة Macromolecule وحتى بناء الأعضاء المكتملة.

لقد مرّ علم التنامي منذ نشوئه وحتى الآن بالأطوار الآتية:

- طور الدراسات الوصفية، التي اقتصرَت على وصف ما يمكن مشاهدته، ولذلك أُطلق على علم التنامي في تلك المرحلة بالتشكل الوصفي. ولكن عندما تشكلت لدى الباحثين فكرة واضحة عن مراحل التنامي، التي تؤدي إلى تكوين الفرد البالغ، ظهر ;
- الطور التجريبي، أو التنامي التجريبي حيث حاول الباحثون تفسير المعطيات الوصفية بطرائق تجريبية.

- ونحن الآن نشهد عصر الطور الأخير، وهو التنامي الجزيئي، الذي يحاول تفسير معطيات التنامي الوصفي والتجريبي من خلال البيولوجيا الجزيئية، أي بلغة الكيمياء الحيوية.

وبالمقارنة مع التنامي الجنيني للكائنات الحية الحيوانية، الذي أنهى طوره التجريبي منذ مدة طويلة تقريباً، وهو الآن في طور التنامي الجزيئي حيث يغرف بنهم من معطيات البيولوجيا الجزيئية، وبخاصة ما يعرف بالهندسة الوراثية، محرراً بذلك تقدماً مرموقاً، فإن التنامي النباتي مازال في الطور التجريبي، وربما على عتبة الطور الجزيئي.

وينبغي هنا أن نشير إلى صفة التنامي الجنيني غير المحدود في النبات، والتي تُعد من أهم الخصائص المميزة له عن الحيوان. فبالإضافة إلى أحداث التنامي التي تؤدي إلى تنامي الجنين داخل البذرة، يبقى الجنين النباتي، وعلى نقيض الجنين الحيواني، قادراً، بعد الإنبات، على تكوين النسج والأعضاء طوال حياة النبات، والتي قد تصل إلى مئات وأحياناً آلاف السنين، كما في نبات الصنوبر المعمّر *Pinus longeva* في جبال كاليفورنيا، حيث يقدر عمره نحو 4900 سنة. ولذلك دُعيت النباتات، على نقيض الحيوانات، بالكائنات الحية غير محدودة النمو.

وينشأ هذا التنامي غير المحدود، عن نشاط نسج متخصصة، تدعى بالمرستيم *Meristemes* الذي يتكوّن من مجموعة صغيرة جداً من الخلايا، تتصف بالفتوة والنشاط والتقسم الذاتي. إنه مركز منتج للخلايا، منشئ للنسج، ومكوّن للأعضاء، ومتموضع إما في قمة الساق أو في قمة الجذر. والمدهش حقاً، أن هذا المرستيم، على الرغم من نشاطه التقسمي الذاتي الذي يُنتج مئات الخلايا المرستيمية، يحافظ على حجمه تقريباً طوال حيات النبات، فهو لا يزداد، كما أنه لا يتلاشى، وذلك بسبب التوازن الذي يتحقق بين سرعة تقسم الخلايا وتمايزها من جهة ووجود مرحلة التبعد والاستطالة التي تتوسطهما من جهة أخرى.

أما في الحيوانات فإن التمايز يجتاح المناطق الجنينية مما يؤدي إلى توقف النمو، باستثناء بعض النسيج التي تؤمن ترميم النسيج المستهلكة كطبقة مالبيكي في الجلد إلا أنها لا تشكل أعضاء جديدة.

وهكذا، تبقى النباتات، ومهما كانت عظيمة القامة أو معمّرة السن، محتفظة بمناطق جنينية نشيطة النمو، ودائمة القدرة على تنامي النسيج والأعضاء. ولكن هناك حالات قد ينجح فيها الهرم باجتياح هذه المناطق إذا ما وصل النبات إلى عمر ما أو إلى حجم ما. ولا يكون ذلك بسبب اختفاء النسيج المرستيمية وإنما نتيجة لاختلال التوازن بين صعوبة التغذية من جهة والقدرة على طرح بقايا الاستقلاب التي تصبح مستحيلة من جهة أخرى. فإذا ما قطعنا فسيلة من هذا النبات وزرعناها في وسط مناسب، فإنها ستكون بداية لنبات جديد فتي، لا يختلف عن النبات الأم. وخير مثال على ذلك هو الحور الإيطالي *Populus italic* الذي يزرع منذ قرون بالفسائل المذكرة تقادياً لزرع بذوره القطنية رديئة الانتاش. كما تستطيع النسيج النباتية، لدى تكرار استنباتها مخبرياً، أن تحافظ على تقسمها غير المحدود. فنسج نبات الجزر التي لا تعيش أكثر من سنتين في الطبيعة، والتي كان قد عزلها Gautheret منذ عام 1937 وزرعها في الزجاج، والتي تعاد زراعتها بشكل دوري، ماتزال حتى الآن تتكاثر، دون أن تبدي أية علامة من علامات الهرم أو الشيخوخة.

إن التنامي، الذي يبدأ انطلاقاً من الخلية الأم، لا يكون إلا نتيجة حتمية للتأثيرات المتبادلة لهذه الخلية مع الوسط المحيط بها. ولذلك اتبع الباحثون في دراسة التنامي النباتي مسارين أساسيين:

- الأول دراسة التأثيرات المحتملة للعوامل الخارجية من بيئية وفيزيائية وكيميائية.
- الثاني يقوم على دراسة العوامل الداخلية التي يمكن أن تظهر تأثيرات متبادلة Interactions ما بينها. ويتعبّر آخر، إن نجاح الخلايا المتشابهة في البدء في اختيار طرائق مختلفة من الناحيتين المرفولوجية والفيزيولوجية، يفترض وجود تأثيرات متبادلة بين هذه الخلايا. وفي كثير من الحالات، تم استخدام هاتين الطريقتين معاً في دراسة التنامي.

فالعامل الخارجي، بكل تأكيد، عندما ينجح بتعديل الشكل النهائي للنبات، إنما يكون، غالباً، عن طريق تأثيره المفضل في هذا الجزء أو ذاك من النبات. وهذا ما يؤدي بالضرورة إلى تغير جملة التأثيرات المتبادلة الداخلية Systeme des interactions internes.

أخيراً لقد أحرزت الدراسات والبحوث التجريبية، في بادئ الأمر، تقدماً كبيراً في البلدان الناطقة بالإنكليزية (أبحاث WARDLAW و SNOW و BALL)، أما في فرنسا فلم تأخذ أهميتها على نحو مرموق إلا منذ عهد ليس ببيعيد (أبحاث BUVAT و LOISEAU و NOUGARED و NOZERAN و NEVILLE). ومن أهم الطرائق التجريبية، التي استخدمت في هذه الدراسات: الجراحة المجهرية واستخدام النظائر المشعة وتطبيق المواد الكيميائية والزراعة في الزجاج Culture in vitro. سنعالج في هذا الكتاب، إضافة إلى العوامل العامة للتنامي والنسج المرستيمية، التنامي الجنيني ما قبل الإنبات أي من البيضة الملقحة وحتى تكوين الجنين داخل البذرة، والتنامي الجنيني ما بعد الإنبات وذلك من الناحيتين الوصفية والتجريبية، سنتطرق إلى النواحي الجزيئية باختصار أثناء دراسة العوامل الوراثية.

الدكتور

محمد عامر

دمشق في 2013/7/30



الباب الأول
العوامل العامة للتنامي
Facteurs généraux de la Morphogenèse



العوامل العامة للتنامي

Facteurs généraux de la Morphogenèse

تبدأ أحداث التنامي، التي تؤدي إلى تكوين الفرد البالغ، من البيضة الملقحة أو من الخلية الأم مع تشكل أول جزيئه عملاقة Macromolécule، وتنظم هذه الجزيئات وفق ترتيب معين لتعطي العضيات الخلوية Organites، التي تكوّن الخلايا Cellules، وتتجمع هذه الأخيرة في مجموعات متباينة من الناحيتين المرفولوجية والفيزيولوجية مشكلة بذلك النسيج المتنوعة Tissus، التي تنظم بدورها بطرائق محددة لتعطي الأعضاء organs التي يتكوّن منها الفرد البالغ. وعلى هذا النحو يبنى الشكل النهائي للمتعضية. إن هذا التنامي للمتعضية الذي ينطلق من الخلية، يفترض أن يكون نتيجة حتمية لتأثيرات البنى البيولوجية Structures biologiques في مختلف المستويات الجزيئية منها والخلوية، ينبغي ربط تلك البنى بالخصائص الأساسية للخلية، والتي أصبحت أكثر جلاءً وأشد وضوحاً، نتيجة للتقدم الكبير الذي تحقق في مجال علوم الخلية والوراثة والبيولوجيا الجزيئية، والتي يمكن تلخيصها بالنقطتين الأساسيتين الآتيتين:

1- تستطيع الخلية تركيب مختلف الأنماط الجزيئية، وتُعد الجزيئات التي تنتج مباشرة عن نشاط الوحدات الوظيفية من الذخيرة الوراثية unités de fonction du materiel génétique من أكثر هذه الجزيئات أهمية. وهي، كما يعتقد حالياً، الحموض الريبية النووية acides Ribonucléiques والبيتيدات المتعددة Polypeptides. بينما تُعد الأنماط الأخرى كالسكريات المتعددة Polysaccharides والدهون Lipides والستيرولات Stéroles والجزيئات العضوية الصغيرة Petites molécules organiques كمنتجات غير مباشرة لهذا النشاط ذاته، فهي، بالفعل، نتيجة لسلسلة من التفاعلات التي تتوقف كل مرحلة من مراحلها على وجود الأنزيمات التي تتكوّن أساساً من البيتيدات المتعددة.

2- وتُعد الخلية آلة مُبرمجة Machine cybernétique (حاسوب أو كمبيوتر)، تخضع إلى نمط معقد من الضبط الذاتي Autorégulation، فهي تتأثر بالإشارات

المرسلة من الوسط المحيط، وتستجيب لها بتبدلات نوعية في نشاطها، كتعديل سرعة العمليات الحيوية- الكيميائية Operations Biochimiques التي تكون مركزاً دائماً لها. فالمادة الوراثية بما تحملها من معلومات وراثية تسمح بانجاز عدد لا يحصى من الاصطناعات الحيوية، إلا أن هذه المعلومات لا تتحرر بشكل عشوائي، كما لا تُستخدم بكاملها أبداً، بحيث يكون هذا الجزء المتحرر من المعلومات الوراثية، والمشرّف على تلك الاصطناعات الحيوية، واقعاً دائماً تحت إشراف أجهزة التحكم والتنظيم للخلية، من جهة، وللشروط المباشرة للوسط المحيط من جهة أخرى.

لذلك تُعزى استطاعة الكائنات الحية في بناء أشكالها النهائية المختلفة أو ما يُعرف باستطاعتها التشكلية Pouvoir morphogénétique إلى هاتين الإمكانيتين الأساسيتين للخلية.

وهكذا نرى أن بناء الشكل النهائي للنبات يكون واقعاً بشكل أساسي تحت إشراف العوامل الوراثية المحددة لخصائصه من جهة، وتحت تأثير عوامل الوسط المحيط التي تعمل على تعديل أو تعديل هذا الشكل من جهة أخرى. ويوجد، إضافة إلى ذلك، مجموعة من العوامل الأخرى التي تتدخل إما لتساعد المتعضية على التعبير عن شكلها النهائي، وإما لتعيق عملية إنجاز هذا الشكل في مرحلة ما من مراحل تشكله مما يؤدي إلى شكل مشوّه من الناحيتين الكمية والكيفية. ونذكر من هذه العوامل:

- 1- الهرمونات النباتية.
 - 2- مثبطات النمو Inhibiteurs de croissance.
 - 3- التأثيرات المتبادلة بين الخلايا والنسج والأعضاء Interactions.
 - 4- قطبية الخلايا والأعضاء والتناظر المرتبط بها.
 - 5- الكمون الكلي للخلية Totipotence cellulaire والتماييز الخلوي Différenciation وإمكانية العودة عن التمايز Dédifférenciation والتجديد Régénération.
- سنعالج بعض هذه العوامل حسب أهميتها.

الفصل الأول

الكمون الخلوي، والتمايز الخلوي والعودة عنه

إن كل كائن حي ومهما تكن درجة تعقيد بنيته، يتشكل من خلية واحدة. فمن المنطقي، إذن، أن نفترض بأن هذه الخلية تحتوي من الاستطاعة ما يكفي لتحديد كل الخصائص المميزة لهذا الكائن الحي، فنقول إن هذه الخلية ذات كمون كلي Totipotent.

فالبيضة الملقحة ضمن الكيس الجنيني أو داخل الرحم مثلاً، تتنفس، وتستخدم الطاقة الناتجة عن ذلك في تركيب الهيولى (السيتوبلازما) ومواد الأغشية والغلف الخلوية، ثم تنقسم. وبسرعة يظهر في الجنين نوع من التخصص، فخلايا الفلقة تختص بالادخار، كما تبدو الملامح الأولى للنسج الناقلة، وتستمر أحداث التمايز والتخصص قدماً، فتظهر الخلايا السكليرانشيمية والخلايا اليخضورية والخلايا المفرزة، وتصبح هذه الخلايا قادرة على القيام بتفاعلات كيميائية - حيوية، وعمليات تركيب وهدم، لم تكن خلية البيضة الملقحة قادرة على تحقيقها في البدء. ويبدو أن هذه التبدلات الكمية والكيفية التي تطرأ على البيضة الملقحة تكون مترافقة بمجموعة من الأنزيمات الجديدة، التي تختلف من نسيج إلى آخر، ومن عضو إلى عضو آخر، والتي تظهر تدريجياً على نحو مواز للتنامي.

ولكن تركيب هذه المجموعات الأنزيمية، ذات الطبيعة البروتينية، يتم تحت إشراف نشاط الحموض النووية، فبعد عملية نسخ DNA في النواة، تنقل الشيفرة الوراثية بوساطة RNA الرسول إلى السيتوبلازما، حيث يرتبط بالجسيمات الريبية Ribosomes، وهنا تتم عملية الترجمة، فيقوم الـ RNA الناقل بنقل الحموض الأمينية ووضعها في ترتيب معين تبعاً للشيفرة الوراثية التي يحملها الـ RNA الرسول، كما يتم ربط سلاسل الحموض الأمينية باستخدام الطاقة المتحررة من ATP. وهكذا يتم تركيب البروتين النوعي Protéine spécifique الذي يتحرر ليبدأ عمله كأنزيم. ولذلك، فإن المورثة المسئولة عن تركيب مادة الخشب Lignine في نسيج من السكليرانشيم مثلاً، كانت

موجودة في نواة خلية البيضة الملقحة، إلا أن الأنزيم اللازم لم يكن قد تم تركيبه بعد، وإنما ظهر في مراحل لاحقة من تنامي تلك البيضة.

إن نواة البيضة الملقحة، تحتوي على ذخيرة وراثية كاملة، وتكون قادرة طوال حياة النبات على تحديد التفاعلات الكيميائية - الحيوية اللازمة له. وعندما تنقسم، فإن البرنامج الوراثي ينقسم معها إلى قسمين متساويين تماماً، بحيث تتلقى الخلية البنت الأولى قسماً، بينما تتلقى القسم الآخر الخلية البنت الثانية. وهكذا تكون خلايا الكائن الحي، مع تكرار الانقسامات، متشابهة وراثياً تشابهاً تاماً. ومع ذلك تبدي اختلافاً كبيراً فيما بينها ومن الناحيتين المرفولوجية والفيزيولوجية: فهناك خلية ورقية، وهذه ساقية وتلك جذرية. كما تتباين ضمن العضو الواحد أيضاً: فهذه خلية برنشيمية وتلك لحائية وثالثة خشبية... فهذه الخلايا تختلف الواحدة عن الأخرى مع أنها تملك البرنامج الوراثي نفسه، وهذا ما نسميه بالتمايز.

والسؤال الذي يطرح نفسه: كيف تستطيع هذه الخلايا المتشابهة في البدء، أن تعطي نسجاً وأعضاء مختلفة أثناء تنامي الكائن الحي؟

وتكمن الإجابة في جزيئة الـ DNA التي تحمل سلسلة من المورثات المتشابهة في كل الخلايا إلا أن بعض هذه المورثات تبقى هاجعة لفترة تطول أو تقصر، فهي لا تعطي أوامرها في خلية ما، من مستوى معين من النبات، إلا في مرحلة محددة تماماً من مراحل التنامي وحتى نستطيع مشاهدة ما يحدث، ينبغي الانتظار قليلاً، حيث نرى بداية تمايز هذا النسيج أو ذاك وتشكل هذا العضو أو ذاك.

إن الإمكانيات المتعددة التي تملكها الذخيرة الوراثية لا تتحرر بشكل عشوائي أو بمحض المصادفة، وإنما وفقاً لترتيب دقيق وبرنامج منظم بدقة، فبعض عمليات الاستقلاب (كتشكل الخشب في الخلايا اللحاءية) لا تحدث لأن المورثات المسؤولة عن ذلك تبقى في حالة ترقب وهذا ما يعرف بالكبح Repression. وعلى هذا الأساس تكون المورثات الهاجعة في خلايا اللحاء غير المورثات الهاجعة في خلايا الخشب وغير المورثات الهاجعة في الخلايا المفردة... وهكذا، فإن تمايز الخلايا، التي تكون بالأصل متشابهة

وراثياً تشابهاً تاماً، إنما هو نتيجة للتباين في نشاط مورثاتها من جهة وفي إعادة تنشيط مورثاتها الهاجعة من جهة أخرى Dérepression.

ولا يفهم التمايز على هذه الصورة دائماً، فعلماء الخلية ينظرون إلى خلايا مرستيم ما والتي تتصف ببعض الخصائص المميزة (ذات أبعاد صغيرة ومتساوية، قليلة الفجوات والسيتوبلازما وكبيرة النوى) كخلايا غير متميزة وهذا ما يعرف باللاتمايز Indifférenciation بينما تكون خلايا المخ أو القشرة مثلاً (متطاولة، كبيرة الأبعاد، ولها فجوات ضخمة ونوى صغيرة) متميزة وهذا هو التمايز Différenciation.

وعلى هذا الأساس، تكون خلايا مرستيم الجذر والساق والورقة غير متميزة، في رأي علماء الخلية، بينما تُعد متميزة في رأي علماء التمايز، لأن شطر مرستيم الساق مثلاً بحز طولي إلى نصفين لا يؤدي إلّا إلى تجديد ساقين رئيسيتين، وكذلك الحال بالنسبة لمرستيم الجذر والورقة.

أخيراً، هناك حادثة تدعى العودة عن التمايز Dédifférenciation: وهي استطاعة الخلايا المتميزة التخلي عن تمايزها والعودة إلى الحالة الجنينية اللامتمايزة باكتسابها القدرة على التقسم الذاتي من جديد. وفي الحقيقة، يمكن لخلية برنشيمية أو بشرية مثلاً أن تعود عن تمايزها، وتستعيد خصائص البيضة أو المرستيم الذي نشأت عنه، وبذلك يعود نشاط المورثات والأنزيمات من جديد إلى حالة من الهجوم، كما تصبح التفاعلات الكيميائية- الحيوية مشابهة لتلك التفاعلات في البيضة أو المرستيم. وهذا ما يؤكد أن الكمون الكلي للخلية لم يختفِ وإنما كان فقط مقتعاً بالتمايز. وتكون هذه العودة إلى الوراء صعبة بقدر ما يكون التمايز كبيراً. وهذا ما توضحه الأمثلة الآتية:

1- تستطيع إحدى خلايا البشرة للسويقة تحت الفلقات في نبات الكتانية Inaria العودة عن تمايزها، مع أنها مشابهة تماماً للخلايا البشرية الأخرى، فتبدأ بالتقسم النشط مكونة بذلك كتلة من الخلايا المرستيمية، سرعان ما تتمايز إلى مرستيم إعاشي مكتمل من الناحيتين الشكلية والوظيفية، والذي يبدأ بتكوين غصن جانبي مورق، بحيث يمكن افتساله، وزرعه بعيداً عن النبات الأم، ليعطي نباتاً كاملاً مشابهاً للنبات الأم بكل خصائصه النوعية. وبذلك أمكن الحصول، بدءاً من خلية بشرية في غاية

التمايز (وكان من الممكن أن تمضي في التخصص أكثر فأكثر لتعطي وبرة واقية أو مساماً) على نباتٍ جديدٍ مشابهٍ للنبات الأم.

2- لاحظ الباحث STEWARD، بعد أن تمكن من عزل خلايا البرنشم اللحاءي من نسج نبات الجزر *Daucus carota*، وزرعها في الزجاج على وسط مناسب، قدرة هذه الخلايا على التقسم النشط، مشكلة بذلك كتلة من الخلايا الجنينية مشابهة لمرحلة المعيدية الحيوانية *Morula animale*، ثم جنيناً، يكون في أكثر الحالات، قادراً على تشكيل نبات مكتمل قد يزهر ويثمر.

ويرى هذا الباحث، أن الشرط الأساسي لنجاح هذه التجربة، هو عزل الخلية الذي يحررها من تأثير الخلايا المجاورة لها. وبذلك يعود الكمون الكلي الخلوي إلى الظهور من جديد.

3- من المعروف في عملية التجديد أن زراعة قطعة من ساق أو ورقة كهلة تعطي نباتاً كاملاً مع أنها مجردة من أية خلية مرستيمية، وهذه إحدى الخصائص المميزة للنباتات الراقية، وبرهان على إمكانية عودة الكمون الكلي الخلوي من جديد بعد أن كان مقنعاً بالتمايز لفترة طويلة.

الفصل الثاني

Facteurs génétiques العوامل الوراثية

يُعزى تشييد البنى البيولوجية في المستويات المختلفة من تنامي الكائن الحي، كما شاهدنا، إلى ما تتمتع به الخلية من قدرة على الاصطناع الحيوي، وما تملكه من أجهزة ضبط وتحكم وإشراف. فالمتعضية، مهما كانت بنيتها، لا تستطيع أن تبني أية بنية إلا إذا توفر لها وبشكل مسبق كمية مناسبة من المعلومات الضرورية. فالوسط الخارجي لا يقدم، عملياً، إلا كمية محدودة جداً من هذه المعلومات. ولذلك اتجه الباحثون في دراسة حادثات التنامي، إلى المادة الوراثية للخلية، كمصدر نهائي للمعلومات.

إن الكشف عن هذه المعلومات الوراثية أو التعبير عنها، مرتبط بعوامل خارجية وداخلية في آن واحد. فعلى الرغم من التساوي التام بين كل خلايا المتعضية في الكمون الوراثي، فإن إمكانية التعبير عن هذا الكمون، تبقى مختلفة، فهو يرتبط من جهة بالتأثيرات المتبادلة بين مورثات كل خلية من خلايا المتعضية، ومن جهة أخرى، بطبيعة وأهمية الرسائل أو المعلومات الملتقطة والقادمة من الوسط الخارجي أو من الخلايا المجاورة (كتبادل المعلومات بين الخلايا Messages intercellulaires عن طريق المواد الهرمونية ونواتج الاستقلاب...).

ولا نعرف، حتى الآن، إلا القليل عن كيفية انتقال المعلومات الوراثية إلى البنى المرفولوجية Structures morphologiques، ولكنه بالتأكيد، يتم على مراحل (مرحلة إثر مرحلة) بدءاً من المستوى الجزيئي وحتى المستوى الخلوي، الذي يقود في النهاية إلى تمايز النسيج وتشكل الأعضاء.

1- في المستوى الجزيئي Niveau Moléculaire :

تُعد الحادثة التي تؤدي إلى تركيب جزيئة كبيرة مبرمجة أو مُرمزة Macromolécule codée، مع أنها من أبسط حادثات التنامي، القاعدة الأساسية لكل حادثات التنامي الأخرى. ويؤدي الاصطناع الحيوي Biosynthèse في هذا المستوى إلى تركيب ثلاث مجموعات من تلك الجزيئات: الـ DNA والـ RNA والبروتينات.

وتؤدي البروتينات دوراً أساسياً في بناء الشكل وتحديده. وتوجد إلى جانب البروتينات ذات النشاط الأنزيمي *Protéines á activité enzymatique*، البروتينات البنيوية *Protéines structureles* والتي تكون إما حرة أو متحدة مع السكريات المتعددة والدهون (وهي من نواتج الاستقلاب البنائي)، كما أنها تُعد من أهم المواد المكونة للبنى الخلوية. فالجزيئة البروتينية، كما هو معروف، تتكون من وحدات أساسية هي الببتيدات المتعددة *Polypeptides* التي تتكون بدورها من الحموض الأمينية.

ويتصف الببتيد المتعدد، قبل كل شيء، ببنيته الابتدائية، أي بتتالي الحموض الأمينية المختلفة وفق ترتيب معين، ويكون هذا الترتيب محددًا بترتيب نكليوتيدات المورثة المقابلة.

إضافة إلى ذلك، تؤدي الروابط المختلفة، التي تتشكل بين عدد من حلقات السلسلة المتكونة، إلى ثني هذه السلسلة وطبها. فينشأ عن ذلك بنية محددة ثلاثية الأبعاد (بنية فراغية محددة). وهذا ما يُعرف في الكيمياء الحيوية بالبنية الثانوية والثالثية للببتيد. وفي النهاية يتحد عدد من الببتيدات المتعددة مع بعضها وبمشاركة محتملة لمجموعات جزيئية أخرى. وعلى هذا النحو يتم، عادة، تركيب الجزيئة البروتينية، وهذا ما يدعى بالبنية الرابعة.

وهكذا نرى، أن البنية الفراغية للجزيئات البروتينية، تكون محددة، بشكل أساسي، بالبنية الابتدائية للببتيدات المتعددة المكونة لتلك الجزيئات. إلا أن هذه البنية يمكن أن تتبدل تبعاً لخصائص الوسط المحيط، كدرجة الـ *PH*، وتركيز الشوارد ثنائية التكافؤ *Ions bivalents*، وكذلك تبعاً للروابط التي يمكن أن تتحقق بين الجزيئة البروتينية ومواد أخرى من طبيعة متنوعة. وتُعرف هذه الحادثة، في آليات ضبط الاستقلاب الخلوي، باسم الأشكال الانتقالية *Transition allostérique* ويُعتقد حالياً، أن الأشكال الانتقالية للبروتينات البنيوية، تستطيع أن تؤدي دوراً مهماً في حادّثات التنامي. فظهور مثل هذه الأشكال في الوسط الخلوي، أثناء مرحلة ما من مراحل تشكل إحدى المواد ذات الوزن الجزيئي الصغير، يكون كافياً لتحديد بعض التبدلات المهمة في الشكل.

فالجزيئة البروتينية، إذن، بناء معقد ثلاثي الأبعاد Édifice tridimensionnel، وقابل للتبدل والتغير، وأن تشكلها بدءاً من الببتيدات المتعددة الخطية، التي تعد كنتيجة مباشرة لنسخ المخططات الوراثية Transcription des plans génétiques، ما هو إلا حادثة حقيقية من أحداث التشكل، بل من أكثرها أولية Le plus élémentaire. فبمثل هذه الجزيئات المعقدة، تُشاد البنى البيولوجية في المستويات الأعلى.

2- التنامي في مستويات الفيروسات Morphogenèse de virus:

تُعد الفيروسات نموذجاً رائعاً لدراسة أحداث التنامي في هذا المستوى: والمقصود هنا بناء أو تشكل جسيمات أو وحدات فيروسية particules virales تدعى بالفريونات virions، التي تُعد من أبسط البنى البيولوجية متعددة الجزيئات Structures biologiques plurimoléculaires، والتي ليس لها أي نشاط استقلابي، إلا أنها قادرة على إصابة الخلايا الأخرى للمضيف.

ويتكون الفريون من جزيئة نووية (RNA أو DNA) تحمل المعلومات الوراثية، ومن عدد من الجزيئات البروتينية، التي تنتظم حول الجزيئة النووية على شكل غلاف واقٍ، يدعى بالمحفظة Capside. وقد تحتوي بعض الفريونات، إضافة إلى ذلك، على غلاف آخر من طبيعة بروتينية - شحمية lipoprotéinique يشبه الغشاء السيتوبلازمي، وعندئذ تدعى المحفظة النووية Nucléocapside.

لقد أمكن، في بعض الأنواع الفيروسية، دراسة تنامي الفريونات بدءاً من مكوناتها الأساسية، دراسة تجريبية معمقة.

أ- تنامي الفريونات بسيطة البنية:

يُعد فيروس فسيفساء التبغ Virus Mosaïque du tabac أو (TMV)، من أبسط الفيروسات بنية. فالفريون لا يشتمل إلا على نوعين فقط من الجزيئات: جزيئة واحدة من RNA (الوزن الجزيئي 3×10^6 ، 6500 نكليوتيد) و 2650 جزيئة بروتينية متماثلة capsomères identiques، وكل جزيئة منها مكونة من ببتيد متعدد وحيد unique polypeptide، يتألف بدوره من تتالي 158 حمضاً أميناً. وتتوضع هذه الجزيئات على هيئة حلزون منتظم، مشكلة المحفظة، بينما تشكل جزيئة الـ RNA النووية حلزناً مماثلاً

يشغل الفراغ المركزي (الشكل 1-1). ويشكل هذا المجموع من الجزيئات، عندما يكون الوسط مشبعاً بالماء عادةً، عُصِيَّةً اسطوانية الشكل batonnet (قطرها 17 ميكرونًا، وطولها 300 ميكرون)، والتي تتحول إذا ما تعرضت للجفاف، إلى مؤشر مستقيم قاعدته على شكل مسدس منتظم.

وكما هو معروف، منذ الأبحاث القديمة لـ (Fraenkel – conrat et Williams)، يمكن عن طريق بعض العوامل، (كالتلاعب في تركيز الوسط بالشوارد ثنائية التكافؤ)، أو الصدمة الحلولية (choc osmatique، أو المنظفات detergents) تفكيك بنية الفريونات ذاتياً (تتفكك جزيئات المحفظة caspomères، وتفقد الجزيئة النووية بنيتها الحلزونية الثانوية لتأخذ شكل خيط متشابك دون انتظام)، أو إعادة تكوينها من جديد.

ويبدو أن دور هذين النوعين من الجزيئات، في هذه الحادثة، مختلف جداً. فبينما يعود الدور الأساسي المكون للشكل إلى الجزيئات البروتينية، التي تتجمع تلقائياً، حتى في غياب جزيئة RNA، على شكل عُصِيَّة، تبدو ظاهرياً مشابهة للفريون المكتمل، إلا أن طول هذه العُصِيَّة يبقى دون تحديد، كما تبقى بنيتها الحلزونية غير مستقرة، وغالباً ما يستبدل بها تضيق من الأقراص المسطحة. ولذلك يكون دور جزيئة RNA مقتصرًا على تحديد طول العصية وجعل بنيتها الحلزونية مستقرة.

والمدهش حقاً، إن هذا الدور الصغير لجزيئة RNA، يمكن أن يقوم به أي شريط من الـ RNA بطول مناسب، ومهما كان تتالي نيكليوتيداته، أي ليس لهذا التتالي أية أهمية تقريباً. فالبروتين عن طريق انثنائه الثلاثي Pliage tertiaire، وقابليته على التجمع، يحمل المعلومات الضرورية لهذا المستوى من التتامي الأولي Morphogenèse élémentaire. وهذا ما قاد، في النهاية، بأن تتامي الفريون ما هو إلا حادثة بلورة حقيقية للبروتين: cristallisation.

لقد اكتشفت هذه الحادثة، في البداية، في فيروس فسيفساء التبغ (TMV)، وتبين فيما بعد، وجودها في أنواع أخرى من فيروسات RNA وبخاصة في الفيروس البكتيري الذي يعرف بملتهم البكتيريا Bactériophage، فالمحفظة، وبالطريقة ذاتها، تتكون من نوع

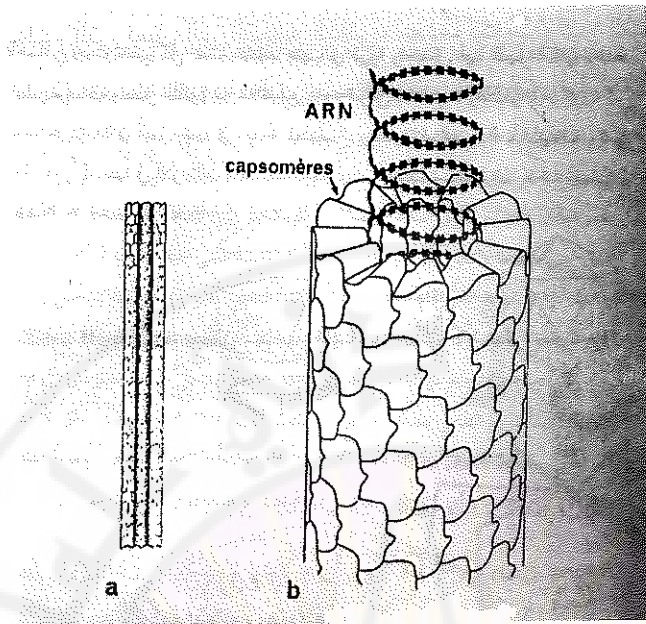
واحد من الجزيئات، التي تميل إلى التجمع الذاتي، عندما يكون تركيز الشوارد مناسباً، ولا يكون لنوعية (هوية) الجزيئة النووية، التي ستحاط بتلك المحفظة، أية أهمية. وهكذا أمكن، عن طريق الزراعة في الزجاج Culture in vitro، الحصول بسهولة على تشكل فيروسات هجينة، بوضع بروتين المحفظة لنوع فيروسي مع جزيئة نووية لنوع فيروسي آخر.

وتجدر الإشارة إلى الدور البيولوجي الهام، لمثل هذه القابلية للبروتينات المحفظة لبعض الفيروسات، على الانتظام في محفظة حول أية قطعة ذات طول مناسب من أي حمض نووي، فهذا ما يسمح لحادثات الترجمة أن تتم في الخلية البكتيرية. فقد تبين حديثاً أن بعض فيروسات الفيروس المولد للأورام في الفقاريات Virus oncogène (أو 40 SV) تحتوي على DNA المضيف بدلاً من DNA الفيروس.

لقد أطلق Kellenberger، على هذا التتامي الأولي Morphogenése élémentaire، مصطلح التتامي من الطراز الأول Morphogenése de première ordre، حيث تقدم المعلومات الضرورية لتشكل البنية من البروتين الوحيد، أي من سيسترون واحد seul cistron.

ب- تتامي الفيروسات معقدة البنية:

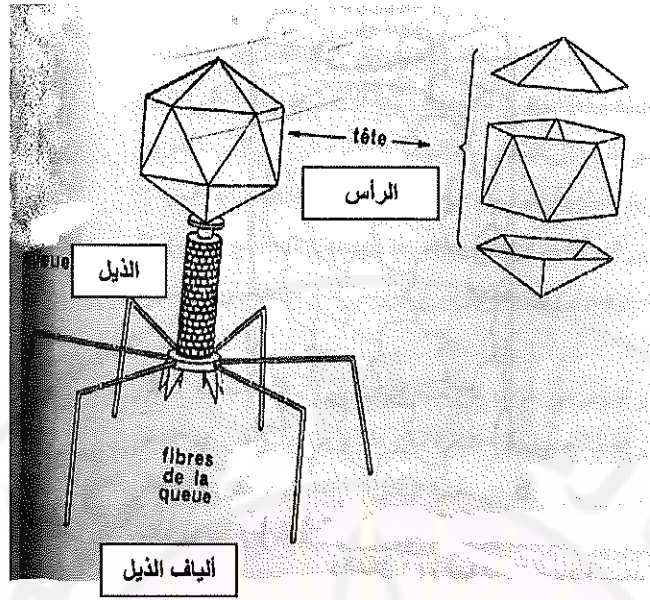
تكون آلية تتامي الفيروسات في فسيفساء التبغ، مع أنها تنطبق على الكثير من الأنواع الفيروسية، مختلفة في أنواع فيروسية أخرى، اختلافاً جذرياً، كما في ملتهومات الجراثيم Bactériophages. حيث تتنامى الفيروسات بآلية بالغة التعقيد. لذلك تركزت الدراسات التجريبية المعمقة، في هذه السنوات الأخيرة، على آلية تتامي فيروسات النوعين T₂، T₄، في أنحاء مختلفة من العالم: في جنيف، من قبل Kellenberger وفريقه، وفي الولايات المتحدة الأمريكية من قبل Edgard وفريقه. وقد استخدم هؤلاء الباحثون كل التقانات الحديثة في علم الوراثة والمجهر الإلكتروني والكيمياء الحيوية.



(الشكل 1:1) البنية الدقيقة لفريون فسيفساء التبغ.

a : البنية كما تظهر بالمجهر الإلكتروني. b : رسم نصف توضيحي للبنية الدقيقة مع جزيئة RNA على شكل حلزون، والمحفظة الاسطوانية المكونة من الجزيئات البروتينية (capsomères).

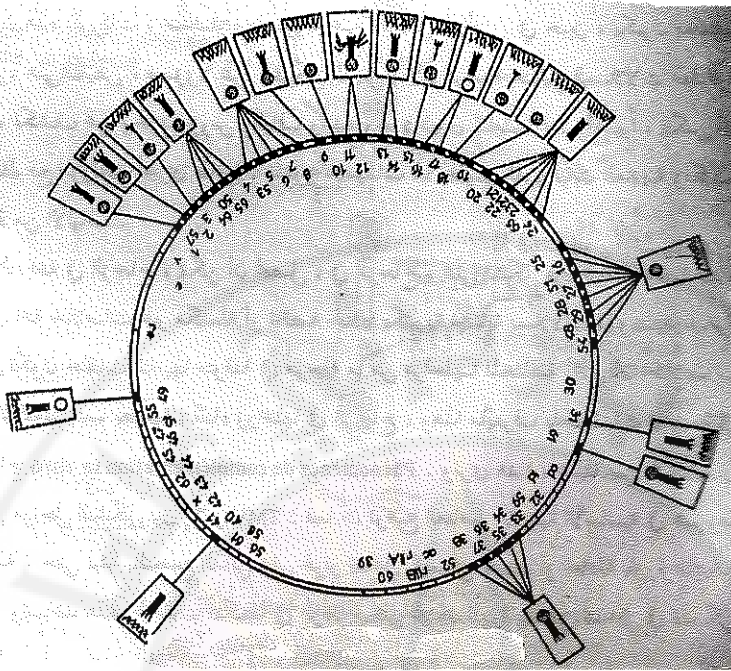
وتبين من هذه البحوث أن الفريون T_4 لا يكون أكثر تعقيداً من الفريون TMV من الناحية المرفولوجية فحسب وإنما في آلية التتامي أيضاً. فهو يتألف من ثلاثة أجزاء رئيسية: الرأس والذيل والألياف. ويحتوي الرأس على جزيئة نووية من DNA (وزنها الجزيئي 1.3×10^8)، يحيط بها محفظة بروتينية متعددة الوجوه (20 وجهاً)، وتتكون من تكرار جزيئات أو وحدات متماثلة هي الـ capsomères التي تتجمع في مثلثات متساوية الأضلاع بحيث تلتقي كل خمسة مثلثات منها في ذروة واحدة. أما الذيل الذي يرتبط بالرأس بواسطة مفصل فيتألف من ثلاثة أجزاء : قرص قاعدي، واسطوانة مركزية تمر عبرها جزيئة DNA أثناء حقنها في خلية المضيف، وغمد انقباضي. أما الألياف التي تؤدي دوراً أساسياً في الارتباط بالغشاء البكتيري، فعددها ستة ألياف كحد أقصى، (الشكل 2:1)



الشكل (2:1) البنية الدقيقة لملتهم الجراثيم T₄

أما آلية تنامي الفريون T₄ ، فقد تبين أن وجود جزيئات المحفظة البروتينية مع جزيئة الـ DNA ، وعلى نقيض فسيفساء التبغ، لا يكون كافياً من أجل تنامي الفريون ذاتياً، وأن هذا التنامي يتوقف على تدخل بعض المورثات الأخرى للفيروس التي تؤدي دوراً أساسياً في تكوينه.

لقد استطاع الباحثون باتباعهم طريقة الكشف عن المورثات الطافرة، حيث تؤدي كل طفرة إلى حدوث اضطراب في مرحلة ما من مراحل تنامي الفريون، كما تقع أخطاء مهمة في التجميع Erreurs d'assemblage ، وهذا ما يؤدي في النهاية إلى تنامي فريونات مسخة أو مشوهة. وحتى يتم هذا التجميع على نحو صحيح، يجب إضافة إلى البروتين الكلي للمحفظة، أن تتدخل بعض المورثات عن طريق إشرافها على اصطناع أنماط أخرى من الجزيئات النوعية الضرورية لإتمام تجميع الفريون بشكل طبيعي. ودراسات وراثية معقدة (لا مجال لذكرها) تعتمد على الطفرات الكيميائية - الحيوية عن طريق استخدام العوامل المولدة للطفرات، استطاع الباحثون رسم الخارطة الوراثية للفيروس، وتحديد مئة مورثة حتى الآن على هذه الخارطة، وقد أعطي لكل منها رمزاً رقمياً (الشكل 3:1).



الشكل (3:1) الخارطة الوراثية لملتهم الجراثيم

كما تم توزيع هذه المورثات، تبعاً للنمط الوظيفي الذي تقوم به أثناء دورة التنامي، إلى ثلاث مجموعات : تضم الأولى عدداً مهماً من المورثات التي تتدخل في اصطناع الـ DNA الفيروسي، بينما يقتصر دور مورثات المجموعة الثانية على حل الخلية البكتيرية المضيفة وتفكيكها في نهاية الدورة، أما المجموعة الثالثة فتضم نحو 50 مورثة تتدخل في تحديد الشكل النهائي للفيرون وتدعى بالمورثات المحددة للتنامي .Gènes Morphogenetiques

فإذا ما طفرت أبة مورثة من هذه المورثات المحددة للتنامي فإنها ستؤدي إلى النتيجة التالية: تبدأ دورة التنامي بشكل طبيعي، ويتم تركيب DNA الفيروسي، ولكن لا يتشكل أي جسيم نشيط Particule active أو فيرون. لأن شيئاً ما قد حدث، ومنع أحداث التنامي من التتابع، أي أن دورة التنامي قد توقفت وجُمِدت في مرحلة ما من مراحل تنامي الفيرون. إضافة إلى ذلك، فإن معظم هذه المورثات المحددة للتنامي لا تبدأ نشاطها إلا

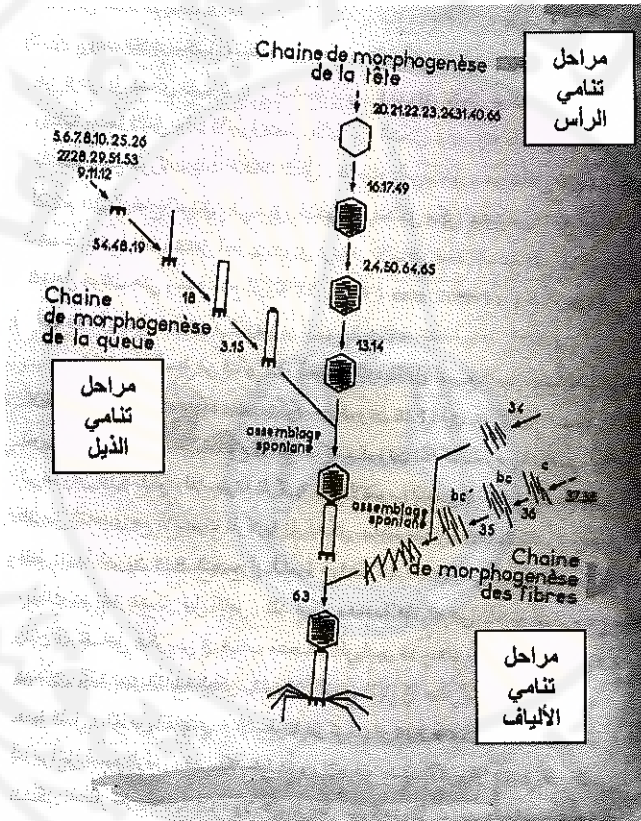
في وقت متأخر، بعد عدة دقائق من بداية تركيب DNA، ولذلك يدعى البروتين الذي تشرف على تركيبه بالبروتين المتأخر. ويمكن أن نصل إلى دراسة آلية التنامي، عن طريق التعرف على طرائق تأثير هذه المورثات المحددة . ولتوضيح هذه الطرائق نلجأ إلى:

1- دراسة خلاصات البكتيرية المصابة بمختلف السلالات الطافرة، والبحث عن طلائع الفريونات Précurseurs ، أما بالمجهر الإلكتروني أو باختبارات مصلية Tests sérologiques التي يمكن أن تترافق بفصل المحلول بالنبذ التفاضلي .Centrifugation différentielle.

تساعد هذه الطريقة على الكشف عن بعض أجزاء البنى العادية التي تتشكل خلال دورات التنامي المتوقفة (أو الناقصة)، فتكون هذه الأجزاء مرتبطة بالمورثة قيد الدراسة (أي المورثة الطافرة). وعلى هذا الأساس يمكن أن نلاحظ، مع بعض المورثات وجود الذيل والألياف مفصولة عن بعضها، وعدم وجود رؤوس أو وجود رؤوس غير مكتملة فقط. فتكون هذه المورثات، عندئذ، مسئولة عن تشكل الرأس. في حين، يكون بعضها الآخر على النقيض، مسئولاً عن تشكل الذيل (لأن دراسة محاليل السلالات الطافرة منها، تكشف عن وجود رؤوس وألياف وعدم وجود ذيل كامل). وأخيراً يمكن أن نلاحظ مع مورثات أخرى طافرة، ظهور جسيمات لها مظهر الفريونات العادية ولكنها مجردة من الألياف.

2- الزراعة في الزجاج، يمكن أن نحصل، في الزجاج، على تنامي فريونات عادية بدءاً من زراعة خلاصات غير مكتملة أو ناقصة لخلايا بكتيرية مصابة بسلالات فيروسية طافرة والتي تكون حلقات تناميتها متوقفة في مرحلة ما من مراحلها المختلفة. أي أن الخلاصات غير المكتملة تَتم بعضُها، أثناء زراعتها في الزجاج، وهذا ما يُعرف بالحداثات المتممة في الزجاج Phénomènes de complementation in vitro. ونرى هنا، شيئاً من التشابه في بعض مراحل التنامي بين T₄ و TMV : فما أن توضع العناصر الجزيئية الأساسية في شروط مناسبة، حتى تبدأ بالتجمع الذاتي على غرار تفاعل كيميائي بسيط أو حادثة بلورة عادية.

وتساعد هذه الحادثات المكملة في الزجاج على تحديد المورثات التي تتدخل في تشكيل الرأس مثلاً، لأنها تصبح، إذا ما طفرت، منتجة للذيول. وعلى العكس، فإن المورثات الطافرة المنتجة للرأس إنما هي مورثات الذيل بالأصل. لقد تمكّن الباحثون بمثل هذه المهارات التجريبية المتنوعة، من دراسة المراحل المختلفة للحادثات المؤدية إلى تنامي الفريون T_4 ، ويعطي (الشكل 4:1) صورة مبسطة للنتائج التي توصلوا إليها.



الشكل (4:1) المراحل المختلفة لحادثات تنامي T_4 .

فتنامي T_4 ما هو إلا عملية من الحادثات المتتالية Processus séquentiel، التي تتم مرحلة إثر مرحلة، على نحو مشابه لسلسلة من التركيب الحيوي Chaine

de Biosynthese . ويتطلب إنجاز كل مرحلة منها تدخل بعض المنتجات النوعية (البروتينات النوعية)، التي تنشأ عن نشاط مورثات محددة.

ويوجد ثلاث سلاسل مستقلة من أحداث التمايز Chaines de morphogenése التي تؤدي إلى تنامي الفريون T₄: السلسلة الأولى تؤدي إلى تشكل الرأس مع الـ DNA، والثانية منتجة للذيل، أما الأخيرة فتعطي الألياف (الشكل 4:1). وتعتمد كل سلسلة على ما تنتجه بعض المورثات ذات النشاط المتتالي. فتجميع رأس - ذيل، هو تفاعل ذاتي، يمكن أن يتم، في الزجاج كما في الحي، فور الانتهاء من تشكل مكوناته وتواجدها مع بعضها. ويحدث فيما بعد، تفاعل آخر يؤدي إلى ارتباط الألياف لهذه الجسيمات إلا أن هذا التفاعل يتوقف على وجود منتج المورثة 63 produit gene (63) (أو البروتين P.63) الذي يتدخل، على ما يبدو، كأنزيم. ويُشاهد هذا النمط من التأثير، في السلسلة المؤدية إلى تجميع الذيل أيضاً. فالغمد الانقباضي للذيل gaine contractille يتكوّن من البروتين P.18 الذي يتم تركيبه تحت إشراف المورثة 18. إلا أنه لا يبدأ بالتجمع إلا بعد تركيب البروتين المكون للقرص القاعدي أولاً، ثم البروتين P.19 المكون للأسطوانة المركزية (أو الأنبوب الذيلي) ثانياً، ويؤدي تجميع القرص القاعدي مع الاسطوانة المركزية إلى تشكل بداءة الذيل Ebauche ثالثاً، وعندها فقط، يبدأ البروتين P.18 بالتجمع أو البلورة حول هذه البداءة ليعطي الغمد الانقباضي.

وبذلك يتم إنجاز تنامي ذيل كامل. لقد أمكن مشاهدة هذا التفاعل الأخير في الزجاج، وتبين أنه تفاعل عكوسي في غياب منتجات المورثتين 15 و 3. فالبروتينان P.15 و P.3 يتدخلان بآلية تعيق القابلية العكوسية وتوقف تجميع الذيل في حالة كاملة ومستقرة: بداءة الذيل القرص القاعدي + الاسطوانة المركزية + P.18
↔ ذيل كامل.

أما مراحل تجميع الرأس، فهي أكثر تعقيداً، ولا نعرف حتى الآن، إلا القليل عن الدور المشكل المحتمل لجزيئة الـ DNA، ولا حتى المراحل التي تؤدي إلى تواجد

هذه الجزيئة داخل المحفظة. وهذا متروك للأبحاث الواعدة، والتي ستكون دون شك، باهرة وستحمل لنا قريباً الكثير مما نجهله الآن.

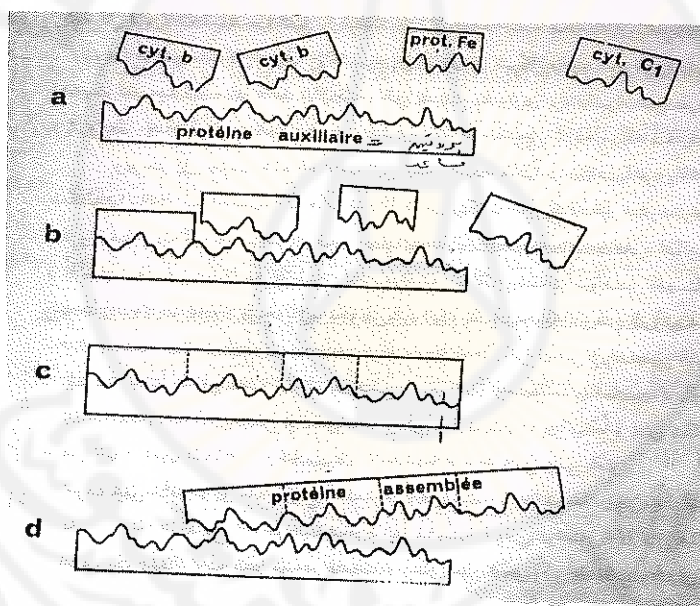
3- التنامي في مستوى عضيات الخلية Morphogenèse des organites cellulaires

على النقيض من تنامي الفريونات، فإننا لا نملك معلومات دقيقة عن آلية تنامي العضيات الخلوية، مع أن آلية تجميع الجزيئات المكونة لبعض هذه العضيات قد تكون بسيطة، وقد تقابل حادثة بلورة ذاتية لعدد صغير من الأنواع الجزيئية. فالجسيمات المركزية Centrioles، على سبيل المثال، تتكون من الأنابيب المجهرية Microtubules، التي تتشكل بسرعة كبيرة أحياناً. ويبدو أن مجمل المعلومات الضرورية لتجميع هذه الجزيئات تأتي من البنية الفراغية لهذه الجزيئات نفسها. أي أننا أمام حادثة بلورة، كذلك التي شاهدناها في تنامي فريونات فسيفساء التبغ.

كما يعود تشكل مغزل الانقسام إلى تبدل في شكل الجزيئات البروتينية المكونة، بحيث تصبح ليفية، ثم تأخذ الألياف، التي تتوضع بالتوازي، بالبلورة عن طريق تشكل الروابط $S - S$.

ويوجد إلى جانب هذه الحالات التي تبدو بسيطة نسبياً، حالات أخرى أكثر تعقيداً، كالغشاء الداخلي للجسيمات الكوندرية، الذي يتكون من تكرار غير محدود لوحدة بنيوية - وظيفية. إنه تجميع أنزيمي متعدد Assamblage multienzymatiques، تتألف عناصره الأساسية من سلسلة كاملة من نواقل الإلكترونات، ومن جهاز أنزيمي Système d'enzymes يتدخل في تكوين الروابط الفسفورية، ومن البروتينات البنيوية والانقباضية Protéines de structures et contractiles. لن ندخل في تفاصيل البنية الدقيقة المعروفة حالياً بدقة متناهية، وإنما سنكتفي، من أجل توضيح مدى تعقيدها، بالإشارة إلى أن سلسلة واحدة من نواقل الإلكترونات، التي يكون دورها مؤكسداً (على شكل شوارد من الهيدروجين المنزوعة من الحموض العضوية)، تشتمل على نحو 30 جزيئة بروتينية تعود، على الأقل، إلى 10 أنواع مختلفة من الجزيئات. وتتوضع هذه الجزيئات تبعاً لنظام دقيق. كما تتحد مع الشحوم والفسفوريات. ومن الواضح، أن مثل هذا التجميع

الذي يكون على هذه الدرجة من التعقيد، وعلى هذا النحو من الدقة، والذي يتم دون تدخل التأثيرات المتبادلة بين عناصره المكونة التي تكون، بالأصل، موجودة في الوسط بشكل عشوائي، يتكرر في أي جسيم كوندري آلاف المرات. ولذلك فإن تشكلها لا يمكن أن يتم بتجميع فعال، إلا إذا كانت هذه الجزيئات المكونة، موجودة بنسب كافية ومتوزعة باتجاه ملائم بعضها من بعض. ويمكن عندئذ أن نفترض وجود آلية من النمط الموضح (بالشكل 5:1) والمتعلق بتجميع مركب من المركبات الأربعة، التي تكون السلسلة الناقلة للإلكترونات. ويتكون هذا المركب من جزيئين من السيتو كروم b، وجزيئة من البروتين المشترك على الحديد، وجزيئة من السيتو كروم c. ويستخدم في تجميع هذه الجزيئات قالب من البروتين المساعد. وتندمج الروابط النوعية بسهولة مع قطع القالب، على نحو مشابه لإتحاد الأنزيم مع مداده، بحيث تبقى هذه الروابط هشة وسريعة الانفكاك.



(الشكل 5:1)

رسم تخطيطي، يوضح آلية تجميع بنية معقدة متعددة الجزيئات على قالب من البروتين المساعد.

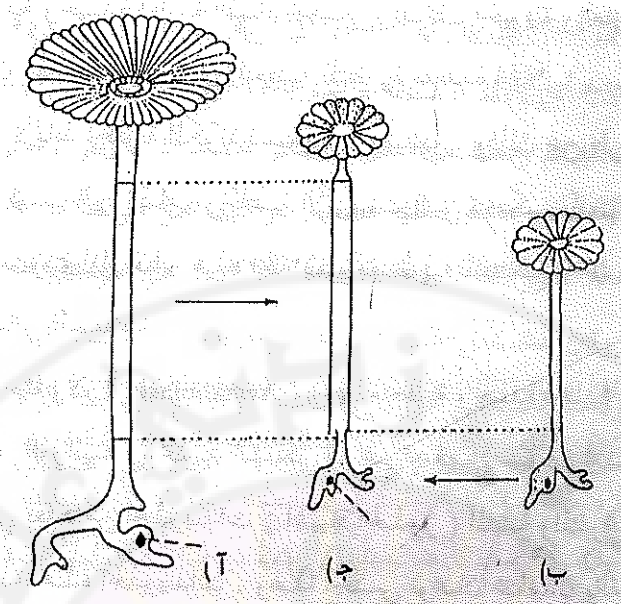
4- المستوى الخلوي:

تستطيع المتعضية وحيدة الخلية القيام بجميع الوظائف الحيوية وإنجازها على نحو مذهش. بينما تكون هذه الوظائف، في المتعضية المتطورة متعددة الخلايا، موزعة بصورة متناسقة بين مختلف الأنماط الخلوية المكونة لنسجها وأعضائها. وذلك عن طريق مورثاتها التي تشرف على تركيب البروتينات وبخاصة الأنزيمات التي تتحكم بأفعال الاستقلاب المختلفة في الخلية مما يؤدي إلى تمايز هذه الخلايا وتخصصها، فتتكون النسج والأعضاء ويتحدد الشكل النهائي للمتعضية.

ويُعد طحلب الأسيتابولاريا *Acetabularia*، وهو متعضية وحيدة الخلية، مثلاً رائعاً لتوضيح تأثير العوامل الوراثية في تحديد الشكل النوعي. فهي سويقة تحمل في نهايتها العلوية قبة، وتنتهي بعدد من الجذريدات (أشباه الجذور) المثبتة والمتفرعة، وتتوضع النواة الوحيدة في أحد هذه الجذريدات. ولهذا الجنس نوعان مختلفان بالقامة وبشكل القبة: الأول هو الأسيتابولاريا المتوسطي *A. mediterranea* ذو القامة الطويلة والقبة الكبيرة (الشكل 6:1-أ)، والثاني هو الأسيتابولاريا الوتشتايني *A. wettsteinii* ذو القامة القصيرة والقبة الصغيرة (الشكل 6:1-ب).

إن تطعيم الجزء الأكبر من سويقة النوع المتوسطي على جذريد من النوع الوتشتايني الذي يحتوي على النواة، يؤدي إلى تجديد قبة تكون في البداية مشابهة لقبة النوع المتوسطي، ولكنها لا تلبث أن تكتسب بسرعة خصائص قبة النوع الوتشتايني حامل الطعم.

إن نواة النوع الثاني أملت معلوماتها الوراثية وفرضت تأثيراتها المحددة للشكل، عن طريق RNA الرسول، الذي ترجم هذه المعلومات في سويقة تحتوي على سيتوبلازما غريبة. ولكن مع شيء من التأخير، تمكنت خلاله أنزيمات و RNA النوع الأول التي بقيت في السويقة، من إظهار تأثيرها الذي لم يدم طويلاً أمام غزارة الرسل الوراثية القادمة من نواة النوع الثاني (الشكل 6:1-ج).



الشكل (6:1)

أ- النوع المتوسطي ب- النوع الوتشتاني ج- عملية التطعيم.

والخلاصة:

نرى، من خلال هذا العرض، مدى التشابه بين أحداثات التنامي التي تؤدي إلى تنامي الفريونات وتلك المؤدية إلى تنامي العضيات الخلوية. وتعد كلها أحداثات تنامي أولية (أو من المستوى الابتدائي). والسؤال المهم الذي يطرح نفسه هو، هل يوجد علاقة بين التنامي في هذا المستوى والتنامي في المستوى الأرقى (الأعلى)؟ وللإجابة، تبدو الملاحظات الآتية في غاية الأهمية:

- ينبغي أن نعترف بوجود اختلاف أساسي بين التنامي في هذين المستويين، ففي تنامي الفريونات لا يتدخل إلا التأثير المتبادل بين الجزيئات Interaction entre les molecules التي هي بالأساس مواد جامدة Objets inertes. بينما يتدخل في المستوى الأرقى جملة من التأثيرات المتبادلة بين الخلايا Interaction entre les cellules. إن ما تتمتع به تلك الخلايا من خصائص البرمجة والتوجيه، كما شاهدنا، يؤدي دوراً أساسياً في هذه التأثيرات المتبادلة.

• إن قابلية تعرض البروتينات إلى بعض التبدلات الشكلية، تبعاً لشروط الوسط، يضيف عليها بعض الخصائص الأولية في البرمجة والتوجيه، تشبه إلى حد ما خصائص الخلايا وكما هو معروف، تستطيع هذه الخصائص للجزيئات البروتينية أن تتدخل في آليات الضبط الخلوي. ومن وجهة النظر هذه، يوجد بالتأكيد، نوع من التشابه بين الحادّات المؤدية إلى تشكّل الفريون T4 وتلك المكوّنة للورقة، مثلاً، من نبات راقى.

• الباحث يعلم أن الحركات التشكيلية *Mouvements morphogénétiques*، أو ما يعرف بهجرة الخلايا خلال تشكّل المعيدية في جنين الحيوان تؤدي دوراً أساسياً في حادّات التنامي. إلا أن مثل هذه الهجرة الخلوية لا تهم علماء التنامي النباتي لأنها لا تحدث على هذا النحو، كما أن النباتات لا تبني أشكالها إلا إذا نمت، ويتعبّر آخر، يكون تنامي النباتات مرتبطاً بالنمو أي بتكاثر الخلايا واستطالاتها. ويبدو أن هذا الاختلاف لا يكون إلا ظاهرياً، لأن اتجاه مغازل الانقسام واتجاه الاستطالات الخلوية ما هي بالحقيقة إلا نتيجة للتشوهات الشكلية وحركة الكتل السيتوبلاسمية ضمن الخلية. والمدّش حقاً هو النتيجة التي توصلت إليها الباحثة *Larpant* في أطروحتها. فقد بينت أن تفرع خيط من الخيوط الأولية للطحلب إنما ينتج عن تشوّه مسبق للخلية التي سينشأ عنها هذا التفرع، وذلك قبل أن يتشكّل مغزل الانقسام. إنه دون شك مثال من حالة عامة. فكل تشكّل يستوجب، إذاً، هجرة أو انتقال نسبي للكتل السيتوبلاسمية.

الفصل الثالث

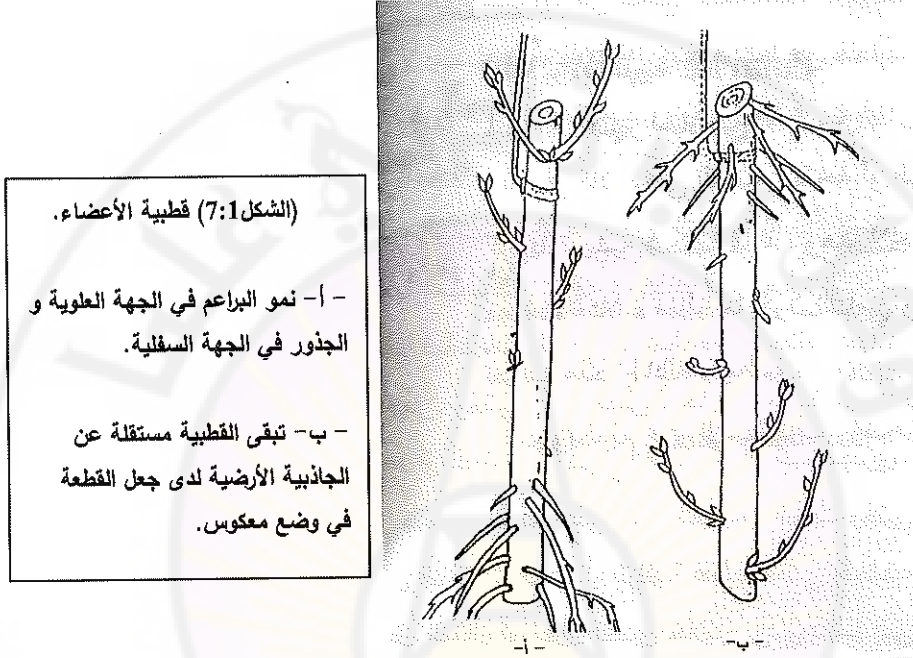
Polarité القطبية

1- المظهر الخارجي:

لو كان تنامي البيضة الملقحة أو البوغ متساوياً في جميع الاتجاهات، لأعطت نباتاً كروياً، يشبه شكلها تماماً، وهذا لا يحدث في الطبيعة إلا نادراً، كما في طحلب الفولفوكس Volvox مثلاً، فغالباً ما يكون التنامي وفق محور مفضل يدعى بمحور الاستقطاب، كما تعرف هذه الحادثة بالقطبية.

ويكون محور الاستقطاب واضحاً في النباتات الراقية: محور الساق، والجذر وحتى محور الورقة المار بمعلقها وضلعها المتوسط ... الخ. وكذلك في معظم النباتات الدنيا: من فطريات وطحالب. وتتصف نهايتا هذا المحور باستطاعات مختلفة اختلافاً جذرياً: كالقمة الإعاشية للساق والجذر. وحتى في الجنين داخل البذرة تكون هذه القطبية شديدة الوضوح: فهناك البرعم أو القطب الورقي، والجذر أو القطب الجذري. وتؤكد الدراسات التجريبية إمكان ظهور القطبية على أية قطعة من النبات وحتى على أية خلية منه سواء أكان من النباتات الدنيا أم الراقية فقطع قمتي طحلب الكلادوفورا Cladophora على سبيل المثال أو عزل إحدى خلاياه يؤدي دائماً إلى تجديد خيط يخضوري في القطب العلوي وجذر مثب في القطب السفلي. وهذا ما ينطبق أيضاً على أية فسيلة أو قطعة من ساق النباتات الراقية لا تحتوي على أية بداءة للبراعم، حيث يتشكل، إذا ما وضعت أفقياً على تربة رطبة، أو زرعت في الزجاج على وسط مناسب، عدد من البراعم في الجهة التي كانت علوية، وعدد من الجذور في الجهة المقابلة. أما إذا كانت الفسيلة حاملة لعدد من البراعم فإن الاستقطاب يبقى على حاله، فتتمو البراعم القريبة جداً من الطرف العلوي، بينما تبقى البراعم في الطرف السفلي مثبطة، ويتشكل بالقرب منها عدد من الجذور (الشكل 7:1 أ). وتكون هذه القطبية مستقلة عن الجاذبية الأرضية، لأن وضع الفسيلة في اتجاه معاكس يعطي النتيجة نفسها (الشكل 7:1 ب). وهذا ما ينطبق حتى على

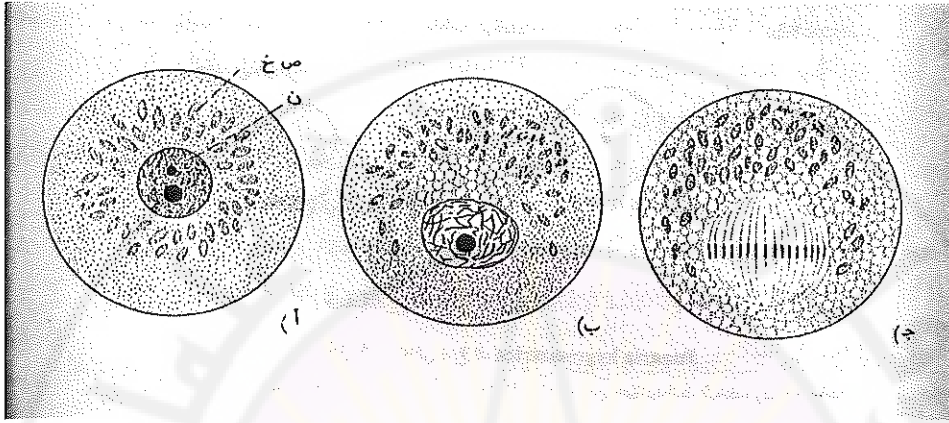
مستوى النسيج الداخلية، فعمليات التطعيم مثلاً لا يكتب لها النجاح إلا إذا كانت النهايات العلوية والسفلية لخلايا الكامبيوم في كل من الطعم وحامله، متطابقة. وعلى هذا الأساس، يمكن تشبيه النبات أو أي جزء منه بقطعة من المغناطيس التي تتصف بشكل أساسي بقطبين مختلفين تمام الاختلاف.



2- القطبية الخلوية، أهميتها، وطبيعتها وآلية تحريضها:

إن استقطاب، أية قطعة من الساق أو الجذر أو حتى من النسيج، مشابهة تماماً لاستقطاب النبات ككل. ومن هنا، جاء الاعتقاد بأن لكل خلية من خلايا النبات استقطاباً خاصاً بها، وأن المظهر الخارجي الذي شاهدناه ما هو إلا محصلة استقطاب تلك الخلايا. إن الأمثلة التي توضح القطبية الخلوية كثيرة نذكر منها على سبيل المثال، بوغة ذنب الخيل Equisetum كروية الشكل والتي تحتوي على صانعات خضراء موزعة بانتظام حول النواة (الشكل 8:1-أ) وقبل كل انقسام خطي، تتجمع هذه الصانعات في

- قطب بينما تهاجر النواة إلى القطب الآخر، وبذلك يتحدد محور الاستقطاب (الشكل 1-8:ب)، وتتشكل اللوحة الاستوائية في المستوى العمودي على هذا المحور (الشكل 1-8:ج).



(الشكل 1:8) مراحل ظهور القطبية في بوغه ذنب الخيل *Equisetum*.

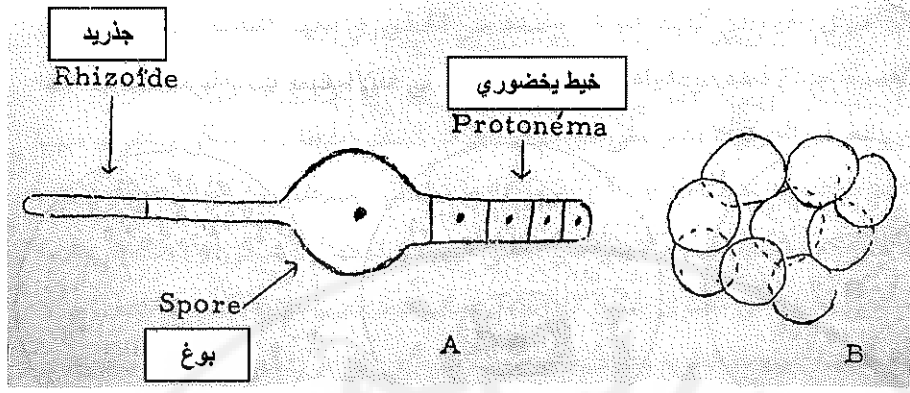
أ- توزع الصانعات اليخضورية بانتظام حول النواة المركزية.

ب- هجرة كل من الصانعات والنواة إلى قطبين متعاكسين وظهور محور الاستقطاب.

ج- تشكل اللوحة الاستوائية في المستوى العمودي على محور الاستقطاب.

أ- أهمية القطبية الخلوية وطبيعتها:

إن الظاهرة الأساسية التي تحدث لخلية البيضة الملقحة أو البوغه، خلال المراحل الأولى من تناميها، هي دون شك، اكتساب القطبية أو ما يعرف بالقطبية الأصلية *Acquisition de la polarité initiale*. ويصبح التعضي على ما يبدو، مستحيلًا دونها. فعندما نمنع أو نعيق ظهور هذه القطبية أو اكتسابها يصبح التنامي فوضويًا. فقد لاحظ Bunning أن أبواغ الفوناريا *Funaria hygometrica* تعطي بعد معالجتها بماءات الكلورال *Hydrate de chloral* (وهو سائل عديم اللون يُحضر من الكلور والكحول ويستخدم كمُثَوِّم، وله تأثير مثبط لمغزل الانقسام طيلة مراحل الانقسام) كتلاً على شكل الأورام مؤلفة من نسج غير متمايضة، بدلاً من أن تعطي خيطاً يخضورياً وجذريداً مثبتاً (الشكل 1:9). فما هو كُنْه أو طبيعة هذه القطبية؟



(الشكل 9:1) تنامي بوغ الـ *Funaria hygometrica*

- A- في شروط طبيعية يظهر محور الاستقطاب ويتشكل الجذريد من جهة والخيط اليخضوري من الجهة الأخرى.
B- بوجود ماء الكلورال، لم تظهر القطبية الأصلية، فتم التنامي على نحو فوضوي.

لقد بينت الدراسات التجريبية أن المسؤول عن هذه القطبية هو مادة تتلقى المحرضات فتتأثر بها ، فتظهر قطبية الخلية، وتسمى هذه المادة: مداد الاستقطاب Substrat. وتكون القطبية التي تكتسبها الخلية نتيجة تعرضها للمحرضات الخارجية غير عكوسة إذا جاوز التحريض مرحلة معينة وتدعى هذه القطبية المكتسبة في البدء بالقطبية الأصلية Polarité initiale وتنقفي هذه القطبية في مرحلة ما من مراحل حياة الخلية خاصة أثناء تشكل اللاقحة الأنثوية، وتحتاج من أجل اكتسابها مرة أخرى، إلى محرض جديد. ولا نعرف الآن إلا القليل عن كيفية اختفائها، إلا أننا نملك الكثير عن آلية تحريضها.

ب- آلية تحريض القطبية الأصلية:

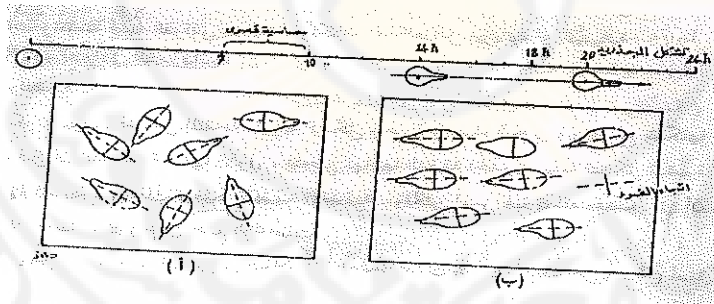
هناك بعض الدراسات المعمقة عن العوامل التي تحرض القطبية الأصلية لأبواغ عدد من الطحالب وبخاصة طحلب الفوقس *Fucus*، وتكون هذه العوامل فيزيائية أو كيميائية.

ب-1- العوامل الفيزيائية:

1- الضوء:

تكون بويض الفوقس الملقحة كروية الشكل وحرّة في ماء البحر، ويصبح شكلها بيضوياً قبل أن تنقسم انقسامها الأول، فتعطي نهايتها الدقيقة الجذريد بينما تتشكل المشرة

من الجهة المقابلة، وبذلك تتحدد القطبية الأصلية. ولكن ليس لها اتجاه مفضل أي أن محاور الاستقطاب تتوزع في جميع الاتجاهات. ويؤدي وضع هذه البيوض في الظلام إلى النتيجة السابقة نفسها (الشكل 10:1-أ) أما إذا وضعت في ضوء وحيد الاتجاه فيصبح محور الاستقطاب موازياً لاتجاه الضوء، يتشكل الجذريد في القطب المظلم دائماً (الشكل 10:1-ب). أما إذا كان الضوء متعدد الاتجاهات فإن محاور القطبية تكون عشوائياً كما لو كانت في الظلام. إن أكثر الموجات فعالية هي الزرقاء (400-500 مص) مللي صغير والأشعة فوق البنفسجية. وينبغي تعريض البيوض الملقحة للضوء مدة ساعة واحدة على الأقل بغية الحصول على تأثير واضح للضوء في القطبية الأصلية لهذه البيوض. وتمر البيضة الملقحة بمرحلة حساسية عظمى بين الساعة (7-10) بعد الإلقاح. ويمكن أن نزيل تأثير المعالجة الأولى للبيوض بضوء وحيد الاتجاه بمعالجتها مرة أخرى ولكن بعد عكس اتجاه الضوء. ويتشكل جذريدان متقابلان إذا عكسنا اتجاه الضوء كل ساعة بدءاً من الإلقاح وحتى الإنبات الذي يتم بعد (20) ساعة تقريباً. تبين هذه النتائج أن القطبية لم تكن محددة سلفاً نتيجة لتشكل بنية من طبيعة ما أثناء الإلقاح، وأن تأثير الضوء يقتصر على إعادة توجيهها فقط. ولكنها تكتسب خلال الساعات الأولى التي تلي الإلقاح، وتظهر بشكل متدرج.



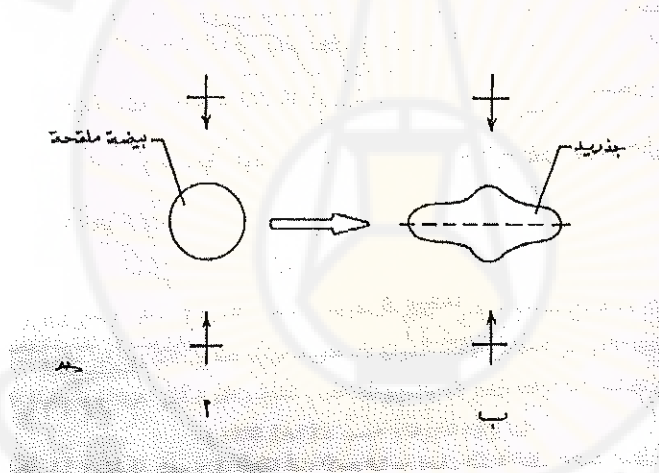
الشكل (10:1) إنبات بيوض الفوقس

- أ- في الظلام أو في ضوء متعدد الاتجاهات حيث تتشكل الجزديدات عشوائياً.
- ب- في ضوء وحيد الاتجاه وظهور الجزديدات في القطب المظلم .

وتقدم لنا تجارب JAFFE (1956-1958)، الذي استخدم الضوء المستقطب Iumière polarisée (الذي يهتز في مستوى واحد فقط)، معطيات في غاية الأهمية حول آلية استقبال التأثير الضوئي.

لقد عرّض هذا الباحث بيوض الفوقس الملقحة إلى تأثير منبعين متقابلين من الضوء المستقطب بحيث يكون مستوي الاستقطاب متطابقين تماماً (الشكل 11:1-أ) فحصل على تشكّل جذريدين متقابلين في مستوى الاستقطاب الضوئي وعموديين على محور انتشار الضوء (الشكل 11:1-ب).

إن تعريض البيضة الملقحة إلى منبع واحد فقط من الضوء المستقطب، لا يؤدي إلى تشكّل جذريد واحد في القطب المظلم، كما في استخدام الضوء الطبيعي، وإنما يتشكّل جذريدان في وضع يبدو مدهشاً لأول وهلة (الشكل 12:1-أ).



الشكل (11:1) تعريض البيضة الملقحة للفوقس لمنبعين متقابلين من الضوء المستقطب (أ) وتشكّل جذريدين متقابلين (ب).

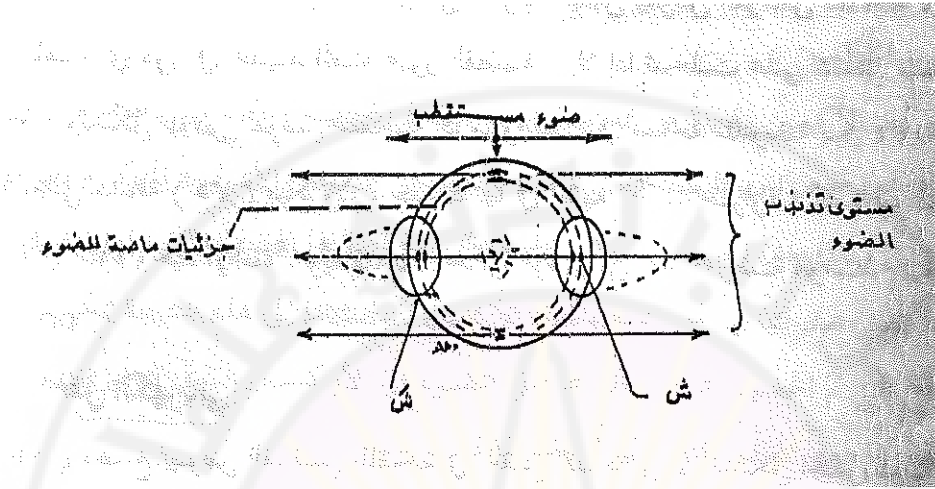
في الحقيقة يتشكّل هذان الجزريدان دائماً في مستوى استقطاب الضوء، في المنطقة المظلمة الاستوائية من النصف المعتم للكرة. ولتفسير هذه النتيجة، يشير جاف أولاً إلى وجود منطقة مظلمة حلزونية الشكل. تظهر في المنطقة تحت الاستوائية في نصف الكرة المظلم نتيجة لانعكاس الأشعة الضوئية (الشكل 12:1-ب) ولكي يعلّل تشكّل

هذين الجزيدين في مستوى الاستقطاب، يفترض وجود جزيئات مستقبلية للضوء في المنطقة المحيطة من السيتوبلازما، وتكون قدرة هذه الجزيئات على امتصاص الأشعة الضوئية في حدها الأعظمي، عندما تكون محاورها موازية لسطح الببضة الملقحة (الشكل 1:13)، أي عندما تكون محاورها موازية لمستوى تذبذب الضوء المستقطب. بينما تكون في حدها الأدنى عندما تتعامد هذه المحاور مع هذا المستوى. فالجزيئات المتوضعة في أعلى الببضة وفي أسفلها تكون في حدها الأعظمي من امتصاص الأشعة الضوئية لأن محاورها موازية لمستوى اهتزاز الضوء المستقطب.

الشكل (12:1) تشكل جذريدين في المنطقة تحت الاستوائية من نصف الكرة المظلم لبيضة الفوقس المعرضة لمصدر واحد من الضوء المستقطب (أ) ومسار الأشعة الضوئية (ب)

إن هذه التجارب مع أنها تعطينا فكرة واضحة عن مكان تواضع الجزيئات المستقبلية أو الماصّة للضوء وعن الطريقة التي يتدخل فيها الضوء في هذا التحريض، فإن

اكتساب القطبية الأصلية لا يتطلب تدخل الضوء . كما أننا نملك الآن معلومات دقيقة عن ماهية هذه القطبية الخلوية الأصلية (كما سنرى لدى دراستها في المستوى الجزيئي).



(الشكل 1-13) نموذج للبيضة الملقحة للفوقس: يظهر أن الجزيئات المستقبلية للضوء في مناطق الإبناات (ش و ش) تكون في حدها الأدنى من امتصاص الأشعة الضوئية لأن محاورها موازية لسطح الخلية و يخترقها الضوء عمودياً على مستوى الصفحة تبعاً للاتجاه المشار إليه بالسهم المضاعف، النقاط و الخطوط تمثل الجزيئات المستقبلية للضوء تبعاً لاتجاه محاورها (حسب JAFFE 1958).

2- الجاذبية الأرضية:

لقد عُزيت القطبية الخلوية خلال فترة طويلة من الزمن، إلى وجود مواد نوعية، وإلى أن توزعها في الخلية حسب كثافتها، يحدد القطب السفلي الذي يتشكل فيه الجذريد. حاول عدد من الباحثين تغيير هذا التوزيع لمحتوى الخلية باستخدام القوة النابذة (بين 3000-15000 د/ثا) إلى تشكيل الجذريد في القطب النابذ، بينما لا يكون للتثقيل أي دور في تحديد مكان تشكيل الجذريد في كل من *Fucus serratus* و *Sarganum* وتبين أن سلوك البيضة المثقلة يعتمد على الأس الهيدروجيني pH للوسط، فإذا كان هذا الأس بين 7.9-8.1 وهذا ما يقابل pH ماء البحر في الحالة العادية، يتشكل الجذريد في القطب النابذ، بينما يظهر عشوائياً عندما تكون الـ pH 6.1، وفي القطب الجاذب إذا كانت الـ pH بين 5.8-6.1

3- الحرارة :

يمكن لدرجات الحرارة أن تغير من سرعة إنبات بيوض الفوقس الملقحة ، إلا أنها لا تلعب أي دور في تحديد اتجاه محور القطبية ، إلا إذا تدخلت على شكل ساحة متدرجة ، وتشكل بيوض الفوقس الملقحة إذا ما وضعت في ساحة متدرجة بين 0,6 - 0,8م° و على مسافة (75) ميكرون جذرياتها في الجهة الأكثر حرارة ، كما لو أنها وضعت في ضوء وحيد الاتجاه . و يُعتقد بأن الحرارة تؤدي إلى تغير حموضة الوسط نتيجة لتجمع CO_2 .

4- الحقل الكهربائي:

يؤدي وضع بيوض الفوقس الملقحة في حقل كهربائي إلى تشكيل الجذريدات في القطب الموجب الذي تتجمع فيه الشوارد السالبة ، و بخاصة شوارد الأوكسجين .

ب-2-العوامل الكيميائية:

1- الساحة المتدرجة للعناصر الكيميائية:

تميل بيوض الفوقس الملقحة الموضوعة في ساحة متدرجة من شوارد البوتاسيوم إلى تشكيل جذرياتها في الجهة الأكثر تركيزاً. و كذلك الحال بالنسبة لساحة متدرجة من شوارد الهيدروجين ، حيث يتشكل الجريد في القطب الأكثر حموضة .

2- تأثير المجموعة :

إن تجمع البيوض الملقحة في مجموعات صغيرة ، يؤدي إلى تشكيل جذرياتها باتجاه مركز المجموعة . و هذا ما يعرف بتأثير المجموعة الموجب . و يمكن أن يصبح تأثير المجموعة هذا سلبياً إذا كان ال Ph قلوياً (8,4) ، فالبيوض الملقحة المتجمعة تصدر عدداً من المواد التي تتجمع حولها ، مما يؤدي إلى تغير تركيب الوسط. وقد اعتقد بعض الباحثين أن تأثير المجموعة هذا إنما يكون نتيجة لتركيز غاز ثاني أكسيد الكربون CO_2 في مركز المجموعة و الذي يحدد بذلك قطباً حامضياً، إلا أن هذه الفرضية نقضت من قبل JAFFE (1953) ، الذي بين أن تأثير المجموعة يبقى فعالاً حتى لو تم التخلص من CO_2 الناتج من عملية التنفس ، عن طريق امتصاصه بعملية التركيب

الضوئي. ويستبعد بذلك إمكان تدخل الساحة المتدرجة لـ H^+ و CO_2 و O_2 . ومع ذلك هناك إجماع في الرأي بأن تأثير المجموعة إنما ينتج عن تحقيق ساحة ما متدرجة، لا نزال نجهل طبيعتها.

3- الأوكسين:

يُعد الأوكسين واحداً من العوامل المهمة المحددة للقطبية . فقد تبين منذ عام 1937 وجود أحد هرمونات النمو بتركيز مرتفع في البويض الملقحة و اللواقح المذكورة للفوقس. إضافة إلى ذلك فإن الجذريد يتشكل باتجاه الأنبوب الشعري المحتوي على محلول للأوكسين، بينما يظهر عشوائياً في حال عدم وجود الأوكسين. واستناداً إلى هذه النتيجة يمكن أن نعزو النتائج التي تم الحصول عليها بتأثير عامل الضوء إلى الأوكسين الذي يتخرب بالضوء ، فيصبح القطب المظلم أكثر تركيزاً بهذه المادة.

4- دور الأس الهيدروجيني:

لقد أشرنا إلى دور الـ PH في عدة مناسبات، فهي تعكس تأثير المجموعة من الموجب إلى السلب، كما يتضح دورها لدى تدخل عامل التثقيب. وقد رأينا أن الساحة المتدرجة من شوارد الهيدروجين H^+ تحرض تشكل الجذريد في الجهة الأكثر حموضة، ولكن عندما يصبح PH الوسط كثير الحموضة، فإن الجذريد يتشكل في الجهة الأقل حموضة. وهكذا نرى أن الـ PH تتدخل إما على شكل ساحة متدرجة أو على شكل قيمة مطلقة تؤدي إلى تغير تأثير عامل آخر.

النتيجة: وبعد أن درسنا عدداً من العوامل الفيزيائية والكيميائية التي تتدخل في تحديد القطبية، يلاحظ بأنه يمكن الاستغناء عن أي عامل منها، وأن تأثير العامل الأخير هو الذي يسيطر على بقية العوامل.

فماذا نعرف عن مداد القطبية الأصلية؟

لقد أظهرت التجارب المتعددة ، و بخاصة تجارب التثقيب أن المداد المسئول عن تحديد القطبية الأصلية يكون متوضعاً في السيتوبلازما المحيطية ، و يعتقد بعضهم بتوضع جزيئات قطبية Molécules polaires في الغشاء السيتوبلازمي تكون مسئولة عن تحديد القطبية الأصلية. وتفترض التجارب الحديثة لكل من TORREY

GALUN على أجنة الفوقس أن الآلية المحددة لقطبية الأجنة، وتشكل جذرياتها إنما هي من طبيعة كيميائية، ومن المحتمل أن تكون هرمونية .

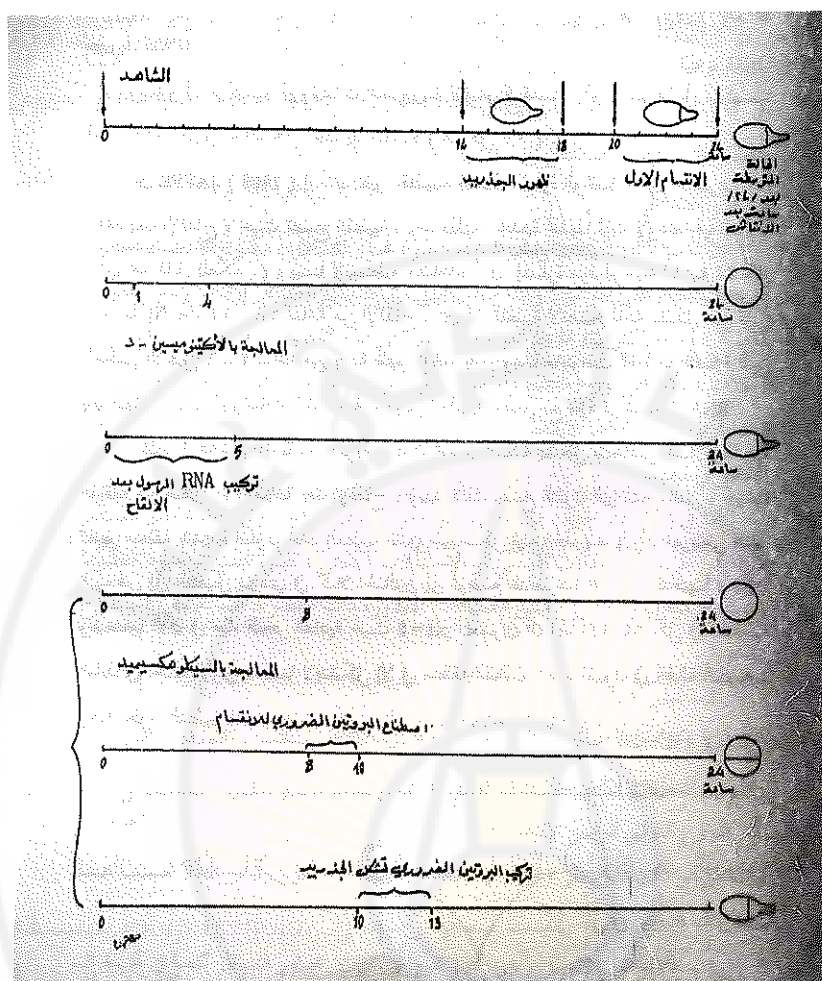
ب-3 : الآلية في المستوى الجزيئي ودور المورثات:

تقدم لنا تجارب كاترانو QUATRANO، الذي استخدم فيها المثبطات ، بعض النتائج المهمة ، وتقوم هذه التجارب بمعالجة طواقم من بيوض الفوقس الملقحة بالمثبطات خلال فترات زمنية متزايدة بدءاً من الإلقاح و حتى اللحظة التي سيتم فيها الإنبات (الشكل 1-14).

يبدأ الطاقم الشاهد بتشكيل جذرياته بين 14-18 ساعة بعد الإلقاح ، بينما لا يتم الانقسام الأول إلا بين 20-24 ساعة بعد الإلقاح (الشكل 1-14 الطاقم الشاهد) .

إن معالجة البيوض الملقحة بعد الساعة الأولى من الإلقاح بمادة الأكتينومييسين -D (Actinomycine) ، التي تُعد مثبطة لتركيب ال RNA ، تمنع تشكل الجريد كما تعيق حدوث الانقسام الأول أيضاً . وعلى النقيض من ذلك ، يتشكل الجريد و يحدث الانقسام الأول فقط ، إذا ما أُضيفت تلك المادة بعد الساعة الخامسة من الإلقاح (الشكل 1-14) .

إن المعالجة المتأخرة بإحدى المواد المثبطة لتركيب البروتينات مثل السيكلوهكسيميد (Cycloheximide) تعيق أيضاً تشكل الجريد و الانقسام الأول . فإضافة هذه المادة في أي لحظة خلال الساعات الثماني التي تلي الإلقاح تؤدي إلى تثبيط هاتين الظاهرتين تثبيطاً كاملاً . بينما لا يكون لها مثل هذا التأثير المثبط إذا ما أُضيفت بعد 13 ساعة من الإلقاح حيث تتم هاتان الظاهرتان بشكل طبيعي . أما إذا تمت المعالجة في فترة زمنية متوسطة بعد 10 ساعات تقريباً فإن ثلثي المجموعة ينقسم انقساماً واحداً فقط، دون أن يتشكل أي جريد إطلاقاً.

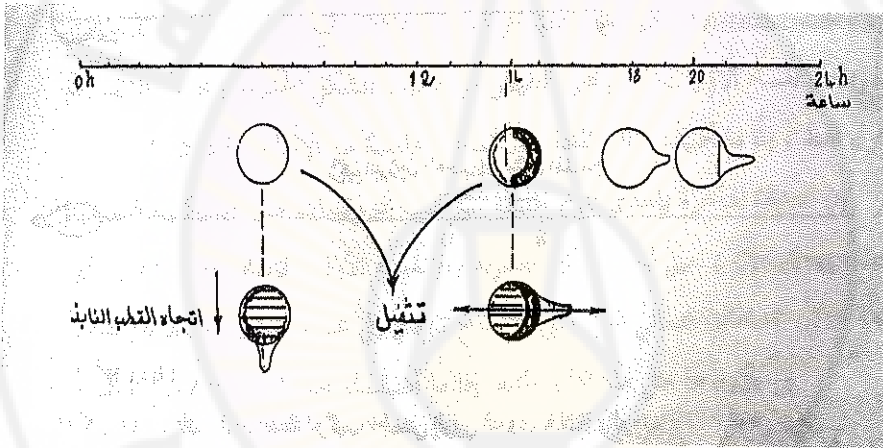


(شكل 14:1) تأثير المواد المثبطة لتركيب كل من الحمض الريبي النووي RNA والبروتينات في إنبات بيوض الفوقس الملقحة تبعاً للزمن الذي تعالج فيها بعد الإلقاح (حسب كاترانو QUATRANO).

ويبدو أن تركيب البروتينات الضرورية لإتمام الانقسام الأول يتم قبل تركيب البروتينات الضرورية لتشكيل الجذريد مباشرة (الشكل 14-1).

بيّن JAFFE إمكانية تغير القطبية خلال الفترة الواقعة ما بين صفر - 12 ساعة بعد الإلقاح ، حيث تصبح ، بعد ذلك محددة تحديداً ثابتاً لا رجعة فيه إطلاقاً (أي غير قابل للعكس) ، بينما لا نستطيع مشاهدة أول إشارة مرفولوجية لبداية تشكل الجذريد إلا بعد 14-18 ساعة من الإلقاح ، أي أن القطبية لا تصبح ثابتة بشكل غير قابل للعكس

إلا قبل 1-3 ساعة من بداية ظهور الجذريد ، وهذا ما يتزامن تماماً مع الفترة التي يتم فيها تركيب البروتينات الضرورية لتكوين الجذريد و ليس مع فترة تركيب ال RNA. ويُظهر استخدام الملونات الحيوية ، تلون محتوى الببضة بشكل متجانس خلال الفترة الواقعة من صفر - 12 ساعة بعد الإلقاح ، وبعد ذلك يصبح التلون غير متجانس ، حيث تظهر منطقة شديدة التلون تحدد القطب الذي سيتشكل فيه الجذريد ، وأن تعرض هذه البيوض إلى التثقيب يؤدي في كلا الحالتين إلى توزيع عناصرها بحسب كثافتها ، فإذا وضعناها الآن في مياه البحر العادية حيث $pH=8$ ، نرى أن الجذريد يتشكل في القطب النابذ في الحالة الأولى، بينما لا يتشكل إلا في منطقة القطب شديد التلون في الحالة الثانية، وهنا تكون القطبية قد تحددت بشكل نهائي وثابت (الشكل 1-15).



(شكل 15:1) إنبات بيوض الفوقس الملقحة والمثقلة قبل ظهور المنطقة الشديدة التلون وبعد ظهورها.

في الحقيقة، إن تركيب البروتينات هو الذي يحدد، بشكل نهائي وغير قابل للعكس، منطقة نوعية سيتوبلاسمية، تؤدي إلى ظهور قطبية الخلية بسرعة، فتحدد القطبية إنما يكون في مستوى المورثات، إلا أننا ما زلنا نجهل فيما إذا كان تركيب هذه البروتينات يتم في المنطقة نفسها التي سيتشكل فيها الجذريد أو في منطقة ما غير محددة، ثم تنتقل بعد ذلك إلى منطقة تشكل الجذريد.



الفصل الرابع

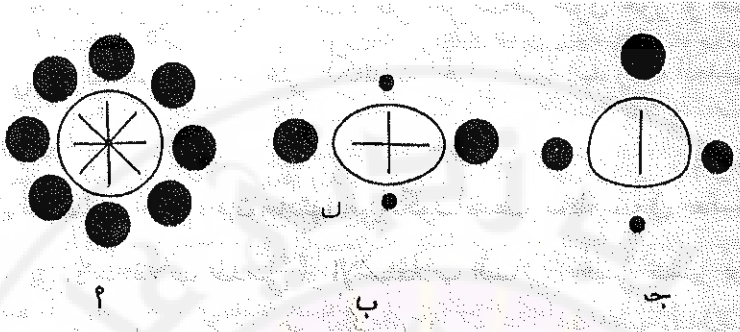
التناظر

إن ما يميز أكثر النباتات والحيوانات وجود محور للتناظر، تكون الأعضاء الجانبية متوزعة بانتظام على جوانبه. وهذا ما يدل على ارتباط مفهوم التناظر ارتباطاً وثيقاً بمفهوم القطبية، وبدقة أكثر فإن التناظر هو أفضل تعبير عن هذه القطبية. فالشكل، في كثير من الحالات ينتج عن توزيع النسيج والأعضاء على نحو متناظر حول محور أو عدة محاور تبعاً لمخطط نوعي، والتناظر لا يقتصر على الكائنات الحية، فبنية البلورات المعدنية تمثل نموذجاً رائعاً للتناظر في الطبيعة. أما في الكائنات الحية، فإن مادتها التي تكون نصف سائلة، وفي حالة تغير مستمر سواء عن طريق الاستقلاب الهدمي أو الاستقلاب البنائي، فهي تتميز بوجود خطوط وسطوح منحنية، على عكس الجوامد المتبلورة ذات الخطوط المستقيمة والسطوح المستوية. كما تتميز عنها أيضاً بما يلي:

- 1- تتوزع الأعضاء الجانبية، على امتداد المحور، توزيعاً منتظماً (الأوراق، الفروع، والجذور الثانوية) لا نجد مثيلاً له في غير الأحياء.
 - 2- التوزيع اللولبي الواسع الانتشار لهذه الأعضاء.
- والتناظر هو أكبر دليل على وجود بنية متعضية دقيقة، وله أنماط رئيسة عدة حسب عدد مستويات التناظر وهي:

1. **اللاتناظر**: ويتميز بوجود عدد غير متناه من محاور التناظر كما في طحلب Volvox الكروي الذي لا يبدي قطبية واضحة. واللاتناظر نادر الوجود في الطبيعة.
2. **التناظر الشعاعي**: كما في الجذور والسوق الرئيسية حيث تتوزع النسيج والأعضاء الجانبية وفقاً لعدة مستويات (الشكل 16:1-أ).
3. **التناظر الثنائي الجانب**: ويتصف بوجود مستويين فقط للتناظر، يكونان متعامدين (الشكل 16:1-ب)، كما في سوق بعض الصباريات أو في توزيع الأوراق حسب لولبين منتظمين، توزيعاً ثنائياً الخط في النجيليات أو توزيع الأعضاء في بعض عاريات البذور.

4. التناظر الجانبي (أو الظهري - البطني): ويتميز بوجود مستوى واحد فقط للتناظر يقسم العضو إلى قسمين متماثلين، أيمن وأيسر، إلا أن الوجه الظهري لا يماثل الوجه البطني، كما هي الحال في أكثر الأوراق (الشكل 16:1 - ج).



(الشكل 16:1) أنماط التناظر أ- التناظر الشعاعي (عدد مستويات التناظر = ن) ب- التناظر الثنائي الجانبي (عدد مستويات التناظر = 2) ج- التناظر الجانبي (عدد مستويات التناظر = 1).

الفصل الخامس

الهرمونات النباتية

لقد بين الباحث WILDIERS، بعد أن أعاد التجربة القديمة لباستور Pasteur و Liebig (1871)، أن خلايا الخميرة تحتاج إلى مواد موجودة في خلاياها حتى الميته منها. وأطلق على مجموع هذه المواد مصطلح Bios. وتبين، في هذا الأخير، وجود عدد من المواد العضوية التي لها تأثير منشط في النمو. والتي تتدخل بتركيز منخفضة جداً. ونذكر بخاصة من هذه المواد:

❖ التيامين Tiamine أو الفيتامين B1.

❖ البيوتين Biotine أو الفيتامين H .

❖ البيريدوكسين Pyridoxine.

❖ حمض البانتوثينيك Acide Pantothénique.

❖ الإنوزيتول Inositol.

❖ الألانين Alanine.

وتكون هذه المواد ضرورية لنمو العديد من المتعضيات نمواً عادياً، إلا أن بعض المتعضيات لا تكون قادرة على تركيب مادة أو أخرى من تلك المواد ولذلك فهي تعتمد، من أجل تأمين هذه المادة، على متعضية أخرى. فالتيامين، على سبيل المثال، يتكون من نواتين: نواة بيريميديك Noyau pyrimidique وأخرى تيازول Noyau thiazol. وتكون الفطريات ذاتية الإغذاء أو غير ذاتية الإغذاء لهذه المادة أو لإحدى النواتين المكونتين لها. ويمكن أيضاً، تبعاً لذلك، تمييز الحالات التالية:

- فطريات ذاتية الإغذاء للتيامين الذي تركيبه بنفسها (Aspergillus niger).
- فطريات محتاجة للبيريبيدين فقط، لأنها قادرة على تركيب التيازول، وضمه إلى البيريبيدين (Rhodotorula rubra).
- فطريات مطلوبة للتيازول فقط، الذي تستطيع ضمه إلى البيريبيدين الذي تركيبه بنفسها (Mucor ramannianus).

• فطريات تحتاج إلى كل من البيريميدين والتيازول، فهي غير قادرة على دمجها لدى تواجدهما (Phycomyces).

• وأخرى لا تكون قادرة على التنامي إلا بوجود التيامين جاهزاً، لأنها لا تستطيع تركيبه حتى بدءاً من مكوناته: البيريميدين والتيازول (Phytophthora parasitica).

إن هذه الأمثلة عن حاجة النبات لبعض المواد، تفسر الكثير من حالات التطفل والتعايش. ففي حالة التعايش بين فطر الريزوكتونيا والسحليات Rhizoctonia orchidee يشكل الفطر مصدراً لمواد النمو الضرورية لنبات السحلب. بينما يوجد، في حالة التعايش بين جراثيم الريزوبيوم- والبقوليات Rhizobium- légumineuses، تبادل مضاعف لمواد النمو. وتلعب مواد النمو في الكائنات الحية الحيوانية دور الفيتامينات أحياناً مثل التيامين Vit.B1، والبيوتين Vit.H.

لقد أصبح معروفاً الآن، بالإضافة إلى تأثير العوامل الخارجية، أن ضبط أحداثات النمو والتنامي يُعزى، على نطاق واسع، إلى تأثير داخلي لآليات من طبيعة هرمونية. ولذلك يوجد في النبات هرمونات متنوعة للنمو Hormones de croissance، وكل منها عبارة عن مادة عضوية، تُركب من قبل هذا النسيج أو ذاك العضو على نحو محدد جداً، وتتدخل بتركيز منخفضة جداً، كما إن تأثيرها في مظاهر النمو لهذا النسيج أو ذاك العضو غير نوعي، أي لا يقتصر على نوع معين.

لقي بعض هذه الهرمونات اهتماماً خاصاً نتيجة لتأثيره العام في المراحل المختلفة لتنامي النبات وأهمها: الأوكسينات (مثل AIA) حمض الأندول الخلي و ANA حمض النفثلين الخلي) والجبريلينات مثل (حمض الجبريلين GA3) والسيتوكينينات مثل (سيتوكينين BAP والكينين K).

ويعتقد الآن بوجود هرمونات نباتية أخرى تمّ الكشف عنها تجريبياً ولكن دون التمكن من تحديد بنيتها بدقة.

فهرمونات التنظيم Hormones d'organisation أو ما يُعرف بالكالين Calines، هي مركب هرموني نوعي معقد جداً، يكون مسئولاً عن تمايز الأعضاء المختلفة وتنميتها. وعلى هذا الأساس يمكن أن نميز:

- الريزوكالين Rhizocaline أو مولد الجذور.
- الكولوكالين Caulocaline أو مولد البراعم.
- الفيلوكالين Phyllocaline المولد للأوراق.
- البلاستوكالين Blastocaline وهي الهرمونات المسؤولة عن تنشيط الإلقاح.
- الأنتوكالين Anthocalines أو هرمونات الإزهار والتي تتشكل تحت تأثير عوامل الوسط: فالفيرنالين Vernaline يتشكل تحت تأثير عامل البرودة، بينما ينشكّل الفلوريجين Florigène أو مولد الأزهار تحت تأثير النوبة الضوئية.
- هناك بعض الهرمونات التي تتشكل إثر جرح يصيب النسيج أو العضو، فتعمل على تحريض الانقسام الخلوي بغية التئام الجرح، مثل حمض التروماتيك Acide traumatique أو حمض القطع.



الفصل السادس

مثبطات النمو، والتأثيرات المتبادلة

توجد، على النقيض من منشطات النمو، مثبطات النمو *Inhibiteurs de croissance*، التي تعاكس تأثير المنشطات، وبخاصة الأوكسين منها، ويُعتقد أن بعض هذه المثبطات هي مواد قريبة جداً من الأوكسين، ولذلك تستطيع أن تشبع مداد الأوكسين ذاته دون أي تحريض للنمو (الشكل 19:1). كما يوجد بعض المثبطات لها مداد خاص بها، وتستطيع أن تمارس كبحاً وراثياً *Repression génétique*، وهناك بعض المثبطات التي تعيق إنبات البذور.

ويلاحظ خلال التنامي الطبيعي بعض الحالات التي يتوقف النمو فيها نتيجة لتدخل المثبطات. نذكر منها بخاصة: التأثيرات المتبادلة للنمو والسكون *Corrélations de croissance et de dormance*.

1- التأثيرات المتبادلة الضابطة للنمو *Interactions de croissance*:

تنتج الهندسة الشكلية للنبات عن جملة من التأثيرات المتبادلة، يكون بعضها بين الذخيرة الوراثية والوسط المحيط، بينما يكون بعضها الآخر بين الأجزاء المختلفة للنبات. وتكون الخلايا والنسج والأعضاء المكوّنة للنبات مرتبطة دائماً بشبكة من التأثيرات المتبادلة، ويُعد هذا الارتباط الذي يمكن أن يتغير تبعاً لعوامل الوسط ضرورة حتمية من أجل بناء الشكل النوعي للنبات على نحو متناسق. إن الأمثلة عن التأثيرات المتبادلة بين الأعضاء كثيرة ومتنوعة نذكر منها:

أ- التأثير المتبادل بين الجذمة الجذرية والجذمة الفارعية: وهي التأثيرات المتبادلة التي تمنع التشكل العشوائي أو تكوين الأعضاء بأعداد كبيرة، فالجذمة الجذرية مثلاً تثبط تشكّل الجذور العرضية على الساق، ويكفي فصل جزء من الساق عن الجذمة الجذرية ليصبح قادراً على تشكّل الجذور، فهناك تنظيم ذاتي لعدد الجذور التي ستتشكل على فسيلة ما (كما سنرى لدى دراسة تنامي الجذور). كما أنّ الطعم يعيق نمو براعم حامل الطعم ويثبط

تشكلها. والتأثيرات المتبادلة التي تؤدي إلى سقوط الأعضاء كالأوراق والثمار. وهناك تأثيرات متبادلة تعمل على تنظيم أبعاد الأعضاء وترتيبها كالأبرام والجذور.

ب- التأثيرات المتبادلة بين الأبرام (السيطرة القمية): يُعد التأثير المتبادل بين الأبرام من أهم هذه التأثيرات، فلو كانت الأبرام الجانبية ستعطي كلها أغصاناً جانبية متساوية في الطول ومشباهة للساق التي تحملها لبدأت الأنواع النباتية على شكل شبه كروي. فالبرعم الإنتهائي يثبط نمو الأبرام الجانبية بدرجات متفاوتة، كما يحدد زاوية التباعد وهي الزاوية التي تكون بين الفروع والجذع الرئيس، وقد يؤدي النمو البطيء للبرعم الجانبي إلى تكوين أعضاء خاصة كالرند مثلاً Stolone.

لقد أُطلق على مجموع ردود الأبرام الجانبية تجاه التأثير المثبط للبرعم الإنتهائي مصطلح السيطرة القمية Dominance apicale التي تكون مسؤولة عن تحديد هيئة النبات. فعندما تكون ضعيفة تأخذ الشجرة شكلاً كروياً. بينما تأخذ شكل السهم عندما تكون قوية. سنحاول دراسة السيطرة القمية بشكل مفصل نظراً لأهميتها.

ب- 1- البرعم الجانبي وتلقيه للتأثير المثبط:

تتوقف سرعة نمو البرعم الجانبي وزاوية تباعده على الحالة الفيزيولوجية لهذا البرعم وعلى شدة السيطرة القمية.

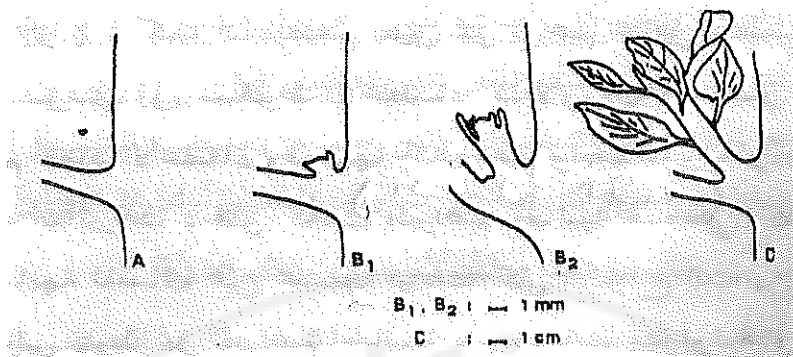
1. شدة السيطرة القمية:

ويمكن أن نميز الأنماط التالية وذلك تبعاً لشدة السيطرة القمية:

- سيطرة تامة: وهي نادرة وتؤدي إلى بقاء إبط الأوراق شاغراً من الأبرام الجانبية كما في نبات الكتانية Linaires. إن استئصال البرعم الإنتهائي يؤدي إلى ظهور الأبرام الجانبية بدءاً من خلايا البشرة.

- سيطرة قوية: وهي الأكثر شيوعاً، ويمكن مشاهدة الأبرام التي تتشكل في إبط الأوراق بالعين المجردة كما في نبات الحمص والبازلياء.

- سيطرة ضعيفة: تؤدي إلى نمو الأبرام الجانبية بشكل ملحوظ إلا أن سرعتها تبقى أضعف من سرعة نمو البرعم الإنتهائي، وغالباً ما تشكل أغصاناً قصيرة (الشكل 17:1).



(الشكل 17:1) - يمثل الأنماط الرئيسية لشدة السيطرة القمية. A: سيطرة تامة، إبط الورقة يبقى فارغاً (الكتانية). B: سيطرة قوية، تنمو البراعم الجانبية نمواً ضعيفاً جداً (B₁: البازيلياء، B₂: الحمض) : سيطرة ضعيفة، تشكل أغصان قصيرة (الشفوية).

2. أهمية الحالة الفيزيولوجية للبرعم الجانبي:

تُبدي البراعم الجانبية للفلقات في نبات الصويا Soja نشاطاً تقسيمياً واضحاً عندما يكون عمرها (7) أيام، بينما يتوقف هذا النشاط تماماً إذا ما بلغت (16) يوماً. كما تبين أنّ البراعم الفتية لنبات *Brassica oleracea* تحتوي على كمية من الجبيرلين أكبر من تلك الكمية الموجودة في البراعم كبيرة العمر. إنّ هذا الاختلاف في كمية الجبيرلين يفسر استطاعة البرعم الفتى في تكوين غصن ثانوي طويل، بينما لا يعطي البرعم الكبير في العمر إلا انتفاخاً صغيراً (Thomas , 1972).

ب - 2- آلية السيطرة القمية:

يؤدي قطع البرعم القمي، كما هو معروف منذ زمن بعيد، إلى نمو البراعم الجانبية بدرجات متفاوتة، ويكون البرعم الأقرب إلى مكان القطع أكثرها نشاطاً ويستطيع أن يأخذ مكان البرعم المقطوع حيث يثبط من جديد نمو تلك البراعم الواقعة تحته. ولتفسير ذلك قُدمت الفرضيتان الأساسيتان الآتيتان:

- الفرضية الغذائية التي تعزو السيطرة القمية إلى مجرد تحويل المواد الغذائية لصالح البرعم الإنتهائي مما يؤدي إلى حرمان البراعم الجانبية من تلك المواد (Goebbel , 1900).

- الفرضية الهرمونية التي ترى، على النقيض تماماً، أن البرعم القمي يفرز هرمونات مثبطة لنمو البراعم الجانبية (Sachs , 1880 – Lobe , 1917). ويرى Champagnat أن المواد المسؤولة عن ضبط السيطرة القمية يمكن أن تكون من طبيعة غذائية أو هرمونية أو غذائية هرمونية في آن واحد. لذلك سندرس تأثير كل من العوامل الفيزيائية والعوامل الكيميائية الغذائية منها والهرمونية.

1. العوامل الفيزيائية:

لقد تبين من جملة من البحوث والدراسات أن درجات الحرارة والرطوبة والضوء تؤثر جميعها في السيطرة القمية تأثيراً شديداً. فمعالجة البادرات الفتية لنبات الحمص *Cicer arietinum* بدرجات منخفضة من الحرارة (10 م°) لمدة (24) ساعة تؤدي إلى رفع السيطرة القمية ونمو البراعم الجانبية. وكذلك لدى معالجة فسائل من نبات الصفصاف المزروعة في الزجاج بالضوء الأبيض أو الأحمر، أما الضوء الأزرق فليس له تأثير واضح. وتبين أيضاً أن استطاعة البرعم الانتهائي في السيطرة مرتبطة ارتباطاً وثيقاً بقدرته على تكوين مركز فعال لجذب نواتج الاستقلاب، وما إن تتوقف هذه القدرة حتى يتناقص نشاطه الاستقلابي تناقصاً شديداً، ثم يختفي تأثيره المثبط للنمو. إن التحكم بنمو البراعم الجانبية عن طريق استخدام عوامل الوسط أصبح اليوم معروفاً جيداً.

2. العوامل الكيميائية: ويمكن أن تكون غذائية أو هرمونية.

2-1 - المواد الغذائية:

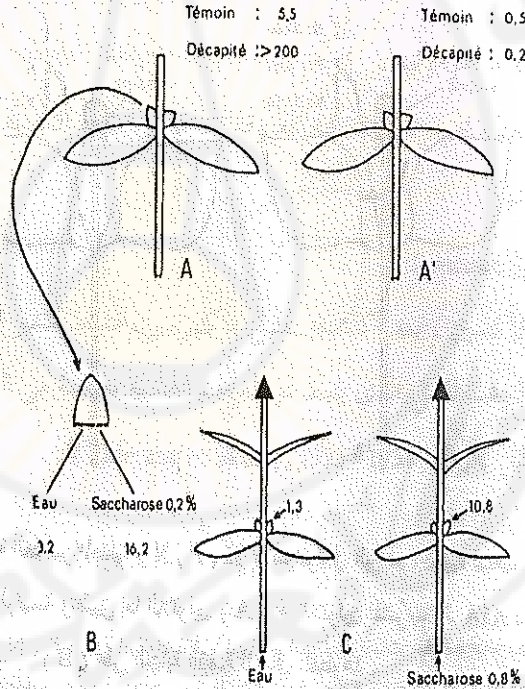
لقد بين Champagnat (1965) أن التغذية العامة للنبات تحدد درجة تفرعه (أي نمو براعمه الجانبية). ويُعد الآزوت من أهم العناصر المعدنية التي تستطيع تعديل شدة السيطرة القمية، فنقص هذا العنصر في نبات الكتان يزيد من شدة هذه السيطرة. كما تبين في مجموعة أخرى من النباتات أن النقص الشديد في عنصر الآزوت يوقف أي نمو للبراعم الجانبية أيضاً، ولكن تأثير الآزوت يكون مرتبطاً بالشدة الضوئية وكمية الماء المتوافرة داخل النبات، فكلما ارتفع انتباج الأوراق أو تناقصت الشدة الضوئية، مع المحافظة على التركيز نفسه من الآزوت، ازداد نمو البراعم الجانبية. أما

دور الفوسفور فأكثر إشارة للجدل: فبينما يؤدي نقص هذا العنصر في نبات الرز إلى تناقص تفرعه، فإن نقصه في نبات القمح، على النقيض، يزيد التفرع. بالمقابل، فإن نتائج دراسة تأثير المركبات العضوية كانت أكثر انسجاماً وأشد توافقاً، فقد لاحظ Ballard et Wildman (1964)، على بادرات فتية من نبات *Helianthus annuus*، أن النشاط التقسيمي للبراعم الجانبية المثبطة يكون ضعيفاً، كما يتناقص هذا النشاط كثيراً إذا ما نمت البادرات في الظلام. ويؤدي قطع الساق الرئيسة لتلك البادرات إلى زيادة هذا النشاط التقسيمي لبراعم البادرات التي تنمو في الضوء، بينما لا يطرأ على هذا النشاط أي تبدل يذكر بالنسبة لبراعم البادرات التي تنمو في الظلام. كما لاحظ أيضاً أن إضافة السكرورز إلى تلك البراعم المثبطة منها أو المعزولة والمزروعة في الزجاج تزيد من هذا النشاط زيادة ملحوظة (الشكل 18:1).

(الشكل 18:1) - تأثير قطع الساق

الرئيسة وإضافة السكرورز في النشاط التقسيمي للبراعم الجانبية لبادرات فتية من نبات *Helianthus annuus*. لقد أُشير في الشكل إلى العدد المتوسط للنشاط التقسيمي للبراعم في كل من النباتات الشاهدة والنباتات التي قطعت ساقها الرئيسة والتي تنمو إما في الضوء (A) أو بعد 48 ساعة في الظلام (A') وذلك بالنسبة للبراعم المعزولة والمزروعة إما في الماء أو على السكرورز (B) وكذلك بالنسبة للفسائل المعزولة في نباتات تنمو في الظلام وأضيف إليها إما الماء أو السكرورز (C).

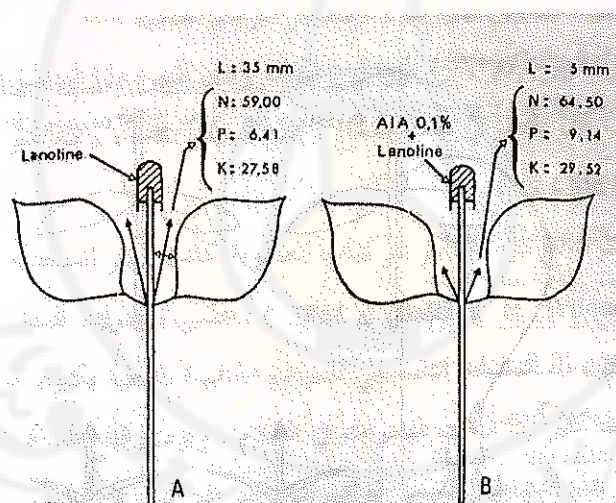
(حسب Ballard et Wildman)



وهذا ما جعلهما يعتقدان أن كمية السكر المتوافرة في هذه البراعم المثبطة محدودة جداً أي أن النقص المفرط في كمية السكر يؤدي إلى تثبيط البراعم الجانبية.

وتجدر الإشارة إلى أن الباحثة Hugon (1958) كانت قد بينت أيضاً عن طريق استخدامها لنمط تجريبي مؤلف من فارعين جانبيين ناتجين عن نشاط البرعمين الجانبيين للفلقتين اثر قطع الساق الرئيسية لبادرات نبات الحمص، أنّ استئصال الفلقتين يؤدي إلى تناقص ملحوظ في نمو هذين البرعمين وأنه يكفي إضافة السكاروز والنيامين حتى يرجع هذا النمو إلى ما كان عليه قبل عملية قطع الفلقتين (إن تأثير الفلقتين المنشط لنمو البراعم يمكن أن يُستبدل بالسكاروز والنيامين).

إذا كانت الحالة العامة للتغذية تحدد، كما شاهدنا، درجة تفرع النبات دون أدنى شك، فإنه من الصعب أن نعزو نمو البراعم الجانبية إلى مجرد نقص في المواد الغذائية فحسب. فقد أظهرت معايرة العناصر المعدنية (N, P, K) في كل من البراعم المسيطرة والمُسيطر عليها لنبات الفاصولياء. إن كمية العناصر في البراعم المُسيطر عليها تكون أكبر من تلك الكمية الموجودة في البراعم المسيطرة (الشكل 19:1).



(الشكل 19:1) - يمثل كمية العناصر المعدنية (N, P, K) المتوافرة في البراعم الجانبية لنبات الفاصولياء بعد (5 أيام) من قطع الساق الرئيسية وتطبيق إما اللانولين (A) أو اللانولين المشرب بالـ AIA بتركيز 0.1 % (B) على النهاية القمية للساق المقطوعة. ل: طول الفارغ بالمليمتر. أما كمية العناصر المعدنية فقدت بـ ملغ / غ من المادة الجافة (حسب Phillips, 1968).

ويعتقد عدد من الباحثين الآن أن المواد الغذائية لا تؤثر إلا بشكل غير مباشر، عن طريق تعديل التوازن الهرموني للنبات مثلاً. وهذا ما توصل إليه Thimann وزملاؤه (1970) أثناء دراستهم لآلية السيطرة القمية في نبات *Coleus blummei*، حيث وجدوا أن نقص كل من الآزوت والفوسفور مع خفض الشدة الضوئية يزيد من شدة السيطرة القمية. ويرى أن هذه العوامل مجتمعة تحدد كمية السيتوكينين في البرعم الجانبي. ومهما تكن حقيقة الحادّات المتعاقبة، فمن المؤكد تداخل هذه العوامل من غذائية وهرمونية في شبكة معقدة من التأثيرات المتبادلة، وإذا كنا قد لجأنا إلى فصلها عن بعضها هنا فذلك بغية تبسيط دراستها فقط.

2-2- المواد الهرمونية:

يبدو أن معظم الهرمونات النباتية المعروفة تتدخل في ضبط السيطرة القمية بدرجات متفاوتة نذكر منها:

- الأوكسين Auxine:

نُظر إلى الأوكسين، بعد اكتشافه بقليل، كهرمون مثبط لنمو البراعم الجانبية لأنه يمكن استبدال البرعم القمي الذي يثبط نمو البراعم الجانبية بعجينة من اللانولين المشبعة بهذا الهرمون (الشكل 20:1) (Thimann et Skoog, 1933 – 1934).



(الشكل 20:1) - السيطرة القمية في نبات الفول:

أ - تحت تأثير البرعم القمي. ب - بعد قطع البرعم القمي. ج - تحت تأثير الأوكسين.

(حسب 33-34 Thimann et Skoog, 1933).

ومن المعروف أن الأعضاء المرستيمية وبخاصة الأوراق الفتية تفرز كثيراً من الأوكسين. إن قطع تلك الأوراق الفتية المحيطة بالمرستيم يؤدي إلى تناقص ملحوظ في شدة السيطرة القمية (Neville , 1977). ومن هنا جاءت أبسط الفرضيات التي تعزو السيطرة القمية إلى الأوكسين الذي يفرزه البرعم القمي مباشرة (مرستيم + أوراق فتية). إلا أن هذه الفرضية واجهت صعوبات كثيرة ومن أهمها: كيف يكون الأوكسين الذي يفرزه البرعم القمي قادراً على تنشيط نموه وتثبيط نمو البراعم الجانبية في آن واحد ولاسيما أن معايرة الأوكسين حسب طريقة Van overbeck في المستويات المختلفة من النبات تُبين وجوده في البرعم القمي بكمية أكبر من تلك الموجودة في البراعم الجانبية. وهذا ما يفترض، بالأحرى تثبيط نمو البرعم الذي يحتوي على تركيز أكبر من الأوكسين.

كما تبين أيضاً أن نمو البراعم الجانبية بعد قطع البرعم القمي يكون مصحوباً بزيادة مفاجئة في كمية الأوكسين الموجودة فيها. وكذلك في نبات Marsilea durmondii حيث بين Chenou (1970) أن البراعم الفتية فقط (القمية منها وتحت القمية فقط) تحتوي على الأوكسين ومع ذلك تكون هذه البراعم المتاخمة للقمية مثبطة مثل البراعم القاعدية التي لا تحتوي على الأوكسين.

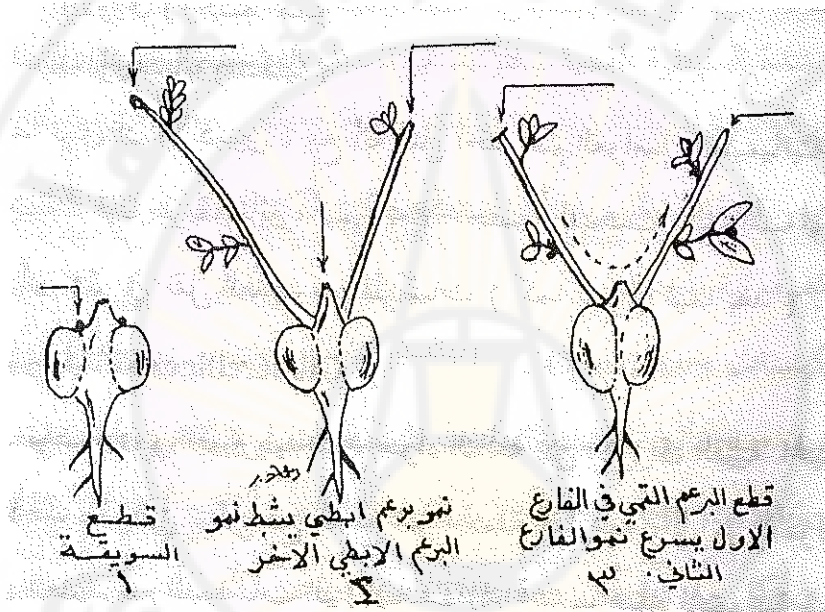
كل ذلك يستبعد أن يكون للأوكسين دور مباشر في السيطرة القمية. ويمكن عندئذ أن نعزو دور الأوكسين ليس فقط إلى النظرية الهرمونية وإنما إلى النظرية الغذائية أيضاً. وهذا ما يدعو إلى الافتراض أن وجود الأوكسين في البرعم القمي ينشط نمو هذا البرعم مما يؤدي إلى تحويل الغذاء لصالحه. إلا أن هذه الفرضية تغفل دور الأوكسين المطبق مكان البرعم القمي.

وقدّمت، رداً على هذا الاعتراض، فرضية ثالثة ترى أن الأوكسين يشكل مركزاً لجذب طليعة الأوكسين، أي أن المنافسة بين البراعم إنما تكون على طليعة هذا الهرمون. ولكن لا يوجد حتى الآن أي تأكيد لوجهة النظر هذه.

وبميل الاتجاه العام الآن إلى قبول الفرضية التي تعزو تثبيط نمو البراعم الجانبية إلى وجود مادة مثبطة أو مزيج من المثبطات تُفرز من البرعم القمي أو من المنطقة

المتاخمة له بصورة مباشرة أو غير مباشرة. وإن الأوكسين يتدخل في تكوين هذه المثبطات بطريقة لا نزال نجهلها أو أنّ الأوكسين نفسه يتحول إلى مادة مثبطة. ويبدو أنّ هذه الفرضية الأخيرة مقبولة لسببين:

1- لا يكون انتقال المادة المثبطة لنمو البراعم الجانبية، على النقيض من انتقال الأوكسين، مستقطباً. فقد أوضح Snow منذ الثلاثينات بتجاربه المهمة على نبات الفول أنّ التأثير المثبط للنمو يمكن أن ينتقل بالاتجاه المعاكس لانتقال الأوكسين (أي باتجاه جذر - ورقة) (الشكل 21:1).

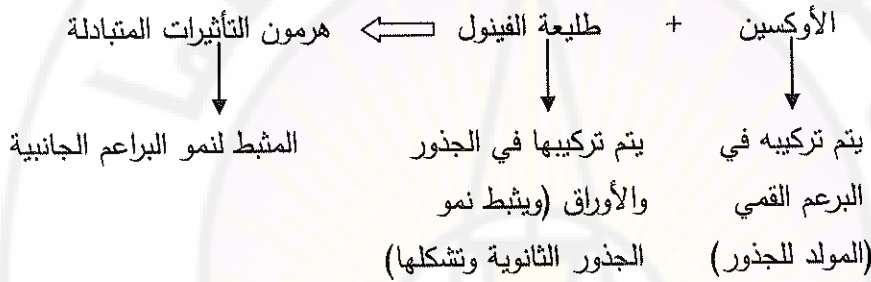


(الشكل 21:1) - الدوران غير المستقطب للعامل المثبط.

2- بيّن الباحث البريطاني Bennet-Clark وغيره من العلماء باستخدام طريقة التصوير التلويني المتبوع باختبارات حياتية Chromatographie أنّ الأجزاء المختلفة للساق تحوي على تدرج من المواد المثبطة تزداد كميتها كلما اقتربنا من البراعم المثبطة في حين تتناقص كمية الأوكسين.

ويذهب Libbert (1954 - 1961) باتجاه أفكار Snow (1940) مبنياً أن الأوكسين لا يتدخل مباشرة في مستوى البراعم الجانبية وإنما بطريقة غير مباشرة باتحاده مع طليعة الفينول Précurseur phénolique، والتي يمكن استبدالها تجريبياً بمركب Caumarine (يستخدم في صناعة العطور)، مكوناً بذلك مركباً معقداً جداً يثبط نمو البراعم الجانبية. والذي يعرف الآن بهرمون التأثيرات المتبادلة Hormone de correlations.

وتجدر الإشارة إلى أن تركيب طليعة الفينول لهذا الهرمون يتم في كل من الجذر والأوراق وهو المسؤول عن السيطرة القمية في الجملة الجذرية حيث يُعيق تشكل الجذور الثانوية ويثبط نموها.



وهكذا نرى أن الأوكسين، مع أنه يمثل أحد أهم العوامل الكيميائية التي تضبط نمو البراعم الجانبية، فإن طريقة تأثيره تبقى مجالاً خصباً للبحث والدراسة، لاسيما أن هذه المادة يمكن أن تؤثر في نقل العديد من المركبات (كما سنرى فيما بعد).

- الجيبيريلينات Gibbérellines:

ما إن توضح دور الجيبيريلينات، سواء الناتجة عن الأوراق الفتية المحيطة بالمرستيم أو عن الجملة الجذرية والتي تنتقل مع النسغ نحو الجملة الفارعية، في نمو السوق واستطالاتها، حتى أُجري العديد من الدراسات التي تهدف إلى تحديد هذه المجموعة من الهرمونات في السيطرة القمية. فقد تبين أن محاولة استبدال البرعم القمي بعجينة من اللانولين المشبعة بحمض الجيبيريلي تؤدي، على النقيض من تأثير الأوكسين، إلى نمو شديد للبراعم الجانبية يفوق كثيراً نمو البراعم الجانبية للنباتات

الشاهدة (أي التي قُطعت قممها ولم تعالج بحمض الجيبيرلي). كما أنّ معالجة البراعم الجانبية المثبّطة بهذا الحمض تؤدي أيضاً إلى نمو هذه البراعم نمواً ملحوظاً.

أما الباحث Dostal (1960) فقد بيّن على نبات البازيلياء، وبتجارب تقوم على قطع الجذلة الجذرية واستبدالها بحمض الجيبيرلي، أنّ لهذا الهرمون تأثيراً مماثلاً لتأثير الجذلة الجذرية فكل منهما ينشط نمو البراعم الجانبية: فقطع الساق الرئيسة من فوق الفلقات يجعل البراعم الجانبية لهذه الفلقات تستأنف نموها النشيط، وإذا ما قطعت الجذلة الجذرية لهذه البادرات تناقص هذا النمو كثيراً، بينما يعود إلى نشاطه من جديد لدى إضافة حمض الجيبيرلي مكان الجذلة الجذرية المقطوعة. في حين يتضح من التجارب المماثلة التي أجراها كل من Desbriez (1970) على نبات الكتان *Linum usitatissimum* و Shein وزميله Jackson (71) على نبات الفاصولياء أنه لا يمكن أن نعزو التأثير المنشط للجذلة الجذرية إلى مجرد تقديم أو إضافة الجيبيرليينات. فتقديم حمض الجيبيرلي عن طريق الجذور لا يؤدي إلى تنشيط نمو البراعم الجانبية فحسب وإنما إلى نمو البرعم القمي أيضاً. إنّ هذه النتائج الأخيرة تتناقض مع نتائج Phillips (1969) التي بينت أنّ الجيبيرليينات لا تنشيط نمو البراعم الجانبية إلا إذا تناقصت شدة السيطرة القمية: فتزايد نمو الساق الرئيسة سيؤدي إلى تثبيط شديد لنمو البراعم الجانبية. إنّ هذا الدور المعقد للجيبيرليينات سيتضح أكثر فأكثر لدى دراسة التأثيرات المتبادلة بين المجموعات الهرمونية المختلفة.

- السيتوكينينات Cytokinines:

إن أول من وضّح تأثير السيتوكينينات المنشط لنمو البراعم الجانبية هما الباحثان Wickson et Thimann (1958)، لدى معالجتهم للبرعم الجانبي لعقدة معزولة من نبات البازيلياء. ثم بين كل من Thimann, Sachs (1964) على العديد من النباتات أن تطبيق السيتوكينين على برعم جانبي مُسيطر عليه يؤدي إلى نموه وتحرره من السيطرة القمية. وتوالت، بعد ذلك، البحوث والدراسات التي أضفت على هذا التأثير المنشط للسيتوكينين صفة الشمولية. فإذا كان الأوكسين هو الهرمون الطبيعي الذي يحافظ على استمرار السيطرة القمية بأوضح صورها فإنّ السيتوكينينات هي أفضل وسيلة

كيميائية لمواجهة أو إزاحة هذا التأثير المثبط للنمو والصادر عن البرعم القمي. إلا أن نمو البراعم الجانبية إثر معالجتها بالسيتوكينين يبقى دائماً أقل من نمو البراعم التي تتحرر من السيطرة لدى قطع البرعم القمي. ولكن تبين إمكانية زيادة نمو البرعم الجانبي المعالج بالسيتوكينين بإعادة معالجته بالأوكسين أيضاً (Sachs et Thimann , 67). كما تؤدي المعالجة المتكررة بالسيتوكينين إلى تزايد نمو البرعم الجانبي حتى يصبح مساوياً لنمو البرعم الجانبي الذي قطعت الساق الرئيسة من فوقه (Roussaux , 70). وتستطيع السيتوكينينات أن تؤثر في مسافة طويلة. فحقن قاعدة ساق نبات الحمص بالـ BAP يطلق نمو العديد من البراعم الجانبية الواقعة فوق نقطة المعالجة (Pilet et al, 1967) ويكون انتقال السيتوكينين باتجاه قمي مرتبطاً، على ما يبدو، بوجود البرعم القمي. إن دور الجملة الجذرية في ضبط النمو، وكذلك نتائج العديد من الدراسات والبحوث التي كشفت عن وجود السيتوكينينات في الجملة الجذرية والتي تنتقل نحو الجملة الفارعية (72 , Torrey). هي أدلة قوية على مساهمة هذه المجموعة من الهرمونات في الآلية التي تضبط السيادة القمية.

- حمض القطع والأتيلين (A B A) et l'éthylène

يُعد حمض القطع أو (ABA) مادة مثبطة للنمو ومنشطة للهرم والشيخوخة. فزرع براعم البطاطا، بعد نزعها من الدرنات، على ورق ترشيح مبلل بالماء يجعلها تنمو مباشرة، وإذا ما أضيف الـ ABA على شكل محلول إلى وسط الزرع تناقص النمو إلى ما يعادل 92% تقريباً. وتبين كذلك أن ABA يثبط نمو السلاميات ويعيق نمو الأوراق. كما لاحظ Van overbeek وزميله Mason (1968) أن وجود الـ ABA يثبط بشدة نمو النبات المائي Lemna minor. فإذا كان دور الـ ABA خارجي المنشأ في تثبيط النمو شديد الوضوح فإن دوره في السيطرة القمية ما يزال بعيد المنال. فقد تبين، بالفعل، وجود هذه المادة في العديد من الأعضاء: السوق والأوراق والجذامير والدرنات والبراعم والثمار... إلا أن طرائق انتقاله ما تزال غير معروفة بدقة. كما أن وجوده في الأعضاء الفتية جداً لا يضيف على دوره المثبط للنمو والمنشط للهرم والشيخوخة صفة الشمولية.

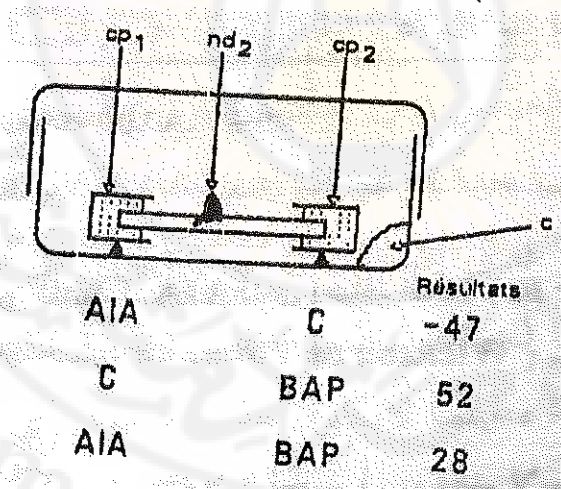
والأيتلين كما الـ ABA يثبط بقوة نمو البراعم للعقد المعزولة من نبات البازيلياء واستخدامه بتركيز 1 ppm يوقف النمو بصورة تامة. كما تؤدي معالجة قطع من ساق البازيلياء بالـ AIA إلى إنتاج الأيتلين والذي تزداد كميته مع ارتفاع تركيز الـ AIA (Burg et Burg , 1968) في حين تبين أيضاً أن المناطق العقدية لهذا النبات تكون منتجة للأيتلين، فقطع الساق الرئيسة لا يؤدي إلى خفض إنتاج الأيتلين ومع ذلك تنمو البراعم. ويستنتج كل من (Burg , Burg) أن تأثير الأيتلين في السيطرة القمية غير واضح بالرغم من تحكمه بدرجة نمو البراعم الجانبية.

- التأثيرات المتبادلة لهذه الهرمونات:

تكون التأثيرات المتبادلة بين المجموعات الهرمونية متعددة جداً، وتظهر على شكل تأثيرات متعاكسة Antagonistes أو متضافرة Synergistes.

- التأثيرات المتعاكسة: ونذكر منها على سبيل المثال:

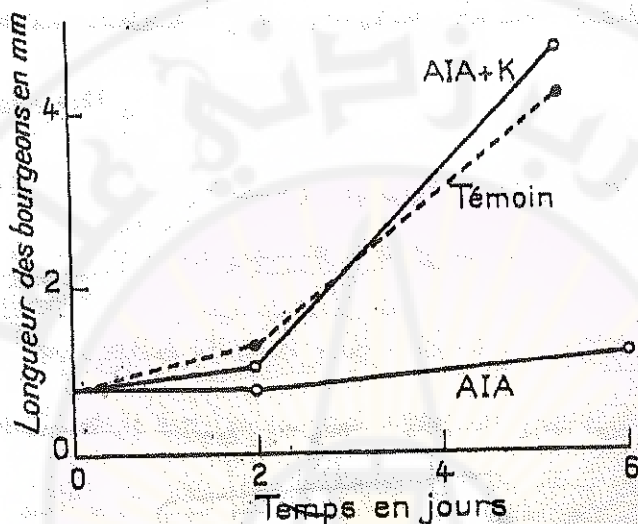
أ- التأثيرات المتعاكسة لكل من الأوكسين والسيتوكينين والتي تم توضيحها باستخدام أنماط تجريبية مختلفة: كعزل عقدة من نبات البازيلياء وزرعها في وسط بحيث لا تقدم الهرمونات إلا من نهايتي هذه القطعة أي من النهاية القمية والنهاية القاعدية للساق (الشكل 22:1).



(الشكل 22:1) - التأثيرات المتعاكسة لكل من الـ AIA والـ BAP في نمو برعم العقدة الثانية لبادرة من نبات البازيلياء عمرها 10 أيام. c: وسط من الأملاح المعدنية. حسب (Roussaux, 72).

وهنا يُطرح السؤال التالي: هل يكون تأثير هذه الهرمونات مباشرة في مستوى البرعم الجانبي أو بشكل غير مباشر عن طريق إحداث بعض التبدلات في نقل المركبات المختلفة نحو البرعم مثلاً؟

كما تبين أن إضافة الكينيتين إلى الأوكسين الذي يحل محل البرعم القمي تؤدي إلى إزالة التأثير المثبط للأوكسين (الشكل 23:1).



(الشكل 23:1) - إزالة التأثير المثبط لـ AIA لدى إضافة الـ K (AIA + K) إلى وسط الزرع حسب (Wickson et Thimann).

ب- التأثيرات المتعاكسة للأوكسين وحمض الجبيرلي. إن استبدال البرعم القمي لنبات الفاصولياء بمزيج من AIA و GA يؤدي إلى تخفيف التأثير المثبط للأوكسين فتتنامو البراعم الجانبية قليلاً. كما تؤدي معالجة جذور هذا النبات بمزيج من AIA و GA إلى خفض التأثير المنشط لـ GA، فيكون نمو البراعم الجانبية أقل من النمو المشاهد تحت تأثير GA بمفرده.

- التأثيرات المتضافرة:

لقد تم توضيح بعض الأمثلة عن التأثير بالتضافر Synergisme إما في تنشيط نمو البراعم أو في تثبيط نموها. فبراعم نبات الحلوة Glycine المسيطر عليها وكبيرة

العمر لا تستطيع أن تنمو إلا إذا تلقت كمية مناسبة من الـ GA والـ BAP في آن واحد، كما تبين أيضاً على نبات البازيلياء أن تأثير الـ AIA بتركيز مرتفع (1%) المثبط للنمو يزداد حدة لدى إضافة الـ GA بالتركيز نفسه.

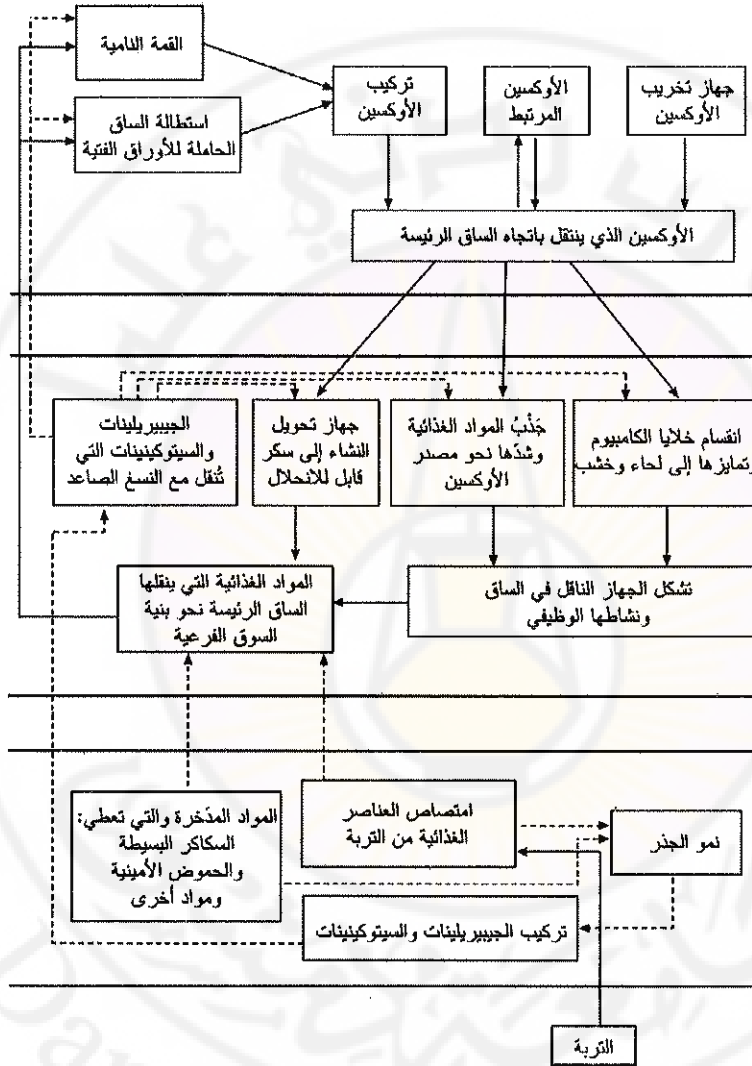
أخيراً، لقد أشرنا إلى التأثيرات المتبادلة للمعالجات الهرمونية ولشروط تغذية النبات مجرد إشارة. لنأخذ أبحاث Wakhloo (1970) على نبات *Solanum sisymbriifolium* كمثال، وندرسها دراسة مفصلة. فقد لاحظ هذا الباحث أن إضافة مقادير مرتفعة من البوتاسيوم إلى التربة تؤدي إلى نمو البراعم الجانبية المتاخمة لقمة هذا النبات، بينما تهيم التغذية المحدودة جداً من هذا العنصر (في حدود العوز) لسيطرة قمية شديدة. ويكون للـ AIA وحده تأثير منشط خفيف جداً في نمو البراعم الجانبية لنبات يتلقى تغذية كافية من البوتاسيوم، ويزداد هذا التأثير لدى إضافة الـ GA مع AIA إلى البراعم في آن واحد.

أما معالجة البراعم الجانبية، للنباتات التي تتلقى تغذية ناقصة جداً من البوتاسيوم، بالكينيتين ترفع السيطرة القمية، بينما لا يكون لهذا الهرمون أي تأثير في نمو البراعم الجانبية إذا ما تلقى النبات تغذية عادية بالبوتاسيوم (أي تكون البراعم الجانبية مثبطة جزئياً). ويستنتج هذا الباحث أن التغذية المعدنية تحدث تبديلاً في مقادير الهرمونات المختلفة وبخاصة الأوكسين والسيبتوكينين منها، وأن التوازن الهرموني هو السبب الرئيس في نمو البراعم الجانبية.

ومع ذلك، لا ينبغي إهمال الدور المهم للتغذية المعدنية، حيث لاحظ كل من Morel et Muller (1964) أن نمو مرستيم البطاطا بعد عزله وزرعه في الزجاج يتطلب تركيزاً عالياً من البوتاسيوم وليس من الـ GA.

ويحاول، أخيراً Jankiewicz (1972) دمج العوامل الكيميائية الأساسية التي تتدخل في نمو البراعم الجانبية، ووضعها في مخطط تظهر فيه التأثيرات المتبادلة بين الأعضاء بكل وضوح (وبخاصة تأثير الجذور في البراعم) وكذلك فائدة التأثيرات الراجعة الموجبة (+ Feed - back). وهكذا فإنه يضع تتالياً من الأحداث المتعاقبة التي تجعل البرعم المستفيد في البداية ولو فائدة طفيفة جداً، قادراً على أن يحدث في

الساق الرئيسية تبدلات بنيوية وأخرى حيوية - كيميائية ستجعل تموين هذا البرعم بنواتج الاستقلاب وبالهرمونات المختلفة أكثر سهولة. وهذا ما ينشط نموه بحيث يصبح الفرق بين نموه ونمو البراعم الأخرى شاسعاً. (الشكل 24:1).



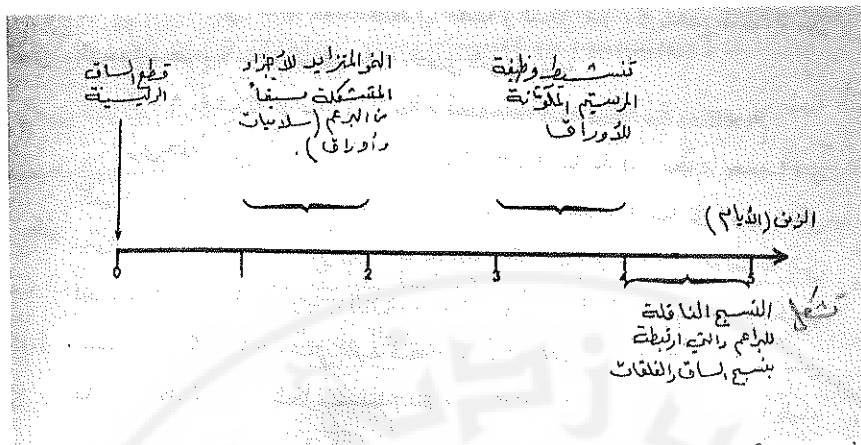
(الشكل 24:1) - نموذج للتأثيرات المتبادلة للنمو بين السوق.
ويمثل الخط المتقطع تأثير الجذور (حسب Jankiewicz , 1972)

3. النقل والسيطرة القمية *Transport et Dominance apicale*:

من المؤكد أنّ توزيع المواد الغذائية والهرمونية، بين البراعم التي يحملها النبات من مسيطرة ومسيطر عليها، لا يكون متساوياً. فتزود البرعم المسيطر بهذه المواد يكون أكبر بكثير من تزود البراعم الجانبية المسيطر عليها. ويرى عدد من الباحثين أنّ هذا هو السبب الرئيس الذي يُبقي نمو البراعم الجانبية على درجة كبيرة من الضعف: ويعتقد Mc Intyre (1964) أن البرعم القمي يمتاز عن البراعم الأخرى لأنه الأول في التشكل، فهذه الأسبقية في التشكل تكسبه ميزة أساسية في المنافسة على المواد الغذائية، وتأتي، فيما بعد، الحوادث التي لخصها Jankiewicz في مخططه (الشكل 1:27) لتزيد عدم المساواة بين البرعم المسيطر والأخرى المسيطر عليها ولتعمق الفوارق بينها.

3-1- مشكلة الاتصالات الوعائية *Problème des connexions vasculaire*:

يرى العديد من الباحثين أنّ النمو المحدود للبراعم الجانبية يكون مرتبطاً بما يصلها من كميات هزيلة جداً من المواد الغذائية، ويعززون سبب هذه التغذية السيئة إلى عدم تشكل الجهاز الوعائي لهذه البراعم أو إلى رداءة تشكله. فقد تبين من خلال الدراسات التي أجريت على نبات الكتان ونبات البازيلياء ونبات الفول أنّ بداية نمو البرعم يجب أن تكون مسبقة بتشكيل جهاز وعائي جيد لهذا البرعم (Phillips , 1969). كما تبين Sachs (1969) مستعيناً بتجارب بالغة الدقة على المناطق العقدية من ساق نبات البازيلياء أن تمايز الحزم الناقلة في هذه القطع يعتمد، على ما يبدو، على تركيز الأوكسين القادم من البرعمين القمي والجانبية والذي يتجمع في منطقة العقدة. بيد أنّ المعطيات الحديثة تؤكد أنّ بداية نمو البرعم الجانبية لا تتطلب تشكل جهاز وعائي جيد، مع أنّ هذا الأخير يجعل نمو البرعم طويل الأمد. فقد أجرى Champagnat وزملاؤه (1973) دراسة حركية مقارنة لنمو البرعم ولتشكل جهازه الوعائي، فوجدوا أنّ هاتين الظاهرتين غير متزامنتين. فالنمو يسبق دائماً تشكل الأوعية (الشكل 1:25).



(الشكل 25:1) - تأثير قطع الساق الرئيسية لبادرات فتية من نبات *Bidens Pilosus* على نمو البراعم الجانبية للفلقتين وتشكل جهازها الوعائي. (حسب Champagnat et al . 1973)

كما بين كل من Mertimer , Wardlaw (1970) أن نمو البرعم الجانبي لنبات البازيلياء يبدأ بعد 4 ساعات تقريباً من قطع البرعم القمي، ولا يمكن أن نشاهد في هذا البرعم نواتج استقلاب السكر الموسوم بالفحم المشع C^{14} - Saccharose والذي يطبق على الورقة التي في إبطها يوجد هذا البرعم. إلا بعد 14 ساعة من عملية القطع، كما لا يتشكل الجهاز الوعائي لهذا البرعم إلا بعد 48 ساعة من القطع.

وتبين أيضاً أن البراعم الجانبية لنبات الحلو *Glycine max* تكون مثبطة مع أنها مرتبطة بالاسطوانة المركزية للساق الرئيسية بجهاز وعائي جيد (Ali et Fletcher , 1970). وتجارب أكثر دقة تقوم على حقن الملونات الحيوية التي تنتقل في الخشب واللحاء لاحظ Fletcher وزميله Peterson (1973) وجود هذين النسيجين في البراعم المثبطة وأنهما يؤديان عملهما على أكمل وجه. ولكن الأوعية التي تربط البرعم الجانبي بالساق الرئيسية لا تنفذ إلا بكمية هزيلة جداً من الملون، وهذا ما يؤكد أن تزود البراعم الجانبية بالمواد الغذائية القادمة من الجذر رديء جداً. ويرى هذان الباحثان أنه لا يمكن أن يفسر التأثير المسيطر القمية المثبط لنمو البراعم الجانبية إلى مجرد جهاز وعائي غير مكتمل أو غير وظيفي.

إنّ هذه المجموعة من النتائج المتناقضة تدعم وجهة النظر التي تفصل بين نمو البرعم الجانبي واتصاله التام بالجهاز الوعائي للساق. مع أنّ هذا التبادل بين البرعم والساق يؤدي دوراً أساسياً في تنشيط مرستيم هذا البرعم واستطالة محوره.

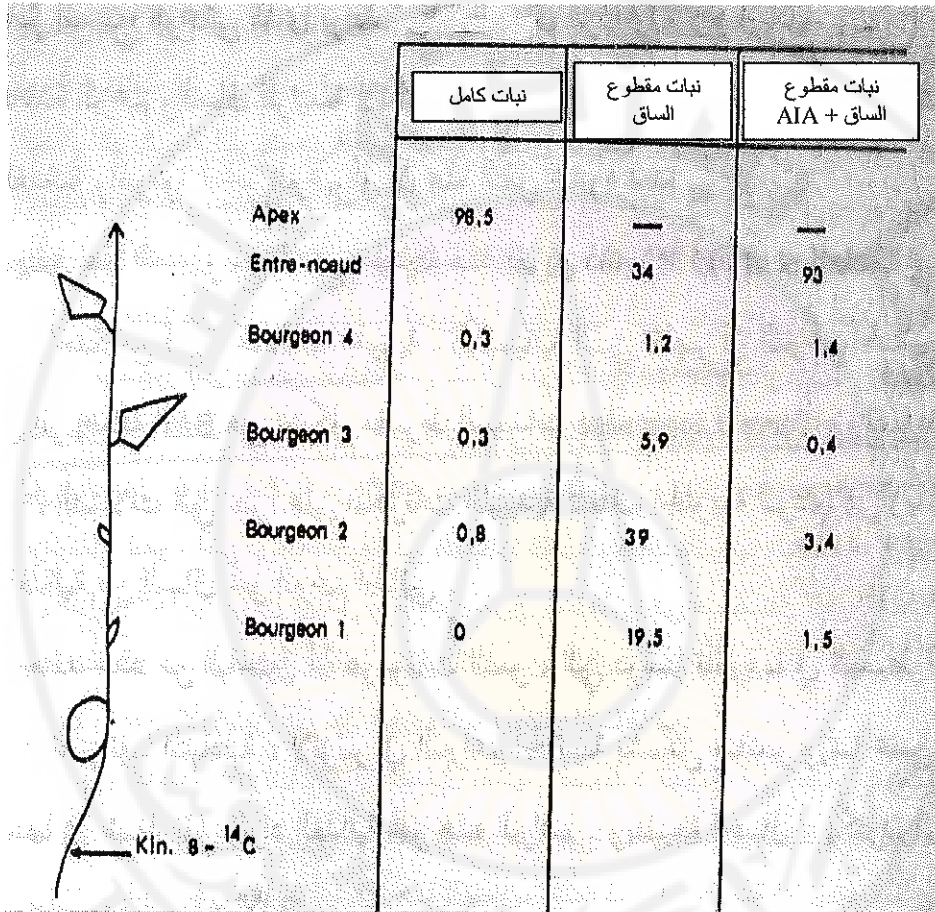
ويرى الباحث Usciati وزملاؤه (1972) أنّ ضبط نمو البرعم الجانبي المثبط لا يمكن أن يكون من طبيعة نوعية، لأنه يمكن تنشيط نموه تجريبياً عن طريق المعالجة بمواد مختلفة. أو أنّ عناصر النسيج الوعائي الذي يربط البرعم بالساق الرئيسية، أو الخلايا البرنشيمية التي تجمع قاعدة البرعم والساق الرئيسية لا تكون، في شروط السيطرة القمية، قادرة على نقل المواد الغذائية والهرمونية نحو البرعم أو أنّ هذا النقل محدود جداً. ويتفق هذا التصور مع النتائج الحديثة لهذا الفريق ذاته (Usciati et al , 1974)، حيث تبين أن واحدة من أولى الحادثات الحيوية - الكيميائية التي تظهر في البرعم الجانبي لنبات الحمص إثر إضافة BAP هي تشكل مغرط لليبيدات Forte Lipogenése ، وتفترض هذه النتائج أنّ التبدلات التي تطرأ على المكونات الليبيدية للغلف الخلوية تؤدي إلى زيادة نقل المواد الغذائية من الساق نحو البرعم الجانبي. ويعتقد عدد من الباحثين أنّ هرمونات النمو، التي درسنا تأثيرها في السيطرة القمية وكذلك تأثيراتها المتبادلة، لا تؤثر في البراعم الجانبية بشكل مباشر وإنما عن طريق مساهمتها في ضبط نقل المواد الغذائية نحو هذه البراعم. وبطبيعة الحال، يكون الأوكسين بشكل خاص معني بهذه الآلية.

3 - 2 - دور الأوكسين في نقل الهرمونات ونواتج الاستقلاب:

يرى الباحث McIntyre أنّ أفضل تفسير للسيطرة القمية، في إطار الفرضية الغذائية، أي التي تعزو تثبيط نمو البراعم الجانبية إلى نقص العوامل الضرورية لنموها، هو الذي يقوم على تحديد أسباب هذا النقص، والتعرف على الآلية التي تضبط نقل عناصر المواد الغذائية وتوجيهها نحو البرعم الأكثر نشاطاً، فتحرم البراعم الأخرى من تلك المواد. ويبدو أنّ انتقال الهرمونات يخضع أيضاً إلى الآلية ذاتها.

ونذكر هنا الأبحاث البالغة الأهمية التي أجراها كل من Morris و Winfield (1972) (الشكل 26:1)، والتي أظهرت أنّ الكينيتين المشع Kinétine radioactive الذي يُطبق على جذور البازيلياء يميل بشكل مفضل إلى الانتقال نحو البرعم القمي.

وتبين هذه النتائج، إذا ما أخذنا في الحسبان الدور المعروف للسيتوكينينات ومنشأها المحتمل من مرستيم الجذر، أنّ دراسة الآلية التي تضبط النقل المفضل نحو البراعم المسيطرة ، يجب أن تتجه إلى كل المركبات الطبيعية من غذائية وهرمونية والتي تكون، كما شاهدنا تجريبياً، قادرة على تعديل نمو البراعم الجانبية.



(الشكل 26:1) - توزع الفحم المشع ¹⁴C للكينتين المشع ¹⁴C - Kinéline المطبق على جذور البادرات الفتية للبرازيليا تبعاً لقطع البرعم الإنتهائي واستبداله بـ AIA. وتمثل النتائج النسبة المئوية للنشاط الإشعاعي الكلي للأعضاء الساقية المدروسة (حسب Morris et Winfield , 1972).

وتفترض إحدى الآليات المقترحة، التي تشرح الانتقال المفضل لنواتج الإستقلاب نحو البرعم القمي، تدخل الأوكسين. فاستبدال البرعم القمي بهذا الهرمون لا يجعل تثبيط

البراعم الجانبية مستمراً فحسب، وإنما يضيفي على النسج المعالجة أيضاً قدرة مهمة في جذب نواتج الاستقلاب الجذري أو الورقي (الشكل 27:1).



	نبات كامل	نبات مقطوع الساق	نبات مقطوع الساق + AIA
Apex	53,1	—	—
Entre-noeud	2,6	2,9	43,5
Bourgeon 3	0	2,6	0
Bourgeon 2	0	7,2	0
Bourgeon 1	0,2	4,2	0,9
Racines	35	62	38

(الشكل 27:1) - توزع المركبات المشعة المنحلة في الـ Ethanol بعد تطبيق السكاروز الموسوم بالفحم C^{14} على الورقة الثالثة لبادرات البازيلياء عمرها 14 يوماً. ويكون البرعم الثاني، في هذه الشروط، هو الذي ينمو بسرعة لدى قطع البرعم القمي. وتمثل النتائج النسبة المئوية للنشاط الإشعاعي الكلي (حسب Morris et Thomas, 1968).

مع أن هذه الحادثة، أكيدة ولا نزاع حولها، فإن السؤال الآتي يطرح نفسه: هل هي حادثة عرضية Artefact نشأت عن التركيز القوي للأوكسين الذي يجب تطبيقه حتى يمكن مشاهدة هذه الحادثة. إنها خلق مركز للنمو شديد الفعالية، يحشد الجزيئات أثناء انتقالها ويجمعها في ساحة متدرجة التركيز. كما يستطيع الـ AIA، خلال انتقاله

المستقطب على طول الساق، أن يؤثر أيضاً في آليات الانتقال ذاتها ولكن بطريقة لا نزال نجهلها. فالأوكسين كما هو معروف ينتقل في نسج الكامبيوم واللحاء.

وُتعدّ هذه الفرضية مغرية لأنها توفق بين الفرضيتين القديمتين للسيطرة القمية: تثبيط بوساطة الأوكسين الذي يفرزه البرعم القمي أو نتيجة حرمان البراعم الجانبية من المواد الغذائية. كما يوجد العديد من النتائج التي تدعم هذه الفرضية وبخاصة نتائج كل من Patrick et Wareing (1972). فقد درس هذان الباحثان تأثير الـ AIA، المطبق مكان البرعم الرئيسي لنبات الفاصولياء، في النشاط الإستقلابي للمنطقة المعالجة فتبين لهما عدم ارتفاع النشاط التنفسي. كما أنّ استقلاب السكرور قد تم في كل من النسج المعالجة وغير المعالجة على نحو متساوٍ ومن الناحيتين الكمية والكيفية. في حين يكون دمج الليسين المشع C^{14} -Leucine مع البروتينات أكثر أهمية في النسج التي تمت معالجتها بشكل مسبق بالـ AIA. ويرى هذان الباحثان أن هذه النتائج تذهب بالأحرى لصالح طريقة تأثير الأوكسين في آليات النقل في الساق. بيد أن هذا الاستنتاج لا يتفق مع نتائج Sebanek (1967)، فالتركيز الفعالة من الـ AIA الضرورية لتحويل نواتج الإستقلاب تكون مختلفة عن التراكيز التي تستطيع أن تحافظ على السيطرة القمية. وهنا نتساءل عن إمكانية وجود صلة بين هاتين الظاهرتين؟ ويرى كل من Guern (1972) et Usciatu أنه يمكن أن يكون للأوكسين تأثير نوعي في نقل المواد الغذائية. غير أن السؤال يبقى مفتوحاً ويستحق المزيد من البحوث.

وتُظهر النتائج، شيئاً فشيئاً، ارتباط حادّات النمو بالنفوذية الخلوية *Perméabilité cellulaire*. وتُعدّ نتائج Desbiez (1973) من أكثر هذه النتائج دلالة. فقد درس هذا الباحث التأثيرات المتبادلة للنمو بين البرعمين الجانبيين للفلقتين في نبات *Bidens pilosus* بعد قطع الساق الرئيسية. فتبين له أنّ وخز ضلع إحدى الفلقتين عدة مرات يسبب تفاوتاً ملحوظاً في نمو هذين البرعمين. وإذا ما حذفت الفلقتان بعد 5 دقائق من الوخز، أصبح البرعم الواقع في إبط الفلقة التي تلقت الوخز مسيطراً عليه من قبل نظيره المقابل له. ويمكن أن نلاحظ في وقت مبكر جداً (أي بعد بضع ثوان من الوخز) فرقاً في

الكمون سلبياً. كما أنّ المعالجة وحيدة الجانب بمحلول من KCl و NaCl تنوب عن عملية الوخز.

إنّ هذه النتائج الأصلية توضح أهمية الحادّثات السريعة التي ترتبط، على ما يبدو، بالتبدلات التي تطرأ على النفوذية الخلوية أثناء حادّثات نمو هذين البرعمين.

وياختصار:

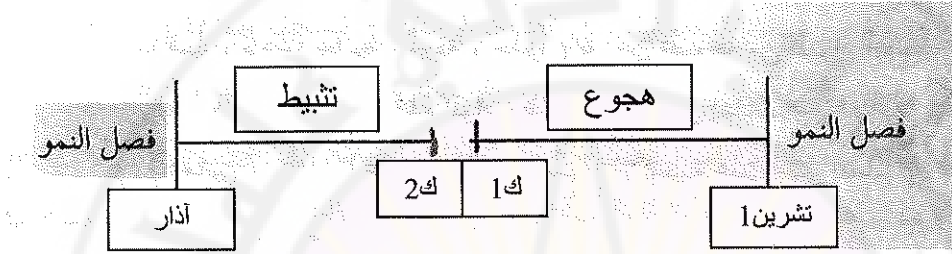
لا نزال حتى الآن نجهل الآلية الدقيقة للسيطرة القمية بالرغم من تعدد الفرضيات وكثرة البحوث والدراسات. فدرجة نمو البرعم الجانبي ليست فقط نتيجة للتأثيرات المتبادلة بين الأعضاء (برعماً قمياً، برعماً جانبياً، ورقة، جذراً) بل بين مجموعة من المواد أيضاً الغذائية منها والهرمونية. وأنّ تحديد منشأ هذه المواد وطبيعتها وطرائق انتقالها وتأثيرها في مستوى خلايا البرعم الجانبي سيساعدنا على فهم آلية السيطرة القمية على نحو أفضل. ويبدو أن أكثر الفرضيات قبولاً حتى الآن:

1. تكون شدة السيطرة القمية أو درجة تثبيط نمو البراعم الجانبية محددة بالتوازن الذي يتحقق بين المواد المثبطة (أكسين - هرمون العلاقات المتبادلة - Libbert) والمواد المنشطة (سكر - فيتامين - سيتوكينينات).
2. تكون استطاعة القمة النشيطة النمو في تحويل المواد والعناصر الغذائية لصالحها مرتبطة بشكل أساسي بوفرة السيتوكينين الطبيعي فيها.

2. التأثيرات المتبادلة لهجوع البراعم Dormance des bourgeons:

يُلاحظ أنّ نمو النبات يتوقف كلما أصبحت شروط الوسط الخارجي غير مناسبة. وبينما تستطيع بعض النباتات مثل *Calluna vulgaris* استئناف نموها فور عودة الشروط المناسبة لأنه يكون في حالة تثبيط فقط Quiescent فإن بعضها الآخر لا يقوى على متابعة النمو على الرغم من عودة الشروط المناسبة، وهنا يكون النبات قد دخل في حالة من الهجوع Dormance أو السكون، فاستئناف النمو يتطلب عندئذ رفع أو إزالة هذا السكون. والجدير بالذكر أنّ حالة الهجوع يمكن أن تجتاح البراعم الإعاشية والتكاثرية على حد سواء.

إنّ وضع نبات الكرز مثلاً، عندما يبدأ تساقط أوراقه في تشرين أول في شروط مناسبة للنمو، لا يؤدي إلى تفتح براعمه التي تكون قد دخلت في حالة الهجوع، وإذا ما أعدنا التجربة نفسها في كانون أول فإنّ البراعم تأخذ بالتفتح والنمو فور وضعها في شروط مناسبة. فبراعم نبات الكرز لا تنمو خلال الفترة الواقعة ما بين تشرين أول وآذار لأنها في البداية تكون في حالة هجوع حتى كانون أول، ثم تصبح قادرة على النمو إلا أنّ وجودها في شروط غير مناسبة من كانون أول حتى آذار يجعلها في حالة تثبيط.



وهكذا نرى بوضوح الفرق بين عضو هاجع *Organe dormant* وآخر مثبط *Organe inhibé*. فبينما لا ينمو البرعم الهاجع إذا ما عُزل ووضِع في شروط مناسبة للنمو، فإن البرعم المثبط بالتأثيرات المتبادلة للنمو (بالسيطرة القمية) يأخذ بالتنامي فور فصله عن الأعضاء المثبطة، ويوجد، فيما يتعلق بالإعداد أو التهيئة للهجوع *Instalation de dormance*، حالتان معروفتان:

- هناك بعض النباتات التي يتوقف نموها بعد تفتح عدد من أوراقها، حتى لو كانت في شروط مناسبة للنمو. فالدخول في حالة الهجوع هنا لا يرتبط بالوسط الخارجي، على ما يبدو، وإنما يتعلق بتبدل في الحالة الداخلية للنبات. كما في نبات الليلك *Lilas* والسنديان *Quercus pedunculata*.
- ويكون بعضها الآخر قادراً على النمو غير المحدود إذا ما كانت الشروط ملائمة (كما في نبات *Salix* و *Betula* و *Populus*....). فهجوعها لا يمكن أن يبدأ إلا إذا أصبح أحد عوامل الوسط على الأقل غير ملائم (كالنوبة الضوئية، ونوعية الضوء، والحرارة، والنوبة الحرارية اليومية، والتغذية، والجفاف).

ويكون الدخول في حالة الهجوع متصفاً بخفض هرمونات النمو وارتفاع المواد المثبطة. وقد تم عام 1965 عزل مادة من البراعم الهاجعة لنبات *Betula pubescens* وأطلق على هذه المادة اسم الدورمين Dormine. كما تبين وجودها في عدد آخر من النباتات. ويبدو أنها مشابهة لمادة الـ Abscissine II التي عزلت قبل عام من عزل الدورمين، من الثمار الفتية لنبات القطن والتي لها تأثير مهم في هرم الأوراق وتسريع سقوطها. وقد عرفت هذه المادة بحمض القطع Acide Abscissique (= Dormine Abscine II)، وهي مشابهة للدورمين Dormine.

مع أن اكتشاف حمض القطع قد ساعد ولو جزئياً في فهم السبب الذي يؤدي إلى هجوع البراعم، إلا أنه لم يشرح آلية هذا الهجوع بدقة. وقد أدت الأبحاث الحديثة للباحث Bonner إلى اقتراح فرضية لم يُبرهن على صحتها بشكل قاطع. وتقوم هذه الأبحاث على استخلاص الكروماتين (مجموع لم يحدد بدقة من DNA والهيستونات) من براعم متعددة، ثم مزجها، في أنبوب زجاجي، مع نكليوتيدات الحمض RNA (ATP , UTP , GTP , CTP)، وأنزيم RNA Polymérase الضروري لاتحادها. فتبين أن تركيب الـ RNA يتوقف على حالة البرعم الذي استُخلص منه الكروماتين، فهو يتم بشكل عادي إذا ما كان الكروماتين من برعم غير هاجع بينما يكون متوقفاً في حال الكروماتين المُستخلص من برعم هاجع. فالهجوع يتصف، إذاً، بحالة من الكبح العام للـ DNA (Répression Généralisée) الذي لا يكون قادراً على الإشراف على تركيب الـ RNA. وإن رفع أو إزالة الهجوع يقتضي تنشيط الـ DNA.

ويلاحظ، إضافة إلى ذلك، أن رفع الهجوع يكون مترافقاً بانخفاض كمية المثبطات وارتفاع في كمية المنشطات. ويتطلب رفع الهجوع، في الشروط الطبيعية، تأثير أحد عوامل الوسط. ويعد البرد (من 1 - 15 م) من أكثر العوامل فعالية في رفع هجوع نباتات المناطق المعتدلة. وتكون الأيام الطويلة أحياناً مكتملة لتأثير البرد كما في نبات الزان أما في المناطق الاستوائية الحارة فإن الجفاف على ما يبدو هو العامل الذي يزيل هجوع البراعم وذلك أثناء فصل الجفاف، وقد حدث في فرنسا عام 1970 وأثناء خريف جاف جداً إزهار أشجار اللوز في نهاية تشرين الأول وبداية تشرين الثاني. إن معرفة

إزالة الهجوع اصطناعياً لعدد من النباتات البصلية Bulbes أو الدرنات أو النباتات
الوعائية الزهرية (الليلك Lilas) تقدم فوائد تطبيقية بالغة الأهمية. فقد استخدمت طرائق
مختلفة: حمامات ساخنة، الجفاف، المعالجة ببعض المواد مثل حمض الجبرلي الذي
يمكن أن يكون أحد العوامل التي تتدخل في الشروط الطبيعية. وهناك مواد أخرى لا
تتدخل في الإستقلاب العادي للنباتات، مثل أبخرة الكلوروفورم أو الأثير Chloroforme
ou d'éther.



الباب الثاني

المرستيم

(النسج الجنينية المنشئة أو القسومة)

Méristèmes المرستيم

ينشأ التنامي غير المحدود للنبات، كما أشرنا في المقدمة، عن نشاط نسج متخصصة، تدعى بالمرستيم أو النسج الجنينية المنشئة. ويتكون المرستيم من مجموعة صغيرة جداً من الخلايا، التي تتصف بالفتوة والنشاط والتقسم الذاتي. إنه مركز منتج للخلايا، ومنشئ للنسج، ومكون للأعضاء.



الفصل الأول

منشأ المرستيم وتموضعه وأنواعه

نميز عادة بين نمطين من المرستيم، مختلفين من حيث المنشأ ودورهما في تشييد النباتات الوعائية.

1. المرستيم الابتدائي *Méristèmes primaires*:

يظهر المرستيم الابتدائي في مرحلة مبكرة جداً من تنامي الجنين (بين عدة ساعات_عدة أيام)(الشكل 1:2). ولكن التعضي النهائي لا يتم إلا خلال المراحل الأولى من النمو الذي يلي الإنبات مباشرة، فيبدو، عندئذ، على شكل مجموعات صغيرة من الخلايا الجنينية. ونستطيع أن نميز في نبات من مغلفات البذور مثلاً (الشكل 2:2) :

أ- المرستيم القمي *Méristèmes apicaux*:

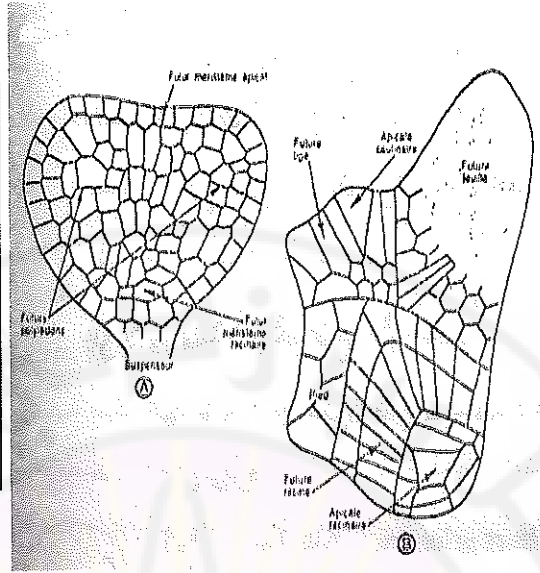
ويكون متموضعاً إما في نهايات الأغصان، فيدعى بالمرستيم القمي الساقى، أو في نهايات الجذور، فيعرف بالمرستيم القمي الجذري. ويؤمن المرستيم القمي النمو الطولي لهذه الأعضاء، وتكوين نسجها المختلفة، ويشكل المرستيم الساقى إضافة إلى ذلك الأعضاء المتخصصة كالأوراق والبراعم والأزهار. ولذلك يدعى مرستيم الساق بالمرستيم المولد للنسج والأعضاء، بينما يدعى مرستيم الجذر بالمرستيم المولد للنسج فقط.

ب- طليعة الكامبيوم *Procambium*:

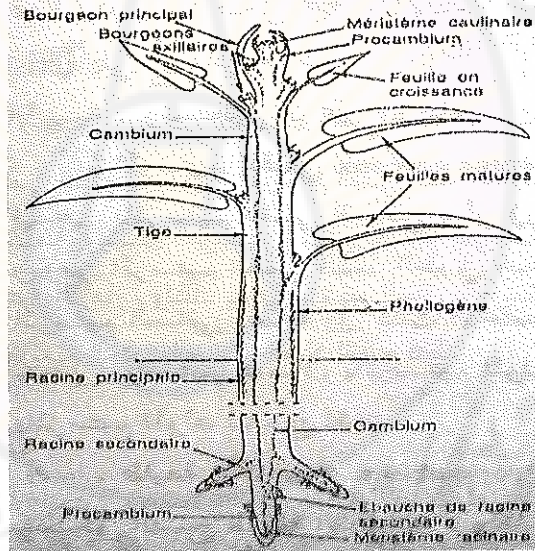
وتنشأ عن المرستيم القمي الساقى أو الجذري، وتشكل النسج الناقلة الابتدائية، وكذلك الكامبيوم عند اللزوم. وتدعى النسج المتكونة من نشاط المرستيم الابتدائي بالنسج الابتدائية، وعندما لا يشتمل العضو إلا على نسج ابتدائية فقط، فإن بنيته ابتدائية أيضاً.

(الشكل 1:2) تموضع المناطق المرستيمية
المقبلة في جنين فتي

A - مقطع طولي محوري في جنين مازال
في المرحلة قلبية الشكل ويمكن تمييز
المرستيم المقبل لكل من الساق والجذر. B
- مقطع طولي في جنين عمره 48 ساعة
ويمكن التعرف على كل من الساق والجذر
المقبلين ومرستيم كل منهما.



(الشكل 2:2) تموضع الأنماط المختلفة
للمرستيم في ثنائيات الفلقة: المرستيم
الابتدائي (الجذري والساق) وطلبة
الكامبيوم والمرستيم الثانوي (الوعائي
والفليني في كل من الجذر والساق).



2. المرستيم الثانوي Méristèmes secondaires:

يظهر المرستيم الثانوي في مرحلة متأخرة أو (ثانوية)، بعد أن يكون التنامي الإعاشي
قد قطع شوطاً بعيداً. وينشأ إما من المرستيم الابتدائي ذاته (من طلبة الكامبيوم) أو من

التمايز التراجعي Dédifférenciation للخلايا البرانشيمية الواقعة بين الحزم، ويكون تموضعه جانبياً سواء في الساق أو في الجذر، حيث يظهر على شكل حلقة مضاعفة الشكل (2:2)، والشكل (12:2).

أ- الحلقة الداخلية أو الكامبيوم الوعائي - اللحاء الذي يشكل النسيج الناقلة الثانوية.

ب- الحلقة الخارجية أو الكامبيوم الفليني Phellogène الذي يعطي الفلين والبرنشيم القشري الثانوي (الشكل 2:2).

ويدعى المرستيم الثانوي بالمرستيم المولد للنسج فقط، لأنه لا ينتج عن نشاطه إلا النسج الثانوية الواقعة منها والناقلة. كما لا يوجد هذا النمط من المرستيم إلا في عاريات البذور وثنائيات الفلقة فقط من مغلفات البذور، وفي بعض الحالات النادرة جداً من أحاديات الفلقة والتريديات الحالية. وقد يظهر، في بعض أحاديات الفلقة، ما يعرف بمرستيم التوسع الثانوي Méristème d'élargissement secondaire، بدلاً من المرستيم الثانوي العادي. ونظراً لأهمية البالغة للمرستيم ودوره في تشييد النبات وتكوين نسجه وأعضائه سنحاول دراسته بشيء من التعمق.



الفصل الثاني

بنية المرستيم ووظائفه

1- المرستيم الابتدائي الجذري *Méristème primaire racinaire*:

أ- البنية:

تظهر خلايا المرستيم الابتدائي الجذري، على المقطع الطولي، متوضعة في صفوف منتظمة ومتجهة نحو القمة (الشكل 3:2). وهذا ما يدفع إلى البحث في نهاية هذه الصفوف عن الخلايا الأصلية *Cellules initiales* التي ينشأ عن نشاطها التقسيمي النسيج الابتدائية المختلفة، وتبين، في النباتات الوعائية، وجود مجموعة أو عدة مجموعات من الخلايا الأصلية في قمم جذورها، يكون عددها متغيراً تبعاً للمجموعات النباتية المختلفة (الشكل 4:2):

- ففي التريديات، توجد خلية أصلية وحيدة، تكون ضخمة الحجم، هرمية الشكل قمية التوضع. وتنقسم حسب وجوها الأربعة لتعطي النسيج الابتدائية كلها لكل من الجذر والقلنسوة.

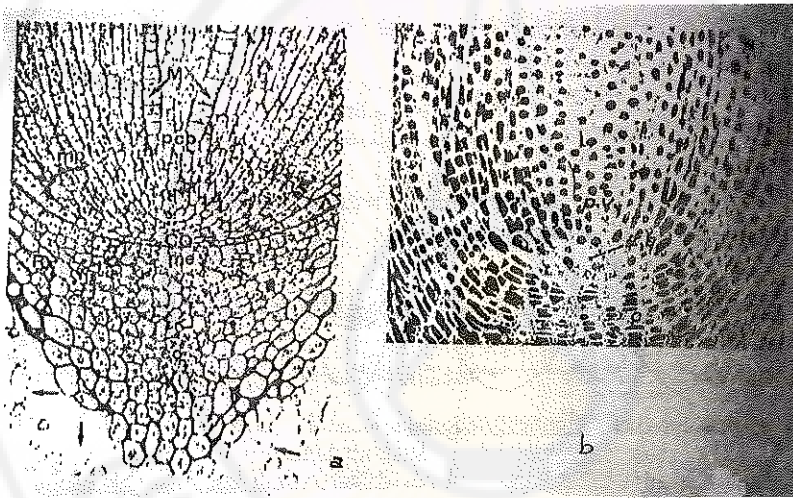
- أما في عاريات البذور، فتحتوي قمة الجذر على طبقتين من الخلايا الأصلية، متوضعتين فوق بعضهما. تعطى العلوية منهما الأسطوانة المركزية، بينما تعطي السفلية القلنسوة وطبقة الأوبار الماصة والقشرة.

- ويوجد في مغلفات البذور ثلاث طبقات من الخلايا الأصلية المولدة للنسيج: تعطي الطبقة السفلية القلنسوة، أما المتوسطة فتعطي الأوبار الماصة والقشرة، في حين تعطي الطبقة العلوية الأسطوانة المركزية. والفرق الوحيد، بين أحاديات الفلقة وثنائياتها، هو أن الطبقة السفلية في الثنائيات تعطي طبقة الأوبار الماصة إضافة إلى القلنسوة.

الدراسات الحديثة لمرستيم الجذر (التي تقوم على الطريقة الإحصائية في توزيع الانقسامات الخلوية، وعلى استخدام التميدين الموسوم *Thymidine tritée*) أظهرت أن الخلايا الأصلية، حسب التفسير القديم، لا تنقسم إلا ببطء شديد، بينما يكون تقسم الخلايا

المحيطة بها شديداً، ولذلك فإن الخلايا الأصلية تشكل منطقة مرستيمية خاملة، أطلق عليها Clowes (1960) اسم المركز الهاجع Centre quiescent. (الشكل 4:2). إن هذا المفهوم الحديث لبنية قمة الجذر لا ينطبق على مغلفات البذور فحسب وإنما على التريديات أيضاً. فقد تبين أن الخلية الأصلية الوحيدة لا تنقسم إلا ببطء شديد بينما تنقسم الخلايا المحيطة بها بشدة.

والجدير بالملاحظة، أن المراجع التي تعالج مرستيم الجذر كلها تقريباً ما تزال تصفه كمرستيم قمّي. وهذا، في الحقيقة، غير صحيح، لأنه مرستيم بيني Méristème intercalaire، فهو يشكل القلنسوة من جهة التي تتوسف وتتسلخ بانتظام، وجسم الجذر من الجهة الأخرى.



الشكل (3:2): مقطعان طوليان محوريان في قمة الجذر، تظهر الخلايا فيهما متوضعة في صفوف منتظمة ومتجهة نحو القمة.

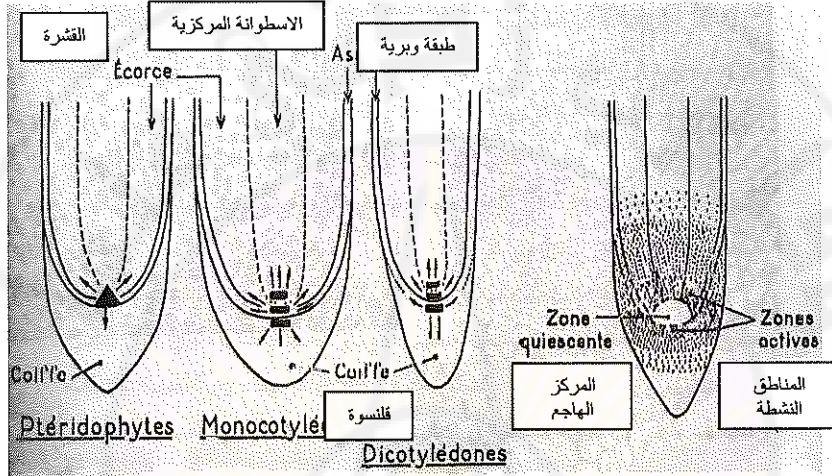
a- في قمة جذر الذرة الصفراء

b- في قمة جذر الصنوبر، ويظهر فيه المركز الهاجع.

(co): القلنسوة، CQ: المركز الهاجع، me: مرستيم الترميم والصيانة للقلنسوة، mp: المرستيم المتاخم للقمة، MX: الأوعية المقبلة، pcb: طليعة الكامبيوم. والسهم يشير إلى الخلايا الآخذة في التوسف والانسلاخ). لاحظ انفصال القلنسوة عن جسم الجذر. ولذلك يدعى الجذر بالنمط المغلق.

وتمتد القلنسوة في كل من عاريات البذور وثنائيات الفلقة (كنبات الفول مثلاً) على طول البشرة الجذرية Rhizoderme (الشكل 5:2). حيث تبقى خلايا القلنسوة على اتصال

مع خلايا الجذر، ويدعى هذا النوع من المرستيم الجذري بالنمط المفتوح. بينما تكون القلنسوة، في أحادييات الفلقة (كالذرة الصفراء مثلاً ومعظم نباتات الفصيلة النجيلية) مستقلة عن جسم الجذر تماماً، حيث يوجد انفصال واضح بين الخلايا المولدة للقلنسوة والخلايا التي تشكل الجذر (الشكل 2:3a). وهذا ما يسمح بنزع القلنسوة بسهولة أثناء الدراسة التجريبية التي تهدف إلى تحديد دور القلنسوة من جهة، وإجراء دراسة مباشرة على المرستيم الواقع تحتها من جهة أخرى، وهذا ما يعرف بالنمط المغلق للجذر.

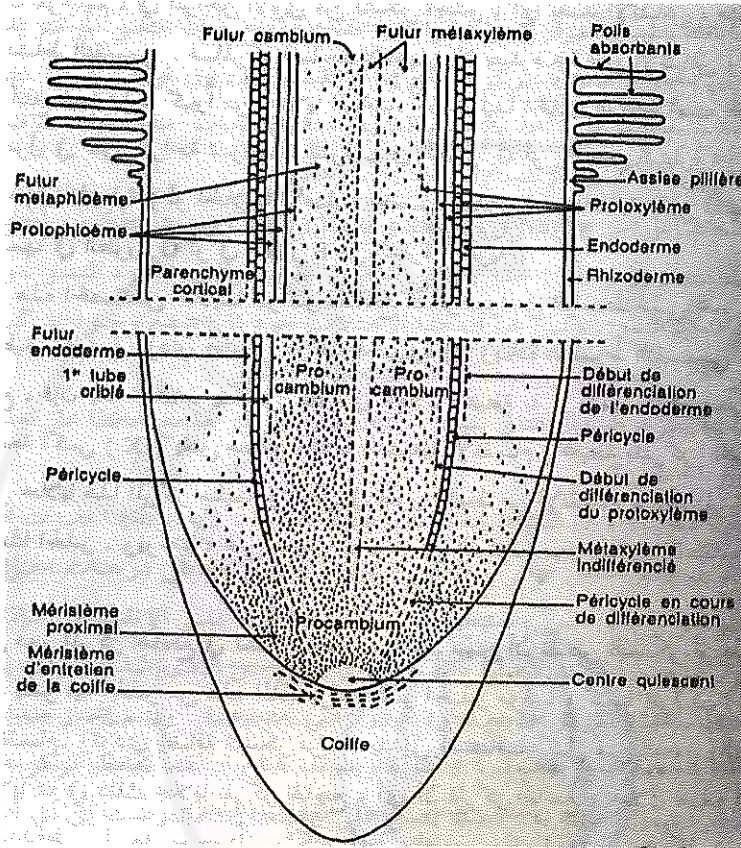


الشكل (2:4): بنية قمة الجذر (الخلايا الأصلية ونشاطها) في المجموعات النباتية المختلفة وذلك حسب الفرضيات القديم منها والحديث. لاحظ في الشكل الأخير على اليمين أن المنطقة الهاجعة حسب المفهوم الحديث إنما تقابل الخلايا الأصلية للمفهوم القديم

ب - الوظيفة Fonctionnement:

إن السؤال المهم الذي يطرح نفسه، لدى دراسة وظائف المرستيم الجذري، هو التالي: ماذا يمثل المركز الهاجع؟ وما هي الغاية من وجوده؟ وما دوره في تنامي الجذر؟ فالمركز الهاجع، كما شاهدنا، هو منطقة من المرستيم التي تتصف خلاياها، بالمقارنة مع الخلايا المحيطة به، بكبر الفجوات وسيتوبلازما قليلة اللزوجة، والجسيمات الريبية قليلة العدد، وثخانة الغلف، ونشاط تقسمي بطيء جداً، أي أنها متوقفة في طور G_1 من الدارة الخلوية. بينما تكون الخلايا المحيطة عكس ذلك تماماً. ولذلك أطلق

Clowes على تلك الخلايا نشيطة الانقسام مصطلح الخلايا الأصلية التي تولد القلنسوة وجسم الجذر.



(الشكل 2:5) رسم تخطيطي يمثل تعضي قمة الجذر في ثنائيات الفلقة. لاحظ امتداد القلنسوة على طول البشرة الجذرية. ولذلك يدعى الجذر بالنمط المفتوح.

ويكون المرستيم، في المراحل الأولى من تنامي الجذر، أي بعد الإنبات، متجانساً من حيث النشاط التقسيمي. فالمركز الهاجع لا يظهر إلا بعد فترة من الإنبات، يكون المرستيم قد أنتج فيها عدداً كبيراً من الخلايا البنات، حيث تبدأ الخلايا الواقعة تحت القلنسوة مباشرة الدخول في طور الراحة تدريجياً، فتتوقف في الطور G_1 أو G_0 من الدارة الخلوية. بينما تبقى الخلايا المحيطة (أو الخلايا الأصلية حسب Clowes) محافظة على نشاطها، ويكون معظمها في الطور G_2 أو في الطور S من الدارة الخلوية.

وتجعل هذه الخصائص خلايا المركز الهاجع تتأثر بعوامل الوسط على نحو مغاير للخلايا المحيطة. فبينما يؤدي خفض درجة الحرارة إلى زيادة النشاط النقسامي لخلايا المركز الهاجع، فإن هذا النشاط يتناقص كثيراً في الخلايا المحيطة به. كما أن تعريض قمة الجذر إلى أشعة (X) يقتل معظم الخلايا النشيطة الانقسام والمحيطية بالمركز الهاجع، في حين تبقى خلايا هذا المركز سليمة وتدخل في طور نشيط من الانقسام يؤدي إلى تجديد قمة أخرى لهذا الجذر. ويوجد، على ما يبدو، نوع من التوازن بين هاتين المنطقتين من المرستيم.

أما عن دور المركز الهاجع في تنامي الجذر، فقد تبين أن نقص السكر أو حرمان الوسط الذي ينمو فيه الجذر من هذه المادة يوقف نمو الجذر مؤقتاً، كما تتوقف الخلايا كلها عن الانقسام. وتؤدي إضافة السكر من جديد إلى استئناف كل من النمو والتقسم النشط للخلايا بما في ذلك خلايا المركز الهاجع، أي أن المركز الهاجع، خلال هذه الفترة من استعادة النشاط، لم يعد موجوداً. ولكنه يأخذ بالظهور، فيما بعد، بشكل تدريجي وعلى نحو مشابه لظهوره أثناء الإنبات العادي. فالمركز الهاجع، على ما يبدو، يساهم خلال هذه الفترة في تنامي الجذر. فقد تبين أن هذا المركز يقدم، أثناء النمو الطبيعي والمنتظم للجذر، وفي فواصل زمنية منتظمة، خلايا جديدة تحل مكان الخلايا الأصلية التي تمايزت أو الآخذة في التمايز. وتكون هذه الحادثة، على ما يبدو، مرتبطة بالظاهرة المهمة التالية والتي أشار إليها Ericson et sax (1956): ينبغي على الخلية الأصلية للجذر، أن تقطع ست دورات انقسامية، قبل أن تتوقف عن الانقسام. وهذا ما يؤدي في النهاية إلى توقف الانقسام وبالتالي توقف نمو الجذر. إلا أن وجود المركز الهاجع يحافظ على استمرار النمو (نموً غير محدود). وما أن يختفي المركز الهاجع حتى يتوقف نمو الجذر. فخلايا المركز الهاجع إذاً، تنقسم ببطء وفي فواصل زمنية منتظمة لتعطي خلايا بنات جديدة التي تأخذ بالتقسم النشط ستة انقسامات متتالية ثم تتوقف، فتعود خلايا المركز الهاجع إلى الانقسام من جديد، وهكذا....

لاحظ كل من Naylor و Steeves و Raju (1964) وجود نمطين من الجذور في نبات *Euphorbia esula* وهما: جذر رئيسي شاقولي طويل وغير محدود النمو.

وآخر أفقي قصير ومحدود النمو. وتبين لهم أن هذا الاختلاف يعود إلى عدم وجود المركز الهاجع في مرستيم الجذر القصير، ووجوده في مرستيم الجذر الطويل. وهنا يطرح السؤال التالي نفسه: كيف يبقى المركز الهاجع محافظاً على هذه الحالة من الراحة أو الخمول؟ فقد شاهدنا، إن النشاط الضعيف لهذه الخلايا، لا يعني أنها فقدت القدرة على الانقسام النشط بشكل نهائي. فبعض الشروط (مثل خفض درجات الحرارة والنقص الآني للسكر وأشعة اكس) تستطيع تحريض هذه الخلايا على الانقسام. فإذا ما تعرضت القلنسوة أو حتى الخلايا الأصلية ذاتها إلى أي نوع من الأذى الذي يؤدي إلى موتها أو تلفها، فإن خلايا المركز الهاجع تكون قادرة على تجديدها. ويتم إنجاز هذا التجديد في نبات الذرة الصفراء في غضون 36 ساعة ودرجة 28 م°. كما يحافظ المركز الهاجع على المنطقة المرستيمية المحيطة به، حيث يعمل على تجديدها إذا ما تعرضت إلى أي أذى. وهذا ما يدعو إلى الاعتقاد بأن نشاط هذه الخلايا للمركز الهاجع مثبت فقط، وأن هذا التثبيط مرتبط بنشاط الخلايا الأصلية المحيطة بها، فما أن ينعدم هذا النشاط للخلايا المحيطة أو يتناقص حتى يزول تثبيط الخلايا المركزية، وكأن النشاط الشديد للخلايا المحيطة مسؤول عن بقاء خلايا المركز في حالة من الراحة. وبالفعل، بين Darlow (1974 - 1975) أن نزع القلنسوة يؤدي إلى تحريض خلايا المركز الهاجع وبخاصة المتاخمة لمنطقة الجرح، على الانقسام النشط الذي ينتج عنه في النهاية تجديد القلنسوة. ولكن عندما يتم إنجاز هذا التجديد يتناقص نشاط هذه الخلايا، فيظهر المركز الهاجع من جديد.

وهكذا نرى أن تناقص نشاط الخلايا المحيطة يزيد من نشاط خلايا المركز الهاجع، وكأن هذه الخلايا النشيطة هي التي تثبط انقسام خلايا المركز. ولتفسير ذلك قدمت الفرضيتان التاليتان:

- 1- يرى أصحاب الفرضية الأولى، أن الخلايا المحيطة (الأصلية) تفرز مثبطات للنمو والتي تصبح، إذا ما تجاوز تركيزها الدرجة الفضلى، مثبطة للانقسام أيضاً، كالسيتوكينينات مثلاً Cytokinines. وبالفعل، وجد كل من Torrey و

Feldaman أن مركز اصطناع هذه الهرمونات إنما هو الجذر، وأنه يمكن أن تتجمع في المركز الهاجع بدرجة فوق الفضلى.

2- أما الفرضية الثانية فتعود إلى العالم Clowes، المعلم الأول في مرستيم الجذر، والذي يرى أن هذا التنشيط هو نتيجة حتمية للضغط الميكانيكي الناتج عن نمو الخلايا الأصلية وتقسّمها وكذلك عن الخلايا البنات المتولدة عنها مباشرة، والتي تحيط بالمركز الهاجع إحاطة تامة. وهذا ما يؤدي إلى تنشيط انقسام خلايا المركز. (كما سنرى لدى دراسة آلية نشاط الكامبيوم) وتجدد الإشارة أنه لا يوجد، حتى الآن، أي برهان قاطع على صحة هذه الفرضية أو تلك.

الأهمية البيولوجية للمركز الهاجع:

إن الانقسامات النادرة لخلايا المركز الهاجع تقلل من احتمال وقوع الأخطاء الوراثية أثناء نسخ الـ DNA وتضاعف الصبغيات في هذه الخلايا. كما أن هجوع هذه الخلايا وخمولها يجعلها أقل تأثراً أو إحساساً بقساوة الوسط. ويسمح بتجديد الخلايا المحيطة بها بشكل منتظم، تلك الخلايا التي أطلق عليها Clowes والناطقون بالانكليزية اسم الخلايا الأصلية خطأً، وهي في الحقيقة خلايا دخلت في طور الانقسام النشط. فالخلايا الأصلية الحقيقية هي خلايا المركز الهاجع بالذات، لأنه عندما يختف هذا المركز بشكل دائم تصبح المحافظة على النمو غير المحدود للجذر مستحيلة (كما في الجذور القصيرة والطويلة). ولذلك، فإن المركز الهاجع يشبه (كما سنرى فيما بعد) المرستيم المترقب لقمة الساق تماماً.

ج-آلية ضبط تنامي النسج:

تتشكل القلنسوة من نشاط الخلايا الأصلية المتاخمة للوجه السفلي للمركز الهاجع، والتي تُعرف بمرستيم الترميم والصيانة (الشكل 2:5)، الذي يجدد خلايا القلنسوة ويعمل على ترميم المتوسف منها. ويُعتبر هذا الترميم ضرورياً، لأن الخلايا الخارجية للقلنسوة، التي تفرز كمية غزيرة من السكريات المتعددة، التي تسهل انزلاق الجذر

وانسيابه بين ذرات التربة، تتآكل ثم تتوسف. بينما تبقى الخلايا الداخلية (المركزية) كبيرة الحجم، قليلة الفجوات وغزيرة بالمانعات النشوية الضخمة، وتكوّن ما يعرف بالمركز الحسي تجاه الجاذبية الأرضية.

أما الخلايا الأصلية الواقعة في الجهة العلوية من المركز الهاجع (أو الأصالات المولدة لجسم الجذر)، فتعطي كل الخلايا الضرورية لتشكل النسيج المختلفة للجذر (طبقة الأوبار الماصة والقشرة). في حين تنشأ النسيج الناقلة الابتدائية عن نشاط طليعة الكامبيوم التي تكون خلاياها مشابهة للأصالات المولدة لجسم الجذر من حيث نشاطها التقسيمي والمدة القصيرة للدورة الخلوية، ولكنها ضيقة ومتطاولة في اتجاه محور الجذر. فخلايا الطبقة الخارجية من طليعة الكامبيوم تتوقف عن الانقسام في الطور G_1 لتكوّن المحيط الدائر، ولكنها تبقى محتفظة بقدرتها على استئناف الانقسام النشط لدى تشكل الجذور الجانبية بينما تتشكل النسيج الناقلة من الطبقات المتبقية من طليعة الكامبيوم.

لقد حاول عدد من الباحثين، منذ بداية القرن الماضي، دراسة النسيج الناقلة وضبط تناميها. ويبدو أن تصميم المخطط الهندسي لهذه النسيج يتم إنجازه في مرحلة مبكرة جداً، فالأسطوانة المركزية تكون بتماس مع أصالات جسم الجذر تقريباً، وتظهر أول إشارة نسيجية لتشكل الأوعية الخشبية على مسافة 70-80 ميكرونًا من ذروة المركز الهاجع، بينما تظهر الأنابيب الغربالية على بعد 170-230 ميكرونًا. فهذا المخطط يصمم، إذن، في مستوى المرستيم، وكان السبق في هذا التصور للباحث Torrey الذي أشار إلى ذلك منذ زمن طويل.

إن عدد الحزم الناقلة في الجذر ثابت في كثير من الأنواع النباتية وبخاصة ثنائيات الفلقة منها. والسؤال الذي يطرح نفسه، ما هي العوامل التي تضبط تشكل هذه الحزم وعددها؟ أي التي تتحكم بتصميم مخططها الهندسي؟

ويعتقد فريق من الباحثين (ومنهم Esau 1965) أن هذا المخطط يتم إنجازه بتحريض من النسيج الناقلة الموجودة مسبقاً في الجذر (النسيج الكبيرة العمر)، عن طريق بعض العوامل التي تفرزها. بينما يرى فريق آخر أن مرستيم الجذر الذي يتصف بأداء وظائفه بشكل ذاتي، هو الذي يضبط تمايز الخلايا التي ينتجها إلى نسيج مختلف. ويعتقد

فريق ثالث أن تصميم هذا المخطط وتحديدده يتم من قبل مرستيم الجذر بالذات ولكن بمشاركة بعض العوامل المحرصة القادمة من النسج الأكبر عمراً.

أما العالم Wardlaw فقد لاحظ وجود علاقة طردية بين قطر الاسطوانة المركزية وعدد الحزم الناقلة. وهذا ما يتفق مع الفرضية القائلة بوجود علاقة بين القامة – والبنية Corrélaiton taille – structure . ويرى Torrey أنه لا يكون لهذه العلاقة بين القامة – والبنية تأثير إلا في مستوى المرستيم بالذات، لأن إنجاز المخطط الوعائي يتم في مرحلة مبكرة جداً، وحسب رأيه، فإن تحديد هذا المخطط يتم تحت إشراف عامل ما يزال مجهولاً، ويؤثر أيضاً في انقسام الخلايا الناتجة عن هذا المرستيم واتساعها، كما وضّح أن بعض المواد الكيميائية أو هرمونات النمو (AIA و K) تستطيع أن تلعب دوراً في مستوى التأثيرات المتبادلة المسؤولة عن تصميم المخطط الوعائي. ومن المحتمل، إذاً، أن يكون تأثير النسج الأكبر عمراً عن طريق هرمونات النمو. فقد لاحظ لدى قطع جذور نبات البازلاء وزرعها في الزجاج بعد استئصال قممها، تجديد قمم أخرى لهذه الجذور، يكون عدد الحزم الناقلة فيها متغيراً تبعاً لتغير الوسط. فيتشكل بوجود الأوكسجين 6 حزم، ويطراً على هذه الجذور، لدى نقلها إلى وسط لا يحتوي على الأوكسين، تبدل تدريجي في بنيتها وتميل نحو البنية البسيطة المشابهة للبنية في الحالة الطبيعية حيث يكون عدد الحزم 3.

كما تبين من التجارب التي أجراها Najad وأستاذه Neville (1973) على جذور نبات الكاكاو، والتي تقوم على استئصال إحدى الفلقتين، أو عزلها بوساطة حز أفقي يشمل نصف ثخانة السوق الواقعة تحت إحدى الفلقتين، أن للفلقتين دوراً أساسياً في تحديد عدد الحزم في الجذر، وأن تأثيرهما لا يظهر إلا في مرحلة مبكرة جداً من الأيام الأولى التي تلي الإنبات، أي في الفترة التي تُستهلك فيها مدخراتهما الغذائية في تغذية الأعضاء الأخرى، وأن هذا التأثير يكون عن طريق الأوكسين الذي يتم اصطناعه في الفلقتين وينتقل منهما بواسطة النسج الناقلة نحو الجذر. ويدعم اتجاه انتقال الأوكسين في الجذر هذا الاحتمال. ويرى هذان الباحثان أن مرستيم الجذر ما هو إلا منفذ للمعلومات والتأثيرات التي يتلقاها من الفلقتين. وينبغي، حتى يستطيع تنفيذ هذه

المعلومات، أن يكون في حالة من النشاط والنمو وذلك في اللحظة التي يتلقى فيها هذه الأوامر ذاتها. فقد تبين أن وقف نمو المرستيم، عن طريق صبه في قالب من الجبصين وذلك خلال الفترة التي تؤثر فيها الفلقتان، يؤدي إلى عدم ظهور تأثيرهما المحدد لعدد الحزم بعد تحرير المرستيم من الجبصين أي بعد تجاوز الفترة التي تؤثر فيها الفلقتان. ويفترض Bunning أن النسيج المرستيمية التي تستعطي النسيج الناقلة تمارس تأثيراً مثبطاً على الخلايا المجاورة لها، فتمنعها من التمايز باتجاه مماثل لتمايزها الخاص. وهذا ما يفسر انفصال الحزم الناقلة عن بعضها بمسافات منتظمة.

وهكذا، نرى أن هذه النتائج، وعلى الرغم من تعددها وتنوعها، لا تؤكد بشكل قاطع فرضية Torrey التي تعزو ضبط البنية الوعائية إلى مرستيم الجذر ذاته. كما أن النتائج التي أمكن التوصل إليها والمتعلقة بالساق، تجعلنا نتعامل مع هذه المعطيات بحذر. وتفترض هذه النتائج (كما سنرى فيما بعد) أن المخطط الهندسي للنسيج الناقلة وبخاصة التوضع الحلقي للعناصر الناقلة الابتدائية واتجاه تمايزها، لا يعتمد على النسيج التحتية (أي الواقعة أسفل المرستيم)، ولا على المرستيم الساق الواقع في الأعلى. ويبدو، أنه تعبير أو نتيجة مساحة متدرجة عرضية تبدأ من السطح الحر باتجاه المركز. وهذا ما يتفق مع فرضية Warren Wilson (1961) التي تفسر تجديد الكامبيوم بعد قطع السلامة طولياً إلى شطرين.

وتقدم لنا الأبحاث الحديثة لكل من Torrey و Feldman نتائج في غاية الأهمية: يؤدي حذف السكر من الوسط الذي تُزرع فيه جذور الذرة الصفراء مخبرياً إلى تناقص ملحوظ في حجم المركز الهاجع، ثم يعود هذا الحجم إلى التزايد لدى إضافة السكر من جديد. وتترافق هذه التغيرات في الحجم بتغيرات موازية في عدد الحزم الناقلة. ويستنتج هذان الباحثان أن مساحة أو سطح المركز الهاجع تعمل على تحديد عدد الخلايا الأصلية المولدة للجذر وضبطها، وتقوم هذه الخلايا بدورها بتصميم المخطط الهندسي للنسيج الناقلة وتحديده بشكل مباشر. إن هذه النتيجة الهامة تبين، إضافة إلى ذلك، الدور المنظم الذي تقوم به المواد الغذائية كالسكر مثلاً، في ضبط تشكل النسيج. وهذا ما يفسر ميل الجذر، أثناء تنامي النبات، إلى زيادة عدد الحزم الناقلة أو نقصانه

في هذه اللحظة أو تلك. وذلك تبعاً لشروط الاستقلاب العام للنبات. كما تبين في جذور نبات لبلاّب الحقول أيضاً، أن عدد الحزم يتوقف على طول القطعة المقطوعة من الجذر والمزروعة في الزجاج. ويتراوح هذا العدد بين 2 - 5 حزم. ويبدو أن تأثير القطعة يكون مرتبطاً بكمية المواد الموجودة فيها.

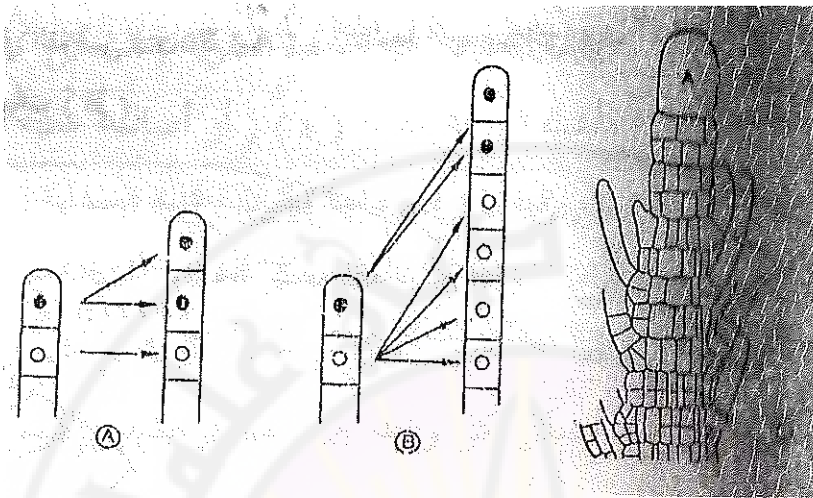
2- المرستيم الابتدائي الساقى *Méristème primaire caulinaire*

يُعد التنوع الحالي للأشكال النباتية نتيجة حتمية لما طرأ على بنية المرستيم الابتدائي الساقى أثناء مسيرة النشوء والتطور، من تنوع وتعدد مضطربين. فقد قامت إستراتيجية التطور في البداية، على حصر النشاط التقسيمي الذي يحقق تنامي المتعضية، في الخلية القمية فقط. ثم الميل إلى الحد من نشاط هذه الخلية تدريجياً ونقله إلى الخلايا المتاخمة لها والمحيط بها. فتميزت هذه الخلية بديمومتها ونشاطها التقسيمي المستقطب (اتجاه الانقسامات يكون عمودياً على محور المتعضية) الذي يُنتج كل الخلايا المكونة للمتعضية أو لجزء منها. ولذلك تعتبر الخلية القمية كأصل تُشتق منه الخلايا الأخرى كلها، وهذا سبب تسميتها الخلية الأصلية *Cellule initiale*.

أ- في الطحالب الخيطية الحالة الأكثر بساطة، حيث تقتصر الانقسامات على الخلية القمية الأصلية، فبنى المتعضية من مشتقات هذه الخلية فقط أو الخلايا النبات التي لا تنقسم أبداً (الشكل 6:2، A).

إن أول تعقيد طرأ على هذه البنية البسيطة هو اكتساب الخلية النبات المشتقة من الخلية الأصلية مباشرة القدرة على الانقسام ونقل هذه القدرة إلى خلفها التي ستصبح أصلاً لمجموعة خلوية. وهكذا تم نقل جزئي للنشاط الخلوي المولد لمجموع الخلايا المكونة للنبات من الخلية القمية إلى مشتقاتها (الشكل 6:2، B). ونميز هنا بين نمطين من النشاط: نشاط الخلية الأصلية (أي تشكل الخلايا النبات المشتقة عنها مباشرة)، ونشاط كل خلية من الخلايا النبات (أي تكوين المجموعات الخلوية). ويبقى الخيط بسيطاً إذا ما حافظت هذه الخلايا على تقسمها في الاتجاه نفسه، بينما يصبح متعدداً أو مركباً لدى اكتساب هذه الخلايا النبات القدرة على الانقسام في مستويات

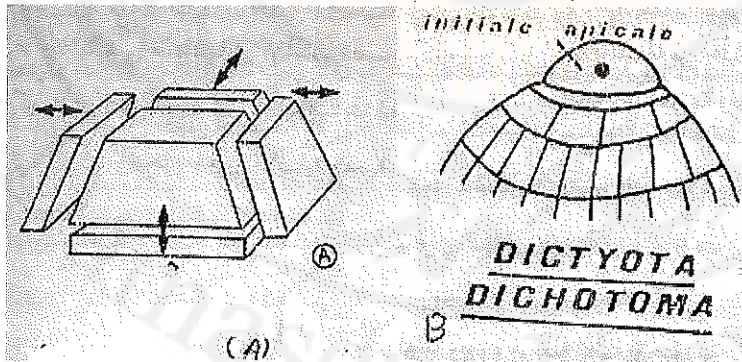
أخرى (الشكل 6:2، C)، وتحرر الخلية الأصلية القمية من أي ضغط ميكانيكي مما يساعد على النمو.



(الشكل 6:2) تشكل متعضية خيطية الشكل.

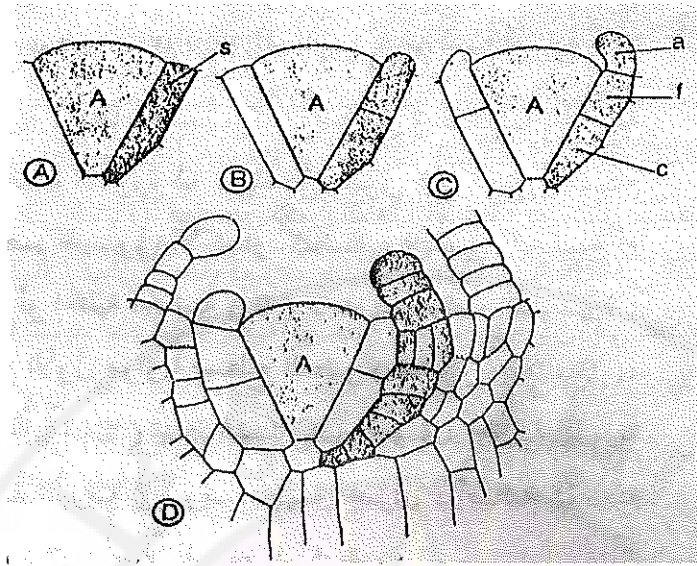
A - عن طريق انقسام الخلية القمية فقط. B - عن طريق انقسام القمية ومشتقاتها. C - خيط متعدد الصفوف أو مركب ناتج عن نشاط الخلايا المشتقة من الخلية الأصلية (A)، والتي تكون انقساماتها عمودية وموازية للمحور (r: فروع جانبية).

ويُعد تقسم الخلية الأصلية تبعاً لعدة وجوه مرحلة تطورية متقدمة. فقد تأخذ هذه الخلية شكل متوازي مستطيلات كما في طحالب الفوقس مثلاً (الشكل 7:2، A) التي تنقسم حسب وجوها الجانبية والوجه القاعدي، أو تأخذ شكلاً عديسياً كما في طحالب Dictyota (الشكل 7:2، B).



(الشكل 7:2) رسم تخطيطي للخلية القمية الأصلية في الفوقس (A)، وفي Dictyota (B).

ب- في البريويات **Bryophytes**، فتوجد خلية قمية أصلية هرمية الشكل، كبيرة الحجم، وتتميز بخصائصها الخلوية التي تبدو مرستيمية (نواة ضخمة، نوية كبيرة وجسيمات ريبية متعددة) ومتميزة في آن واحد (فجوات كبيرة، والصانعات الخضراء تحتوي على النشاء). في حين تكون الخلايا المحيطة بها أكثر مرستيمية (ارتفاع النسبة نواة / سيتوبلازما، فجوات ضامرة، وغزارة الـ RNA في السيتوبلازما). ونادراً ما تشاهد هذه الخلية القمية في حالة انقسام، وقد أمكن، في عدد من الأنواع، تقدير سرعة انقسامها، حيث تنقسم مرة واحدة كل 360 ساعة في النوع *Polytrichum formosum*، أو كل 3 أيام في أنواع أخرى وحتى كل 36 ساعة. وتكرر هذه الانقسامات غير المتساوية بانتظام حسب كل وجه من وجوهها الجانبية الثلاثة، وهذا ما يميزها عن انقسامات الخلايا المجاورة لها. وتنقل الهيولى قبل كل انقسام جانبياً بحيث تتلقى الخلية الكبيرة الحجم الهيولى الأكثر كثافة، فتبقى كخلية أم (الشكل A-8:2)، أما الخلية الصغيرة أو الخلية الجانبية (S) ذات الفجوات الصغيرة، فتأخذ بالانقسام بسرعة: يكون الانقسام الأول موازياً لسطح العضو (الشكل B-8:2)، يليه انقسام آخر للخلية العلوية (شكل C-8:2)، ينتج عنه من جهة، الخلية القمية لشبه الورقة المقبلة (a) (أو أصالة شبه الورقة)، ومن جهة أخرى، أصالة القطعة الورقية (f)، بينما تكون الخلية السفلية (C) أصلاً للنسج المركزية. وإذا ما تابعنا مصير الخلايا المشتقة من كل خلية جانبية (الشكل D-8:2) لتبين أن كلاً منها يشكل وحدة مكونة من شبه ورقة وقطعة ورقية وجزء من الساق. ويقابل تشكل كل وحدة من هذه الوحدات انقسام واحد فقط للخلية القمية.



الشكل (8:2) طرائق انقسام الخلية الجانبية ومشتقاتها في الطحالب. A: الخلية القمية، S: الخلية الجانبية، a: أصالة شبه الورقة، f: أصالة القطعة الورقية، C: أصالة النسيج المركزية.)

وتدلل الخلايا القمية على الطريق التطورية التي ميزت المتعضيات الخيطية بالنمو الطولي. كما تطورت الصفات الخاصة بهذه الخلايا القمية على نحو رائع في البريويات وفي بعض الطحالب البحرية الكبيرة القامة. فقد تميزت هذه الخلايا عن الخلايا الأخرى للمتعضية ليس فقط بضخامتها وقطبيتها، وإنما باكتسابها لوظائف أخرى أيضاً. فكثر الوصلات الهيولية Plasmodesmes، التي تربطها بالخلايا المحيطة بها، وتجعلها على اتصال دائم معها، تشير إلى أهمية التبادلات بينها وبين تلك الخلايا: فانتقال نواتج الاستقلاب والهرمونات والأنزيمات يكون دون شك، على علاقة مع الدور المنظم الذي تلعبه هذه الخلايا في ضبط تشكل المتعضية. فبينما يُبنى النبات من الانقسامات المتكررة للخلايا النبات (أو الخلايا الجانبية) الناتجة عن نشاط الخلية القمية، فإن هذه الأخيرة لا تنقسم إلا نادراً، مما يؤدي إلى خفض معدل تضاعف الـ DNA في نواة الخلية القمية، وبالتالي الحد من أخطار التبدل الذي يمكن أن يطرأ على بنية هذه الجزيئة وهذا ما يحفظ الذخيرة الوراثية. وهكذا نرى أن الظاهرة الأساسية التي برزت في الطحالب الكبيرة وفي البريويات، هي نقل

إمكانية الانقسام من الخلية الأصلية إلى معظم الخلايا النبات الناتجة عن نشاطها. والتي تحوّل، منذ تلك اللحظة، مرستيماً حقيقياً. فالاستطالة لم تعد مقتصرة على تلك الخلية القمية فقط، وإنما شملت الخلايا الناتجة عنها أيضاً. وتبدو هذه الإستراتيجية التي تقوم على نقل النشاط التقسيمي، الذي ظهر بدءاً من الطحالب الكبيرة والبريويات، أكثر وضوحاً في النباتات الوعائية.

ج- في النباتات الوعائية:

ج-1: في التريديات:

لقد لاحظ كل من Hofmeister و Naegll (1845-1851)، منذ قرن ونصف ، أن المرستيم القمي الساق في السرخسيات يكون مؤلفاً من خلية قمية، كبيرة القد، هرمية الشكل، يحيط بها مجموعة من الخلايا الجانبية المشتقة من نشاطها مباشرة. ويطرأ على هذا المرستيم تبدلات عميقة وذلك تبعاً لعمره كما في نبات Pteris crética. وتظهر على المقطع الطولي للقامة الفتية الخلية القمية التي تتميز عن الخلايا الجانبية بفجواتها الكبيرة نسبياً، وبالهولى القليلة الكثافة أو اللزوجة، كما يكون الطور G2 من الدارة الخلوية طويلاً. بينما تظهر الخلايا الجانبية كثيفة الهولى قصيرة الدارة الخلوية، وتساهم بفعالية في تشكل نسج الساق وأوراقه.

ج-2: في النباتات الزهرية:

ج-1-2: البنية:

إن الأبحاث التي أجريت على كل من عاريات البذور ومغلفاتها، والتي حاولت أن تظهر، كما في التريديات، وجود خلية قمية أصلية وحيدة، قد باءت بالفشل جميعها. ولذلك وضع الباحثون عدة فرضيات بغية تفسير بنية قمة الفارع في النباتات الزهرية، نستعرض أهمها باختصار شديد:

- نظرية الوريقات المولدة للنسج:

اعتقد العالم الألماني هانشتاين Hanstein (1870)، أن قمة الفارع في مغلفات البذور تحتوي على ثلاث خلايا أصلية، بدلاً من خلية واحدة في التريديات، وتتوضع

هذه الخلايا فوق بعضها، وتنقسم كل منها بشكل متكرر مكونة بذلك ثلاث وريقات مولدة للنسج.

- نظرية القميص والجسم:

يرى العالم الألماني شميدت (1924) أن قمة الفارع في مغلفات البذور تكون مؤلفة من منطقتين متميزتين بصفاتها الخلوية والنسجية:

- طبقة أو عدة طبقات سطحية مؤلفة من خلايا صغيرة القد، ذات هيولى كثيفة، وتغطي القمة، كما تنقسم باتجاه عمودي على السطح فقط. أطلق عليها اسم القميص Tunica.

- ومنطقة مركزية متوضعة تحت القميص، وتتألف من خلايا كبيرة القد، متساوية الأبعاد، غنية بالفجوات وتنقسم في كل الاتجاهات. أطلق عليها اسم الجسم Corpus.

- البنية المناطقية لقمة الفارع:

إذا كان التمييز بين القميص والجسم سهلاً في ثنائيات الفلقة، فهو غير ممكن في عاريات البذور وبعض أحاديات الفلقة. وفي عام 1941 حاول فوستر Foster أن يقدم تفسيراً جديداً لبنية قمة الفارع في عاريات البذور. لقد ميز فوستر، في قمة فارع نبات الجنكو الذي يعد من بواكر الزهرات، بين عدة مناطق مختلفة من حيث صفاتها النسجية.

نلاحظ أن النظريات السابقة الذكر جميعها، تعتبر أن الخلايا القمية الانتهازية هي الخلايا الأصلية التي يتشكل الفارع من انقساماتها. ومن هنا نشأ المفهوم الذي يعطي للساق صفة النمو الإنتهائي. وهذا ما يتفق مع النظرية القديمة لتوزع الأوراق على الساق وانتظامها (نظرية الحززون المولد الوحيد).

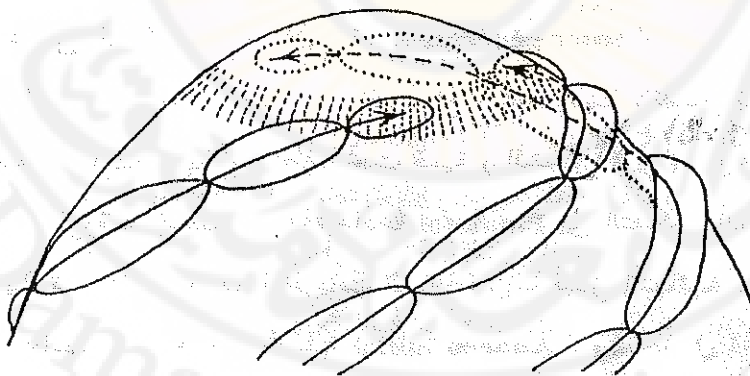
- تفسير العالم الفرنسي Plantefol:

كان الاعتقاد بثوُّع الأوراق على الساق حسب حززون مولد وحيد سائداً، في الوقت نفسه الذي كانت المدرسة الانكليزية - الأمريكية تفترض أن المنطقة المولدة للأعضاء هي المنطقة القمية، وذلك عن طريق الدور الهام للخلايا الأصلية القمية أو

الوريقات المولدة الناتجة عنها. وفي عام 1947 نقض العالم الفرنسي Plantefol نظرية الحلزون المولد الوحيد، مبيناً أن الأوراق تتوزع على الساق حسب لولاب ورقية متعددة (الشكل 9:2)، بحيث تكون الأوراق في كل لولب ورقي على صلة مع بعضها بواسطة قطعها الورقية، كما تنشأ من مركز واحد من المراكز المولدة للأوراق .Center générateur

إذا تابعنا هذه اللولاب المتعددة حتى قمة الفارع، نجد أنها لا تصل إلى ذروة القمة تماماً، وإنما إلى المنطقة الجانبية منها أو منطقة تحت قمية، وهي المنطقة التي تتشكل منها الأولات الورقية نفسها، وهذا ما دعا Plantefol إلى التفكير بأن المنطقة المولدة للأعضاء ليست انتهائية كما تفترضها النظريات السابقة وإنما قبل انتهائية، وتكون على شكل حلقة، أطلق عليها اسم الحلقة الأصلية Anneau initial. ويوجد في الحلقة الأصلية، على هذا الأساس، من المراكز المولدة ما يساوي عدد اللولاب الورقية.

لقي هذا التفسير الجديد لبلانتفول اهتماماً بالغاً من قبل عدد من الباحثين الذين أرادوا التأكد من صحته عن طريق الدراسة النسيجية الخلوية. فجاءت أبحاث كل من Buvat و Bersillon و Lence على ثنائيات الفلقة وأبحاث Camefort على عاريات البذور لتؤكد أفكار بلانتفول وبخاصة مفهوم الحلقة الأصلية.



الشكل (9:2) تمثيل تخطيطي للحلقة الأصلية واللولاب المتعددة حسب بلانتفول 1947.

- الدراسة الخلوية للعالم الفرنسي Buvat:

تعود الأبحاث المعمقة الأولى عن بنية قمة الفارع في مغلفات البذور إلى Buvat العالم الفرنسي في علم الخلية. فقد أجرى عام 1951 دراسات خلوية بالغة الدقة، بين على أثرها أن خلايا المنطقة الجانبية التي تقابل الحلقة الأصلية، تكون مختلفة اختلافاً كبيراً عن الخلايا الانتهازية. فالأولى لها صفات الخلايا النشيطة (تنقسم بشدة، ضخمة النوى والنويات، صغيرة الفجوات ومبعثرة). أما خلايا المنطقة القمية فلها خصائص الخلايا الخاملة (نادراً ما تنقسم وتكون غالباً كبيرة القد وصغيرة النوى والنويات). وهكذا استطاع Buvat أن يميز، في قمة فارع ثنائيات الفلقة، المناطق التالية:

- الحلقة الأصلية Anneau initial: وتشمل المنطقة الجانبية تحت القمية، وتتألف بخاصة من طبقات القميص. وتتشكل منها الأوالات الورقية.

- المنطقة القمية المحورية Zone apicale axiale: وتتكون من طبقات القميص ومن الجسم المتوضع تحتها. وتتصف خلايا هذه المنطقة، على النقيض من خلايا الحلقة الأصلية، بكبر قدها، وكثرة فجواتها، وفقرها بالجسيمات الريبية، وتحتوي على صانعات صغيرة متميزة، وهذه من الصفات المرستيمية القليلة الواضحة. وبالفعل، فهذه الخلايا لا تنقسم إلا نادراً حيث تبقى، طوال المرحلة الإعاشية للنبات، خاملة أو هاجعة. فأطلق عليها مصطلح المرستيم المترقب الذي يستعيد نشاطه التقسيمي في المرحلة التكاثرية من أجل تكوين القطع الزهرية الخصبة.

- المرستيم المخي Méristème medullaire: ويقع تحت المرستيم المترقب ويألف من خلايا مسطحة شديدة الانقسام على نحو مشابه لانقسام خلايا الكامبيوم ويتكون من خلايا ذات الانقسام متناسبة مع سرعة استطالة الساق.

وهكذا فإن الدراسة الخلوية الدقيقة لقمة الفارع أتاحت، للعالم Buvat ولمدرسته من بعده، أن يحدد بدقة مناطق البنية المناطقية، التي تبدو الآن عامة في مغلفات البذور وعارياتها، ويخلص الظن أنها صحيحة في النباتات الوعائية اللازهرية أيضاً.

وتتفق كل من المدرسة الألمانية والإنكليزية والأمريكية على صحة هذه البنية، إلا أنهم لا يزالون يعطون صفة الأصالة للخلايا الانتهازية، بينما تعطي المدرسة الفرنسية هذه الصفة إلى خلايا المنطقة الجانبية تحت القمة.

ج-2-2- الأداء:

لقد اعتمدت الأبحاث الأولى، عن بنية المرستيم الابتدائي وأدائه لوظائفه، الطريقة الخلوية - النسيجية. وفيما بعد جاءت الأبحاث التجريبية الحديثة، التي تستخدم الجراحة المجهرية والزراعة المخبرية (الزراعة في الزجاج) وتطبيق المواد الكيميائية واستخدام النظائر المشعة، لتبين جاهدة الطريقة التي يبني فيها المرستيم الابتدائي النسيج والأعضاء.

اتجه الباحثون في البداية، لأسباب تقنية بحتة، إلى مرستيم الجذر، فهو سهل المنال والوصول إليه ليس بالأمر الصعب. ولما أحرزوا تقدماً ملموساً، اتجهوا إلى المرستيم الساقى الإعاشي منه والتكاثري. وعلى الرغم من الصعوبات الكبيرة التي تواجه الباحث والمتمثلة من جهة في صعوبة الوصول إلى هذا المرستيم، فهو عصي المنال بسبب الطوق الذي تشكله الأوقات والبداءات الورقية من حوله، ومن جهة ثانية، المحافظة عليه في حالة من النمو والنشاط بعد التدخل التجريبي لاسيما أنه لا يرى بالعين المجردة ولا حتى بالمكبرة إلا بعد نزع الأوقات والبداءات الورقية المحيطة به واحدة تلو الأخرى. وفي كثير من الأحيان عندما نصل إلى المرستيم يكون قد قضى نحبه نتيجة تعرضه للجفاف تحت تأثير الحرارة المنبعثة من المجهر. على الرغم من ذلك، فقد أحرزت الأبحاث التجريبية وبخاصة أبحاث الجراحة المجهرية تقدماً كبيراً في البلدان الناطقة بالإنكليزية أولاً (أبحاث، Ball, Wardlaw, Snow). ثم جاءت الأبحاث الفرنسية التي لم تبدأ تأخذ أهميتها على نحو مرموق إلا منذ عهد ليس بالبعيد (أبحاث : Neville, Nozeran, Amer, Nougared, Loiseau, Buvat). وقد تبين، من جملة الأبحاث سابقة الذكر، وجود مفهومين لتفسير نشاط قمة الفارع وأدائها لوظائفها:

- الأول حسب المدرسة الفرنسية والتي يمثلها كل من Plantefol وتلاميذه: Buvat و Nougared. فخلايا القمة المحورية، أو ما أطلق عليها Buvat اسم

المرستيم المترقب، لا يقوم بأي دور أساسي في التشكل، طوال المرحلة الإعاشية. فهي مستودع احتياطي من الخلايا المرستيمية، المعدة لأخذ دورها المهم أثناء المرحلة التكاثرية، أي أثناء تنامي الأزهار. وعلى هذا الأساس، فإن الأوراق تتشكل من الحلقة الأصلية، بينما تتشكل الأسدية والأخبية من المرستيم المترقب، والمخ من المرستيم المخي. وهذا ما يتفق مع مفهوم (التحديد المسبق Prédéterministe) الذي يفترض وجود مصير محدد مسبقاً لكل منطقة من مناطق قمة الفارع، بحيث يمكن أن نقول إن هذه المنطقة أو تلك ستعطي هذا النسيج أو ذاك العضو.

- أما المفهوم الثاني، ومن أنصاره كل من Ball و Loiseau و Rou و Nozeran و Neville و Amer. ويعتقد هؤلاء العلماء، وعلى النقيض من أنصار المفهوم الأول، أن مناطق قمة الفارع المختلفة تكون قابلة للتبديل والاستعاضة. فالمرستيم المترقب قادر على تجديد حلقة أصلية، وهذه الأخيرة بدورها قادرة على تجديد مرستيم مترقب. كما يمكن لخلايا الجسم العميقة أن تجدد الطبقات القميصة السطحية. وهذا ما يشير بوضوح، إلى أن دور الخلية المرستيمية، من هذه المنطقة المرستيمية، أو تلك في مرستيم ما، لا يتوقف على صفة أو خاصية، كانت قد تحددت مسبقاً. وإنما على المكان، الذي تشغله هذه الخلية بالذات، من هذا المرستيم. وهذا ما يتفق مع مفهوم التنامي المتدرج أو التراكمي Epigenése، أي أن تنامي الكائن الحي، يتم على مراحل متدرجة. لا تكون الخلايا، أثناءها، محددة المصير مسبقاً. وإنما على العكس تماماً، تكون قادرة على التمايز في اتجاهات متعددة، وذلك تبعاً للأوامر التي تتلقاها، وللتأثيرات التي تعاينها. ويؤكد Ball على الدور الأصلي لخلايا المنطقة القمية المحورية. فمن هذه الخلايا بالذات تُشتق، بشكل مباشر أو غير مباشر، الخلايا كلها المكونة للساق وأعضائه الجانبية (ورقة، برعم إعاشي، برعم زهري). وبرى هذا العالم، أن الأصالة لا تعود، كما تراها المدرسة الفرنسية، إلى خلايا الحلقة الأصلية، وإنما إلى الخلايا القمية المحورية (خلايا المرستيم المترقب)، التي تغذي مرستيم الحلقة الأصلية والمرستيم المخي المتوضع تحتها، بالخلايا المرستيمية اللازمة.

إن هذا التفسير لنشاط قمة الفارع أو أدائها لوظائفها، ما يزال الأكثر قبولاً حتى الآن.

حيث تؤدي الخلايا الأصلية دوراً محرضاً، فهي تنقسم ببطء ومن وقت لآخر، بينما تنقسم الخلايا البنات الناتجة عن نشاطها، وكذلك الخلايا المتاخمة لها، بشدة. وهذا ما ينطبق على كل من خلايا المرستيم المترقب في الساق وخلايا المركز الهاجع في الجذر، وكذلك على الخلية الأصلية القمية الوحيدة في الطحالب والتريديات، وحتى على الخلايا الأصلية للمرستيم الثانوي (كما سنرى فيما بعد). والسؤال المهم الذي يطرح نفسه هو التالي: لماذا تكون هذه الخلايا الأصلية خاملة؟ وما هي الغاية من وجودها؟.

لقد تبين أن الخلايا النشيطة الانقسام، لا تستطيع أن تنقسم أكثر من 6-7 انقسامات متتالية. في حين تستطيع الخلايا قليلة الانقسام، الاستمرار في أداء وظائفها زمناً طويلاً. إنها ظاهرة عامة، ولذلك لا بد من وجود معنى بيولوجي لها:

1- تقدم الخلايا الأصلية ضعيفة النشاط الهرمونات والأنزيمات اللازمة لتحريض انقسام الخلايا البنات، الناتجة عن نشاطها بشكل مباشر أو غير مباشر. كما توجه تمايزها، وتحدد مصيرها نحو هذا النسيج أو ذاك العضو (كما سنرى لدى دراسة تنامي الأعضاء).

2- إن الانقسام البطيء للخلايا الأصلية، يؤمن تغذية منتظمة للمناطق المتاخمة لها والمحيط بها بخلايا جديدة. ويبدو أن الخلايا المكونة للنسج والأعضاء كلها تُشتق من الخلايا الأصلية بشكل مباشر أو غير مباشر، ولذلك تُعد خلايا كل من المرستيم المترقب والمركز الهاجع كمجموعة من الخلايا الأصلية.

3- ويتعرض، كما هو معروف، توزع الـ DNA بين الخليتين البنيتين بشكل متساو، أثناء الانقسام الخلوي، إلى أخطار متعددة، كارتكاب الأخطاء الوراثية وتجميعها. فكلما ازداد النشاط التقسيمي للخلية، ازداد احتمال وقوع هذه الأخطاء وتكديسها. وهذا ما يؤدي إلى تشكل مجموعات خلوية متباينة وراثياً، ومختلفة عن الخلية الأم. فكون الخلية الأصلية خاملة، هي طريقة للمحافظة على الذخيرة الوراثية من أي تبدل، والحد من الطفرات. فالخطأ الوراثي الذي قد ينشأ أثناء انقسام الخلية البنت، لا يمكن أن يصيب إلا منطقة محددة جداً من المتعضية. في حين يجتاح الخطأ الناتج عن الخلية الأصلية نسج المتعضية وأعضائها كلها. كما أن القطع الزهرية الخصبة للزهرة، لا تتشكل إلا من

منطقة المرستيم المترقب وهذا ما يقلل من احتمال وقوع الأخطاء الوراثية وبخاصة أثناء تشكل اللواقح الذكرية منها والأنثوية. مما يزيد من احتمال الحصول على أفراد متماثلة دائماً.

وفي الختام، لا بد من الإشارة إلى الأبحاث الحديثة التي برهنت تجريبياً على صحة ظاهرة التحريض هذه، من خلال زراعة الخلايا، فكما هو معروف، تُعد عملية عزل الخلايا وزراعتها في الزجاج من العمليات الدقيقة جداً، باستثناء زراعة الأبواغ. وبالفعل، فقد تم عزل خلية من نسيج برنشيومي، بعد المعالجة بأنزيم البكتيناز Pectinase المذيبة للصفائح المتوسطة، المكونة من المركبات البكتية. ثم زرعها في وسط مناسب، فتبين أن هذه الخلية المزروعة بمفردها تتابع نموها، ولكن لا تستطيع أن تنقسم. بينما تصبح قادرة على الانقسام، إذا ما أضيف إلى وسط الزراعة عدد آخر من الخلايا، شرط أن تكون هذه الأخيرة محيطة بالخلية الأولى. فالخلايا المحيطة، هنا، حرّضت الخلية المركزية على الانقسام دون أن تنقسم هي نفسها.

ج-2-3- قدرة المرستيم القمي الساقى على التجدد وأثره في حادثات التنامي:

لقد قطعت دراسة التجديد Régénération عند الكائنات الحية الحيوانية أشواطاً بعيدة، وأصبح مفهوم التنظيم Régulation مألوفاً بالنسبة لعلماء الحياة الذين يدرسون التنامي الجنيني التجريبي Embryogenèse expérimentale. وأضحى معروفاً، عند بعض الأنواع، أن شطر البيضة أو الجنين الفتى أو حتى بداءات أعضائه يؤدي إلى تجديد متعضيتين كاملتين ومشابھتين للمتعضية الأم، أو قدمين مشابھتين للقدم الأصلي مثلاً. ويبدو أن التجديد عند الكائنات الحية النباتية مشابهة للتجديد الجنيني عند الحيوان، إلا أنه لم يحظ بنفس القدر من الاهتمام لذلك ونظراً لأهمية هذا الموضوع فقد أردنا دراسة إمكانية تجديد المرستيم القمي الساقى في النباتات الراقية وخاصة مغلفات البذور منها. فوقع اختيارنا على نبات الكلديشيا ثلاثية الأشواك Gleditsia tricanthos، ونقوم هذه الدراسة بشكل أساسي على شطر المرستيم القمي الساقى لبادرات فتية بواسطة حز طولي محوري، إلى نصفين متساويين تقريباً، ثم نأخذ يوماً - بدءاً من اليوم الأول

للتجربة وحتى اليوم الثامن الذي ننهي فيه هذه التجربة - إحدى عشرة عينة من البادرات التي شطرت قماتها، وعدد مماثل من التي لم تشطر قماتها، ونحفظها في مطول مثبت. ونحضر مقاطع طولية متسلسلة للمرسديم القمي لكل عينة من هذه البادرات المحفوظة بأعمار متزايدة ونلونها بالهيماتوكسيلين والسفرانين وأزرق الانيلين، وأخيراً نقوم بدراستها دراسة نسجية مقارنة. أما النتائج التي حصلنا عليها فنلخصها بالنقاط الآتية:

1- لا يستطيع المرسديم تحمل الجرح، عندما يكون الحز عميقاً، فيتمايز إلى كتلتين صغيرتين من البرنشيم، ويتعبّر آخر بموت هذا المرسديم نتيجة الصدمة العنيفة التي سببها الحز (الشكل 10:2، O).

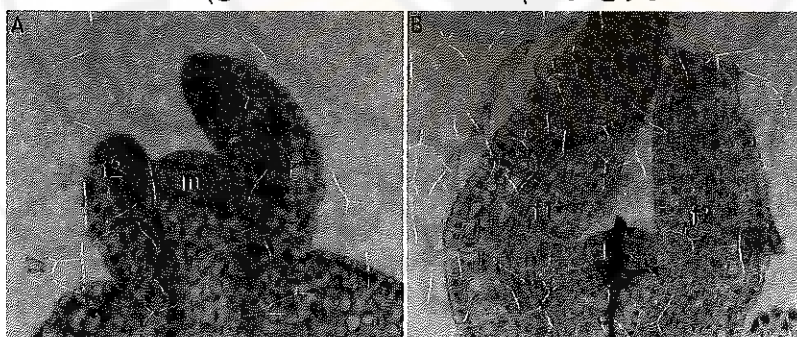
2- يتحمل الصدمة بسهولة، عندما يكون الحز خفيفاً، فإذا مر الحز في وسط المرسديم أي شطره إلى نصفين متساويين تقريباً، فإن كل نصف يجدد مرستيماً كاملاً (الشكل 10:2، F) ومشابهاً للمرسديم الأم أي أنه يكون قادراً على أداء وظائفه بصورة عادية. وبذلك نحصل على قمتين بدءاً من قمة واحدة، أي على برعمين قميّين يكونان أصلاً لساقين رئيسيتين (الشكل 10:2، M).

3- أما إذا مال الحز قليلاً إلى اليمين أو إلى اليسار، يكون قد شطر المرسديم إلى نصفين فير متساويين. وفي الوقت الذي ينجح فيه النصف الكبير بتجديد مرستيم مكتمل ووظيفي، نرى النصف الصغير يعطي مرستيماً يبقى على شكل كتلة صغيرة من الخلايا الجنينية، فهو غير مكتمل من الناحيتين الشكلية والوظيفية، الشكل (الشكل 10:2، I و K).

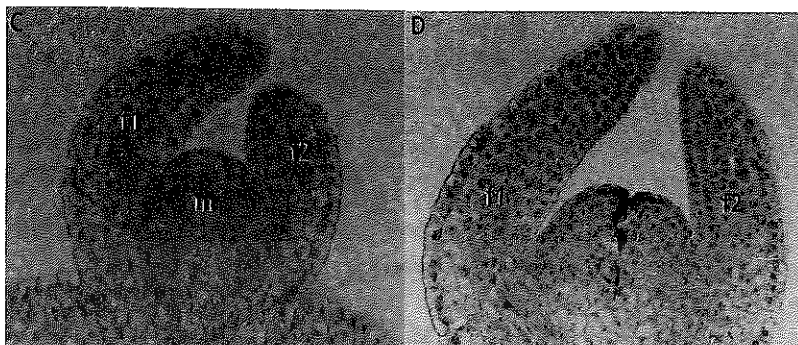
4- أخيراً إذا قسم الحز المرسديم إلى قسمين متفاوتين في الحجم كثيراً، فإن القسم الكبير يجدد بطبيعة الحال، مرستيماً مكتملاً شكلياً ووظيفياً في حين يتمايز القسم الصغير جداً إلى حزمة صغيرة من البرنشيم (الشكل 10:2، G و J) أو استطالة برنشيمية (الشكل 10:2، N).

5- والمدهش حقاً، أننا سجلنا تزايداً متشابهاً في جميع الحالات السابقة، لكل من سرعة نمو الأولتين الوريقتين الأخيرتين المتشكلتين قبل التدخل الجراحي (f_1 , f_2) وسرعة تشكل البراعم الجانبية في إبطهما (الشكل 10:2 - A, B/C, D/E, F, G/).

ونستطيع تفسير نتائجنا، من خلال مناقشتها مع ما هو معروف من معطيات عند أنواع أخرى من النباتات فنقول: إن جرح المرستيم يسبب له بدون شك خللاً واضطراباً كبيرين في أداء وظائفه، ولذلك يبدي ميلاً شديداً إلى إعادة تنظيم هذه الوظائف بشكل ذاتي *Autorégulation* عن طريق تجديد ما فقد منه والعودة إلى الحجم الذي كان عليه قبل الجرح. ولكي يستعيد المرستيم المتجدد بنيته وتعضيه الطبيعيين، ويسترد قدرته الوظيفية المتمثلة بتحرير تشكّل الأعضاء وتحديد مصيرها ونموها، يجب أن يصل حجمه إلى حد معين. فقد بين Loiseau أن تقطيع القمة إلى أجزاء صغيرة جداً يؤدي إلى أن كل جزء من هذه الأجزاء يعطي قمة جديدة، ولكنها لا تصبح مكتملة ووظيفية إلا بعد أن يصل حجمها إلى حد أدنى من عدد الخلايا. وهذا ما يتفق مع النتائج التي توصلنا إليها (شكل 10:2 - K و I) (تجديد قمتين: واحدة وظيفية والأخرى غير وظيفية). كما تتوقف إمكانية تجديد المرستيم القمي على حجم هذا المرستيم أيضاً أو على حجم الجزء المتبقي منه بعد العمل الجراحي، فالقمة الصغيرة الحجم لنبات المجزأة *Impatiens* لا تتجدد بعد جرحها إلا بصعوبة كبيرة على عكس القمة الكبيرة الحجم. أما شطر قمة نبات الترمس *Lupinus* طولياً إلى ستة أقسام متساوية فلا يفقدها القدرة على التجديد، فكل قسم يعطي قمة جديدة. في حين شطرها إلى ثمانية أقسام يجعلها تفقد هذه الإمكانية (Ball). وهذا ما حصلنا عليه (الشكل 10:2 - N, J, G) تجديد قمة واحدة وثمانين النصف الآخر إلى برنسيم لأن حجمه دون الحد الأدنى).

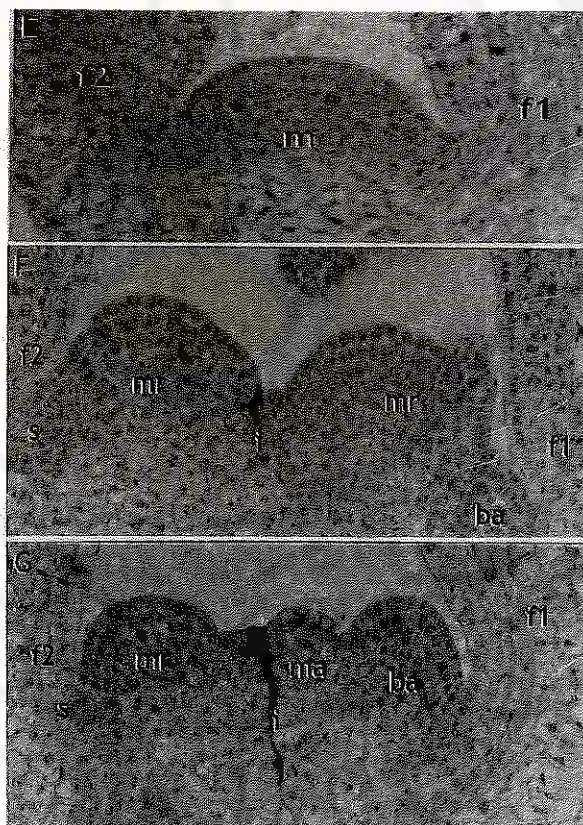


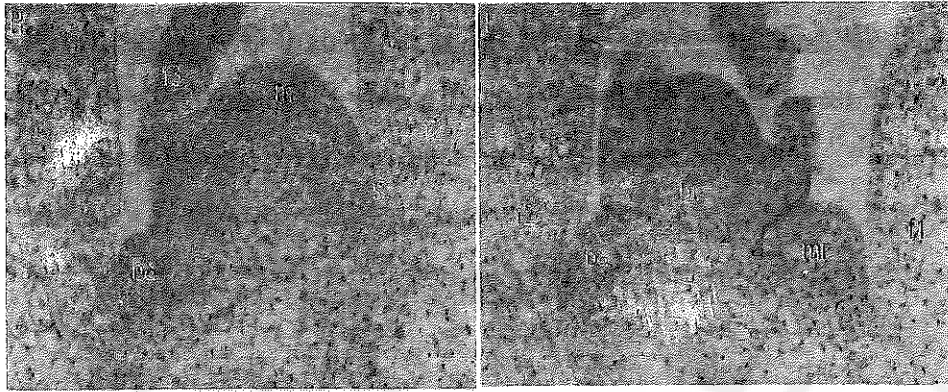
الشكل (10:2) - مقاطع طولية شعاعية في المرستيم القمي الساقلي لنبات *Gleditsia* تظهر قدرة هذا المرستيم على التجديد بدءاً من اليوم الأول الذي يلي العمل الجراحي المجهرى وحتى اليوم الخامس. A, B - بعد 24 ساعة، A: قمة شاهدة، B: قمة شطر فيها المرستيم إلى نصفين، m: المرستيم القمي، i: آثار الجرح، f1, f2: الأوتان الورقيتان الأولى والثانية (لاحظ شدة نموها في B أكبر من شدتها في A، وعدم وجود أي إشارة خلوية في إبطها تدل على بداية تشكّل البراعم الجانبية التابعة لها).



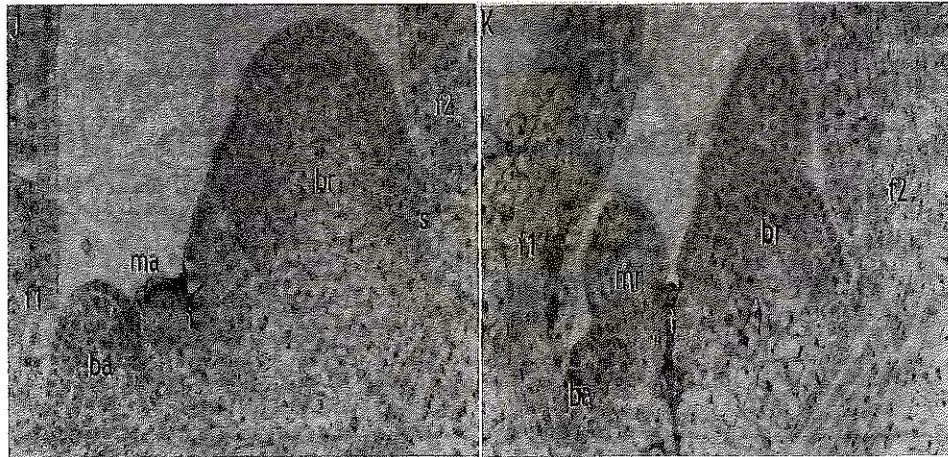
D,C: بعد 48 ساعة، C: قمة شاهدة، D: قمة تجريبية شطرت إلى نصفين (لاحظ تضخم هذين النصفين مقارنة مع B، وعدم ظهور أي إشارة تدل على بداية تشكل البراعم الجانبية).

E,F,G: بعد 3 أيام من التدخل الجراحي، E: قمة شاهدة، F: قمة شطر فيها المرستيم إلى نصفين، وقد نجح كل منهما بتجديد مرستيم مكتمل (mr,mr)، G: قمة تجريبية أخرى نجح شطر منها بتجديد مرستيم مكتمل (mr)، بينما مات الشطر الآخر (ma). لاحظ عدم تشكل البراعم الجانبية في E: بينما تشكلت في F,G. (s: أصالة البرعم الجانبي وهي الإشارات الخلوية الأولى التي تدل على بداية تشكل البرعم الجانبي، ba: برعم جانبي).

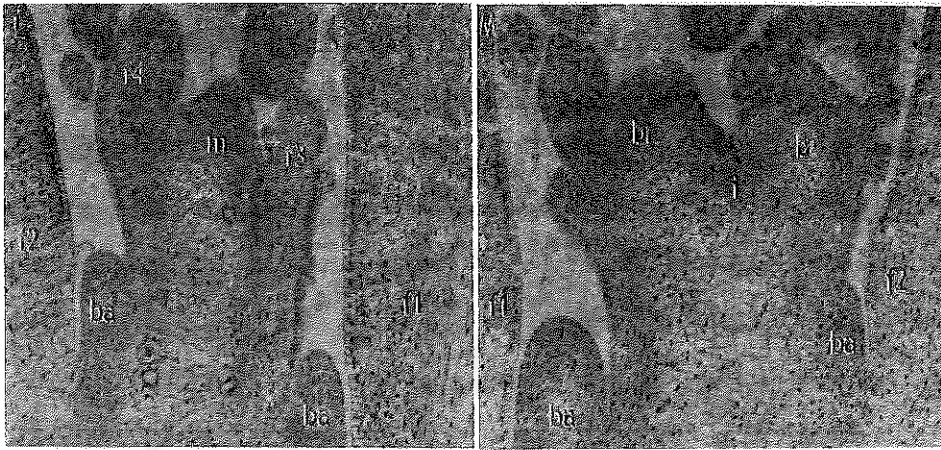




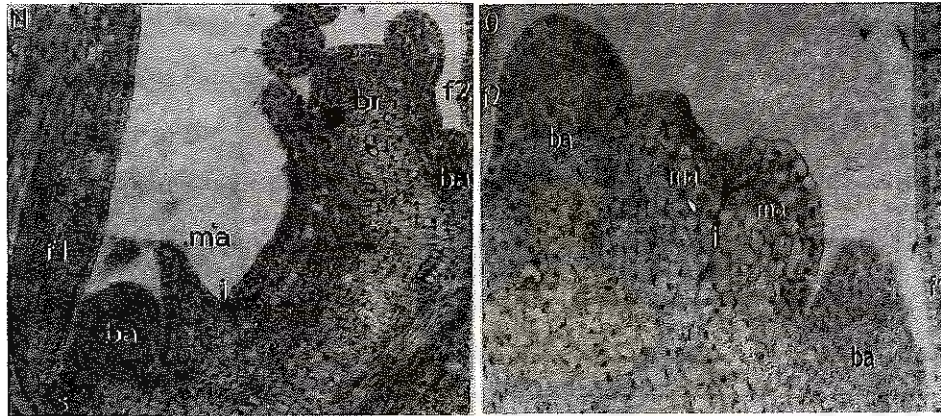
I, HI: بعد 4 أيام من بدء التجربة، HI: قمة شامدة تشكلت فيها الورقة الثالثة f3 والبراعم الجانبية في إبط f2, f1. I: قمة تجريبية شطرت إلى نصفين غير متساويين، فأعطى النصف الكبير برعماً متجدداً مكتملاً شكلياً ووظيفياً (br) (لاحظ تشكل الأوتان الورقتان الأولى والثانية). أما النصف الصغير فلم ينجح بتجديد مرستيم مكتمل كما أنه لم يمت، ولكنه أعطى مرستيماً متجدداً غير مكتمل لا شكلياً ولا وظيفياً (mr).



J - قمة تجريبية شطرت أيضاً إلى نصفين ولكنهما متفاوتان كثيراً في الحجم، فأعطى النصف الكبير برعماً متجدداً (br) مكتملاً شكلياً ووظيفياً، بينما مات الجزء الصغير (ma). K - قمة تجريبية أخرى شطرت أيضاً إلى نصفين غير متساويين، ولكن النصف الصغير هنا أعطى مرستيماً متجدداً وغير مكتمل لا شكلياً ولا وظيفياً (mr)، في حين أعطى النصف الكبير برعماً متجدداً (br).



L, M, N, O - بعد 5 أيام من العمل الجراحي، L: قمة شاهدة تشكلت فيها الورقة الثالثة f3 والورقة الرابعة f4، M: قمة تجريبية شطرت إلى نصفين متساويين ونجح كل منهما بتجديد برعم قمي مكتمل ووظيفي (br, br).



N: قمة تجريبية شطرت إلى شطرين غير متساويين، فأعطى الشطر الكبير برعما متجددا (br)، في حين أعطى الشطر الصغير استطالة صغيرة تمايزت إلى نسيج برنشيماي (ma). O: قمة تجريبية، لم يتحمل المرستيم فيها الجرح العميق، فماتت أو أجهضت تماما (ma, ma)، بينما نمت البراعم الجانبية فيها بشدة (ba).

وهكذا نرى توافق نتائجنا على نبات الكليديشيا مع ما هو معروف عن إمكانية تجديد المرستيم القمي عند أنواع أخرى. ولكن توصلنا إضافة إلى ذلك، إلى نتيجة جديدة لها قدر كبير من الأهمية:

فقد لاحظنا أن حيز المرستيم طولياً ينشط نمو الأوالتين الورقتين (f₂, f₁) وتشكل البراعم في إبطهما وهذا ما يؤكد نتائجنا السابقة في هذا المجال ولكن هذا التنشيط يكون

متساوياً تقريباً في جميع حالات التجديد السابقة (الشكل 10:2). وهذا ما يشير بوضوح إلى أن المرستيم سواء أجهض تماماً أو نجح بتجديد مرستيم آخر فإنه يفقد قدرته على التحكم بمصير الخلايا والأعضاء التي كان يجب أن تتشكل لحظة العمل الجراحي أو الأعضاء التي كانت قد تشكلت قبل هذا التدخل الجراحي، أي أنه فقد جملة تأثيراته المختلفة. ويكون ذلك بصورة نهائية في حالات الإجهاض، في حين يكون مؤقتاً في حالات التجديد، حيث يكون منهمكاً بترميم ما فقد منه وتجديده، ولكنه يعود ويسترجع هذه التأثيرات مرة أخرى فور وصول حجمه إلى حد معين. وتأتي أهمية هذه النتيجة في أنها تبرهن من جهة على ما يصيب المرستيم المجروح من فوضى واضطراب والذين يدل عليهما الزيادة المفرطة في نمو (f_2, f_1) والتشكل المبكر جداً لبراعمها الجانبية، كما تبين، من جهة أخرى، أنه لا فرق بين المرستيم الذي فقد نشاطه وتمايز إلى برنثسيم، والمرستيم شديد النشاط الذي يحاول ترميم نفسه، ففي الحالتين يفقد السيطرة في أداء وظائفه، المتمثلة بقدرته المحرصة للتنامي والمحددة للشكل والنمو.

3- المرستيم الثانوي Mèristèmes secondaires:

يقتصر وجود هذا المرستيم على سوق وأوراق وجذور عاريات البذور وثنائيات الفلقة من مغلفاتها. وتدعى النسيج الناتجة عن نشاطه بالنسيج الثانوية التي تضاف إلى النسيج الابتدائية، وهذا ما يؤدي إلى النمو العرضي لتلك الأعضاء. ويمكن تبعاً لطبيعة النسيج الناتجة تمييز نوعين:

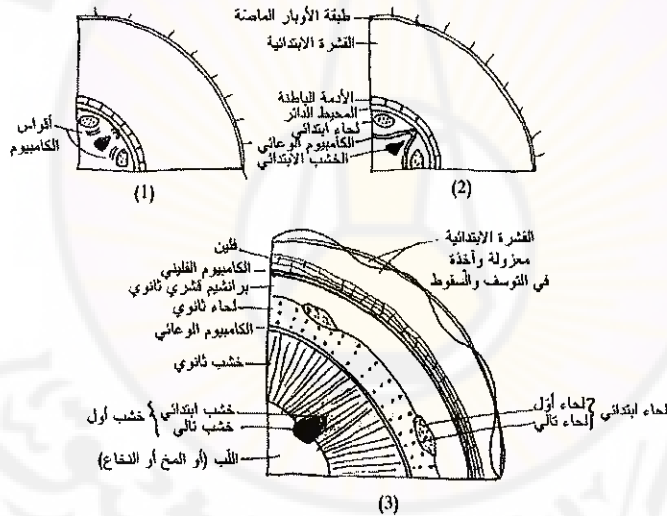
أ- الكامبيوم الفليني Phellogène (مولد gene وفلين phellos):

أ- 1- البنية والوظيفة:

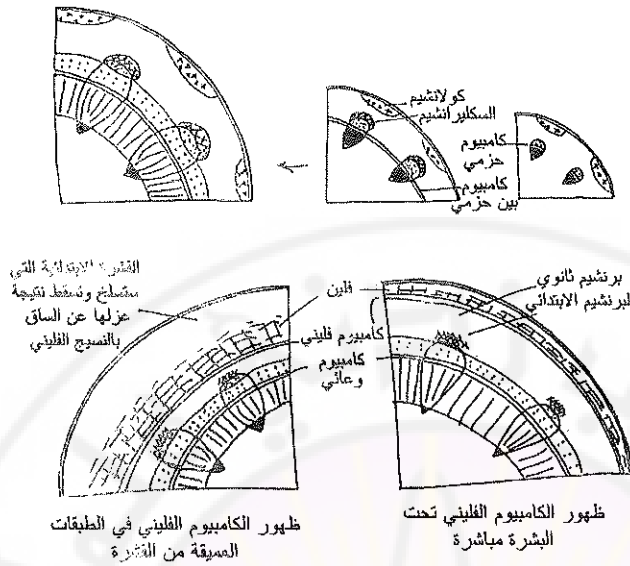
ويتكون من نوع واحد من الأصالات التي تظهر في طبقة خلوية واحدة، وتنقسم هذه الأصالات مماسياً معطية نحو الخارج الفلين الذي يشكل غطاءً واقياً ونحو الداخل برنثسيماً قشرياً ثانوياً. وتتقطع الطبقات الفلينية غير النفوذة بالعديسات لتأمين المبادلات الغازية الضرورية (الشكل 11:2، a).

أ-2- المنشأ:

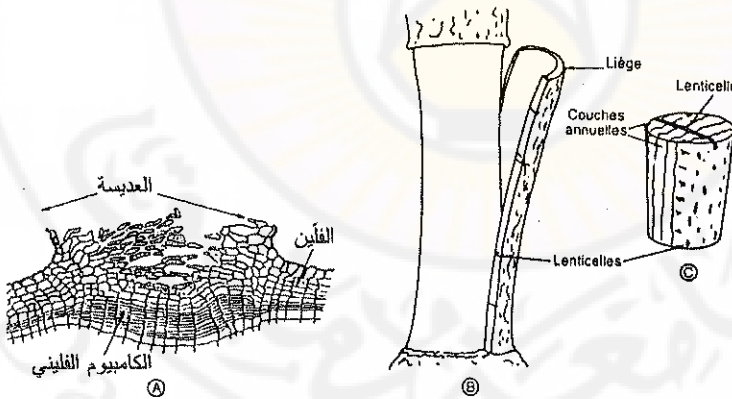
ينشأ الكامبيوم الفليني في الجذر بدءاً من خلايا المحيط الدائر مما يؤدي إلى عزل خلايا القشرة عن الاسطوانة المركزية، وهذا يؤدي إلى موت القشرة وتوسفها (الشكل 11:2a). بينما ينشأ في الساق إما من الخلايا تحت البشرة مباشرة أو من خلايا القشرة ونادراً من الطبقة المتاخمة للحاء (الشكل 11:2b). ويكون عمر الكامبيوم الفليني متغيراً فهو لا يتجاوز السنة الواحدة في معظم الأشجار. ولكن قد يصل إلى عشرات السنين في أنواع أخرى (الزان - والسنديان الفليني) مكوناً بذلك ما يعرف بالقلف أو القشرة المنشققة Rhytidome التي غالباً ما تنقشر على شكل صفائح أو ألواح غير منتظمة (الشكل 11:2c).



(الشكل 11:2a) المراحل المختلفة لظهور الكامبيوم الوعائي والكامبيوم الفليني وتنامي النسيج الثانوي من ناقلة وواقية في الجذر.



(الشكل 2:11b) المراحل المختلفة لظهور الكامبيوم الوعائي والكامبيوم الفليني وتنامي النسيج الثانوي من ناقلة وواقية في الساق.



(الشكل 2:11c) A شكل تخطيطي لمقطع عرضي في ساق السنديان الفليني *Quercus suber* وفيه تظهر العديسة وسط النسيج الفليني. B رسم تخطيطي أيضاً يبين تقشير لوح من الفلين بمساحة 25-30 مم دون أن تصاب النسيج الأخرى بأي أذى ويمكن إجراء عملية السلق هذه كل 6-12 سنة تبعاً لمسرعة نشاط الكامبيوم الفليني. C قطعة صغيرة من الفلين تظهر فيها الطبقات السنوية الفلينية.

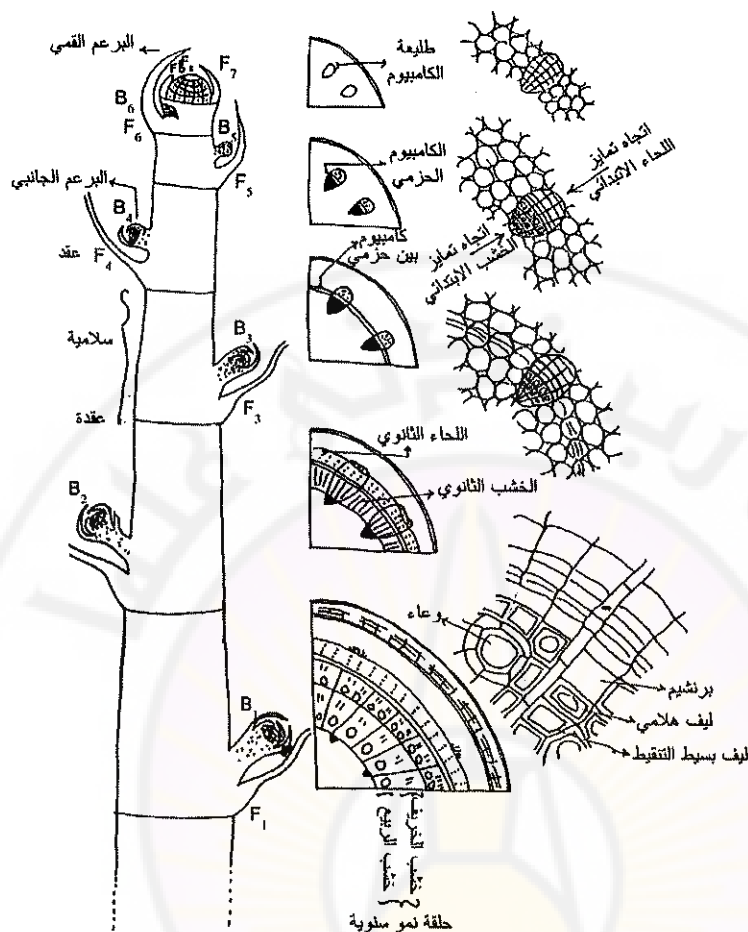
ب- الكامبيوم الوعائي Cambium vasculaire:

ويتألف أيضاً من طبقة خلوية جنينية واحدة والتي تنتج نسيجاً ناقلاً خشبياً ثانوياً نحو الداخل، ونسيجاً ناقلاً لحائياً ثانوياً نحو الخارج. والتي تضاف إلى النسيج الناقلة الابتدائية التي لم تعد كافية لتأمين الماء والأملاح المعدنية وتوزيع المواد الغذائية بالكميات المطلوبة إضافة لذلك فلهذه النسيج دوراً دعامياً أيضاً.

ب-1- البنية والمنشأ:

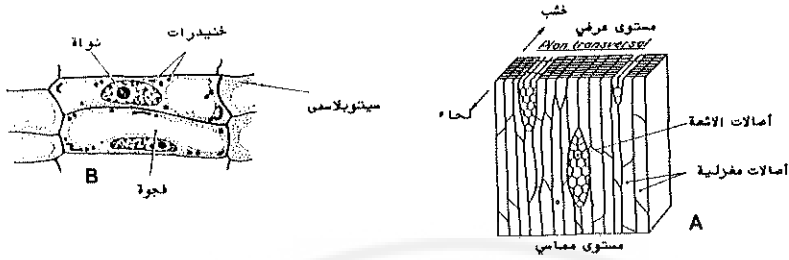
تدعى الخلايا المتطاولة والمرتببة في صفوف طولية والتي تظهر تحت قمة الفارع بطليعة الكامبيوم Procambium. والتي يجتاحها تياران متعاكسان من التمايز: الأول من المحيط نحو المركز مكوناً اللحاء الأول ثم التالي (اللحاء الابتدائي) والثاني من المركز نحو المحيط مكوناً الخشب الأول ثم التالي (الخشب الابتدائي). ويبقى بينهما طبقة خلوية لا تتميز سرعان ما تعاني عدداً من الانقسامات المماسية مشكلةً بذلك الكامبيوم الحزمي ويظهر فيما بعد أقواس من الكامبيوم بين الحزم بدءاً من خلايا برانشيمية مجاورة بعد تراجعها عن تمايزها ويتكون بذلك حلقة مغلقة من الكامبيوم (الشكل 12:2) هذا في الساق أما في الجذر حيث يظهر أولاً أقواس من الكامبيوم مقابل الخشب الابتدائي ثم أقواس على الوجه الداخلي للحاء (الشكل 11:2a). ويظهر الكامبيوم على المقطع العرضي مؤلفاً من خلايا لها شكل المستطيل تقريباً ومتوضعة في صفوف شعاعية منتظمة. بينما يلاحظ على المقطع الطولي المماسي نوعان من الخلايا:

❖ أصالات الكامبيوم المغزلية *Initiales fusiformes*: خلايا متطاولة تعطي العناصر الناقلة الشاقولية (أوعية خشبية وأنابيب غربالية) والألياف والبرانشيم الوعائي.



(الشكل 12:2) رسم توضيحي مبسط لجزء من الساق مع رسوم إجمالية لمقاطع عرضية في كل سلامية بدءاً من القمة وحتى آخر سلامية من الأسفل، وتظهر المراحل المختلفة لتنامي الكامبيوم الوعائي.

❖ أصلات الأشعة *Initiales des rayons*: خلايا قصيرة ومتطاولة قليلاً في الاتجاه الشعاعي تعطي الأشعة الخشبية منها واللحائية. (الشكل 13:2) (عناصر التبادل الأفقي).



(الشكل 13:2) - قطعة مجسمة من الكامبيوم الوعائي تظهر فيها الأصالات المغزلية وأصالات الأشعة على

المقطع العرضي والمماسي (a)، ورسم مفصل لخلايا الكامبيوم على المقطع العرضي (b).

إن خلايا المرستيم الثانوي تشبه خلايا المرستيم الابتدائي بخصائصها القليلة التمايز وبانقساماتها المتكررة. وتختلف عنها بشكلها وبتوضعها في صفوف شعاعية منتظمة وبفجواتها الضخمة (الشكل 13:2).

ب-2- الأداء أو الوظيفة:

يبدأ الكامبيوم نشاطه فور تشكله، ويتجلى هذا النشاط بمظهرين:

❖ الأول كمي: أي عدد الانقسامات التي تعانها أصالات الكامبيوم والخلايا النبات الناتجة عنها.

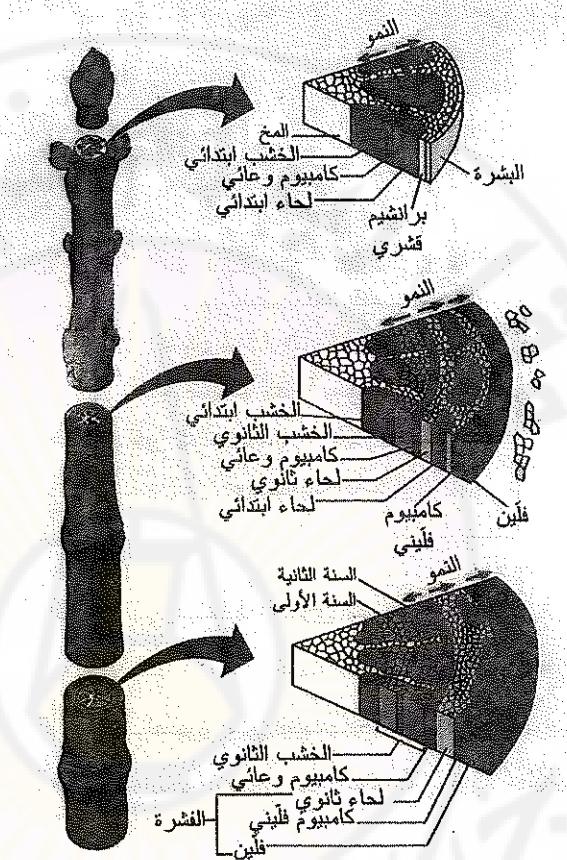
❖ الثاني كيفي: أي مصير هذه الخلايا وتمايزها إلى نسيجين مختلفين في كل منهما أنماط خلوية متعددة.

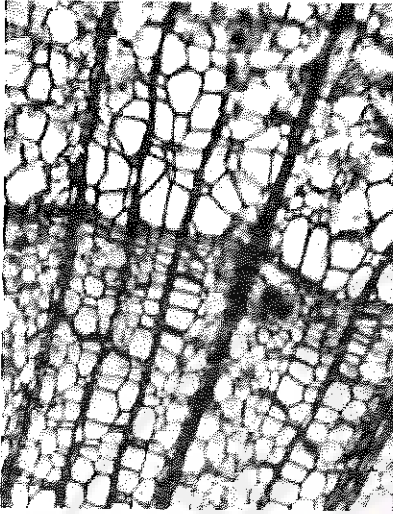
وبقي الاعتقاد سائداً بأن الانقسام يقتصر حصراً على أصالات الكامبيوم وأن الخلايا النبات تأخذ بالتمايز إلى خشب ولحاء ثانويين إلى وقت قريب. والحقيقة أن هذه الأصالات مشابهة في نشاطها التقسيمي إلى الخلايا الأصلية (المركز الهاجع في الجذر) والمرستيم المترقب في الساق) فهي لا تنقسم إلا ببطء شديد ومن وقت لآخر، في حين تأخذ الخلايا النبات بالانقسام الشديد قبل أن تتمايز وتخصص، فهي مصدر مولد للخلايا النبات ومحرض لها على الانقسام. كما تبين أن هذه الأصالات لا تنقسم إلا مماسياً. أما الخلايا النبات فيمكن أن تنقسم من وقت إلى آخر عرضياً من أجل توسيع محيط الكامبيوم (الشكل 14:2).



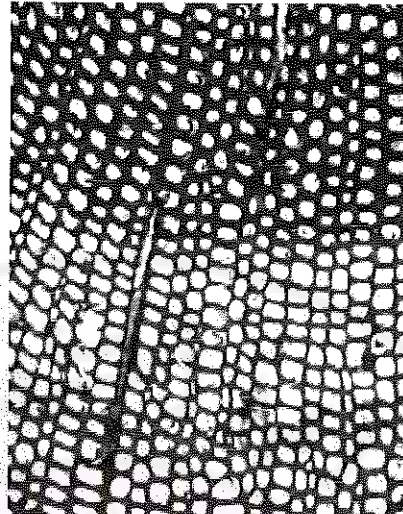
كلياً ، يتميز خشب الربيع بأوعية ناقصة أكبر قطراً وأكثر اتساعاً وأرق ثخانة بينما يكون خشب الخريف على نقيض ذلك (أقطار صغيرة وغلف أكثر ثخانة) الشكل (c،15:2).

(الشكل a،15:2) توضع الخشب الثانوي في حلقات نمو سنوية من خشب الربيع وخشب الخريف، والفرق بين الخشب المتجانس في عاريات البذور والخشب غير المتجانس في ثنائيات الفلقة.





(الشكل 2:15b) مقطع عرضي في
ساق ثنائيات الفلقة يظهر فيه الخشب
غير المتجانس، كما يظهر خشب الربيع
وخشب الخريف.



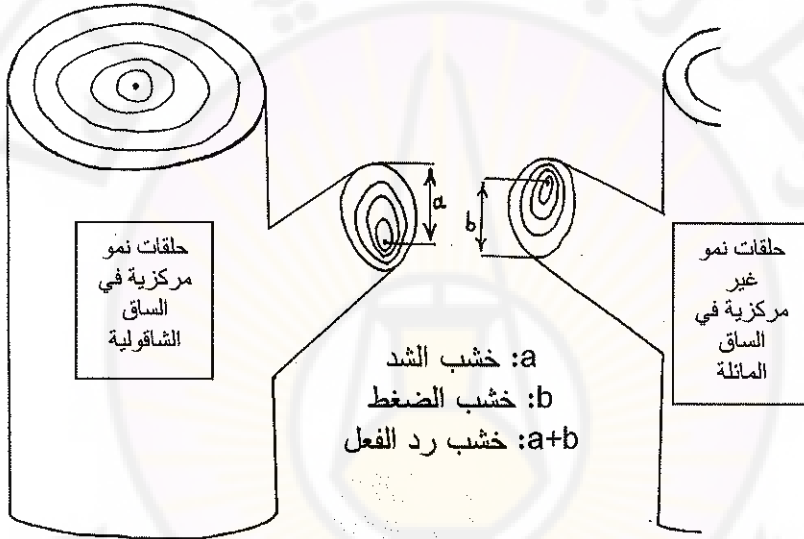
(الشكل 2:15c) مقطع عرضي في
ساق الصنوبر من عاريات البذور يظهر
فيه الخشب المتجانس كما يظهر فيه
خشب الربيع وخشب الخريف.

تُعزى هذه البنية المناطقية للخشب الثانوي إلى النشاط السنوي الدوري للكامبيوم. في الربيع يستأنف الكامبيوم نشاطه بعد استراحة شتوية مكوناً خشب الربيع لنقل المزيد من النسغ الناقص، بينما يبدأ خشب الخريف بالظهور مع انتهاء فصل الربيع واقترب فصل النمو من نهايته ليتوقف نشاط الكامبيوم تماماً ويدخل في استراحة شتوية جديدة. وهكذا...

وتساعدنا هذه البنية ليس على معرفة عمر الساق الخشبية فحسب وإنما على تحديد الشروط والظروف المناخية التي كانت سائدة (أمطار ودرجات حرارة) وقد تعود إلى مئات السنين. ويجب الإشارة إلى أن هذه البنية المناطقية لا تكون واضحة وحتى غير موجودة إطلاقاً في المناطق الاستوائية. وتكون حلقات النمو السنوية للخشب الثانوي في الساق الخشبية العمودية كالجذع مثلاً متوضعة في حلقات متحدة المركز. بينما تكون في السوق الأفقية أو المائلة على شكل حلقات غير مركزية، لأن الكامبيوم ينتج

من الخشب الثانوي كميات غير متساوية على وجهي الساق حيث تكون أكبر على أحد الوجهين العلوي أو السفلي من تلك المتشكلة على الوجه الآخر الشكل (A,16:2). ويُعرف الجزء الأكثر سماكة أو ثخانة بخشب رد الفعل Bois de réaction الذي يتنصف بغزارة الألياف الهلامية fibres gélatineuses مع عدد قليل من الأوعية صغيرة الأقطار.

ويتموضع هذا الخشب إما على الوجه العلوي لأغصان مغلفات البذور ويدعى خشب الشد: Bois de tension. أو على الوجه السفلي لسوق وأغصان عاريات البذور ويدعى خشب الضغط Bois de compression. الشكل (A,16:2).



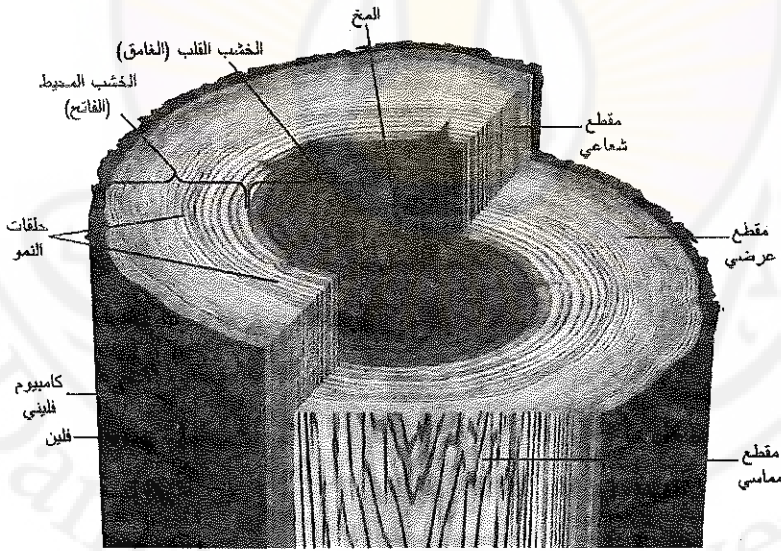
(الشكل A,16:2) توضع الخشب الثانوي في حلقات نمو سنوية مركزية (الساق الشاقولية) وغير مركزية (الساق المائلة أو الأفقية) وتنتمي خشب رد الفعل.

-a خشب الشد على الوجه العلوي لمغلفات البذور.

-b خشب الضغط على الوجه السفلي لعاريات البذور.

وتجدر الإشارة أن العناصر الناقلة للنسغ الناقص (أوعية تامة أو تراكيثيد) لا تكون فعالة أو وظيفية إلا خلال فترات محدودة، حيث تصبح الطبقات الداخلية القديمة غير صالحة للنقل لأن جوف الأوعية ينسد تدريجياً مع مرور الزمن، ويقتصر دورها عندئذ في الدعم والاستناد، وتشكل ما يعرف بلبب الخشب cour. والذي يصبح عاتماً أو

غامقاً نتيجة لتجمع المواد الراتنجية (Résines , tannine) التي تؤدي إلى زيادة متانة الخشب وتحسين نوعيته مما يزيد في قيمته. بينما تبقى الطبقات المحيطية أو الخارجية وظيفية لنقل النسغ الناقص وتشكل ما يعرف بالخشب المحيطي aubier والتي تبقى فاتحة اللون وهذا ما يسهل تمييزها عن الطبقات الداخلية. الشكل (B,16:2). وقد تبقى الطبقات الداخلية محافظة على وظيفتها في نقل النسغ مثل الطبقات الخارجية كما في الحور والصفصاف وهذا ما يؤدي إلى تعفن الخشب وبخاصة طبقات اللب التي تتخرب فيصبح الساق مجوفاً. وهذا ما يؤكد دور المواد الراتنجية والمواد العطرية، التي تتجمع في الخلايا الخشبية، في وقاية الغلف الخلوية من التعفن. إن توضع الخشب الثانوي في حاقيات سنوية متتالية مركزية أو غير مركزية وكل حلقة مؤلفة من خشب الربيع وخشب الربيع، يذكّرنا بحبات النشاء التي يتوضع فيها النشاء في حلقات متتالية أيضاً وكل حلقة مؤلفة من طبقتين: عاتمة وفاتحة وتكون هذه الحلقات مركزية السرة كما في الفاصولياء وغير مركزية السرة كما في البطاطا.



(الشكل B,16:2) قطعة من جذع شجرة تظهر فيها حلقات النمو السنوية المتعددة المركز على المشطعين العرضي والطولي (شعاعي ومماسي) وكذلك خشب اللب الغامق وخشب المحيط الفاتح.

وهذا نسمح لأنفسنا بإجراء مقارنة بين الساق الخشبية المعمرة وحبة النشاء حسب الجدول التالي:

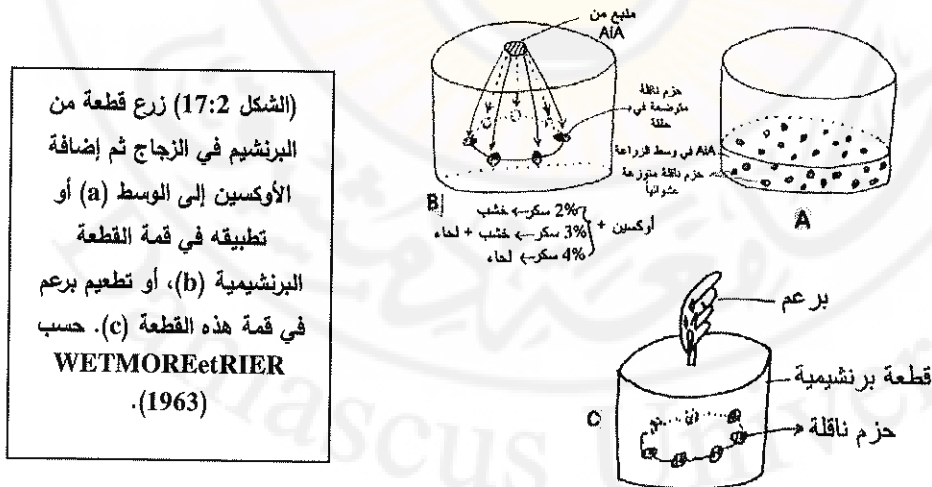
الساق الخشبية المعمرة	حبة النشاء
1- توضع الخشب في حلقات وكل حلقة مؤلفة من خشب الربيع (الفتاح) وخشب الخريف الغامق	1- توضع النشاء في حلقات وكل حلقة مؤلفة من: منطقة عاتمة (توضع النشاء في بداية الليل) منطقة فاتحة (توضع النشاء في نهاية الليل)
2- يكون هذا التوضع نتيجة لدورية فصلية (تعاقب الربيع والخريف)	2- يكون هذا التوضع نتيجة لدورية يومية (تعاقب الليل والنهار)
3- عدد الحلقات يساوي عدد السنوات أو عمر الساق بالسنة	3- عدد الحلقات يساوي عدد الأيام أو عمر حبة النشاء باليوم
4- كل حلقة أو طبقة مكونة من السللوز (أي بلمرة n - جزيئة من β - غليكوز) + اللفينين أو الخشبيين.	4- كل حلقة أو طبقة مكونة من النشاء (أي بلمرة n - جزيئة من α - غليكوز)
5- تكون هذه الحلقات غير واضحة وحتى معدومة في المناطق الاستوائية وفي النباتات الذي ينمو في شروط إضاءة مستمرة	5- وكذلك حبات النشاء التي تظهر متجانسة وبدون حلقات

ب - 4 آلية عمل الكامبيوم وتنامي النسيج الناقلة من الناحية التجريبية:

لقيت دراسة تأثير عوامل الوسط الخارجي في نشاط الكامبيوم اهتماماً كبيراً منذ زمن بعيد، فنسبة الأمطار ودرجات الحرارة مثلاً تحدد سماكة حلقات النمو التي ينتجها الكامبيوم سنوياً، بينما بقيت دراسة تأثير العوامل الداخلية التي تضبط نشاط الكامبيوم وتنظمه وبخاصة من الناحية الكيفية مهمة تقريباً لأن الكامبيوم صعب المنال ودراسته بالمعالجة

اليديوية والملاحظة المباشرة غير ممكنة. وإنما تستوجب التوغل داخل النسيج وهذا ما شكل وما يزال يشكل عائقاً هاماً لدراسته من الناحية التجريبية، وبالرغم من الأهمية القصوى التي تتطوي عليها مثل هذه الدراسات التجريبية ومن الناحيتين الأكاديمية والتطبيقية: فمن الناحية التطبيقية يعد الكامبيوم المنتج الوحيد لمادة الخشب والتي تزداد أهميتها مع زيادة الحاجة إليها يوم بعد يوم. أما من الناحية النظرية: فإن تمايز الخلايا الناتجة عن نشاط الكامبيوم إلى نسج وأنماط خلوية مختلفة، يشكل نموذجاً رائعاً لدراسة آلية هذا التمايز في الخلايا النباتية.

وتعود الدراسات التجريبية الأولى إلى العالمين WETMORE et RIER (1963) (الشكل 17:2) فقد لاحظا أن الأوكسين يحرض تشكل العناصر الوعائية الناقلة لدى زراعة النسج للعديد من النباتات الوعائية. وتؤدي إضافة الأوكسين إلى وسط الزراعة إلى تشكل عناصر وعائية في قطعة البرنشيم المزروعة ولكن توزعها عشوائي بدون أي نظام. أما إذا طُبق الأوكسين في قمة القطعة البرنشيمية (أي على شكل منبع Point source) فإن الحزم الوعائية التي تم تحريض تشكلها تتوضع في حلقة واحدة على نحو مشابه للحزم الوعائية الساقية، ويكون قطر هذه الحلقة مرتبطاً ارتباطاً وثيقاً بتركيز الأوكسين المطبق في القمة. وقد حصلنا على النتيجة ذاتها لدى تطعيم برعم في قمة القطعة البرنشيمية الشكل (17:2).



وهذا ما دفع إلى الاعتقاد بأن تنامي النسيج الناقلة في الشروط الطبيعية يعتمد ولو جزئياً على الأوكسين الذي يتم اصطناعه في النسيج الجنينية كتلك الموجودة في البرعم وإذا ما طُبق في القمة مزيج من الأوكسين والسكر فإن النتائج تتباين حسب تركيز السكر المضاف:

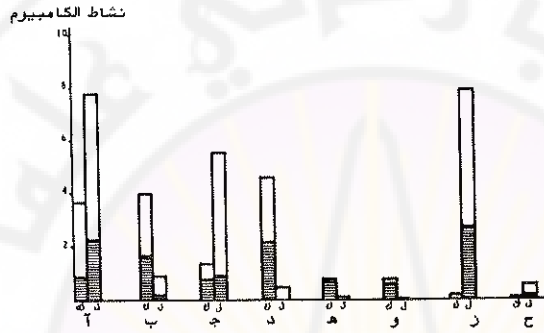
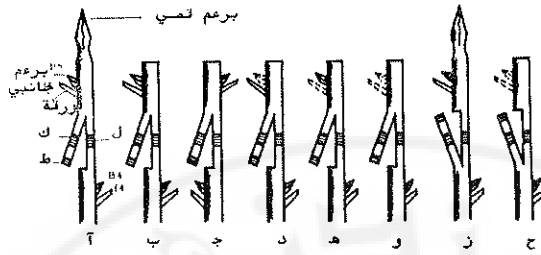
- لا تتشكل أي بنية وعائية في حال عدم إضافة الأوكسين.
- إضافة الأوكسين مع تركيز منخفض للسكر (2 %) تؤدي إلى تشكل الخشب فقط.
- إضافة الأوكسين مع تركيز مرتفع للسكر (4 %) تؤدي إلى تشكل اللحاء فقط.
- إضافة الأوكسين بتركيز وسط (3 %) تؤدي إلى تشكل الخشب واللحاء.

إن هذه النتائج هامة جداً، فهي تُبين أن مادة ما كالأوكسين مثلاً يمكن أن يكون لها تأثير خاص على البنية التشريحية والتعضي إذا ما تدخلت على شكل تدرج (ساحة متدرجة) gradients . وأن تمايز نسيج ما كالنسيج الناقل هنا يمكن أن يكون نتيجةً للتوازن الذي يتحقق بين مواد مختلفة (مثل أوكسين + سكر).

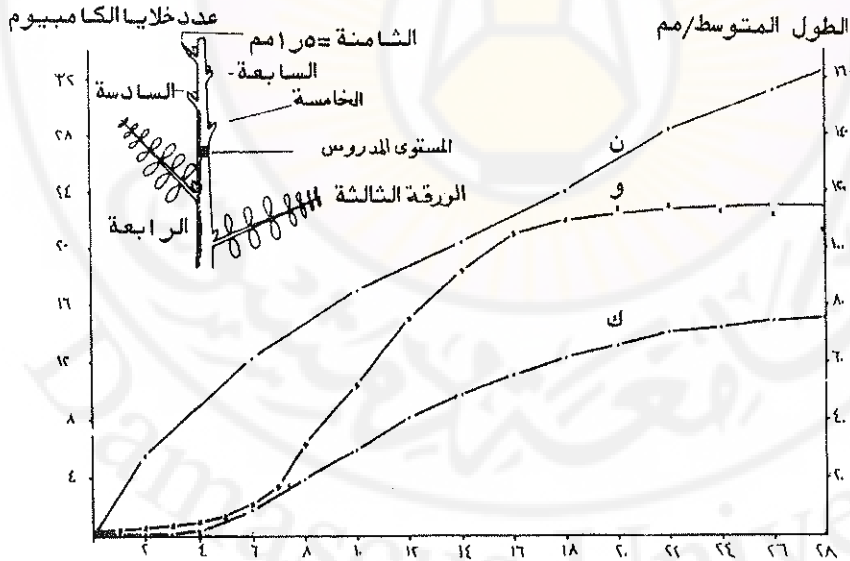
في الحقيقة إن الآلية التي تضبط تمايز عناصر النسيج الناقلة أكثر تعقيداً بكل تأكيد، والمهم أن نعرف تلك الآلية في النبات المكتمل وليس في أنبوب الاختبار . وفي هذا المجال تبقى أبحاث Amer et Neuille (1977 – 1990) شبه يتيمة حتى الآن. فقد تبين من خلال تلك الأبحاث التجريبية التي اعتمدت على تحديد العضو أو الأعضاء المسئولة عن تنشيط الكامبيوم وتحديد مصير خلاياه في الشروط الطبيعية، ثم الاستعاضة عنها بأحد الهرمونات النباتية المعروفة أو بمزيج منها ونسب متعددة، ويمكن تلخيص أهم النتائج على النحو التالي:

1. إن الأوراق الفتية التي لا ينقص طولها عن 4 ملم وحتى مرحلة اكتمال نموها هي المسئولة الوحيدة عن تنشيط الكامبيوم وفق استقطاب قاعدي. أما مرستيم الساق فليس له أي دور مباشر وإنما يتدخل بشكل غير مباشر عن طريق الأوراق التي يشكلها. وتُعد الأوراق الفتية المكان الذي يتم فيه اصطناع الأوكسين الطبيعي والذي

ينتقل باتجاه قاعدي. وهذا ما دفعنا إلى الافتراض أن تأثير الأوراق يتم بواسطة الأوكسين الذي تفرزه. الشكلان (18:2) و (19:2).

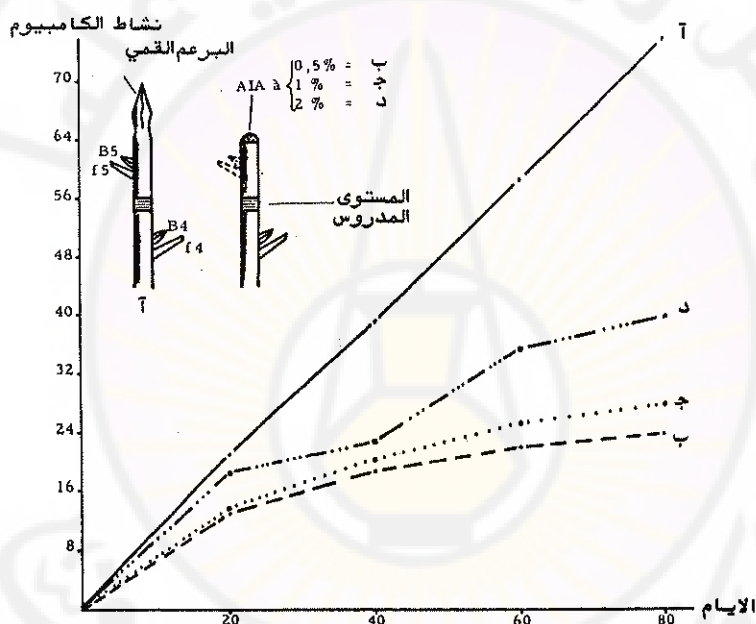


(الشكل 18:2) تحديد الأعضاء المسئولة عن نشاط الكامبيوم.



(الشكل 19:2) تأثير تنامي الورقة على نشاط الكامبيوم.

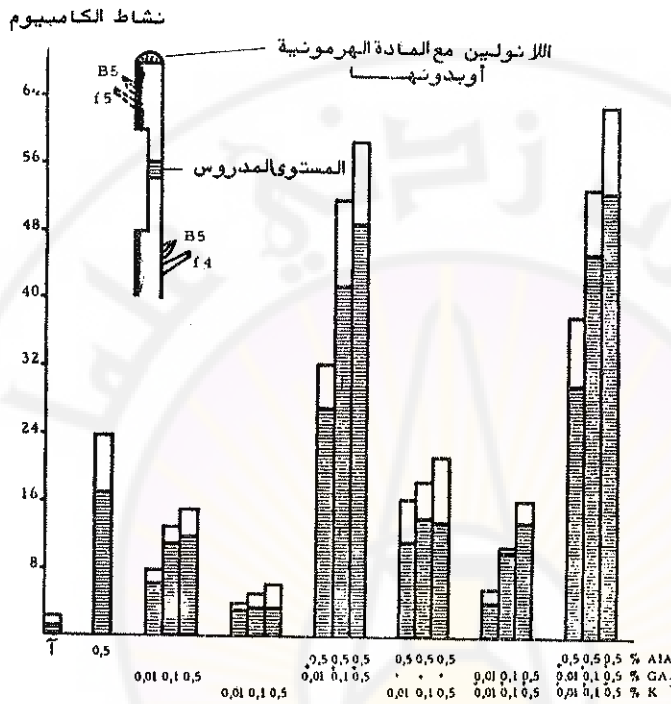
2. إن استبدال البرعم القمي (المرستيم مع الأوراق الفتية المحيطة به) بعجينة من اللانولين المحتوية على تراكيز متزايدة من الأوكسين، تؤدي إلى تنشيط متزايد للكامبيوم وذلك في بداية التجربة إلا أن فعاليته تتناقص تدريجياً مع الزمن حتى تنعدم بعد 80 يوماً من بدء التجربة الشكل (20:2). وهذا ما قادنا إلى الافتراض التالي: "ينتج البرعم القمي بأوراقه الفتية عوامل أخرى غير الأوكسين مثل الجبيريلينات والسيتوكينينات، تساهم مع الأوكسين في ضبط النشاط المطرد للكامبيوم، فلدى استئصال البرعم القمي تبقى هذه العوامل مجتمعة في سوية الكامبيوم إلا أنها تبدأ بالتلاشي شيئاً فشيئاً وتبدأ معها فعالية الأوكسين بالتناقص حتى تتلاشى.



(الشكل 20:2) تأثير الأوكسين بتركيز متزايدة.

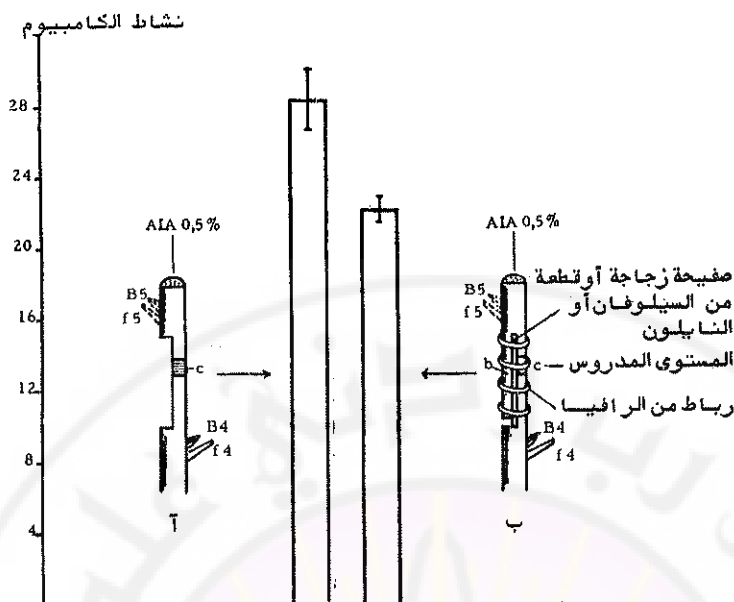
3. يستطيع كل من السيتوكينين (BAP) وحمض الجبرلي (GA3) تنشيط الكامبيوم كما الأوكسين (AIA) ولكن بشدة أقل. بينما تؤدي إضافة GA3 إلى BAP أو إلى AIA بخاصة إلى تضافر التأثير على نحو شديد الوضوح والدلالة (الشكل 21:2). أما مزيج هذه العوامل الثلاثة فتزيد كثيراً في نشاط الكامبيوم. فهذه المجموعات الثلاث

لهرمونات النمو تساهم في ضبط نشاط الكامبيوم وتأمين نموه المطرد، كما تُظهر فيما بينها تأثيرات متبادلة معقدة Interactions complexes تكون في الشروط الطبيعية قادرة على تنظيم نشاط الكامبيوم وتعديله.



4. ومهما يكن، فالشيء المؤكد توقف نشاط الكامبيوم تماماً إذا لم يحلوه برعم نشيط أو ورقة فتية نامية أي أنه غير قادر على إنتاج العوامل الضرورية لنشاطه. وهذا ما يتناقض مع آراء بعض الباحثين الذين يعتقدون أن الكامبيوم يستطيع إنتاج الأوكسين الضروري لنشاطه. ولو قبلنا بذلك لبدا نشاط الكامبيوم وكأنه ذاتي أو تلقائي Automaintenance.

5. إن الضغط الميكانيكي الذي يولده رباط من أوراق الرافيا حول الساق الفتية يؤدي إلى تخفيف نشاط الكامبيوم أي أنه يعيق الانقسام الخلوي. الشكل (22:2).



(الشكل 22:2) تأثير الضغط الميكانيكي الناتج عن رباط من أوراق الرافيا في نشاط الكامبيوم:

أ- نبات شاهد، ب- نبات تجريبي.

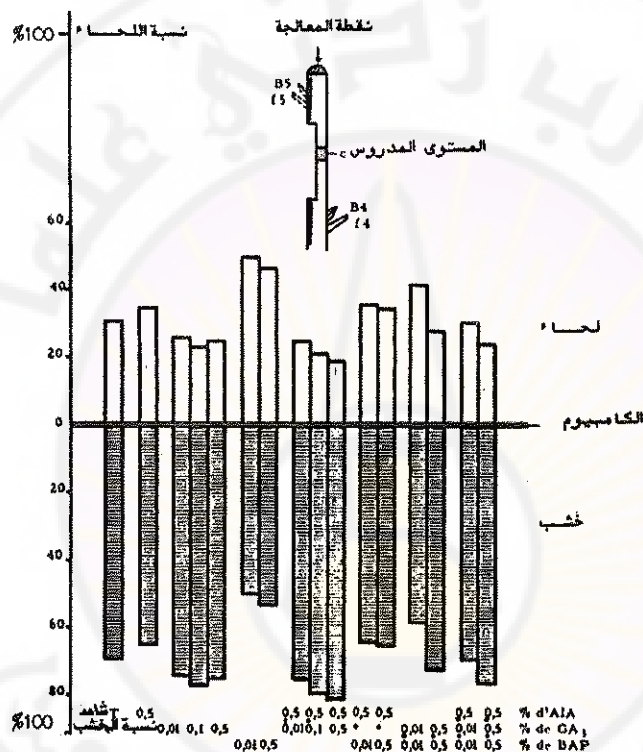
ولا يقتصر هذا التأثير على الكامبيوم الوعائي. فالكامبيوم الفليني لا يتشكل في المستوى الذي يمر فيه الرباط بينما يظهر في المستويات الواقعة بين لفات الرباط. كما أن حجم الخلايا يتأثر كثيراً بهذا الضغط وبخاصة في المستوى الواقع تحت الرباط مباشرة. ففي الشروط الطبيعية ينتج عن تكاثر الخلايا واستطالاتها أثناء تنامي النبات نوعاً من الضغط بين الخلايا يكون مختلفاً من مستوى لآخر ويقوم بدور رئيسي في تنظيم النسيج وتكوينها.

6. كما تبين أن تأثير هذه الهرمونات لا يقتصر على نشاط الكامبيوم (أي الناحية الكمية) فلها أيضاً تأثير في الناحية الكيفية أي في تحديد مصير تلك الخلايا البنات الناتجة عن نشاط الكامبيوم وتوجيه نمايزها إلى نسيجين مختلفين وحتى إلى خلايا متباينة ضمن كل نسيج:

• ضبط نسب اللحاء والخشب الثانويين:

تكون نسبة الخشب في الشروط الطبيعية نحو 70 % بينما نسبة اللحاء 30 % وفي الشروط التجريبية فإن GA_3 يزيد من نسبة الخشب بينما AIA يزيد قليلاً من إنتاج

اللحاء، أما BAP ينشط بشدة إنتاج اللحاء (50% خشب و 50% لحاء) ويمكن الحصول على نسبة قريبة من مثيلتها في النباتات الشاهدة في حالة واحدة فقط، لدى مزج هذه العوامل بالنسب التالية: AIA (0.5%) + (GA₃ و BAP) بنسبة 0.01 % لكل منهما (الشكل 23:2). ونعتقد على ضوء هذه النتيجة إن تحديد نسبة اللحاء والخشب في الطبيعة يكون تحت تأثير جملة من العوامل النازمة ومن أهم هذه العوامل الأوكسينات والجبريلينات والسيتوكينينات.



(الشكل 23:2) يمثل نسبة إنتاج الكامبيوم من اللحاء والخشب الثانويين تحت تأثير المواد الهرمونية المطبقة مكان البرعم القمي.

• ضبط تمايز عناصر النسيج الخشبي:

- تتمايز خلايا النسيج الخشبي الثانوي في الشروط الطبيعية إلى أوعية وبرنشيم وعائي وألياف بسيطة التثبيط وألياف هلامية. وتختلف نسب هذه العناصر باختلاف الأنواع فهي على سبيل المثال في نبات الغليديشيا 1% أوعية ، 19% برنشيم و 80%

ألياف (40% بسيطة التقيط و40% هلامية). وتتوزع هذه الأنماط الخلوية المختلفة بالتساوي تقريباً في الجهات الأربعة للساق الشاقولية. وتبقى نفسها على الوجه السفلي للأغصان المائلة أو الأفقية، في حين يكتسب الوجه العلوي بنية خاصة والتي تُعرف بخشب الشد في ثنائيات الفلقة، الغني بالألياف الهلامية (70-74%) بينما تبقى نسب كل من الأوعية والبرنشيم الوعائي نفسها، أي أن زيادة الألياف الهلامية قد تم على حساب الألياف بسيطة التقيط.

- في الشروط التجريبية، يُظهر الخشب الثانوي للساق الرئيسية لبادرات فنية شاهدة (أي التي تُبقي على براعمها القمية) بنية مؤلفة من الأوعية والبرنشيم الوعائي الذي يخزن حبات النشاء وعدد قليل من الألياف البسيطة التقيط الشكل (A،24:2). إن استبدال البرعم القمي بـ AIA يؤدي إلى بنية مشابهة، أي أن AIA يحرض تمايز كل من الأوعية والبرنشيم الوعائي ويحد من تجمع حبات النشاء (الشكل B،24:2). أمّا BAP فله تأثير مشابه لتأثير AIA وإن كان أقل حدة. الشكل (C،24:2). إن مزيج (AIA + BAP) يؤدي إلى مضاعفة التأثير المنشط لكل منهما على تمايز الأوعية حيث لا يزيد من عددها فحسب وإنما يميل بوضوح إلى زيادة أقطارها اتساعاً، ولا يحدث تبدل للعناصر الأخرى الشكل (E،24:2). وعلى نقيض ذلك تماماً، فإن GA_3 يمارس تأثيراً مثبطاً على تمايز كل من الأوعية والبرنشيم الوعائي، بينما ينشط بشدة إنتاج الألياف فقط وبخاصة الهلامية منها الشكل (D،24:2). ويزداد إنتاج هذه الألياف لدى مزجه مع BAP، ويمكن ظهور بعض الأوعية الصغيرة أي أنه يخفف من التأثير المنشط لـ BAP. الشكل (G،24:2). أمّا مزج GA_3 مع AIA، يحد من التأثير المنشط لـ GA_3 على إنتاج الألياف الهلامية كما يخفف من التأثير المنشط للأوكسين على تمايز الأوعية والبرنشيم الوعائي وكأن هناك نوعاً من المنافسة بين تأثير هذين العاملين الشكل (F،24:2).

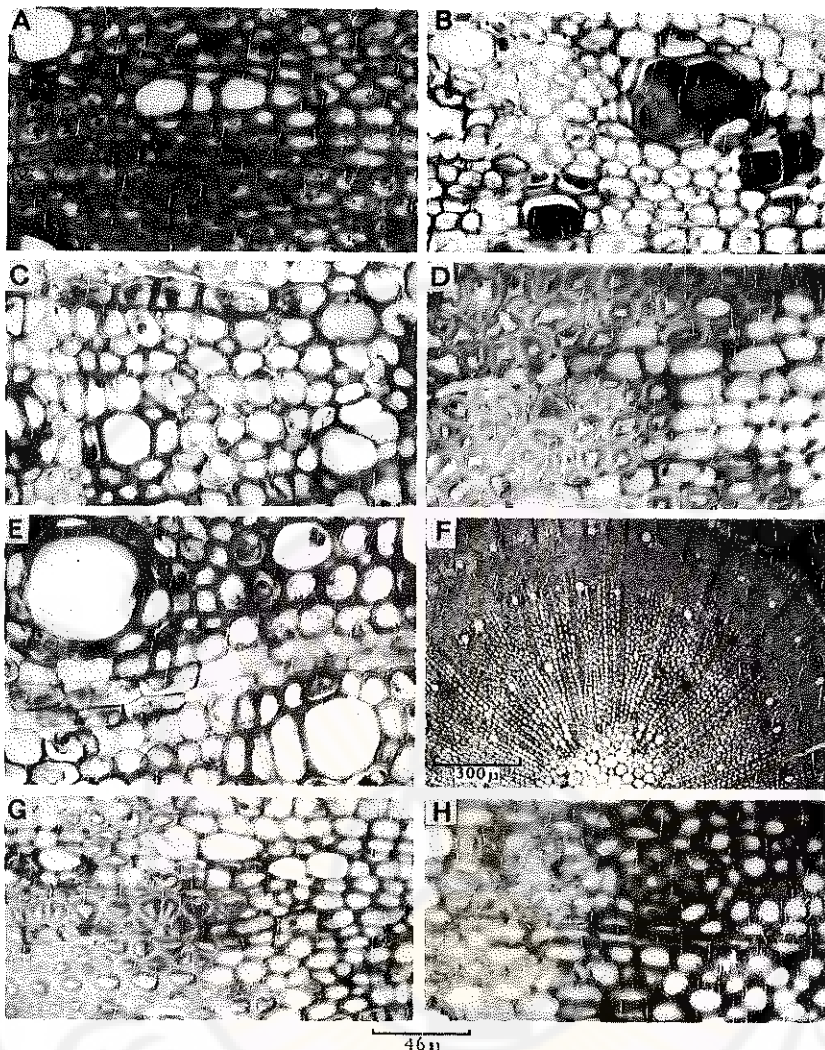
كما يبدو أيضاً أن لـ GA_3 تأثيرين متناقضين لدى مزجه مع BAP أو مع AIA على كل من المظهرين الكمي والكيفي (تأثير بالتضافر في المظهر الكمي، وتأثير معاكس في المظهر الكيفي).

إن المعالجة المتعاقبة للساق الفتية بمزيج ($GA_3 + AIA$) كل أربعة أيام، تؤدي إلى تمايز نسيج خشبي غني بالأوعية تارةً وبالألياف البسيطة تارةً أخرى، وذلك بعد كل معالجة أي يتشكل ما يشبه حلقات النمو السنوية من خشب الربيع وخشب الخريف ولكن كل حلقة تقابل أربعة أيام فقط (الشكل 2:24، F). وقد فسرنا هذه النتيجة على النحو الآتي:

يكون التأثير المنشط لـ AIA في تمايز الأوعية مسيطراً في البدء إلا أنه يتلاشى فيما بعد تدريجياً وذلك بسبب تخريب الأوكسين (الضوء وأنزيم أوكسين - أوكسيداز). بينما يستمر تأثير GA_3 المثبط لتمايز الأوعية والمنشط لتمايز الألياف حتى موعد المعالجة الثانية... وهكذا.

أما مزج ($GA_3 + BAP + AIA$) يؤدي إلى تنامي نسيج خشبي محتوٍ على مختلف الأنماط الخلوية تقريباً الشكل (2:24، H).

وهكذا نرى أن بنية الخشب الثانوي تتغير تغيراً جذرياً وذلك حسب السيطرة المسبقة لهذا الهرمون أو ذاك. ويبدو أنها تؤثر عن طريق تحقيق نوع من التوازن فيما بينها. وربما مع عوامل أخرى، ينتج عنه في شروط متشابهة ظاهرياً نتائج تتباين حسب الأنواع.



(الشكل 24:2) صور مجهرية تبين تمايز عناصر الخشب الثانوي تحت تأثير:

A: البرعم القمي، B: AIA، C: BAP، D: GA₃، E: مزيج (AIA+BAP)، F: مزيج (AIA+GA₃)،
G: مزيج (BAP+GA₃)، H: مزيج (AIA+BAP+GA₃)

ويمكن على ضوء هذه النتائج تفسير ما يلي:

- 1- تنامي خشب الربيع والخريف في الطبيعة ينتج عن التوازن بين كل من AIA + BAP لخشب الربيع و AIA و GA₃ لخشب الخريف.

2- تنامي خشب رد الفعل (خشب الشد في ثنائيات الفلقة، وخشب الضغط في عاريات البذور الشكل (16:2). كان يُعتقد أن تنامي خشب رد الفعل هو نتيجة لإعادة توزيع الأوكسين تحت تأثير الجاذبية الأرضية، حيث تزداد كميته على الوجه السفلي، مما يحرض تشكل خشب الضغط في عاريات البذور أما في ثنائيات الفلقة فإن نقص الأوكسين على الوجه العلوي هو الذي يحرض تنامي خشب الشد. ويؤدي تطبيق الأوكسين على الوجه العلوي إلى عدم تشكل هذا الخشب. وكذلك تطبيق مادة الـ ATIB (حمض ثلاثي يود البنزويك) المضادة للأوكسين على شكل حلقة حول الساق الشاقولية يحرض ظهور خشب الشد في كل الجهات الواقعة أسفل الحلقة.

ونحن نرى أن تنامي خشب الشد إنما هو نتيجة لتحقيق توازن ما بين (GA_3 و bap) حيث تزداد الألياف الهلامية وبين (GA_3 و AIA) بشكل خاص. وإن وجود الأوعية الصغيرة في خشب الشد من جهة وارتفاع نسبة الألياف الهلامية من جهة أخرى يؤكد صحة افتراضنا.

3- تنامي الخشب الثانوي للأشواك الساقية لنبات الغليديشيا وللعديد من الأنواع والتي هي أعضاء ساقية محدودة النمو بسبب تمايز المرستيم المترقب وتكوينه لرأس الشوكة. فكامبيوم هذه الأشواك التي لا يعلوه أي برعم أو أوراق يُنتج الخشب بشكل خاص وقليلاً من اللحاء. ويكون الخشب الثانوي مكوناً من الألياف فقط وبخاصة الهلامية منها (97%) و (3%) ألياف بسيطة التتقبط.

وقد لاحظنا الكامبيوم تحت تأثير GA_3 ينتج قليلاً من اللحاء والباقي خشب ثانوي مكون من الألياف الهلامية فقط وحوالي 3% ألياف بسيطة، مع الإشارة أن هذا الهرمون يستطيع الانتقال في الاتجاه القمي. كما نشير هنا أنه يمكن تحويل كامبيوم الشوكة إلى كامبيوم ساق عادي أو تحويل الكامبيوم الساق إلى كامبيوم شوكة عن طريق تطبيق هذه الهرمونات أو الطعیم ببراعم نامية.

من المثير للاهتمام أن الطريقة التي تؤثر فيها هذه الهرمونات أو بتعبير آخر في أي مستوى تتدخل لضبط تمايز هذه الأنماط الخلوية المختلفة، هو بدون شك في غاية الأهمية.

ويبدو أن تأثير AIA يكون في مستوى اصطناع RNA المسئول عن تمايز النسيج الناقلة، أما تأثير BAP فيتم في مستوى الترجمة أي اصطناع البروتينات. بينما يتدخل GA₃ في اصطناع العديد من الأنزيمات الهاضمة Hydrolases مثل (α-أميلاز الهاضمة للنشاء). ومع ذلك لم يكن ممكناً استبدال تأثيره بإضافة السكرورز أو الفركتوز أو الغليكوز أو مزيجاً منها. إلا أن النتائج الحديثة التي حصل عليها Shibaoka سمحت لنا بتفسير نتائجنا على النحو التالي:

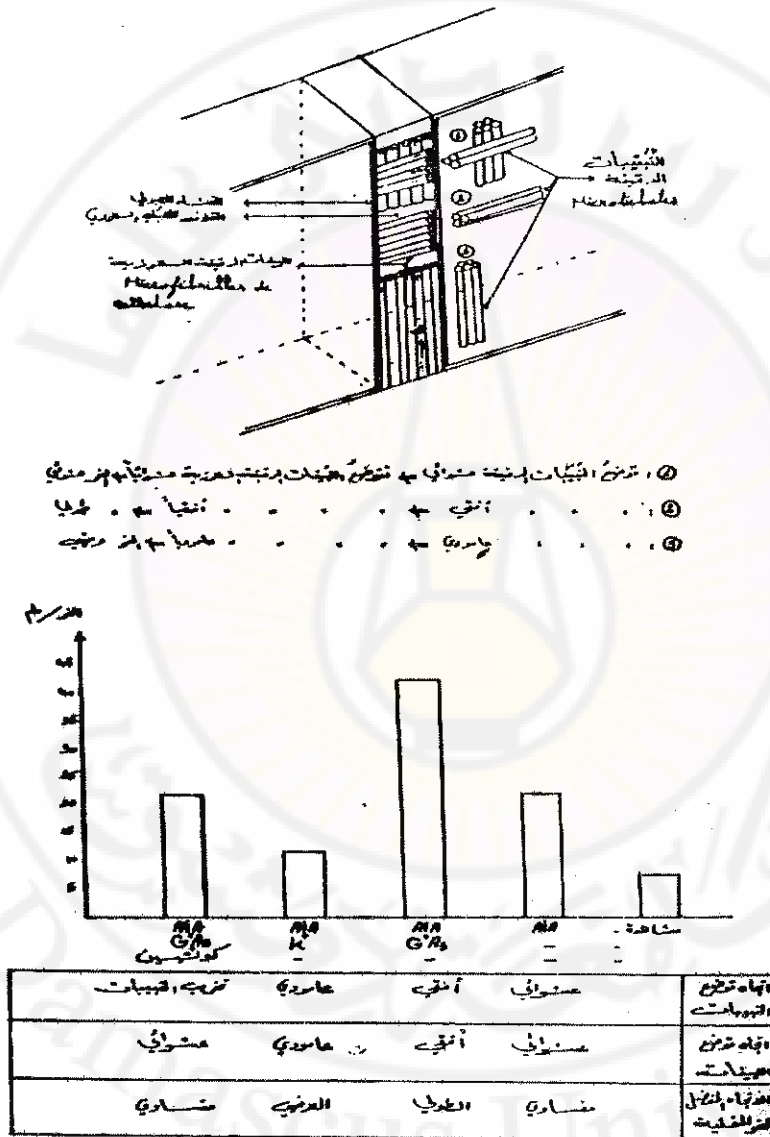
أ- فقد رأينا أن كلا من AIA و BAP ينشط تمايز الأوعية والبرنشيم الوعائي والتي هي خلايا قصيرة نسبياً وبعضها كالأوعية يظهر اتساعاً هاماً وبخاصة لدى مزجها، فهذا المزيج يحرض بالأحرى اتساع الخلايا أكثر من استطالاتها. بالمقابل GA₃ يثبط هذا الاتساع العرضي وينشط بشدة الاستطالة . أي يعيق تمايز الأوعية والبرنشيم الوعائي ولا يحرض إلا تمايز الألياف.

ب- وكما هو معروف فقد بين GREEN أن اتجاه نمو الخلية يتوقف على اتجاه اللييفات السللوزية المجهرية: Microfibrilles de Cellulose المتوضعة في الجدار الخلوي. فإذا ما توضع أفقياً نمت الخلايا طولياً. وبالعكس فإن توضعها شاقولياً يؤدي إلى نموها عرضياً الشكل (25:2).

ج - أظهرت الأبحاث الحديثة بالمجهر الالكتروني أن مجموعات خماسية أو سداسية من النُبيبات المجهرية Microtubules متوضعة في السيتوبلاسما المحيطة بالقرب من الجدار الهيكلي وملتصقة بالغشاء السيتوبلازمي plasmaleme لها اتجاه توضع مشابه لاتجاه توضع اللييفات السللوزية، كما تستطيع تحديد اتجاه توضع هذه الأخيرة. أي أن النُبيبات المجهرية قادرة على تحديد اتجاه نمو الخلية بشكل غير مباشر الشكل (25:2).

د- وقد بين Shibaoka على قطعة من ساق نبات Azubia angularis أن AIA يحرض استطالة هذه القطعة، وتتضاعف هذه الاستطالة كثيراً لدى مزجها مع GA₃ . بينما تتناقص كثيراً لدى مزجها مع K.

ويبدو أن تأثير هذه الهرمونات يكون في مستوى النبيتات المجهرية التي تتوضع عشوائياً مع AIA ، وأفقياً مع (AIA+ GA₃) ، وشاقولياً مع (AIA + K). إضافة لذلك فقد بيّن shibaoka أن إضافة مادة الكولشيسين التي تعمل على تخریب النبيتات تؤدي إلى حذف تأثير GA₃ الشكل (25:2).



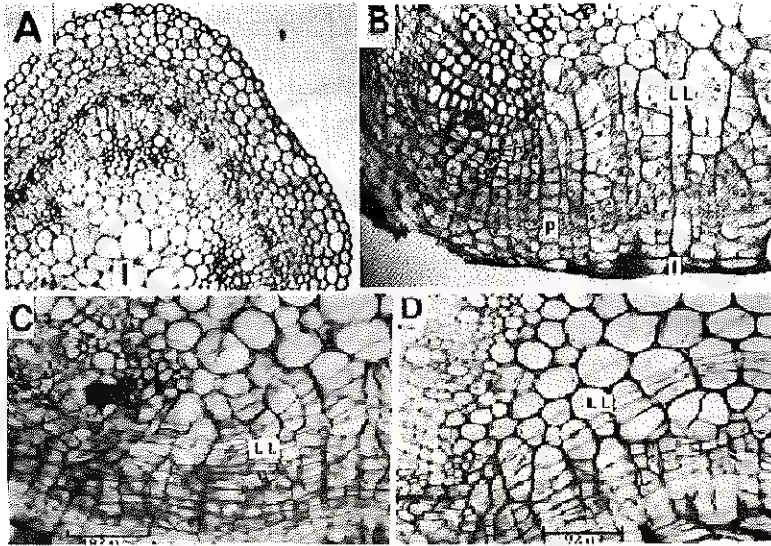
(الشكل 25:2) آلية تأثير هرمونات النمو في توجيه نمو الخلايا وتحديد مصي تمايزها.

إنّ على ضوء هذه المعطيات نعرف الآن لماذا كل من AIA و BAP وبخاصة مزيجهما ينشط تمايز الأوعية والبرنشيم الوعائي بالمقابل GA_3 يثبط بواسطة تأثيره على النبببات اتساع الخلايا ويحرض استطالاتها. إن هذه النتائج غاية في الأهمية سواء من الناحية النظرية أو الناحية التطبيقية. فالكمل يعلم أنّ أهم ما يشغل علماء البيولوجيا حالياً الأبحاث المتعلقة بالآلية التمايز الخلوي. كما ترسم لنا الخطوط العريضة لمتابعة الأبحاث المتعلقة بتحسين مردود الغابات من مادة الخشب وتحسين نوعية الخشب الذي تنتجه.

ب - 5 - تجديد الكامبيوم Regeneration cambial:

غالباً ما يظهر الكامبيوم على المقطع العرضي للساق على شكل حلقة مغلقة تقع على مسافة ثابتة من المحيط أو من البشرة أو ما يطلق عليه السطح الحر *surface libre*. ويؤدي شطر السلامة الفتية طويلاً إلى نصفين بحز شاقولي، إلى وضع كل من خلايا الكامبيوم والنسج الناقلة والبرنشيم القشري والبرنشيم المخي بتماس مباشر مع الوسط الخارجي شكل (A,26:2). ويحرض الحز خلايا المنطقة القريبة من الجرح أو القطع على الانقسام مماسياً عدداً من المرات المتتالية مولدة ما يُعرف بندبة الجرح: CAL CICATRICAL التي تغطي منطقة القطع تماماً الشكل (B,26:2). ثم يظهر في هذه الندبة، وعلى مسافة ثابتة من السطح الحر الجديد (وغالباً ما تكون هذه المسافة مساوية لتلك التي تفصل الكامبيوم العادي عن السطح الحر) الكامبيوم المتجدد على شكل قوس يؤدي إلى غلق الحلقة التي قطعت أثناء شطر السلامة كما يظهر إلى الخارج قليلاً الكامبيوم الفليني المتجدد أيضاً الشكل (B,26:2). وتتناقص إمكانية التجديد هذه كلما زاد عمر السلامة المدروسة. وقد لاحظنا أنّ الكامبيوم المتجدد غالباً ما يظهر في الندبة بدءاً من خلايا سبق لها أن استعادت قدرتها على الانقسام النشط، إذا ما كانت سماكة هذه الندبة أكبر من المسافة التي تفصل الكامبيوم العادي عن المحيط الشكل (C,26:2). وهذا ما يتفق مع الفرضية القائلة بأن التمايز الخلوي لا يتحقق إلا بعد مرحلة من التقسم النشط للخلايا. أما إذا كانت هذه السماكة أقل فإن الكامبيوم المتجدد يظهر أيضاً ولكن بدءاً من خلايا برنشيمية مخية لم يسبق لها أن عانت أي انقسام الشكل (D,26:2).

وبتعبير آخر إن ظهور الكامبيوم المتجدد في الندبة غالباً لا يعني بسبب تقسم الخلايا التي سيتشكل منها، ولكن بسبب توافر الشروط الفضلى لتجديد الكامبيوم في منطقة واقعة غالباً في الندبة، وأحياناً في خلايا لم تنقسم مسبقاً.



(الشكل 26:2) صور مجهرية لمقاطع عرضية، تظهر تشكل ندبة الجرح وتجديد الكامبيوم الوعائي (LL) والكامبيوم الفليني (P)، I = مكان الحز أو اشطر.

- A: اليوم الذي تم فيه شطر السلامة طولياً إلى نصفين.
 B: تجديد الندبة وظهور الكامبيوم الوعائي (LL) والفليني (P) بعد تسعة أيام من شطر السلامة.
 C: تجديد الكامبيوم الوعائي (LL) بدءاً من خلايا الندبة (أي الخلايا التي سبق وتنقسمت).
 D: تجديد الكامبيوم بدءاً من خلايا البرنشيم المخي التي لم تنقسم مسبقاً.

كما تبين لنا أن العوامل الناعمة لوظائف الكامبيوم هي نفسها التي تضبط تجديد الكامبيوم (الأوراق الفتية، هرمونات النمو وبخاصة AIA). إلا أن ظهور الكامبيوم المتجدد على مسافة ثابتة من السطح الحر الجديد الذي أحدثه الحز أو الشطر، يدعو إلى الافتراض أن لهذا الحز دوراً مهماً في تجديد الكامبيوم، ومع ذلك فإن هذا التجديد لا يتم إذا لم يعلو السلامة المشطورة طولياً برعم أو هرمون من هرمونات النمو مثل AIA وقد تبين فعلاً أن شطر السلامة طولياً بعد قطع الساق الرئيسية (أي استئصال البرعم القمي). يجعل خلايا منطقة القطع تدخل في طور أطلقنا عليه الطور المهيم لتجديد

الكامبيوم يدوم ثلاثة أيام تقريباً ودون أن تعاني هذه الخلايا خلال تلك الفترة أي انقسام. وبعد تلك الفترة فإن تطبيق الأوكسين مكان البرعم القمي المستأصل يؤدي إلى استئناف الانقسامات الخلوية بنشاط شديد ، ومشكلة بذلك الندبة بسرعة أكبر مما لو كان الأوكسين قد طبق بعد استئصال البرعم القمي مباشرة. مع أن الانقسام الخلوي لم يتوقف في الحالة الأخيرة.

ويبدو أن دورة الانقسام الخلوي لخلايا منطقة القطع تستمر رغم غياب الأوكسين حتى الدور G_2 ، أي أن اصطناع DNA يستمر بغياب الأوكسين. ولذلك ورغم المعالجة المتأخرة بالأوكسين، يظهر الكامبيوم المتجدد بوقت مبكر جداً، وأحياناً في فترة أقصر من تلك اللازمة لظهوره لدى المعالجة المباشرة بالأوكسين.

إن هناك طور مهني لتجديد الكامبيوم يكون الجزء الأول منه مستقلاً عن الأوكسين ويقابل مرحلة اصطناع DNA . ويرى Roberts أن اصطناع DNA هو الذي يسبق التمايز الخلوي وليس الانقسام الخلوي كما كان يعتقد سابقاً . ولذلك يستطيع الكامبيوم المتجدد أن يظهر في خلايا لم تنقسم مسبقاً لكنها كانت في مرحلة اصطناع DNA قبل أن تأخذ بالتمايز إلى خلايا كامبيوم، بينما يكون الجزء الثاني من هذا الطور تحت مراقبة الأوكسين الذي يتدخل كمصدر أو كاشف لإمكانية مكتسبة بغيابه أو أنه يسمح للخلايا التي وصلت إلى الدور G_2 بالدخول في دور الانقسام مباشرة. والسؤال الهام الذي يطرح نفسه:

لماذا يظهر الكامبيوم دائماً على مسافة ثابتة من السطح الحر؟ وتعبير آخر ماهي العوامل المسؤولة عن تحديد مكان ظهوره؟
لاقى هذا الموضوع اهتماماً كبيراً من قبل العديد من الباحثين، وتوصلوا إلى عدة فرضيات نستعرضها تباعاً:

1- فرضية السطح الحر Surface libre:

يرى أصحاب هذه النظرية أن الكامبيوم الذي يتجدد اثر شطر السلامية طويلاً، يظهر دائماً في منطقة موازية للسطح الحر الجديد الذي أحدثه الحز وعلى مسافة ثابتة

ومساوية تقريباً للمسافة التي تفصل الكامبيوم العادي عن المحيط، وأن هذا السطح مسئول عن تحديد المكان الذي سيتجدد فيه الكامبيوم الجديد. إن هذه النظرية، كما نرى، تقتصر على وصف ما يمكن مشاهدته دون تقديم أي تفسير.

2- فرضية الكامبيوم الحلقي *Rnneau cambial*:

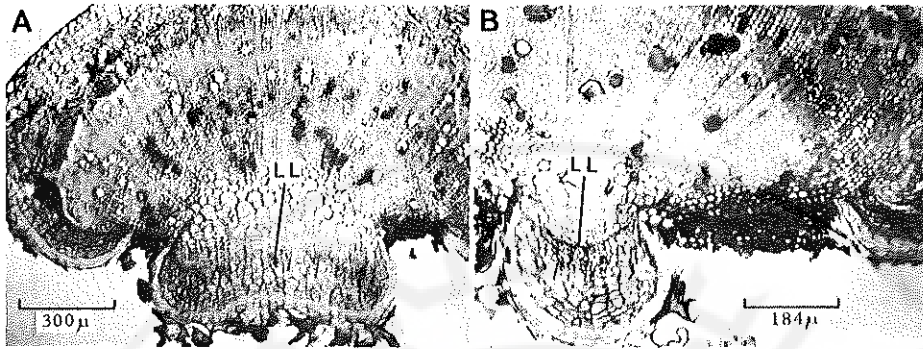
إن تجديد الكامبيوم إثر قطع الكامبيوم العادي، يبدأ من الطرفين المقطوعين ويستمر كل طرف بالتقدم تدريجياً باتجاه الطرف الآخر حتى يغلفا الحلقة التي قطعت. ولذلك دعيت هذه الفرضية بحلقة الكامبيوم. وبتعبير آخر يميل الكامبيوم إلى تجديد الجزء المفقود من حلقة بحيث يبقى دائماً محتفظاً بالشكل الحلقي.

3- فرضية التحريض المتجانس أو المتماثل *induction homéogénétique* :

لا تختلف هذه الفرضية عن سابقتها كثيراً، وإنما ترتبط بها ارتباطاً وثيقاً ويُعتقد حسب هذه الفرضية أن النسج التي تسبق في تشكيلها *préexistants* تميل إلى تحريض نسج مماثلة لها.

وعلى هذا الأساس، يبدأ الكامبيوم بالظهور بين الخشب واللحاء الابتدائيين ضمن الحزم ، وكذلك الأمر بالنسبة للكامبيوم المتجدد حيث يبدأ التحريض من طرفي الكامبيوم العادي المقطوع. وذلك عن طريق فرز مادة منشطة كالأوكسين مثلاً، وهذا ما يتفق مع بعض الباحثين الذين يعتقدون أن الكامبيوم يفرز الأوكسين أثناء نشاطه- ويبدو أن هذه الفرضية بعيدة الاحتمال، فقد تبين إمكانية ظهور الكامبيوم في قطعة من البرنشيم الواقع بين الحزم والمزروعة في الزجاج رغم غياب الحزم الناقلة الابتدائية والكامبيوم الحزمي. وهذا ما يتوافق مع نتائجنا ، فقد لاحظنا أن شطر السلامة غير الفتية أي المحتوية على سماكة ما من الخشب الثانوي الذي أنهى تخشبه، يؤدي إلى تكوين ندبة غير متصلة أو متقطعة في مستوى النسيج المتخشب. حيث ظهرت ندبة في مستوى منطقة الكامبيوم وندبة أخرى في مستوى البرنشيم المخي يفصل بينهما عدد من الصفوف الخلوية المنخشبة. وبتعبير آخر لا يوجد أي صلة بين الندبة المتشكلة من خلايا البرنشيم المخي وبين طرفي الكامبيوم العادي. ومع ذلك نجحت خلايا هذه الندبة في تجديد كامبيوم ليس

له أي اتصال مع الكامبيوم العادي الشكل (27:2). إن هذه النتائج تؤكد أن تجديد الكامبيوم يتم بدون أي تحريض من الكامبيوم العادي.



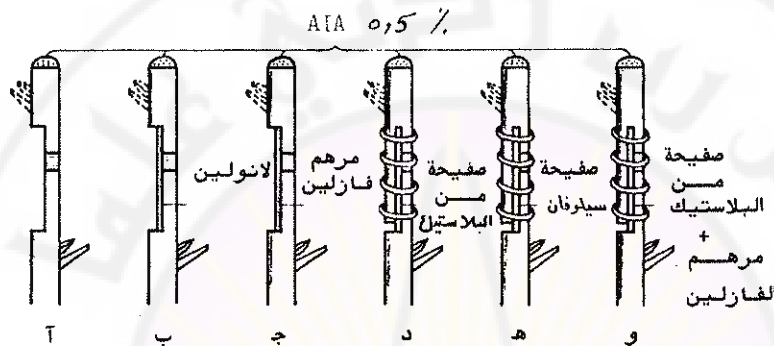
(الشكل 27:2) صور مجهرية لمقاطع عرضية في سلامية غير فنية أي تحتوي على كمية من الخشب الثانوي الذي تخشبت خلاياه. إن هذه السماكة من الخشب تفصل طرفي الكامبيوم العادي الذي قطع عن ندية الجرح المخية، ومع ذلك ظهر الكامبيوم المتجدد (LL) في هذه الندبة المخية. (لاحظ الفرق بين سماكة الخلايا المتخشبة في كل من A و B وذلك بسبب الاختلاف في عمر كل منهما لحظة شطر السلامة).

4- فرضية الساحة المتدرجة الشعاعية Théorie du gradient radial:

جاءت هذه الفرضية متممة لفرضية السطح الحر الوصفية، ويوجد حسب هذه الفرضية ساحة متدرجة لعامل أو عدة عوامل تبدأ من السطح الحر للساق (البشرة) باتجاه المركز (المخ) وتتحقق الشروط الفضلى لتنامي الكامبيوم في مستوى ما من هذه الساحة المتدرجة ويؤدي شطر السلامة طولياً إلى تبدل أو تغير في وضع هذا السطح، ويظهر سطح آخر مختلف عن الأول تماماً، وكذلك الأمر بالنسبة للساحة المتدرجة، ولكن تستطيع هذه الأخيرة استعادة الحالة التي كانت عليها قبل الشطر محققة الشروط الفضلى لتجديد الكامبيوم على مسافة ثابتة تقريباً من السطح الحر الجديد. إلا أن أصحاب هذه الفرضية لم يحددوا ولم يشرحوا إلى طبيعة هذه الساحة المتدرجة.

ونحن بدورنا افترضنا أن طبيعة هذه الساحة المتدرجة يمكن أن تكون من الأوكسجين (O₂) الذي تتناقص كميته تدريجياً من المحيط نحو المركز، أو من الضغط الناتج عن تنامي الخلايا فيما بينها والذي تتناقص شدته تدريجياً بدءاً من المركز باتجاه المحيط. وللتحقق من هذين الافتراضين، أجرينا عدداً من التجارب والتي يمكن تلخيصها بالشكل (28:2). والتي قادتنا إلى توضيح ما يلي:

عندما يبقى السطح الحر المقطوع حرّاً أو مغطى بطبقة من مادة غير نفوذة (مثل الفازلين أو اللانولين) بحيث لا تمارس أي ضغط على الخلايا الشكل (28:2، أ ، ب ، ج). فإن الكامبيوم يتجدد بسهولة في مستوى خلايا البرنشيم المخي. وكذلك الأمر في الحالات التي ندخل فيها صفيحة نفوذة (السيلوفان) أو غير نفوذة (صفيحة من الزجاج أو من النايلون) بين شطري السلامة المشطورة طولياً وربطهما برباط من أوراق الرافيا بحيث يبقى الضغط الذي يولده خفيفاً. الشكل (28:2، د ، هـ ، و).



(الشكل 28:2) يظهر التجارب التي أجريت بهدف تحديد دور الأوكسين ودور الضغط الخلوي في عملية تنامي وتجديد الكامبيوم.

وعلى النقيض في الحالات التي نشد فيها رباط الرافيا بحيث يحقق ضغطاً قوياً، وسواء كانت الصفيحة نفوذة أو غير نفوذة. يمتنع تجديد الكامبيوم في مستوى الخلايا البرنشيمية المخية.

وهكذا نرى أن نقص الأوكسجين (O_2) لا يعيق تجديد الكامبيوم، وإنما الضغط الميكانيكي الشعاعي الذي ينتج عن رباط الرافيا. فمن المحتمل أن يكون لهذا الضغط على خلية برنشيمية مخية ما تأثير مشابه للتأثير الذي تولده الخلايا البرنشيمية المخية الأخرى التي تحيط بها وذلك قبل شطر السلامة بحيث يولد ضغطاً على جميع وجوه هذه الخلية. ومن المحتمل أيضاً أن لهذا الضغط دور في تثبيط الانقسام الخلوي. وهذا ما شاهدناه فعلاً لدى دراسة نشاط الكامبيوم الشكل (22:2). وبالتالي فإن الشروط الفضلى لتنامي الكامبيوم سواء أكان عادياً أم متجدداً تتحقق في مستوى ما من هذه الساحة المتدرجة من الضغط يكون واقعاً دائماً على مسافة ثابتة من السطح الحر. ومن المحتمل

أيضاً أن يتم تدخل هذا الضغط عن طريق وسيط آخر مثل الإثيلين Ethylene (وهو هرمون نباتي غير معروف بشكل جيد) كونه يتحرر أو يُقرز من الخلايا المجروحة أو التي تتعرض لضغط ميكانيكي؟

ونرى باختصار أن هذه النتائج تشير بوضوح إلى أهمية عامل الضغط من بين جملة العوامل المسؤولة عن تحديد بنية النباتات بعامة والبنية التشريحية بخاصة. مع أنه لا يزال مهماً تقريباً حتى الآن من قبل العديد من الباحثين.





الباب الثالث

التنامي الجنيني ما قبل الإنبات

ومفهوم النباتات البيوضة والنباتات

الولودة

يمر التنامي الجنيني في النباتات بمرحلتين أساسيتين كما سبق وأشرنا: مرحلة التنامي الجنيني ما قبل الإنبات (من البيضة الملقحة - تكوين البذور والثمرة)، ومرحلة التنامي الجنيني ما بعد الإنبات.



الفصل الأول

في عاريات البذور

يميل بعض الباحثين إلى تقسيم عاريات البذور إلى مجموعتين: أولية ويمثلها كل من نبات الجنكو ونبات السيكاس، والثانية أكثر تطوراً ويمثلها نبات الصنوبر، وذلك تبعاً للصفات المميزة لتنامي أجنحتها، ولذلك سندرس التنامي الجنيني في كل من نبات الجنكو ونبات الصنوبر ثم نجري مقارنة بينهما والتي ستقودنا إلى تحديد مفهوم بواكر الزهريات *Préphanerogames* التي بشرت بظهور النباتات الزهرية بالمعنى الدقيق: *phanerogames*، ومفهوم النباتات البويضة *Plants ovipars*.

1- التنامي الجنيني في نبات الجنكو: *Embryogenése Chez Ginkgo biloba*

إن الدراسة المفصلة الشكل (1:3) لكل من تنامي حب الطلع (النبات المشيجي الذكري) والبويضة وتنامي الأندوسبيرم (النبات المشيجي الأنثوي) والتأبير والإلقاح وصولاً إلى تنامي البويضة الملقحة وتشكل الجنين، تقودنا إلى الملاحظات المهمة الآتية:

- البويضات غالباً ما تسقط على الأرض قبل الإلقاح أي أن الإلقاح والتنامي الجنيني يتمان بعيداً عن الشجرة الأم، وقد تسقط أحياناً بعد الإلقاح مباشرة أي قبل أن يأخذ الجنين بالتنامي. ونرى في الحالتين أن التنامي الجنيني يتم على الأرض بعيداً عن الشجرة الأم، ومستمداً غذاءه من المدخرات الغذائية التي تم تخزينها في الأندوسبيرم في مرحلة مبكرة من تنامي البويضة، هذا من جهة، ومن جهة أخرى، ما إن ينهي الجنين تكوينه حتى يأخذ بالنمو مباشرة معطياً البادرة الفتية التي تتابع نموها لتعطي نباتاً كاملاً، أي أن النمو الجنيني مستمر منذ الإلقاح وحتى خروج البادرة الفتية خارج حدود البويضة، وتعبير آخر، يتم الإنبات مباشرة فلا وجود لمرحلة من الحياة البطيئة، وهذا مغاير لما يحدث في كل من عاريات البذور الأكثر تطوراً ومغلفات البذور كما سنرى.

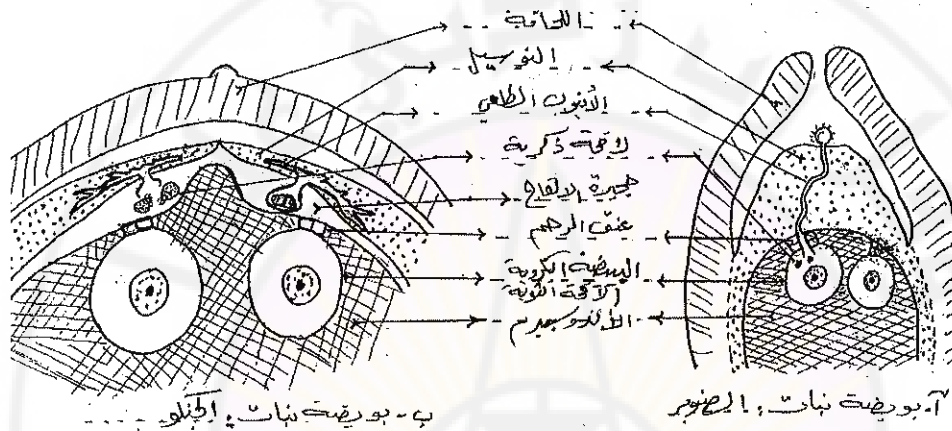
- وهنا يُطرح السؤال التالي: هل ينتج نبات الجنكو بذوراً حقيقية؟ على نحو مشابه لبذور الصنوبر أو بذور مغلفات البذور. وللإجابة، نستعرض أهم الخصائص والصفات البدائية التي تميز التنامي الجنيني لهذا النبات وهي:
 - 1- يتم خزن المدخرات الغذائية في الأندوسبيرم قبل الإلقاح بغية تأمين الغذاء للجنين الذي سيتنامى على الأرض بعيداً عن النبات الأم. أي لا توجد صلات فيزيولوجية بين الأم وحبوبها.
 - 2- تسقط البويضات على الأرض قبل الإلقاح ونادراً قبل بداية التنامي الجنيني.
 - 3- يتم الإنبات فور تشكل الجنين، دون أن يفقد شيئاً من مائه ودون أن يدخل في طور من الحياة البطيئة أو السكون.
 - 4- يتم الإلقاح بطريقة شبه حيوانية أي تُلقى النطاف في وسط سائل خارج الرحم وتسبح فيه باحثة عن عنق الرحم نحو اللاقحة الأنثوية في بطن الرحم.
- لذلك، لا يمكن اعتبار بذور الجنكو بذوراً حقيقية مشابهة لبذور عاريات البذور المتطورة وبذور مغلفات البذور، وإنما هي طليعة البذور أو بذور غير حقيقية.
- كما أن انقطاع الصلات الفيزيولوجية بين الأم وحبوبها يذكرنا بالحيوانات التي تتكاثر بالبويض كالطيور مثلاً. ولذلك عُرفت هذه المجموعة من عاريات البذور الأولية والتي يمثلها نبات الجنكو بالنباتات البيوضة *Plants ovipases*، كما أُطلق عليها بالنباتات التي بشرت بالنباتات الزهرية بالمعنى الحصري للكلمة أو بواكر الزهريات: *Préphanerogames*.

2- التنامي الجنيني في نبات الصنوبر: *Embryogenèse chez pinus*

بدراسة مماثلة لنبات الجنكو شكل (1:3) نصل إلى الملاحظات المهمة الآتية:

- يترافق تمايز الجنين إلى بادرة بتجميع المدخرات الغذائية في خلايا الأندوسبيرم فهذه المدخرات من بروتينات وشحوم، لا يبدأ تخزينها إلا بعد الإلقاح وتمايز الجنين، وهذا مغاير لما شاهدناه في نبات الجنكو حيث يتم التخزين قبل الإلقاح .

- يترافق هذا التجميع للمدخرات بتحورات اللحافة التي تثخن وتتخشب، كما تتعرض الأندوسبيرم والبادرة الفتية إلى فقد كميات هامة جداً من مائها وهذا ما يؤدي إلى دخول البويضة في طور السكون أو الحياة البطيئة متحولة بذلك إلى بذرة حقيقية وهذا مغاير لما يتم في نبات الجنكو.



تابع الشكل (1:3) رسم توضيحي مفصل لمقطعين طوليين في بويضة كل من الجنكو والصنوبر لحظة تحرير اللواقح الذكرية.

إنّ الدراسة المقارنة بين التنامي الجنيني لكل من نبات الجنكو ممثل عاريات البذور الأولية ونبات الصنوبر ممثل عاريات البذور المتطورة. نجد الاختلافات البيولوجية الهامة الآتية:

- 1- يكون الإلقاح في الصنوبر من النمط الأنبوبي Siphonogamie، فأنبوب الإلقاح ينمو حتى يصل إلى ملامسة اللاقحة الأنثوية مباشرة، محرراً النطاف في ذروتها مباشرة، فالنطاف لا تتحرر في سائل الإلقاح وفي وسط خارجي أو في وسط انتقالي كما في نبات الجنكو، فاللواقح الذكرية غير متحركة ولا مجهزة بسياط كما أنها تضمر مبكراً لتصبح مقتصرة على نواتها فقط. ويمثل الإلقاح الأنبوبي طريقة متطورة ومتكيفة مع الحياة البرية.

2- البذرة حقيقية في نبات الصنوبر عكس البذور غير الحقيقية في نبات الجنكو، فالمدخرات الغذائية يتم تخزينها بعد الإلقاح وليس قبله كما في الجنكو، بغية تغذية الجنين لدى انباته وليس أثناء تكوينه، والبادة تنتج عن تمايز الجنين وتدخل في طور من الحياة البطيئة أو السكون بعد أن تفقد كمية كبيرة من مياهها حيث يستحيل انباتها مباشرة كما في الجنكو، لذلك تتحول إلى بذرة حقيقية تستطيع مقاومة عوامل الوسط الخارجي وهذا ما يؤمن خلود النوع واستمراره، وهذا عكس ما يحدث في الجنكو حيث تثبت البادة فور تكوينها مباشرة، فالنمو مستمر من لحظة الإلقاح وحتى تكوين النبات البوغي.

3- يتغذى الجنين أثناء تكوينه من الأم مباشرة في نبات الصنوبر، على عكس الجنكو فالبيوضة لا تسقط عن الشجرة إلا بعد تحولها إلى بذرة حقيقية، أي هناك صلات فيزيولوجية بين الأم وجنينها حتى مرحلة اكتمال تكوينه وتمايزه، وهذا ما يشبه تنامي الأجنة في الحيوانات الولودة، ولذلك يمكن أن نطلق على هذه المجموعة: النباتات الولودة **plants vivipares** أو عاريات البذور الولودة وهذا عكس ما شاهدناه في نبات الجنكو تماماً، حيث نسقط البيوضة عن الشجرة قبل تشكل الجنين وحتى قبل الإلقاح أحياناً، فالإلقاح يتم على الأرض وكذلك تنامي الجنين بعيداً عن الأم، ويتغذى الجنين أثناء تناميه من المدخرات التي سبق تخزينها قبل سقوط البيوضة أي قبل الإلقاح.

وعلى هذا الأساس يمكن تقسيم عاريات البذور إلى أولية أو بيوضة أو ما يعرف بطلائع الزهريات، ومتطورة أو ولودة ولذلك لم يعد مقبولاً تصنيف النباتات الزهرية إلى عاريات البذور، وغمديات البذور ومغلفات البذور وإنما على النحو التالي:



الفصل الثاني

في مغلفات البذور

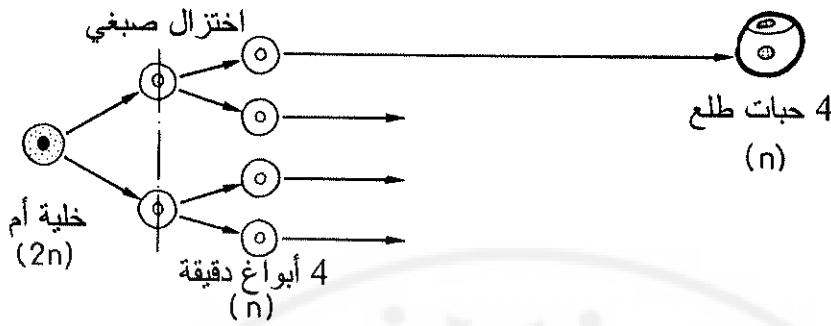
1. تنامي حب الطلع:

يظهر في زوايا المثبر أربع مجموعات من الخلايا الأم المولدة لحب الطلع، وتنقسم كل خلية انقساماً منصفياً يليه انقسام عادي فينتج أربع خلايا أحادية العدد الصبغي (n) إنها الأبواغ الدقيقة، التي ينقسم كل منها مرة واحدة داخل غلافها إلى خليتين غير متساويتي الحجم: خلية كبيرة (الخلية الإعاشية) وأخرى صغيرة مغزلية الشكل (الخلية المولدة للنطاف)، ثم تحاطان بغلاف ثخين مؤلف من طبقتين: داخلية سللوزية، وخارجية كيتينية (قشرينية)، إنها حبة الطلع ثنائية الخلايا. قد تنقسم الخلية المولدة للنطاف قبل انتشار الطلع، فتكون حبة الطلع عندئذٍ ثلاثية الخلايا (خلية إعاشية ونطفتان).

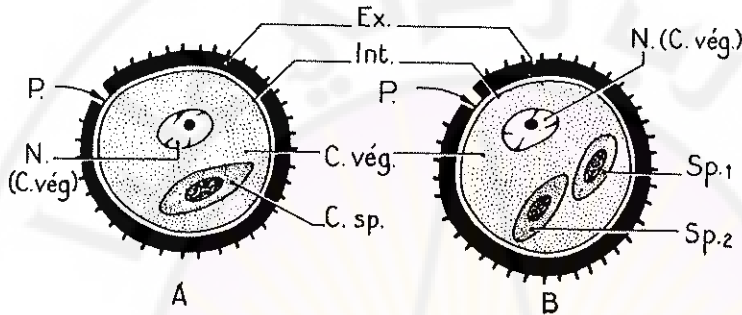
تفقد حبة الطلع كمية من مائها وتدخل في حياة بطيئة أو في سكون، وعندئذٍ تصبح جاهزة للانتشار لدى تفتح المثبر الشكل (2:3).



الشكل (2:3) مقطع عرضي في المثبر، يظهر أربع مجموعات من الخلايا الأم المولدة لحب الطلع.



تابع الشكل (2:3) شكل مبسط لتكوين أربع حبات طلع بدءاً من خلية أم واحدة في مغلفات البذور.



تابع الشكل (2:3) بنية حبة الطلع ثنائية (A) أو ثلاثية (B) الخلايا في مغلفات البذور (C.veg): خلية إغشية، C.sp: خلية مولدة للنفط، E.x: غلاف خارجي، Int: غلاف داخلي، N: نواة، P: ثقب، SP1, SP2: نطفتان).

إن المدة التي تبقى فيها حبات الطلع بعد انتشارها خصبة وقادرة على الإنبات متغيرة من نوع لآخر. فهي يوم واحد في النجيليات، وسبعون يوماً تقريباً في الحوذانيات، ومائة يوماً تقريباً في الورديات.

كما تتغير هذه المدة في النوع ذاته وذلك حسب شروط الوسط الذي يتواجد فيه حب الطلع وبخاصة الرطوبة ودرجات الحرارة: فالرطوبة العالية ودرجات الحرارة المرتفعة تقلص هذه المدة كثيراً.

إن حفظ حب الطلع لفترة طويلة مع المحافظة على خصوبته لها أهمية كبيرة في الزراعة، وبخاصة أثناء التهجين بين صنفين غير متوائمين في فترة الإزهار. وقد دلت الأبحاث أن درجة الحرارة المنخفضة ($+2^{\circ}\text{C}$ - $+5^{\circ}\text{C}$) مع رطوبة خفيفة (25 - 35 %)

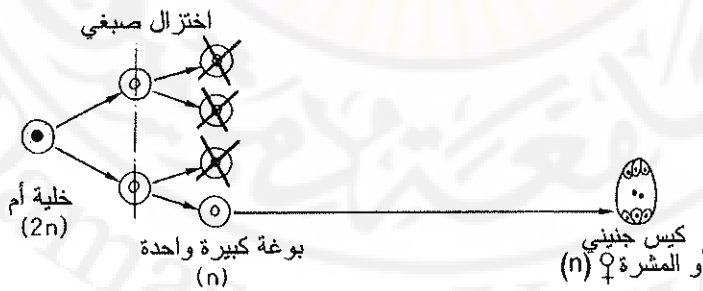
مع ضغط منخفض للأوكسجين تؤدي إلى إطالة فترة الخصوبة لحب الطلع. فهذه الشروط تحد من النشاط الفيزيولوجي لحب الطلع والذي يؤدي عادة إلى فساد الخصوبة وحتى إتلافها مثل نشاط بعض الأنزيمات واستخدام المخزون الغذائي.

2. تنامي الكيس الجنيني: Formation du sac embryonnaire:

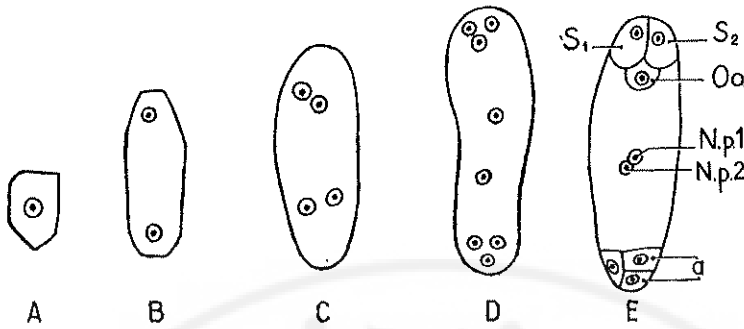
إنّ المقاطع الطولية لبويضات مختلفة العمر، تمكننا من تحديد منشأ الكيس الجنيني وطرائق تشكله. فالخلية الأم للأبواغ الكبيرة: macrospores، تتميز في مرحلة مبكرة جداً من تنامي البويضة ومن الخلايا العميقة للنوسيل، ثم تنقسم انقساماً منصفياً méiose، يليه انقسام عادي، فينتج أربع خلايا أحادية العدد الصبغي: إنها الأبواغ الكبيرة التي تتوضع فوق بعضها ونادراً على شكل حرف T.

تضمّر الأبواغ الكبيرة الثلاثة العلوية وتُرتشف بسرعة، فتبقى البوغة الكبيرة السفلية وظيفية التي ستعطي الكيس الجنيني (أي ينشأ الكيس الجنيني من بوغة واحدة. ولكن في بعض الحالات تشارك بوغتان وحتى الأبواغ الأربعة في تشكله) وهذا سبب تنوع أنماطه (من نمط وحيد البوغة أو متعدد الأبواغ).

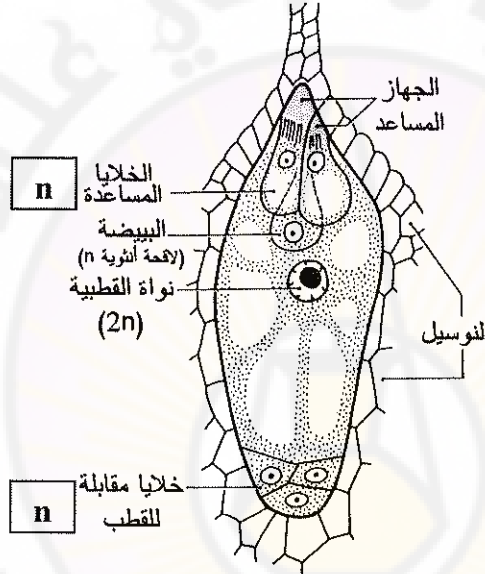
ويكون نمط وحيد البوغة أكثر انتشاراً. فالبوغة الكبيرة الوظيفية تزيد من حجمها ثم تنقسم نواتها انقساماً منصفياً إلى نواتين بنتين تنتقلان إلى قطبي الكيس الجنيني الفتي، ثم تنقسم كل منهما انقسامين عاديين فينتج ثمان نوى منفصلة ومتوضعة في مجموعتين: الأولى في القطب الكوي والثانية في القطب السري وكل منهما مؤلفة من أربع خلايا. وهكذا يتشكل كيس جنيني غير خلوي أو متعدد النوى. الشكل (3:3).



الشكل (3:3) شكل مبسط لتنامي الكيس الجنيني بدءاً من الخلية الأم في مغلفات البذور.



تابع الشكل (3:3) رسوم مبسطة لتنامي الكيس الجنيني (a: خلايا مقابلة للقطب، N.p: نواتان قطبيتان، Oo: البويضات الكروية أو اللاقحة الأنثوية، S1.S2: خليتان مساعدتان).



تابع الشكل (3:3) رسم مفصل لبنية الكيس الجنيني الناضج.

ثم يتشكل الغلاف الخلوي حول ثلاث نوى من مجموعة القطب الكوي (خليتان مساعدتان والبويضة الكروية أو اللاقحة الأنثوية) بينما تبقى النواة الرابعة حرة، وكذلك في القطب السري حيث تحاط ثلاث نوى أيضاً بالغلاف الخلوي وتدعى بالخلايا المقابلة للقطب وتبقى النواة الرابعة حرة. ثم تنتقل النواتان الحرتان إلى وسط الكيس الجنيني ويطلق عليهما النواتان القطبيتان الشكل (3:3).

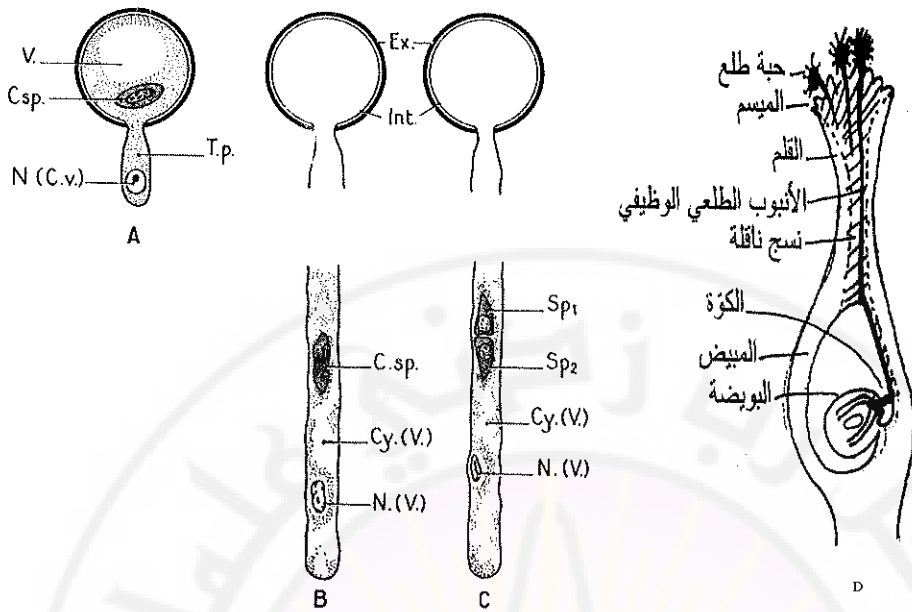
إن هذه الطريقة لتنامي الكيس الجنيني أكثر شيوعاً، ويدعى بالنمط الطبيعي. أما الأنماط الأخرى فتنتج عن تحورات هذا النمط الطبيعي.

وبالنتيجة: نرى أن الكيس الجنيني في مغلفات البذور هو المشرة الأثنوية أو النبات المشبجي الأثنوي gametophyte . والمشابه للأندوسبيرم في عاريات البذور إلا أنه ضامر جداً ومقتصر على ست خلايا ونواتين ومجرد من الأرحام.

3. إنبات الطلع وتنامي الأنبوب الطلعي أو أنبوب الإلقاح:

تلتقط حليمات الميسم حب الطلع ميكانيكياً، ويساعد السائل اللزج الذي يغطي هذه الحليمات على الاحتفاظ بها.

إن إنبات حبة الطلع ظاهرة حلولية **Phénomène osmotique** حيث تمتص حبة الطلع الماء من السائل اللزج بفضل ما تحتويه من مواد ذات استطاعة عالية في رفع الضغط الحلولي، مما يؤدي إلى انتباجها. ونظراً لكون الغلاف الخارجي صلب وغير نفوذ للماء، فإن هذا الانتباج يدفع الغلاف الداخلي السللوزي من الثقوب الموجودة في الغلاف الخارجي على شكل أنابيب طلعية، إلا أن أنبوباً واحداً فقط يستطيع متابعة تناميها بينما تتوقف الأنابيب الأخرى وتتلاشى. وتهبط مع بداية نمو الأنبوب الطلعي كل من نواة الخلية الإعاشية والخلية المولدة للنطاف (أو النطفتان في حال حبة الطلع ثلاثية الخلايا) إلى الأنبوب الطلعي، وتختفي سيتوبلاسم حبة الطلع بسرعة وكذلك سيتوبلاسم الجزء العلوي من الأنبوب الطلعي. في حين تبقى السيتوبلاسم في الجزء الإنتهائي من الأنبوب وقد يتشكل سداة من الكالوز Callose خلف السيتوبلاسم بشكل دوري، مما يعزل الجزء الإنتهائي النشط من الأنبوب الطلعي عن باقي الأنبوب، أي أن النمو يقتصر على هذا الجزء الإنتهائي المحتوي على السيتوبلاسم وضمنها النواة الإعاشية والخلية المولدة للنطاف. الشكل (4:3).



الشكل (4:3) إنبات حبة الطلع A، ونمو الأنبوب الطلي B,C. في (B) انقسام الخلية المولدة للنطاف، في (C) يحتوي الأنبوب الطلي على نطفتين ونواة الخلية الإعاشية الآخذة بالتلاشي. (C.sp: خلية مولدة للنطاف، C.v: خلية إعاشية، Cy.(v.): سيتوبلازم الخلية الإعاشية، Ex: الغلاف الخارجي، Int: الغلاف الداخلي، N: النواة، SP1,SP2: نطفتان، TP: الأنبوب الطلي، V: فجوة). D: مسار الأنبوب الطلي أثناء نموه في مبيض الزهرة (من الميسم-البويضة).

لقد أمكن التحقق من صحة ذلك تجريبياً، فقطع نهاية الأنبوب وزرعها في وسط اصطناعي تبقى قادرة على متابعة نموها لتعطي أنبوباً طليعاً جديداً، كما تكرر قطع نهاية الأنبوب الجديد، فكانت النتيجة ذاتها وهكذا.

يمر الأنبوب الطلي أولاً بين خلايا حليمات الميسم، ثم يدخل إلى القلم ماراً بين خلايا النسيج الناقلة عبر الصفيحة المتوسطة التي تتفكك وتُهضم بفعل أنزيم البكتيناز، الذي يهضم المركبات البكتية pectiques Composés. والذي تفرزه خلايا الجزء الإنتهائي للأنبوب الطلي. فالأنبوب لا يدخل إلى داخل خلايا النسيج الناقلة إطلاقاً. ولما يصل إلى المبيض يسلك طريقاً محاذياً للغلاف الداخلي لجدار المبيض المغطى بطبقة من الخلايا حليلة الشكل والتي تقع على امتداد النسيج الناقلة للقلم، وهذا ما يقود الأنبوب في نهاية المطاف إلى البويضة التي يدخلها من الكوة غالباً أو من منطقة المفترق في

القطب الآخر استثناءً. الشكل (D، 4:3)، فالمسافة التي يقطعها أنبوب الإلقاح (الطلعي) بدءاً من الميسم وانتهاءً بالبويضة محددة بدقة، أي أن نمو الأنبوب موجه توجيهاً صارماً، ويعزى هذا التوجيه إلى عاملين:

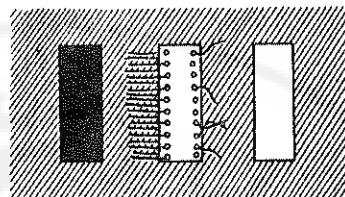
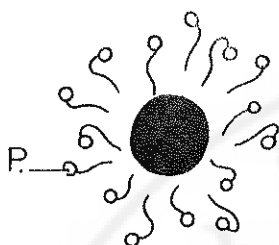
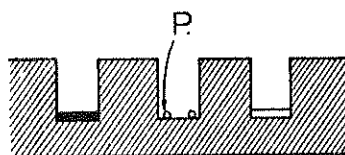
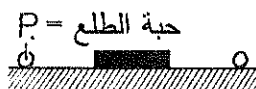
1- بنية النسج الناقلة للقلم، وللخلايا حليمية الشكل للغلاف الداخلي لجدار المبيض، تؤمنان ممراً ميكانيكياً سهلاً.

2- المواد الكيميائية التي يفرزها العضو الأنثوي، تعمل على توجيه نمو الأنبوب الطلعي فقد تبين أن وضع حبة الطلع في وسط رطب وعلى بعد مليمتر واحد تقريباً من قطعة مستأصلة من المبيض أو البويضة للنوع ذاته، تجعل الأنبوب الطلعي ينمو نحوها . أي هناك انتحاء كيميائي لأنبوب الإلقاح Chimiotropisme.

لقد اهتم الباحثون بدراسة تلك المواد الموجهة لانتحاء أنبوب الإلقاح بغية عزلها وتحديد طبيعتها ، واتبعوا طرائق متعددة ومن أهمها طريقتان :

- الأولى: تقوم على وضع حب الطلع على السطح الجامد لوسط الزراعة في علب بتري وعلى بضع مليمترات من قطعة من العضو الأنثوي أو خلاصة منه الشكل (A - 5:3).

- والطريقة الثانية: تعتمد على أخذ قطعة من الآغار المغذي وحفر ثلاث حجيرات صغيرة فيها: ثم وضع حب الطلع في قاع الحجرة الوسطى، ويوضع في إحدى الحجيرتين الجانبيتين خلاصة العضو الأنثوي أو قطعة منه. وتوضع في الحجرة الجانبية الأخرى أعضاء أخرى أو خلاصات غير فعالة لاستخدامها كشاهد الشكل (B - 5:3).



A

B

الشكل (5:3) يوضح الطريقتين المستخدمتين للكشف عن التأثير الكيميائي الموجّه لأنابيب الإلقاح. حيث A: الاختبار على سطح جامد لعلبة الزرع، B: الاختبار في حجيرات من الآغار المغذي.

إنّ أنابيب الإلقاح التي تأخذ بالنمو داخل الآغار المغذي الذي يفصل بين الحجيرات تتجه جميعها نحو الحجيرة التي تحوي قطعة من المبيض أو خلاصته. وهذا ما يؤكد التأثير الكيميائي الموجّه Action Chimiotropique وبالرغم من المحاولات المتعددة لاستخلاص العامل الموجّه ، فإنّ النتائج كانت متناقضة. فقد تبين أن شوارد الكالسيوم Ca^{++} هي العامل الفعال في بعض الأنواع بينما تكون غير فعّالة في أنواع أخرى . كما تبين أن التأثير الموجّه للعصارة المستخلصة من العضو الأنثوي يعود إلى مواد عضوية مثل: الليسين Lucine والميثيلتر بتوفان: méthyltryptophane . وهذا يشير بوضوح إلى أنه لا يوجد عامل كيميائي موجّه واحد لكل أنواع مغلفات البذور.

إنّ مدة نمو أنبوب الإلقاح في الخباء أي المدة الفاصلة بين لحظة التأبير ولحظة الإلقاح مختلفة باختلاف الأنواع فقد تكون قصيرة جداً أو طويلة جداً في نبات Traxacum تتراوح بين 15-45 دقيقة . في نبات الكستناء Corylus avellane تتراوح بين 3-4 أشهر، وفي بعض أنواع السنديان Quercus تتراوح بين 12 - 14 شهر .

إنّ المدة الطويلة الفاصلة بين التأبير والإلقاح تعود إلى التوقف المؤقت لنمو أنبوب الإلقاح وليس إلى ضعف في سرعة نموه (كما في نبات الصنوبر).

ويتطلب إنبات الطلع (الذي لم يتجاوز بعد مدة الحياة) وسطاً تتوافر فيه الشروط التالية:

أ- الماء: ينبت بعض الطلع طبيعياً في الماء النقي. ولكن غالباً ما تنفجر أنابيب الإلقاح نتيجة لامتناس الماء بقوة. فالإنبات الطبيعي يتطلب إذاً وسطاً مائياً ذات ضغط حلولي مرتفع لتجنب الانتباج المفرط لحب الطلع.

ب- منبع طاقي: يتمثل عادةً بالسكر الموجود منحللاً في السائل الذي يفرزه الميسم.

ج- عناصر معدنية: وبخاصة البور والكالسيوم.

وقد تبين أهمية البور في إنبات الطلع في الزجاج، كما تبين وجوده في الخلاصة المستخرجة من الميسم على شكل حمض البوريك Acide borique ويكون تأثيره مرتبط بالشكل الذي يُقدم فيه. فتركيز متساوٍ لكل من حمض البوريك (H_3BO_3) والبوراكس ($\text{Na}_2\text{B}_4\text{O}_7$) يكون حمض البوريك أكثر فعالية.

يكون حب الطلع للعديد من الأنواع بحالة عوز للبور، ويتم تعويض ذلك طبيعياً من نسيج الميسم والقلم الغنية بالبور. مع الإشارة إلى أنه سام جداً للأعضاء الإعاشية حتى ولو كان بجرعات زهيدة جداً ($5-10 \text{ p.p.m}$)، أي (من 5 - 10 جزءاً من مليون)، بينما الكمية المثلّية لإنبات الطلع تتراوح بين $100 - 150 \text{ p.p.m}$ (أي أكثر بـ 15 - 20 مرة).

أمّا عن طريقة تأثير البور: فقد تبين أن قلم الزهرة الملقحة يفرز مركب معقد من السكر وملح حمض البوريك (سكر - وبورات): $\text{Borates} - \text{complexes sucres}$. إن هذا المركب يكون شديد التشرد (التأين): ionisés ، ويعمل على تسريع نقل السكر إلى داخل أنبوب الإلقاح والضروري جداً لتنامي هذا الأنبوب.

أمّا الكالسيوم فمع أنه ضروري لإنبات الطلع في الزجاج فإن دوره غير معروف جيداً. وقد أمكن عن طريق التصوير الشعاعي الذاتي $\text{Autoradiographique}$ لأنبوب الطلع الذي يتنامى في وسط مضاف إليه الكالسيوم المشع Ca^{45} التحقق من تجميع الكالسيوم المشع في جدار الأنبوب حصراً. كما أمكن إعادة استخلاصه بسهولة وتمريه على شكل محلول في الوسط وذلك بخفض درجة الـ PH . ويبدو أن الكالسيوم يتدخل عن طريق تكوين المركبات البكتية بغزارة في جدار الأنبوب الطلعي، كما تبين

أثناء الزرع في الزجاج أن المجموعة الصغيرة من حب الطلع لها قابلية للإنبات أقل بكثير من المجموعة الكبيرة. ويعزى ذلك إلى وجود عامل منحل في حب الطلع ويعتقد أنه الكالسيوم. وبالفعل فإن الكالسيوم ينتشر بسرعة من حب الطلع إلى الوسط المائي. ففي حالة المجموعة الصغيرة يكون تركيز الكالسيوم في الوسط ضعيفاً جداً، بينما يكون هذا التركيز مرتفع جداً في حال المجموعة الكبيرة وتتفني حالة العوز للكالسيوم.

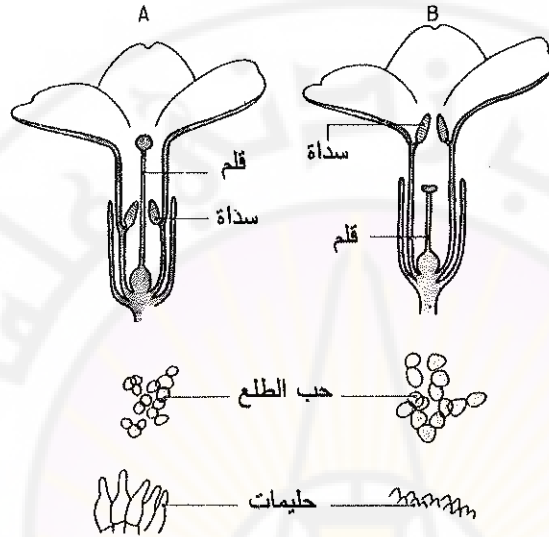
د- الحرارة المرتفعة نسبياً: يكون نمو أنبوب الطلع أعظمياً بدرجة 21 م° للبندورة و 23 م° للشعير. وبشكل عام تكون الدرجة الفضلى لنبات المناطق المعتدلة بين 20 - 30 م°. فالطلع لا ينبت تحت الدرجة 5 م°، كما أن نمو أنبوب الطلع يتوقف بسرعة فوق الدرجة 30 م°.

هـ- ظاهرة التعارض أو عدم التوافق: **Incompatibilité** بين الطلع والخباء (العضو الأنثوي) في الزهرة.

يتجلى هذا التعارض أو عدم التوافق باستحالة إنبات الطلع على الميسم، وإذا ما تم فإن النمو في القلم الزهري يكون بطيئاً جداً ومثبطاً، وسرعان ما يتفكك أنبوب الإلقاح ويتلاشى، وعندها يصبح أي إلقاح آخر مستحيلًا. وقد يكون عدم التوافق هذا بين أنواع مختلفة وأحياناً بين أفراد النوع الواحد وهذا ما يعرف بالعقم الذاتي: *autos térilité* أو عدم التوافق الذاتي: *auto - incompatibilité* وهنا لا بد من الإلقاح التصالبي. إن الآلية الفيزيولوجية لهذا التعارض. وبالرغم من الأبحاث المتعددة، ما تزال غير مفهومة على نحو واضح. والتفسيرات المتعددة ما تزال في إطارها النظري.

ويعود التفسير الأكثر قبولاً إلى الباحث East الذي اقترح فرضية المناعة **Immunité** وحسب هذه الفرضية يوجد تفاعل من نمط مولد الضد - وال ضد: **antigène - anticorps** بين الطلع من جهة والميسم والقلم من جهة أخرى. ففي حال التأبير الذاتي *autopollinisation*، ينتج القلم مواد مثبطة للطلع (تأثير مثبط نوعي) وغالباً ما يكون هذا التعارض الذاتي مرتبطاً بالتباين الشكلي للأزهار وبخاصة متباينة القلم: **Heterostylie** (مثل الجنس *Linum* والجنس *Primula*).

فالنوع *Primula officinales* مثلاً له نوعان من الأزهار المحمولة على أفراد مختلفة. بعضها قصير القلم ويعلوه مآبر الأسدية الطويلة، ولكن حب الطلع كبير الحجم بينما حليمات الميسم قصيرة جداً الشكل (B:16:3). والبعض الآخر طويل القلم الذي يعلو مآبر الأسدية القصيرة، ولهذه الأزهار حب طلع صغير الحجم وحليمات الميسم متطاولة كثيراً الشكل (A:6:3).



الشكل (6:3) (A) زهرة طويلة القلم، (B) زهرة قصيرة القلم في نبات *Primula officinalis*

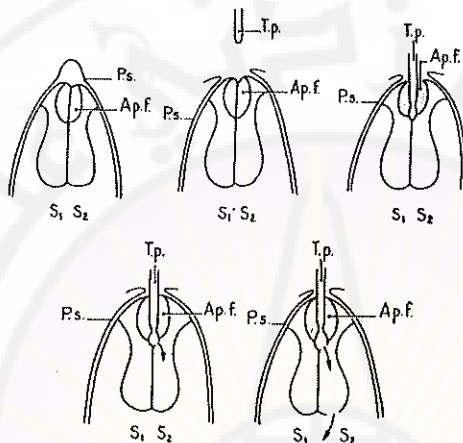
إنّ الميزة الأهم للنباتات متباينة القلم ليست مرفولوجية فحسب ولكنها فيزيولوجية أيضاً. فحب الطلع للأزهار قصيرة القلم يكون مثبتاً بقلم هذه الأزهار ذاتها. بالمقابل يكون حب الطلع للأزهار طويلة القلم مثبتاً بقلم هذه الأزهار أيضاً. لذلك لا بد من التأبير التصالبي بين الأزهار قصيرة القلم وطويلة القلم.

4. الإلقاح:

أ- ولوج أنبوب الإلقاح في الكيس الجنيني:

يخترق أنبوب الإلقاح بشكل عام، البويضة من الكوة. ثم يجتاز الجزء العلوي من النوسيل وصولاً إلى الجزء العلوي من الكيس الجنيني حيث توجد الخليتان المساعدتان واللاقحة الأنثوية (البويضة الكروية). يعمل السائل الذي تفرزه الخليتان المساعدتان على

رفع غشاء الكيس الجنيني من فوقهما، ولما يلامس أنبوب الإلقاح هذا الغشاء يتمزق سامحاً للأنبوب بالمرور بين الخليتين المساعدةتين عن طريق إذابة الصفيحة المتوسطة بينهما، ولما يصل أنبوب الإلقاح إلى منتصف هاتين الخليتين تفتح نهايته وتفتح معها أيضاً الخلية المساعدة في نقطة التماس مفرغاً محتواه (النطفتين) داخل هذه الخلية المساعدة، وفيما بعد تفتح هذه الخلية المساعدة من قاعدتها مرة أخرى سامحة للنطفتين اللتين ضمرتا إلى نواتيهما فقط بدخول الكيس الجنيني الشكل (7:3).



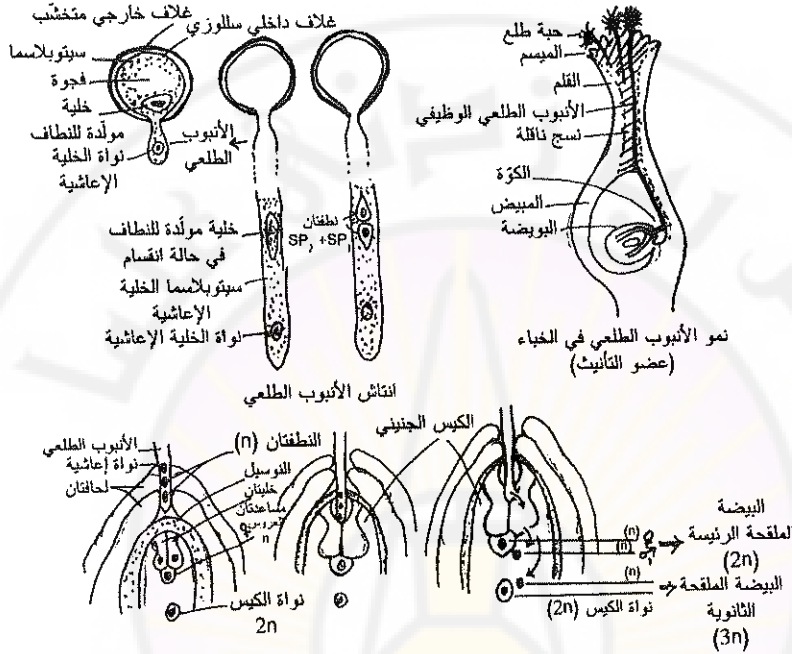
الشكل (7:3) ولوج أنبوب الإلقاح في الكيس الجنيني (في الأعلى)، وتفرغ محتواه داخل الكيس الجنيني عبر إحدى الخليتين المساعدةتين (في الأسفل). (p.s. : غلاف الكيس الجنيني، T.p. : أنبوب الإلقاح، S1, S2 : الخليتان المساعدةتان، Ap.f. : الجهاز الحليمي المساعد).

وهكذا تصبح إحدى النواتين الذكريتين (n) بالقرب من اللاقحة الأنثوية (n)، بينما تصبح النواة الذكرية الأخرى (n) بجوار النواة القطبية (2n). ويبدو أن مادة كيميائية تُفرز من الخلايا المساعدة تقوم بتوجيه أنبوب الإلقاح على نحو مشابه لتوجيه هذا الأنبوب عبر المبيض كما سبق وشاهدنا.

ب - الإلقاح المضاعف Double Fecondation:

تخترق إحدى نواتي النطفتين اللاقحة الأنثوية (البَيضة الكروية) وتندمج مع نواتها مكونة بذلك البيضة الملقحة الأولى أو الرئيسية ذات العدد الصبغي المضاعف (2n). في حين تندمج النواة الذكرية الثانية مع نواة الكيس الجنيني (النواة القطبية) الناتجة عن

اندماج النواتين القطبيتين $n + n = 2n$ مكونة البيضة الملقحة الثانية أو (البيضة الملقحة الثانوية أو المساعدة Zygote accessoire ذات العدد الصبغي الثلاثي $(3n)$). الشكل (8:3).



الشكل (8:3) المراحل المختلفة لدخول أنبوب الطلع في الكيس الجنيني وعملية الإلقاح المضاعف.

لقد تم استخدام كل من نواتي النطفتين الذكريتين في الإلقاح ونتج عن ذلك بيضتان ملقحتان ولكن لكل منهما مصير مختلف تماماً ولذلك يكون الإلقاح في مغلفات البذور مضاعفاً وهي صفة مميزة لها عن عاريات البذور حيث تستخدم لاقحة ذكرية واحدة فقط في الإلقاح بينما تضمحل اللاقحة الذكرية الثانية.

لاقحة أنثوية (n) + اللاقحة الذكرية الأولى (n) ← البيضة الملقحة الرئيسية $(2n)$ البادرة الفتية

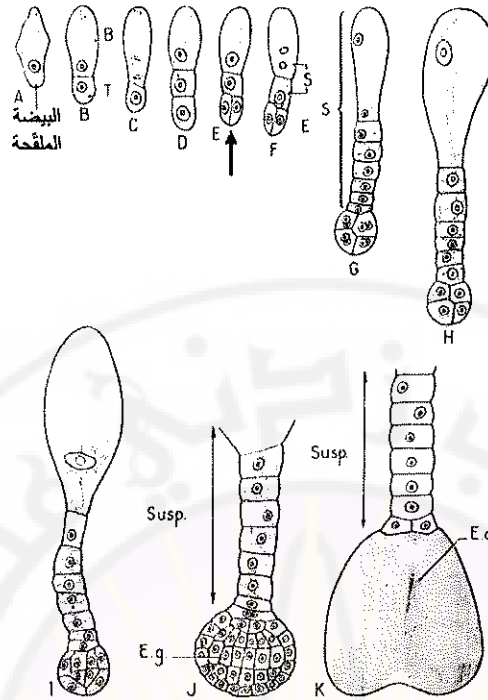
النواة القطبية $(n+n = 2n)$ + اللاقحة الذكرية الثانية (n) ← البيضة الملقحة المساعدة $(3n)$

← الألبومين (أو نسيج مغذي)

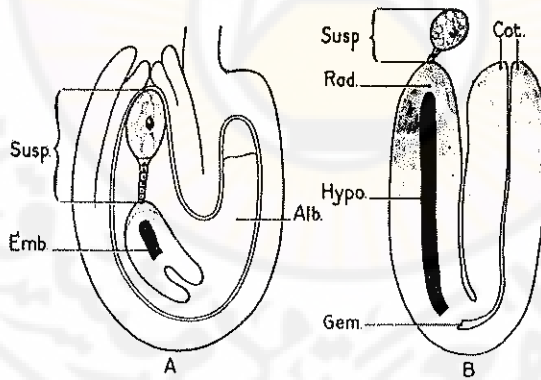
5- التنامي الجنيني الوصفي Embryologie descriptive:

إن مصير البويضتين الملقحتان (الرئيسية والمساعدة) الناتجتين عن الإلقاح المضاعف مختلف اختلافاً جذرياً. فبينما تعطي البويضة الملقحة الرئيسية جنيناً مكتملاً، فإن البويضة الملقحة المساعدة لا تعطي إلا نسيجاً مغذياً مؤقتاً أو زائلاً حيث يتم فيه تخزين المدخرات الغذائية التي ستستخدم في تغذية الجنين، وأحياناً في تغذية البادرة أثناء إنبات البذرة ويدعى بالألومين: Albumen.

أ- تنامي الجنين: يكون جنين مغلفات البذور خلوياً منذ الانقسام الأول للبويضة الملقحة الرئيسية وهذا مغاير لعاريات البذور. ويتم هذا الانقسام عرضياً معطياً خليتين فوق بعضهما، خلية قاعدية قريبة من الكوة ستعطي المعلق (الحبل السري)، وخلية قمية التي ستعطي بعد سلسلة من الانقسامات الجنين، فالانقسام الأول لهذه الخلية قد يكون طويلاً أو عرضياً حسب الفصائل، ويليه انقسامات في كل الجهات والتي تؤدي إلى تشكل جنين كروي الشكل غير متميز ومثبت بنهاية المعلق وتكون الإشارة الأولى لبداية تمايزه تبديلاً شكلياً حيث يصبح قلبياً، ثم يتميز في قطبيه البرعم والجذير وبينهما السويقة تحت الفلقات (ولا يختلف تنامي جنين أحاديات الفلقة عن جنين ثنائياتها إلا في عدد الفلقات فقط). وقد تتشكل بالإضافة إلى الفلقة أو الفلقتين بداءات ورقية وبذلك يتميز الجنين إلى بادرة التي تبقى مرتبطة بالمعلق الذي سيتخرب ويُرتشف عندما تصل البذرة إلى مرحلة النضج بدخول البادرة في طور السكون. الشكل (9:3).



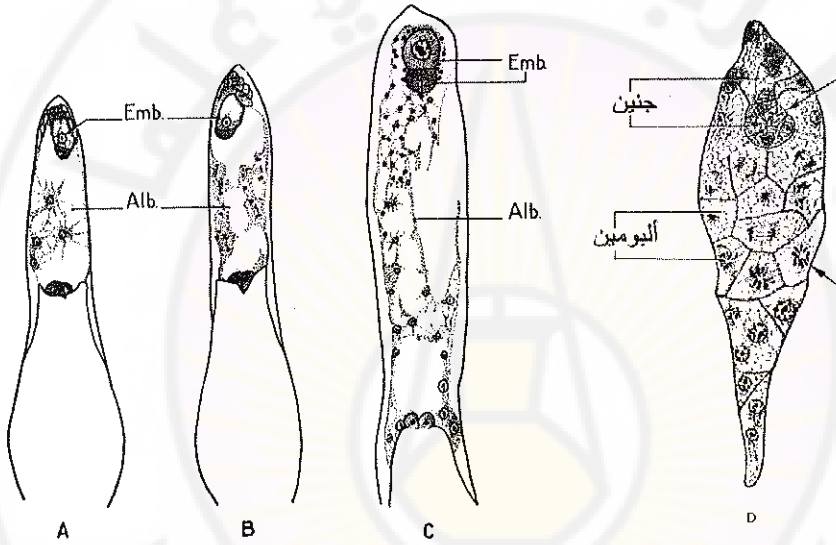
الشكل (9:3) تنامي الجنين في مغلفات البذور: من A-J: تشكل المعلق و جنين كروي غير متمايز. (K: تمايز الجنين قلبي الشكل، B: خلية قاعدية، T: خلية قمية، E.c: جنين قلبي الشكل، E.g: جنين كروي، S: المعلق).



تتابع الشكل (9:3) تنامي الجنين المتمايز إلى بادرة. (A) - بادرة فتية جدا داخل البويضة، (B) - بادرة كبيرة معزولة عن البويضة. (Alb: البومين، Cot: فلفة، Emb: جنين، Gem: برعم، Hypo: سويقة تحت الفلقات، Rad: الجذير، Susp: المعلق).

ب- تنامي الألبومين : Develloppement de l'Albumen

الألبومين نسيج مغذي ومميز لبذور مغلفات البذور، وينشأ عن تنامي البيضة الملقحة المساعدة (3n). ويستخدم هذا النسيج غالباً لتغذية الجنين أثناء انباته، وأحياناً لتغذية البادرة الآخذة بالتشكل، حيث يستنفذ تماماً عند نضج البذرة ويدعى بالألبومين المؤقت Albumen transitoire. ويتخرب الألبومين في السحليات Archidaceae مباشرة بعد عدة انقسامات. وقد يكون الألبومين متعدد النوى (غير خلوي) أو خلوياً أو مزيجاً من الاثنين وذلك تبعاً لطريقة تناميه الشكل (10:3).



الشكل (10:3) تنامي الألبومين متعدد النوى A,B,C. (Emb: الجنين، Alb: الألبومين). D: تنامي الألبومين الخلوي.

ج- تنامي البذرة : Formation de la graine

يكون تنامي كل من الجنين والألبومين مصحوباً ببعض التبدلات التي تطرأ على بعض أنسجته السابقة والتي تقضي في النهاية إلى تكوين البذرة الناضجة نذكر منها:

1- النوسيل: يتنامى الألبومين على حساب النوسيل بشكل خاص، مما يؤدي إلى تخريبه تدريجياً وبشكل تام، وقد يبقى جزء صغير منه في بعض الأنواع، فيستخدم عندئذ لتجميع المدخرات كما في الألبومين (الشوندر والفلفل).

2- اللحافات: تصبح اللحافة الداخلية رقيقة جداً نتيجة لضغطها بين الجنين والألبومين من جهة واللحافة الخارجية من جهة أخرى. في حين تتحول اللحافة الخارجية إلى غلاف البذرة بعد أن تتصلب الطبقة الخارجية من خلاياها (خلايا البشرة) وهذا ما يؤمن حماية جيدة للجنين، وغالباً ما يطراً على خلايا البشرة بعض التبدلات : قد تنمو نحو الخارج على شكل أوبار التي تساعد في انتشار البذور (بذور القطن). وقد تمتلئ بمادة لزجة مخاطية لها القدرة على امتصاص الماء بسرعة، وهذا يؤدي إلى انتباج البذور فور ملامستها للماء (بذور الخردل والكتان). وقد تتبرعم اللحافة الخارجية في بعض الأنواع من جهة الكوة أو من جهة السرة على شكل حزمة صغيرة (بذور الخروج) أو تأخذ شكل غطاء ثانوي يغلف البذرة من الخارج (كما في جوز الطيب).

3- تجميع المدخرات: يكون تنامي الجنين مصحوباً بتجميع المدخرات التي ستستخدم في تغذية البادرة لدى إنبات البذرة، ويتم تجميع هذه المدخرات إما في الألبومين أو في الفلقات (إذا ما تم هضم الألبومين واستهلاكه لدى تنامي الجنين وتحوله إلى بادرة قبيل مرحلة النضج). أو في كل من الألبومين وما تبقى من النوسيل وهذا ما يعرف بالألبومين المحيطي أو الإضافي.

والمدخرات هي: البروتينات (حبات الأوردن) والسكريات وبخاصة حبات النشاء (البقوليات والنجليات) والسللوز الذي يتوضع بغزارة على الغلف الخلوية مجتاحاً أحياناً جوف الخلية مما يكسب البذرة نوعاً من المتانة والصلابة، فتدعى بالبذور المتقرنة (بذور النخيل). وقد تكون المدخرات زيتية فتدعى بالبذور الزيتية (الخروج والكتان والزيتون). وفي بذور جوز الهند يتألف الألبومين من جزء محيطي متماسك يفرز حليب جوز الهند الذي يتجمع في جوف الجوزة.

4- تتصف المرحلة الأخيرة من نضج البذرة بفقد كمية كبيرة من ماء أنسجتها قد تصل إلى 90% فتدخل البذرة عندئذ في طور السكون (توقف النمو وانخفاض المبادلات التنفسية) وتصبح البذرة غير قادرة على الإنبات مهما كانت عوامل الوسط مناسبة، ولا تستعيد البذرة قدرتها على الإنبات إلا برفع هذا السكون الذي يستوجب تدخل بعض العوامل مثل درجة الحرارة المنخفضة.

إن فقدان الماء وطور السكون يكسبان البذرة قدرة إضافية على تحمل العوامل الفيزيائية منها والكيميائية التي تُتلف الأعضاء الإعاشية النامية وتقتلها. فالبذرة قادرة على تحمل درجات حرارة منخفضة جداً أو مرتفعة جداً (60 - 80 م°) لمدة ربع ساعة وتبقى قادرة على الإنبات، وتزداد هذه المقاومة الطبيعية لدى خفض كمية الماء تجريبياً. فتصبح البذرة قادرة على تحمل درجات حرارة منخفضة تصل إلى (190 م°) (الهواء السائل) لمدة ثلاثة أسابيع وقد تتحمل حتى درجة (- 253 م°) لمدة 17 ساعة (هيدروجين سائل) وحتى درجة الصفر المطلق لمدة 10 ساعات وتبقى محتفظة بقدرتها على الإنبات.

6- التنامي الجنيني التجريبي Embryogenése Experimentale:

أ- عزل الأجنة وزراعتها في الزجاج:

تعود المحاولات الأولى لعزل الأجنة النباتية، وزرعها في أنابيب الاختبار وفي وسط اصطناعي مناسب، إلى مطلع القرن المنصرم. بغية استمرار تنامي هذه الأجنة خارج البويضة إلى بادرة قابلة للحياة وقادرة على متابعة نموها وإعطاء نبات عادي. لقد كان الهدف الأساسي من هذه الزراعة التعرف على المتطلبات الغذائية للجنين وتحديد بدقة وبخاصة العوامل التي تضبط تناميه على نحو طبيعي.

ويمكن القول أن الصعوبات التي واجهت هذه الدراسات كانت تتعلق من جهة بعزل الجنين وزرعه في وسط معقم وبخاصة الأجنة الفتية جداً، ومن جهة أخرى تحديد الوسط الملائم. وتزداد هذه الصعوبات تعقيداً كلما كان الجنين متناً في الفتوة وغير متميز. ولذلك يمكن التمييز بين نوعين من الأجنة المراد زراعتها:

أ-1- زرع الأجنة المتمايزة (البادرة الفتية النامية):

يكون الجنين لحظة استئصاله متمايزاً إلى بادرة متعضية (ذات أعضاء) آخذة بالنمو، فتكون متطلباته في حدها الأدنى وزهيدة جداً (الماء والأملاح المعدنية والسكراروز)، إن إضافة السكر ضروري جداً لأن البادرة مازالت غير قادرة على القيام بعملية التركيب الضوئي (أي مازالت غير ذاتية التغذية الكربوهيدراتية).
لقد تكللت الزراعات الأولى للأجنة المتمايزة بالنجاح حيث تابعت تناميها على نحو طبيعي وأعطت نباتات فتية في أنابيب الاختبار والتي أمكن نقلها إلى التربة بعد مرحلة من التهيئة.

أ-2- زرع الأجنة غير المتمايزة (في المرحلتين الكروية والقلبية الشكل):

بقي الفشل ولفترة طويلة حليف كل المحاولات التي جهدت لزرع الأجنة الفتية غير المتمايزة. فالجنين يتنامى في الحالات الطبيعية وسط البومين البذرة الذي يحتوي كل العناصر والمواد الضرورية لمتابعة تناميها. لجأ بعض الباحثين إلى إضافة حليب جوز الهند (الجزء السائل من البومين البذرة) إلى وسط الزرع، ونجحوا في جعل بعض الأجنة القلبية الشكل تتابع تناميها إلى بادرات، فحليب جوز الهند يحتوي على ما يبدو عاملاً أو عدة عوامل منشطة لتنامي مثل هذه الأجنة. وبالفعل تبين أنه مزيج من مواد متعددة أمكن تحديد البنية الكيميائية لبعضها فقط مثل الأوكسين (AiA) والسيتوكينين (K أو BAP) وهي من الهرمونات النباتية المعروفة. لقد جهدت الأبحاث المتعلقة بتحديد الوسط المناسب الذي تسمح مكوناته الكيميائية بتنامي الجنين في المرحلة الكروية الشكل (مرحلة مبكرة جداً من التمايز) بشكل طبيعي إلى بادرة فتية، فجاءت النتائج متباينة ومتغيرة من نوع لآخر. ونذكر على سبيل المثال الوسط الملائم لتنامي الأجنة الفتية جداً لنبات Capsella bursa ونبات الداتورا Datura:

- 1- وسط أساسي مكون من أملاح معدنية متنوعة (بما فيها عناصر النادرة)، والفيتامينات (التيامين مثلاً) والسكراروز. إن هذا الوسط لا يسمح إلا بتنامي الأجنة المتمايزة. وتتطلب الأجنة غير المتمايزة أن نضيف إلى هذا الوسط:

2- هرمونات النمو: الأوكسين (AiA) والكينتين (k) وسلفات الأدينين Sulfate d'adenine.

وهكذا نرى أن تنامي الأجنة يتطلب إضافة إلى العناصر الغذائية هرمونات النمو ، كما أن التوازن الهرموني الذي يتحقق بين هرمونات النمو هو الذي يضبط هذا التمايز. كما تبين وجود تأثيرات كيميائية - حيوية بين هذه العوامل تتدخل أيضاً ويتوازن محدد.

تتطوي زراعة الأجنة إضافة إلى أهميتها العلمية، على فوائد تطبيقية غاية في الأهمية فيمكن عن طريقها مثلاً:

- رفع (إزالة) سكون أو هجوع: dormance البذور الذي قد يكون طويلاً في بعض الأنواع (مثل بذور بعض أنواع السوسن Iris) التي لا تستطيع الانبات إلا بعد مرور 2 - 3 سنوات من تشكلها.

- يمكن عن طريق هذه التقنية الحيوية أيضاً التغلب على الصعوبات التي تعترض عمليات التهجين مثل: الموت المبكر جداً للأجنة الهجينة وهي ما تزال في مهدها داخل البويضة الملقحة وذلك بسبب عدم التوافق أو التعارض incompatibilité بين نسيج البويضة ونسيج الجنين. وقد أمكن فعلياً إنتاج أجنة هجينة قابلة للحياة بين بعض الأنواع وحتى بعض الأجناس.

ب- الإنتاج التجريبي لأجنة غير بيضية (غير زيكوتية):

Production expérimentale d'embryons non zgotiques

يقصد بالأجنة غير الزيكوتية الأجنة التي لا تنشأ أبداً من الزيجوت أو البويضة الملقحة. وإنما تتشكل تحت بعض الظروف، أثناء زراعة النسيج الجسمية: Tissus somatiques (نسيج ذات خلايا مضاعفة العدد الصبغي $2n$) أو أثناء زراعة حب الطلع الفتى (ذات خلايا أحادية العدد الصبغي n).

ب - 1- الأجنة الجسمية Embryons somatiques

أو الأجنة الزائفة Embryoïdes، يطلق هذا المصطلح على الأجنة التي تتشكل أثناء زراعة الأعضاء أو النسيج أو الخلايا المفككة في الزجاج: Culture in vitro. حيث تم أخذ خزعة من نسيج الجذر والساق ومعلق الورقة وزرعت في وسط ملائم يحتوي بشكل خاص على حليب جوز الهند وأوكسين اصطناعي مثل (Acide 2 - 4 dichlorophénoxy - acétique)، فتابع نموها وبدأت خلاياها بالتقسم وأعطت أجنة واضحة في أطوار مختلفة من تناميتها (الطور الكروي الشكل والقلبي الشكل، وأجنة ذات فلقات متميزة). الشكل (11:3).



الشكل (11:3) (A) - تنامي أشباه الأجنة (Emb) أثناء زراعة نسيج الجذر البري في الزجاج، (B) - أجنة معزولة في مراحل مختلفة من تناميتها.

إن عزل هذه الأجنة الزائفة (أشباه الأجنة) وإعادة زراعتها، ستتابع تناميتها معطية نباتات طبيعية البنية وقابلة للحياة على نحو مشابه للأجنة الزيجوتية (الببيضية) العادية. لقد نجح تطبيق هذه التقنية على العديد من الأنواع النباتية وفي وسط يحتوي على بعض عوامل النمو مثلاً: حليب جوز الهند وخلصات الخمائر ومحلول الكازينين Caséine والكينينين (K)، وإن أشباه الأجنة هذه تتشكل بدءاً من خلية واحدة فقط من الخلايا السطحية للعضو أو النسيج المزروع في الزجاج.

إن إنتاج الأجنة باستخدام هذه التقنية في زراعة الأعضاء والنسج يؤكد وبصورة قاطعة وبغاية الأهمية أن الخلية النباتية الحية ومهما كانت مازالت تملك كمونها الخلوي

الكلي على نحو مشابه تماماً لكمون البيضة الملقحة. وإن هذا الكمون لا يتحرر بالظهور إلا في شروط تجريبية محددة بدقة، وذلك بتراجعها عن تمايزها والعودة من جديد إلى الحالة الجنينية لتسلك سلوك البيضة الملقحة التي نتجت عن إقاح جنسي.

ب - 2- الأجنة ذكورية المنشأ Embryons Androgénétique

يتم الحصول على هذا النمط من الأجنة ذات المنشأ الذكري باستخدام تقانة الزرع في الزجاج، أمّا من المثبر الذي يحتوي حب الطلع، أو من حب الطلع ذاته بعد تحريره من المسكن الطلعي، وفي الحالتين تأخذ الخلية الإعاشية لحبة الطلع بالانقسام المتكرر معطية كتلة خلوية كروية الشكل وهي في الحقيقة جنيناً في المرحلة الكروية. أما الخلية المولدة للنطاف فنادر جداً ما تنقسم ثم يتمزق الغلاف الخارجي لحبة الطلع، بينما يتابع الجنين الكروي تناميّه إلى جنين قلبي الشكل ثم إلى بادرة التي تتنامى بدورها إلى نبات عادي ولكنه أحادي العدد الصبغي (n) كما حبة الطلع التي نتج عنها. ويتطلب تحريض هذا النوع من تنامي الأجنة وسطاً محتوياً على مواد نمو فعالة جداً (الأوكسينات والسيبتوكينينات) وكذلك على أحماض أمينية وفيتامينات، وأن هذا الوسط لا يكون فعالاً إلا إذا كانت حبوب الطلع قد وصلت إلى مرحلة ما من تناميها والتي تقابل عادةً قبل أو بعد الانقسام الأول الذي يلي الانقسام المنصف. إن الحصول على أجنة ثم نباتات أحادية العدد الصبغي (n) ينطوي على فوائد مهمة من الناحيتين الأكاديمية منها والتطبيقية في آن واحد. فمن الناحية التطبيقية: يمكن تحسين النباتات باستنباط سلالات أو أصناف جديدة. إن حبة الطلع التي هي نبات مشيجي ذكري gametophyte تستطيع أن تعطي نباتاً بوعياً ولكنه أحادي العدد الصبغي (n) وذلك على نحو مشابه تماماً للحزازيات والتريديات وهذا يدل دلالة واضحة أن الجيلين المشيجي (n) والبوعي ($2n$) في النباتات الزهرية لا يرتبطان بصورة مطلقة بالحالة الأحادية (n) أو بالحالة المضاعفة ($2n$). فالأجنة أحادية العدد الصبغي تسمح بالتعرف مباشرة على تركيبها الوراثي لأن نمطها الشكلي Phénotype يعبر عن نمطها الوراثي genotype تعبيراً تاماً. وهذا ما يجنبنا التحاليل التجريبية الطويلة من أجل تحديد الصفات المقهورة التي كانت مقنعة في النباتات مضاعفة العدد الصبغي. وتكون النباتات أحادية العدد الصبغي عقيمة. لاستحالة حدوث

الانقسام المنصف. ولكن يمكن مضاعفة عددها الصبغي باستخدام الكولشيسين مثلاً و دون تغير تركيبها الوراثي. وهذا ما يمكننا من إجراء تصالبات بينها واستنباط أصناف جديدة.

ج - إنتاج الأجنة اللاتزاوجية (من دون إلقاح أو تتزاوج) Ambryogenese :Apomitique

مصطلح عام يُطلق على ظواهر مختلفة إلا أنها تشترك في صفة واحدة وهي تشكل الأجنة بحادثة لا يتدخل فيها أي تزواج أو اندماج جنسي أو اتحاد اللواقح الذكرية والأنثوية، وكما لو أنها ناتجة عن تزواج أو إلقاح. ويمكن تبعاً لطبيعة الخلايا التي تنشأ منها الأجنة تميز عدة أنماط:

ج - 1 - الأجنة العذرية أو الأجنة البكر Parthenogenése:

ينشأ الجنين بدءاً من اللاقحة الأنثوية (n) أو البُيضة الكروية العذراء (n). ويمكن تميز نمطين تبعاً للعدد الصبغي لللاقحة الأنثوية:

ج - 1-1 - النمط أحادي العدد الصبغي:

يكون تنامي الكيس الجنيني طبيعياً، إلا أن اللاقحة الأنثوية (n) تعطي جنيناً عذرياً (n) (بدون إلقاح). إنها حادثة نادرة جداً في الطبيعة، عكس ما نشاهده في المملكة الحيوانية إلا أن هذا الجنين يسقط أو يُصاب بالإجهاض في أغلب الحالات. لقد أمكن تحريض هذا النمط من التشكل العذري للأجنة أحادية العدد الصبغي تجريبياً بإجراء تصالب بين نوعين مختلفين من الجنس: Solanum على سبيل المثال:



يُلاحظ دخول نطفة النوع S.nigrum في اللاقحة الأنثوية للنوع S.luteum ولكن لا يحدث الإلقاح فالنطفة لا تندمج مع نواة اللاقحة الأنثوية. بل تتخرب وتتلشى. ومع ذلك تنشط اللاقحة الأنثوية وتتنامى إلى جنين أحادي العدد الصبغي (n).

ج - 1-2- الأجنة البكر من النمط مضاعف العدد الصبغي:

ينشأ الجنين مباشرة عن تنامي البويضة الكروية العذراء (اللاقحة الأنثوية n). ولكن الكيس الجنيني هنا مضاعف العدد الصبغي (أي اللاقحة الأنثوية هنا بالأصل $(2n)$). ويعطي هذا الجنين نباتاً خصباً وقابلاً للحياة وبعدد صبغي مضاعف $(2n)$ ولكن بدون إلقاح. إن تنشيط اللاقحة الأنثوية (البويضة الكروية العذراء) يستوجب أحياناً تأبير الزهرة، ولكن من دون ولوج أي نطفة في اللاقحة الأنثوية. فالتأبير هنا حرّض التشكل العذري. ولا يكون التأبير في بعض الأنواع ضرورياً لتنامي البويضة الكروية العذراء وبالفعل يمكن أن يتم هذا التنامي تلقائياً في الأزهار التي نُزعت أسديتها من جهة وتمّ منع وصول حب الطلع من الخارج من جهة أخرى. وهذا ما يعرف بالتنامي العذري التلقائي أو الذاتي. إن تشكل الكيس الجنيني المضاعف العدد الصبغي هنا ناتج عن عدم حدوث الانقسام المنصف أو الاختزال الصبغي الذي يسبق عادة تشكل الكيس الجنيني.

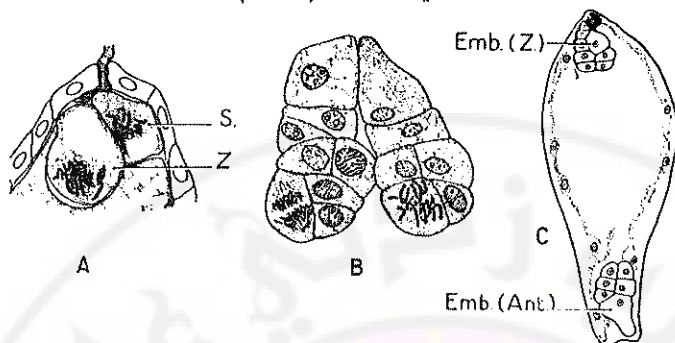
ويحدث اللاختزال الصبغي *apoméiose* بطرق متعددة:

- 1- التضاعف البوغي *Diplosporite* : تتمايز الخلية الأم للأبواغ الكبيرة وتنقسم مرة واحدة فقط انقساماً عادياً فتعطي خليتين مضاعفتي العدد الصبغي $(2n)$ هما البوغتان الكبيرتان، فتعطي إحداهما كيساً جنينياً مضاعف العدد الصبغي $(2n)$.
- 2- بدون أبواغ مولدة: تتمايز الخلية الأم للأبواغ الكبيرة ولكنها لا تنقسم، فتعطي مباشرة كيساً جنينياً مضاعف العدد الصبغي $(2n)$.
- 3- بدون أبواغ جسمية: ينشأ الكيس الجنيني المضاعف العدد الصبغي عن خلية من خلايا النوسيل مباشرة. وهنا لا يوجد تمايز حتى إلى خلية أم للأبواغ الكبيرة.

ج - 2- الأجنة اللاتزاوجية (من دون لواقح أو من دون تزواج) *Apogamie* (أجنة من منشأ غير لواقحي):

يتنامى الجنين دون أي تدخل للواقح الذكرية منها والأنثوية. وهذا ما يميزه عن التشكل العذري الذي يستوجب تدخل لاقحة واحدة فقط الذكرية أو الأنثوية. فالجنين هنا ينشأ عن أية خلية من خلايا الكيس الجنيني عدا اللاقحة الأنثوية وتبقى هذه الخلية عذراء. إن وجود جنين من هذا النمط لا يتعارض مع وجود جنين آخر إلى جانبه ولكنه

ناتج عن تزاوج اللاقحة الأنثوية مع اللاقحة الذكرية (الإلقاح). أي وجود جنين زيغوتي إلى جانب جنين من منشأ غير لاقحي. الشكل (12:3).



الشكل (12:3) (A,B) تنامي جنين لا تزاجي (S) بدءاً من خلية مساعدة إلى جانب جنين عادي (Z) ناتج عن بيضة ملقحة في نبات: *Lilium martagon*. جنين غير تزاجي (Emb.Ant) ناتج عن خلية مقابلة للقطب ومقابل لجنين عادي (Emb.Z).

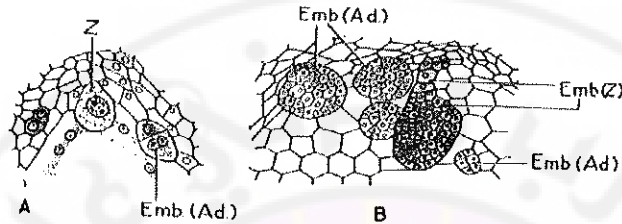
وقد ينتج هذا النمط من الأجنة من خلية مساعدة من الكيس الجنيني يتم تنشيطها أثناء حدوث تلقح البويضة الكروية (اللاقحة الأنثوية). ويشاهد عندئذ جنينان متوضعان جنباً إلى جنب في البويضة ذاتها: إحداهما ناتج عن اللاقحة الأنثوية الملقحة أو الزيغوت فهو مضاعف العدد الصبغي ($2n$). والآخر ناتج عن خلية مساعدة من الكيس الجنيني ذاته فهو أحادي العدد الصبغي (n). ونادراً جداً ما ينشأ هذا النمط من الأجنة من خلية من الخلايا المقابلة للقطب. فيظهر عندئذ مقابلاً للجنين العادي ($2n$).

وتجدر الإشارة أن الجنين العادي أي الناتج عن التزاوج هو الذي يستمر في تناميه معطياً بادرة فنية قابلة للحياة وقادرة على الإخصاب. بينما يتلاشى الجنين أحادي العدد الصبغي ذات المنشأ غير اللاقحي.

ج - 3- الأجنة العرضية Embryons adventifs

وهي الأجنة التي تنشأ مباشرة إما من خلية من خلايا النوسيل (أو مجموعة خلايا)، وإما من خلايا اللحافة الداخلية للبويضة أي من النسيج البوغية للبويضة. ويستوجب تنامي هذه الأجنة عادة تلقح اللاقحة الأنثوية أو تأبير الزهرة على الأقل،

إن المثال التقليدي عن هذا النمط من الأجنة الناتجة عن خلايا نوسيل البويضة الملقحة هو الجنس *Citrus*. حيث يشاهد في البويضة الآخذة بالتحول إلى بذرة جنين طبيعي ($2n$) ناتج عن تلقيح اللاقحة الأنثوية وله معلق، وأجنة أخرى عرضية ناتجة عن خلايا النوسيل فهي مضاعفة العدد الصبغي ($2n$) ولكن بدون معلق. الشكل (13:3).



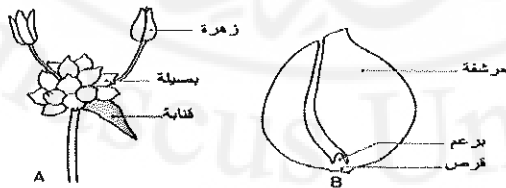
الشكل (13:3) تنامي الأجنة العرضية (Emb.Ad) إلى جانب جنين عادي (Emb.Z) في نبات *Citrus*. Trifoliolate

ويكون النمط الوراثي genotype للجنين العادي مختلف عن النمط الوراثي للأجنة العرضية لأن النمط الوراثي لهذه الأخيرة مماثل للنمط الوراثي للنبات الأم. وتكون الأجنة العرضية قابلة للحياة وتساهم مع الأجنة العادية في تكوين بذور متعددة.

ج - 4 - الأجنة اللازهرية Apoflorie:

إنها ظاهرة تقع على تخوم ظاهرة اللاتزاوج وذلك بسبب اختفاء المراحل الطبيعية للتكاثر الجنسي اختفاء تاماً. ففي بعض الأنواع مثل (*Allium moly* و *Poa bulbosa* و *polygonum vivipare*) يوجد في النورة عدد من البصيلات بدلاً من بعض الأزهار، أي يوجد أعضاء إعاشية جنباً إلى جنب مع الأزهار أو الأعضاء التكاثرية في النورة ذاتها الشكل (14:3).

وتُعد هذه الظاهرة المحدودة جداً في الطبيعة، كمثال عن التكاثر الإعاشي إلا أن الملامح الجنسية مازالت واضحة. حيث تتشكل البصيلات وسط النورة أي وسط جهاز مميز للتكاثر الجنسي.



الشكل (14:3) (A): الأجنة اللازهرية في نبات *Allium moly*. (B): مقطع طولي في البصلة.

الباب الرابع

التنامي الجنيني ما بعد الإنبات

(تنامي الأعضاء النباتية: Organogenese)

يُعد تنامي الأعضاء، الجانب الذي يمكن بلوغه مباشرة في علم التنامي، وسبق أن ميزنا التنامي بمراحله المختلفة التي تؤدي، انطلاقاً من البيضة الملقحة، إلى تنامي الجنين داخل البذرة (براعم، جذير، سويقة، فلقات)، والأعضاء التي تتشكل بعد إنبات البذرة مباشرة.

إن بناء الشكل النوعي للنبات، هو بالضرورة، ثمرة النشاط الموجّه للمرستيم، والذي يكون، كما شاهدنا، مصدراً مولداً للخلايا الجنينية. وهنا تُطرح الأسئلة الآتية: ما هو مصير هذه الخلايا؟ وكيف تتمايز إلى نُسج وأعضاء مختلفة؟ وما هي الآلية التي توجّه هذا التمايز وتضبطه، والذي يؤدي في نهاية المطاف إلى تكوين الشكل النوعي للنبات.

وسندرس في هذا الباب:

- الفصل الأول : تنامي الجذور.
- الفصل الثاني : تنامي الأوراق والبراعم الجانبية.
- الفصل الثالث : تنامي الزهرة والنورة والثمرة.



الفصل الأول

تنامي الجذور (Rhizogenese)

يُعد تنامي الجذور، وتنوع أشكالها، وتعدد وظائفها من الموضوعات التي لم تُدرس بعد بشكل جيد. كما أنّ المعلومات التي نملكها عن الجملة الجذرية مازالت قليلة بالمقارنة مع ما نعرفه عن الجملة الفارعية التي لاقت اهتماماً أكثر من علماء التنامي، وذلك لأن دراسة الجذور ليست صعبة المنال فحسب وإنما تستوجب البحث عمّا هو مفترض من مواد كيميائية تعمل على ضبط تناميتها، وتوجيه نموها.

وتتطوي دراسة تنامي الجملة الجذرية على فوائد مهمة نظرية وتطبيقية في آن واحد. فهي كأعضاء وعائية لا توجد في التريديات الأولية، فقد تنامت في البداية كأعضاء للتثبيت وامتصاص الماء والأملاح المعدنية الضرورية، ثم اكتسبت بعض الوظائف الأخرى مثل الإحساس بالجاذبية الأرضية Geoperception والاستجابة لها Georeaction، وتركيب هرمونات النمو مثل السيتوكينينات كما تقوم الجذور بنسج شبكة من الاتصالات المحدودة تقريباً مع المتعضيات الدقيقة في التربة وهذا ما يؤثر غالباً في تناميتها.

وتبقى بعض النباتات الوعائية مجردة تماماً من الجذور (النباتات المتكيفة مع نمط حياتي خاص مثل: النباتات المائية الطافية والنباتات اللاجذرية مثل: السحليات الرمية والنباتات المتطفلة)، وهي حالات محدودة ناتجة عن تخصص وظيفي دقيق. وفيما عدا ذلك تكون ظاهرة تنامي الجذور واسعة الانتشار في المجموعات النباتية الوعائية. إلا أن إمكانات تناميتها تتفاوت من مجموعة إلى أخرى. وتكون هذه الإمكانيات في الطبيعة ظاهرة بجلاء في كل من عاريات البذور وثنائيات الفلقة.

وينبغي التمييز بين الجذور الجانبية (الثانوية) التي تنامي على الجذر الرئيسي المنحدر بالأصل من تنامي الجذير وبين الجذور العرضية، التي تعمل كلها على اتساع

الجملة الجذرية بغية تأمين التغذية الجيدة للنبات ونشيطته في التربة بشكل متناسق مع تنامي الجملة الفارعية.

- أولاً: تنامي الجذور الجانبية (الثانوية):

إن الدراسات المتعلقة بتنامي الجذور الثانوية قليلة نظراً لمنشئها الداخلي الذي يجعل الوصول إليها صعباً للغاية. مع أن معرفة الآلية التي تضبط تناميتها لا تقل، من الناحية التطبيقية، أهمية عن تنامي الجذور العرضية للفسائل. كما تُعد أساسية في فهمنا لكيفية تصميم المخطط الهندسي للجذر.

تظهر الجذور الجانبية على مسافة معينة من قمة الجذر الرئيسي ويكون تشكلها قمي الاتجاه، وتنشأ، كما هو معروف، من خلايا المحيط الدائر بشكل أساسي مع مساهمة ممكنة لخلايا الأدمة الباطنة، فهذا المنشأ الداخلي للجذور الجانبية يميزها عن الأوراق والبراعم خارجية المنشأ.

ويبدأ تنامي الجذر الثانوي بتراجع خلايا المحيط الدائر المقابلة للخشب الأول أو اللحاء الأول (تبعاً للأنواع) عن تمايزها كخلايا برنشيمية والعودة إلى الحالة الجنينية دون انقسام خلوي مسبق وتدعى هذه المرحلة بأصالة الجذر الجانبي *Initium radiculare* (الشكل 4:1a)، أي أن أصالة الجذر الجانبي تتشكل بدءاً من خلايا لم تنقسم مسبقاً، على عكس أصالات الجذور العرضية التي تتشكل إما على الفسائل أو على الجذر نفسه بعد قطع قمته وذلك بدءاً من خلايا سبق ونقسمت انقسماً نشيطاً كما سنرى لاحقاً.

وينتج عن النشاط التقسيمي لأصالة الجذر كتلة من الخلايا المرستيمية المتجانسة والمتماثلة تُعرف بأواله الجذر *Primordium radiculare* (الشكل 4:1b). تكون هذه الأواله في البداية مطبقة على الاسطوانة المركزية، ثم تبدأ بدفعها نحو الخارج مما يؤدي إلى تمزق الأدمة الباطنة وتهشم بعض طبقات من خلايا القشرة العميقة. وتتابع هذه الأواله نموها، فيتزايد ضغطها الميكانيكي على خلايا القشرة وتدفعها نحو الخارج، فيزداد تهشم القشرة. وتستطيع هذه الأواله اختراق الطبقات الخلوية للقشرة ميكانيكياً وكيميائياً. فقد تبين أن الخلايا المرستيمية لأواله الجذر تفرز أنزيم البكتيناز الذي يفسك الصفائح

المتوسطة للخلايا التي تتكون من المركبات البكتية مما يسهل عملية انسياب أواله الجذر ونموها (Robert et Ctesson, 1990).

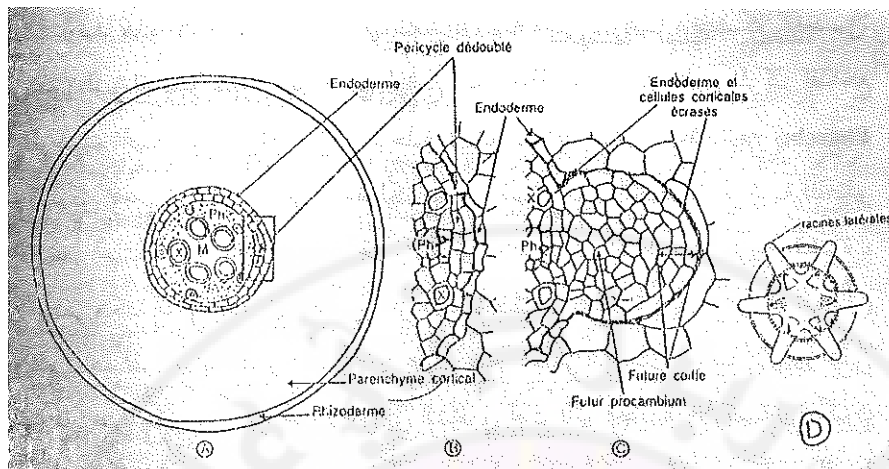
وتبدأ هذه الأواله، خلال اختراقها للقشرة، بالتعضي تدريجيا، فتتشكل القلنسوة وتظهر البنية المنطقية للمرسيم القمي الواقع تحت القلنسوة حيث يظهر المركز الهاجع والمرستيم الحي والمرستيم المحيط به، فتدعى هذه المرحلة عندئذ ببداة الجذر Ebauche radiculaire (الشكل 1:4c). ثم تظهر طليعة الكامبيوم بالقرب من الاسطوانة المركزية للجذر الرئيسي حيث تبدأ خلايا بداة الجذر الجانبي بالتمايز إلى اسطوانة مركزية وقشرة، ويستمر هذا النمو والتمايز حتى تجتاز البداة طبقات القشرة (بعد 3 أيام تقريباً) فتظهر، عندئذٍ، نهاية الجذر الجانبي الفتى على سطح الجذر الرئيسي. وما أن يبرز على السطح حتى يتغير اتجاه نموه من الأفقي إلى الشاقولي تحت تأثير الجاذبية الأرضية. ويكون معدل تشكل الجذور الثانوية في مرحلة النمو النشط للجذر الرئيسي نحو 10 جذور ثانوية في اليوم.

1- آلية تنامي الجذور الجانبية:

تهدف دراسة آلية تنامي عضو من الأعضاء إلى تحديد أهم العوامل التي تضبط هذا التنامي وأول مشكلة يطرحها تنامي الجذور الثانوية هي:

أ- تموضع الجذور الجانبية وترتيبها:

يعود سبب تموضع الجذور الجانبية إلى المحيط الدائر الذي يعتبر النسيج الأساسي المولد للجذور الجانبية، والذي يكتسب تلك الخاصة أثناء المراحل المبكرة من تناميهِ وذلك على شكل تدرج طولي من النضج (بدءاً من القمة وحتى القاعدة). وفي عتبة معينة من هذا التدرج تظهر الجذور الجانبية باتجاه قمي. ولكن، لا تكون خلايا المحيط الدائر قادرة كلها على تشكيل الجذور الجانبية التي لا تظهر عادة إلاً مقابل الخشب الأول، وفي بعض الحالات مقابل اللحاء الأول. ويبدو أن تأثيرات متبادلة بين النسيج هي التي تحدد مكان هذه الجذور. ويؤدي الخشب الأول دوراً أساسياً حيث ينتقل عبره التأثير الذي يضبط ذلك.



الشكل (1:4) يمثل المراحل المختلفة لتنامي الجذر الجانبي على الجذر الرئيسي. A - مقطع عرضي في الجذر وبدء تنامي أصالة الجذر. B - بدء تنامي أولالة الجذر، C - بداية الجذر، D - رسم إجمالي لمقطع عرضي في الجذر وتظهر فيه الجذور الجانبية. (حسب: K.Esau, 1977)

ولذلك تتوزع الجذور الجانبية تبعاً لطبقات مولدة شاقولية تقابل خلايا المحيط الدائر الممتدة على طول الجذر الرئيسي، والمحاذية لمسار الأوعية الخشبية الأولية. إلا أن هذه الطبقات من المحيط الدائر لا تشكل كلها جذوراً جانبية، حيث تبقى بعض المناطق مجردة من الجذور. ويبدو أن انتظام هذه الجذور وتحديد أماكنها على الجذر الرئيسي، ليس محض صدفة، وإنما هو نتيجة للتأثير المنبسط الذي تمارسه بداءات الجذور الأولى أو المبكرة Pre-existantes، على تشكل الجذور الجانبية اللاحقة. ولذلك نرى بينها مسافات مجردة من الجذور. كما استطاع Neville ومساعدوه (1972) تأكيد هذه النتيجة على نبات الكاكاو تجريبياً، فإن حذف أو استئصال الجذور الجانبية الفتية جداً ينشط تشكل الجذور الجانبية الجديدة في مناطق لا تظهر فيها الجذور بالحالة الطبيعية. وبتعبير آخر، يثبط الجذر الفتية تشكل الجذور الجانبية الجديدة المجاورة له.

ب- العوامل التي تضبط تنامي الجذور الجانبية:

يكون تنامي الجذور الجانبية تحت إشراف جملة من العوامل الداخلية والخارجية.

ب-1- العوامل الخارجية: لقد أشار Nobbe منذ عام 1862 إلى دور بعض الأملاح المعدنية في تفرع الجذور وبخاصة بعض الشوارد المعدنية مثل شوارد البوتاسيوم K^+ . وكذلك بالنسبة لرطوبة التربة وتهويتها. ويبدو أن بعض العوامل الفيزيائية كالضوء والحرارة تؤثر أيضاً في أحداث تنامي الجذور. ففي شروط مناسبة من الحرارة ($26^{\circ}C$ - $30^{\circ}C$) والرطوبة (70-80 %) تتشكل الجذور الجانبية بأعداد كبيرة كما تزداد سرعة نموها. كما تبين أن النبات لا يستجيب إلى تأثير درجات الحرارة إلا بعد يومين من زراعة البذور، أي عندما تبدأ خلايا المحيط الدائر بالانقسامات الموازية.

ب-2- العوامل الداخلية: يخضع تنامي الجذور الجانبية إلى جملة من التأثيرات المتبادلة القادمة من أجزاء مختلفة من النبات، وتعتمد الطرائق التجريبية التي تهدف إلى تحديد التأثير المفترض لهذا العضو أو ذلك أو مجموعة من الأعضاء، على استئصال هذه الأعضاء أو جزء منها (كالفلقات والسويقة فوق الفلقات، ومرستيم الجذر الرئيسي ومرستيم الجذور الجانبية). ويرى Nozeran (1970) أن تغيرات عوامل الوسط الخارجي تؤثر في أجزاء من النبات بصورة أكثر من الأجزاء الأخرى وبخاصة المناطق المولدة للنسج والأعضاء، وهذا ما يؤدي إلى اضطراب (خلل) في التأثيرات المتبادلة بين هذه الأعضاء أو الأجزاء، ينتج عنها في النهاية تبدل أساسي في التنامي ولكن بطريقة غير مباشرة.

1- تأثير قمة الجذر الرئيسي:

تمارس قمة الجذر الرئيسي تأثيراً مثبطاً في تنامي الجذور الجانبية. فيؤدي قطعها، كما هو معروف منذ زمن بعيد، إلى زيادة عدد الجذور الجانبية. إن هذا التأثير يشبه تأثير المرستيم القمي الساقى المثبط لتنامي البراعم الجانبية (كما سنرى فيما بعد)، مع فارق وحيد وهو أن قمة الجذر تؤثر في مسافة أطول قليلاً، كما أن هذه الظاهرة ليست بالسيطرة القمية لأنها تثبط نمو جذور لم تتشكل بعد.

لقد تبين من خلال مجموعة من التجارب البسيطة التي تقوم على قطع قمة الجذر الرئيسي لمبادرات فتيية جداً من نبات الكاكاو أو إجراء حُرّ أفقي على بعد 1 ملم من القمة

بحيث يقتصر على نصف ثخانة الجذر فقط أو استئصال نصف قمة الجذر أو حرّ القمة شاقولياً أو تخفيف سرعة نمو الجذر الرئيسي عن طريق توجيه نموه بعد الإنبات مباشرة إلى أنبوب زجاجي في وضع أفقي (الشكل 2:4) إلى أهم النتائج (Dyanat et Neville 1972) التي يمكن تلخيصها:

- يؤدي قطع قمة الجذر الرئيسي ليس فقط إلى زيادة عدد الجذور الجانبية وإنما تزداد أطوالها أيضاً.

- إن عزل جزء من المنطقة التي ستتشكل فيها الجذور الجانبية عادة عن المرستيم القمي للجذر الرئيسي بواسطة حرّ أفقي يشمل نصف ثخانة الجذر الواقعة تحت إحدى الفلقتين يؤدي أيضاً إلى النتيجة السابقة نفسها ولكن في المنطقة الواقعة فوق الحرّ فقط حيث تبقى الجهة المقابلة للحرّ عادية. ويدل ذلك على أن مرستيم الجذر الرئيسي لا يستطيع أن يؤثر تأثيراً مثبتاً لتشكل الجذور الجانبية ولنموها بالالتفاف من حول منطقة الجرح، لأن هذا التأثير ينتقل مباشرة بواسطة الأوعية الخشبية الواصلة بين المرستيم ومنطقة تشكل الجذور الجانبية، والتي قُطعت بعملية الحرّ الأفقي. وكذلك الحال لدى قطع نصف مرستيم الجذر الرئيسي بحرّ شاقولي وآخر أفقي.

إن مرستيم الجذر الرئيسي لا يستطيع القيام بتأثيره المثبط على نحو فعال إلا عندما يؤدي وظائفه كوحدة متكاملة تماماً. فشطر هذا المرستيم طويلاً إلى نصفين متساويين تقريباً بحرّ شاقولي محوري يزيد من عدد الجذور الجانبية وأطوالها أي يوقف أو يخفف من تأثيره المثبط، ولكن لمدة محدودة جداً وهي المدة التي يكون فيها منشغلاً بترميم نفسه. حيث يعود هذا التأثير ثانية فور نجاح كل شطر بتجديد مرستيم كامل مشابه للمرستيم الأول.

- يؤدي تغير اتجاه نمو الجذر الرئيسي بواسطة أنبوب زجاجي في وضع أفقي إلى تخفيف سرعة نمو الجذر الرئيسي إلى النصف تقريباً. ويرافق ذلك تناقص في تأثيره المثبط أيضاً. فشدة التأثير المثبط تتناسب مع سرعة النمو.

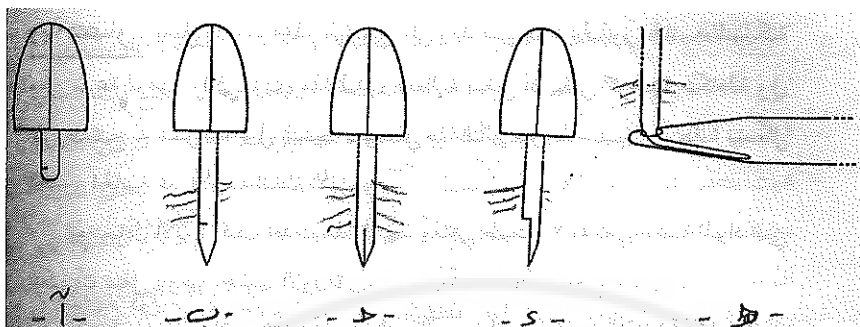
وباختصار: يعمل مرستيم الجذر الرئيسي على الحد من عدد الجذور الجانبية المتشكلة ومن سرعة نموها. ولكي يؤدي هذا الدور بفعالية ينبغي أن يبقى كوحدة متكاملة وفي شروط تتيح له النمو الشاقولي النشط. وينتقل هذا التأثير من المرستيم إلى منطقة تشكل الجذور الجانبية عبر الأوعية الناقلة الأولية.

ونتساءل الآن: كيف يحدث هذا التثبيط وما هي طبيعته؟ وما هي نوعية المواد التي يمكن أن تنتقل بأوعية الخشب الأول؟

يرى فريق من الباحثين أن هذا التثبيط نتيجة لتحويل المواد الغذائية لصالح الجذر الرئيسي وحرمان الجذور الجانبية منها. بينما يرى فريق آخر أن مرستيم الجذر الرئيسي يحول لصالحه منشطاً ما غير معروف والذي يتم تركيبه تحت إشراف الأوكسين (AIA)، تلك المادة المعروفة بتأثيرها المولد للجذور منذ زمن بعيد. ويميل آخرون إلى الاعتقاد بأن مرستيم الجذر الرئيسي يصنع مثبطاً نوعياً لتشكل الجذور الجانبية.

لقد تبين إمكانية استبدال قمة الجذر الرئيسي بقمة الكوليوبتيل والتي تكون، كما هو معروف مركزاً نشيطاً للاصطناع وبخاصةً للأوكسين، ومع ذلك لا يمكن لهذا الأخير، وعلى الرغم من تأثيره المثبط لتشكل البراعم الجانبية، أن يكون مثبطاً نوعياً لتشكل الجذور الجانبية فهو على نقيض ذلك، مولد للجذور ومنشط لها. ويمكن تفسير هذه النتيجة كما يرى Champagnat، مع أنها غامضة ومحيرة، إذا ما قبلنا بالفرضية التي تعزو التأثير المثبط إلى تحويل المواد الغذائية. فقمة الكوليوبتيل تستطيع فعلاً أن تؤدي دوراً محركاً وجاذباً على نحو مشابه للدور الذي تقوم به قمة الجذر ذاتها.

لقد أجريت العديد من الأبحاث حول هذا الموضوع. فتبين لكل من Torrey و Libbert بعد سلسلة من الدراسات الحيوية - الكيميائية وجود مثبطات من طبيعة فينولية تمنع تشكل الجذور الجانبية، كما أمكن عزل هذا المثبط فتبين أنه طليعة هرمون العلاقات المتبادلة بين البراعم والذي يمكن استبداله بالكومارين Caumarine وهي مادة فينولية.



الشكل (2:4) رسم تخطيطي يمثل سلسلة من التجارب على قمة الجذر الرئيسي لبادرات فتية جداً من نبات الكاكاو: أ- قطع 1 ملم من قمة الجذر، ب- حز أفقي على مسافة 1 ملم من القمة يشمل نصف ثخانة الجذر، ج- حز شاقولي محوري لقمة الجذر، د- نزع نصف قمة الجذر بحز شاقولي وآخر أفقي، هـ- تغير اتجاه نمو الجذر الرئيسي بعد الإنبات مباشرة بواسطة أنبوب زجاجي في وضع أفقي. (حسب: Dyanat et al).

وتبيّن حديثاً أن قمة الجذر الرئيسي وبخاصة القلنسوة، هي مركز لاصطناع المثبطات ومنها بخاصة حمض القطع *Acide abscissique (ABA)* والكسانتوكسين *Xanthoxine*. ويبدو أن لهاتين المادتين، إضافة إلى دورهما في تثبيط تشكل الجذور الجانبية ونموها، دوراً في ضبط الانتحاء الأرضي للجذور *Geotropisme* كما سنرى فيما بعد.

2- تأثير الفلقات والجملة الفارعية:

ويُقابل هذا التأثير المثبط لتشكل الجذور الجانبية والصادر عن قمة الجذر، تأثير منشط لتشكل هذه الجذور منبعث عن الجملة الفارعية وربما الأجزاء الكبيرة من الجملة الجذرية أيضاً. إن حَزَّ السويقة تحت الفلقات لبادرات فتية حَزاً أفقياً يعيق تشكل الجذور الجانبية في المنطقة الواقعة أسفل الحز وكذلك نزع الفلقات أو جزءاً منها أو قطع البراعم. وهذا ما قاد إلى الافتراض بوجود عامل منشط لتشكل هذه الجذور قادم من الساق أو من إحدى الفلقتين وينتقل باتجاه قاعدي نحو قمة الجذر. والأوراق كما هو معروف، تُركب في الضوء عاملين: أحدهما مغذي والآخر هرموني، ولهما تأثير مشترك في تنشيط تشكل الجذور، وأطلق على العامل الهرموني مصطلح مولد الجذور *Rhizocaline* والذي يمكن أن يتجمع في كل من الفلقات والبراعم. وأن مولد الجذور هذا، ما هو بالحقيقة إلا

الأوكسين (AIA) الذي يستطيع أن يمارس تأثيره المنشط سواء على النبات التام أو على جزء منه كالجذور والنسج المزروعة في الزجاج. ويعتقد بعض الباحثين أن الأوكسين لا يتدخل بمفرده، ولا يكون مشابها لمولد الجذور المفترض. ولا يستبعدون تدخل عوامل غذائية إلى جانب العوامل الهرمونية، وبالفعل فقد بين كل من Delarge و Torrey الأول على جذور معزولة لنبات الذرة ونبات القمح، والثاني على جذور معزولة للبالزلاء ومزروعة في الزجاج، أن إضافة الأوكسين إلى الوسط يجعل الجذور تأخذ بالتفرع (أي تشكيل جذور جانبية جديدة)، ويبدأ هذا التفرع بالتوقف تدريجياً، لدى تكرار زراعتها بنقلها من وسط إلى آخر على الرغم من وجود الأوكسين، كما لو أن عاملاً آخر غير الأوكسين مولداً للجذور كان موجوداً في مستوى نسج الجذور المزروعة ثم نفذ أو استهلك نتيجة لتكرار الزراعة، ولذلك أصبح تأثير الأوكسين عديم الفعالية.

وبيّنت الأبحاث الحديثة لكل من Radin و Webster أن تطبيق الأوكسين على قاعدة قطعة من جذر نبات *Raphanus sativus* المزروعة في الزجاج، ينشط تشكل الجذور الجانبية، بينما يثبط السيتوكينين المطبق بالطريقة نفسها تشكل هذه الجذور تثبيطاً تاماً. إن الأوكسين الذي يتم تركيبه في الجملة الفارعية والذي ينتقل باتجاه قاعدي في الساق وباتجاه قمي في الجذر، هو الذي ينشط تشكل الجذور الجانبية. لقد تمكن Zobel من الحصول على أنواع طافرة للبندورة ليس لها جذور جانبية. بينما يتشكل لها جذور عرضية في مستوى الطوق Collet أي أن هذه الأنواع الطافرة قد فقدت القدرة على تشكل الجذور الجانبية وراثياً وأصبح لها جذور عرضية. مما يدل على أن العوامل التي تضبط تشكل هذين النمطين من الجذور غير متشابهة. كما تبين أن معالجة النبات الطافر بالأتيلين Ethylene تحرض تشكل الجذور الجانبية لهذا النبات. بينما لا تؤدي معالجة الجذر المعزول عن هذا النبات الطافر بالأتيلين أو بالأوكسين إلى تشكل الجذور الجانبية. فالأتيلين يحرض، إذاً، الجملة الفارعية على تركيب مادة أخرى غير الأوكسين والتي تنتقل باتجاه الجذر الرئيسي محرضة الانقسام المتموضع في مستوى خلايا المحيط الدائر التي ستعطي بداءات الجذور الجانبية.

وهكذا، نرى أنه حتى الآن ما زلنا بعيدين عن المعرفة الدقيقة للعوامل الحقيقية التي تضبط تشكل الجذور الجانبية.

2- الضبط الفيزيولوجي للانتحاء (الإنجذاب) **Controle physiologique du Tropisme**

الانتحاء أو الانجذاب نمو موجه أو نمو محرّض ببعض العوامل ذات الطبيعة المختلفة نذكر منها بعض الأمثلة:

الانتحاء الضوئي: Phototropisme للضوء

الانتحاء الأرضي: geotropism للجاذبية الأرضية

الانتحاء المائي: hydrotropism للرطوبة

الانتحاء الكيميائي: chimiotropisme للمواد الكيميائية

الانتحاء الميكانيكي: Thigmotropisme للضغط

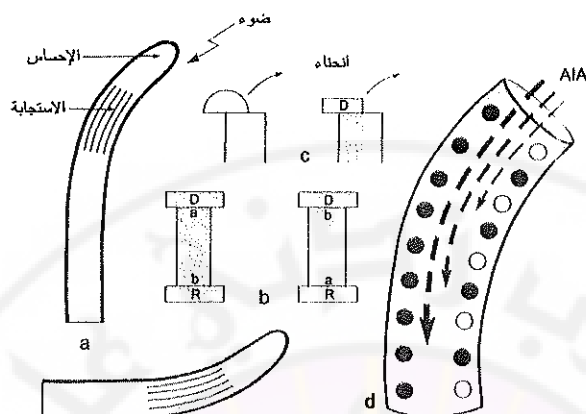
الانتحاء الحراري: Thermotropisme للحرارة

ويكون الانتحاء موجباً أو سالباً تبعاً لاتجاه النمو، فالساق ذات انتحاء موجب للضوء وسالب للجاذبية، بينما انتحاء الجذر على النقيض سالب للضوء وموجب للجاذبية، وقد يتبدل اتجاه الانتحاء مع الزمن، فالانتحاء الأرضي لشمراخ زهرة الزنبق ينقلب بعد الإلقاح: حيث يكون في البداية موجباً (زهرة متدلّية) ثم يصبح سالباً (ثمرة منتصبية)، ويتكيف الانتحاء مع الوسط الطبيعي، وغالباً ما نشاهده بالعين المجردة مثل ساق دوار الشمس الذي يتبع حركة الشمس: حيث تتجه نباتات الحقل كلها نحو الشرق صباحاً وتصبح شاقولية ظهراً وتتحني نحو الغرب مساءً. على ألا تكون قد أنهت نموها.

أ- الانتحاء الضوئي: phototropisme للكوليوبتيل:

الكوليوبتيل عضو على شكل غمد يغلف الأوراق الأولى للفصيلة النجيلية، ويبدو أثناء الإنبات على هيئة محور عامودي يتراوح طوله من بضع مليمترات إلى بضع

سنتيمترات حسب الأنواع وهو حساس جداً للانحناء الموجب للضوء والسالب للجاذبية (الشكل 3:4).



الشكل (3:4) انحناء الكوليوبتيل

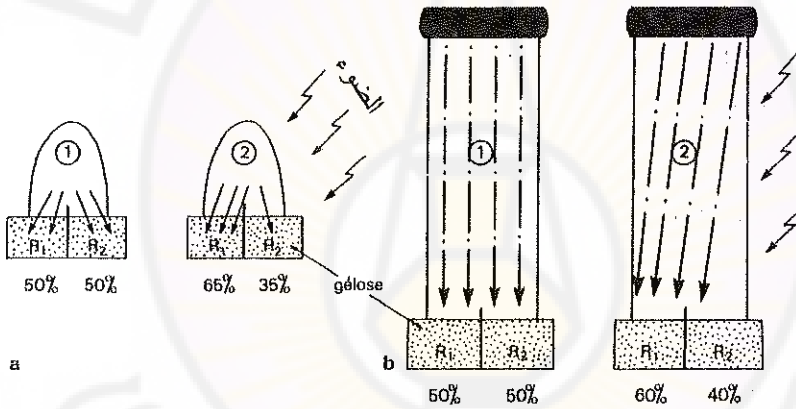
a: الانحناء الضوئي الموجب إثر إضاءة جانبية للقمة والانحناء الأرضي السالب لدى وضعه أفقياً.
b: انتقال الأوكسين خارجي المنشأ بدءاً من الآجار المحتوي على الأوكسين أو المعطي (D) إلى الآجار غير المحتوي على الأوكسين أو المتلقي (R) مروراً بقطعة من محور الكوليوبتيل (a: قمة القطعة، b: قاعدة القطعة).
c: استئصال قمة الكوليوبتيل ثم إعادة تركيبها ووضع قطعة من الآجار المعطي (المحتوي على الأوكسين) بشكل جانبي أيضاً على قطعة من محور الكوليوبتيل. (السهم يشير إلى جهة الانحناء).
d: رسم تخطيطي لانتقال الأوكسين AIA في قطعة منشطة (إضاءة جانبية أو وضع أفقي). تشير الدوائر السوداء إلى المستقبلات المنشطة، بينما تشير الدوائر البيضاء إلى المستقبلات غير المنشطة.

تعود أولى الدراسات التجريبية على الكوليوبتيل إلى CH.Darwin (1880)، الذي وضح أن القمة هي مكان الإحساس بالضوء أو بالجاذبية، وأن منطقة الاستطالة هي مكان الاستجابة، وأن قطع القمة يؤدي إلى انعدام أي رد فعل أو الاستجابة، وأن التأثير ينتقل من القمة نحو القاعدة. وجهت الأبحاث اللاحقة إلى تحديد طبيعة هذا التأثير ويمكن تلخيص أهم النتائج التي تمّ التوصل إليها حسب الشكل (3:4) والشكل (4:4):

1. إن قطع قمة الكوليوبيتيل ثم إعادتها بشكل جانبي يؤدي إلى انحناء الجهة التي تلقت القمة، وكذلك الأمر لدى استبدال القمة بقلب من الآجار المحتوي على الأوكسين الشكل (3:4- c).

2. إن وضع قالب من الآجار المحتوي على الأوكسين (القالب المُعطي) على قمة القطعة المستأصلة من الكوليوبيتيل، ووضع قالب آخر من الآجار غير محتوي على الأوكسين (القالب المُتلقى) على قاعدة هذه القطعة، يؤدي إلى تلقي الأوكسين الذي ينتقل من القمة مروراً بقطعة الكوليوبيتيل، ويصبح هذا الانتقال مستحيلاً لدى جعل هذه القطعة بوضع معكوس (القمة للأسفل والقاعدة للأعلى) الشكل (3:4- b).

3. أمكن توضيح طرائق متعددة للمعايرة البيولوجية للأوكسين سواء أكان داخلي المنشأ أو خارجي المنشأ على النحو التالي الشكل (4:4).



الشكل (4:4) تأثير الإضاءة الجانبية على توزيع الأوكسين وانتقاله القطبي في الكوليوبيتيل.

تُقطع قمة الكوليوبيتيل وتوضع على قالب من الآجار لا يحتوي على الأوكسين (القالب المتلقي) ثم يؤخذ هذا القالب بعد مرور ساعة ويقسم إلى نصفين متساويين، ثم تجرى معايرة للأوكسين، فيتبين وجوده بالتساوي في النصفين في الظلام (1). تُعاد التجربة ولكن بعد تعريض القمة إلى إضاءة جانبية (2)، فالنتيجة مغايرة للسابقة حيث تكون كمية الأوكسين في الجهة المضاءة أقل من الجهة الأخرى.

إن تطبيق الأوكسين الموسوم بالفحم C14 أو بالترينيوم H3 على قمة قطعة مستأصلة من منطقة الاستطالة التي سبق تحريضها، ثم يقاس النشاط الإشعاعي بعد ساعة من بدء انتقال الأوكسين من القمة إلى قالب الآجار غير المحتوي على الأوكسين والموضوع في قاعدة هذه القطعة مروراً بمنطقة الاستطالة، قادت إلى نتائج مماثلة.

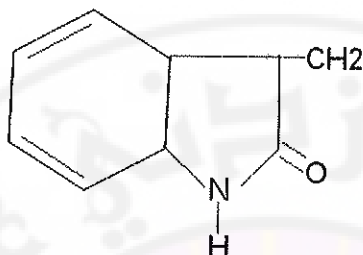
وهكذا نرى أن استجابة الكوليوبتيل لتنشيط أرضي géostimulation أو ضوئي photostimulation متعكسة (سالبة في الحالة الأولى وموجبة في الحالة الثانية) نتيجة لنمو خلوي غير متساوي بسبب إعادة توزيع غير متساوي للأوكسين (الشكل 3:4-d)، حيث تصبح كميته أكثر ارتفاعاً في الجهة السفلية (في الوضع الأفقي) أو في الجهة المعتمدة (الإضاءة الجانبية)، سواء أكان الأوكسين داخلي أو خارجي المنشأ. ويُعزى إعادة توزيع الأوكسين بشكل غير متساوي إلى تدرج ضوئي أو تدرج أرضي.

بتعبير آخر يُحرض التنشيط الخارجي (الضوئي أو الأرضي) انتقال الأوكسين جانبياً بدءاً من القمة حيث يتم اصطناعه إلى منطقة الاستطالة حيث تتم الاستجابة، فالجهة الأكثر تركيزاً تستطيل أكثر من الجهة الأخرى، وهذا ما يفسر الانحناء الجانبي.

إن أكثر النقاط التي مازالت موضع نقاش وبحث هي الآلية التي تضبط الانتقال الجانبي للأوكسين، فالتجارب والدراسات العديدة قادت إلى نتائج إن لم تكن متناقضة فهي ناقصة. ويبدو تدخل الجاذبية الأرضية ليس كانتقال فيزيائي بسيط وإنما يتطلب طاقة (ATP). كما تبين ظهور فرق في الكمون الكهربائي من 5 - 20 ميلفولط يمكن قياسه بين الوجهين العلوي والسفلي للكوليوبتيل الموضوع أفقياً. وهذا ما عرف بفرضية التدرج الكهر-أرضي gradient géoelectrique، فجزئيات الأوكسين المتأينة تتدخل في هذا الحقل الكهربائي. إلا أن الأبحاث الحديثة بينت أن الانتقال الجانبي للهرمون يبدأ قبل ظهور فرق الكمون الكهر-أرضي، فمن المحتمل أن يكون نتيجة وليس سبباً.

أمّا في حالة الانتحاء الضوئي، فإن صعوبة شرح الانتقال الجانبي غير المتساوي للأوكسين قادت إلى الافتراض التالي: يعود الفرق في تركيز الهرمونات بين الوجهين المضاء والمعتم إلى تخريب أو هدم سريع للأوكسين في الجهة الأكثر إضاءة بما يعرف بآلية الهدم الضوئي photodestruction. وقد تم التأكد من صحة ذلك، عن طريق

النتائج التي تم الحصول عليها لدى استخدام محلول الأوكسين خارجي المنشأ في الزراعة في الزجاج، حيث يتخرب الأوكسين بسرعة أو يصبح غير فعال لدى تعريضه للضوء نتيجة لتشكل مادة مؤكسدة : 3- méthylène – oxindol (ميتيلين – أوكسي أندول) المثبطة لانتقال الأوكسين.



لا بد من الإشارة إلى كشف هذا المركب في كوليبوتيل القمح لدى تعريضه للضوء. وعدم كشفه في أنواع أخرى، لذلك لا يمكن تعميم الأكسدة الضوئية للأوكسين. أخيراً: مع أن إعادة توزيع الأوكسين هي الظاهرة الأكثر وضوحاً في وقتنا الحاضر لشرح الاستجابة المتعكسة للكوليبوتيل، فإن النتائج غير المكتملة والتي تم نشرها في السنوات الأخيرة لا تستبعد تدخل انتقال موجّه لمواد أخرى مثل شوارد حمض الجبيرلين.

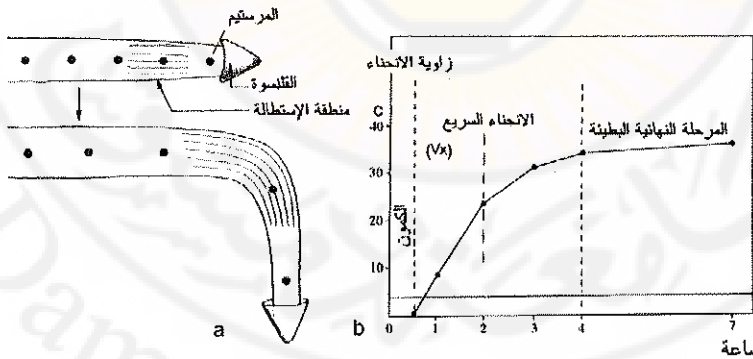
ب - الانتحاء الأرضي (الشاقولي للجذر الرئيسي)

Orthogeotropisme de la racine principale

تتطوي دراسة الانتحاء الأرضي الموجب منه والسالب على فوائد هامة، فوضع البذور في التربة يكون عشوائياً، وينبغي من أجل النجاة أن تنمو الساق فوق التربة للقيام بالتركيب الضوئي. والجذر نحو الأسفل لاختراق طبقات التربة بحثاً عن الماء والأملاح المعدنية. ويكون نمو الجذر الرئيسي موازياً للجاذبية أو عامودياً على سطح التربة (انتحاء أرضي مستقيم orthogravitropisme)، بينما يكون نمو الجذور الثانوية مائلاً أو أفقياً (انتحاء أرضي مائل أو أفقي: plagiogrovitropisme)، في حين لا تتأثر الجذور الثالثة بالجاذبية (لا انتحاء أرضي Agrovitropisme).

إن هذا التنظيم بالتراثبية ما هو إلا استجابة للجاذبية، وهذا ما يتيح للمجموع الجذري احتلال حيز هام من التربة للاستفادة القصوى من الماء والأملاح المعدنية. وينطبق ذلك على الجملة الفارعية بغية اقتناص الأشعة الضوئية بفاعلية. إن المعلومات التي نملكها، وبخاصة في السنوات الأخيرة، عن الآلية الفيزيولوجية التي تضبط الانحناء الأرضي للجذور وعلى الرغم من غزارتها، تبقى عاجزة عن تفسير آلية الانحناء الجانبي للجذور الثانوية الذي يُكتسب اكتساباً بتحريض من الجذر الرئيسي (كما سنرى فيما بعد).

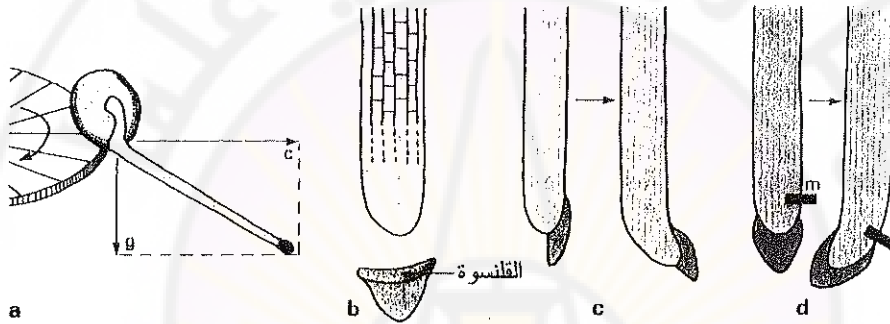
يبدأ الجذر الرئيسي بالانحناء إذا ما وضع أفقياً بعد فترة من الكمون لا تتجاوز 30 دقيقة، وتنتج هذه الحركة عن تفاوت في سرعة نمو خلايا منطقة الاستطالة الشكل (4:5-5:4-5:4). فخلايا الوجه العلوي (المحدب) تأخذ بالتمايز بسرعة تفوق تلك التي لخلايا الوجه السفلي (المقعّر)، فتتضخم فجواتها وتتناقص لزوجة السيتوبلازم فتزداد أبعادها. كما يطرأ تبدلات عميقة على جهاز غولجي من حيث العدد ونشاطه في اصطناع طلائع الأغلفة الخلوية. ويوضح الشكل (4:5-5:4-5:4) المراحل المتتالية لحركة الجذر التي تنقله من الوضع الأفقي إلى الوضع الشاقولي. يبدأ الانحناء بعد فترة كمون تعادل 30 دقيقة وبسرعة متزايدة طردياً مع الزمن حتى الساعة الثانية (مرحلة الانحناء السريع)، ثم يبدأ الانحناء بالتناقص التدريجي ليتوقف في الساعة السادسة. حيث يكون الجذر قد عاد إلى وضعه الطبيعي الشاقولي.



الشكل (5:4) الانحناء الأرضي الموجب للجذر.

a: انحناء أو انحراف الجذر الموضوع أفقياً. b: مراحل الانحناء بالدرجات (vx: السرعة القصوى).

وينصف تأثير الجاذبية بالديمومة والثبات على عكس درجات الحرارة المتبدلة مثلاً. ولذلك حاول الباحثون إيجاد خداع أو حيل تجريبية بغية تعديل اتجاه النمو، وتعود التجارب التي أصبحت تقليدية إلى القرن التاسع العاشر والتي كشفت للمرة الأولى أن القوة النابذة تُحدث خللاً واضطراباً في تأثير الجاذبية (تجربة دولاب، Knight-1806)، بحيث توضع البذور الآخذة في الإنبات على دولاب (قرص دائري) يدور بانتظام بالوضع الأفقي أو الشاقولي، فتبين أن اتجاه نمو الجذور يكون حسب اتجاه محصلة القوة النابذة وقوة الجاذبية الشكل (6:4-a). وهذا دليل قاطع على تدخل الجاذبية الأرضية في الانتحاء الأرضي تدخلاً مباشراً كقوة ضغط ميكانيكي.



الشكل (6:4) القلنسوة والإحساس بالجاذبية.

a: بادرة من الذرة وضعت في قرص يدور أفقياً، واتجاه نمو الجذر حسب محصلة القوة النابذة (c) وقوة الجاذبية (g). b: نزع القلنسوة يؤدي إلى عدم انحناء الجذر حتى ولو وضع أفقياً. c: استئصال نصف القلنسوة يؤدي إلى انحناء الجذر نحو الجهة التي بقي فيها النصف الآخر للقلنسوة وحتى في حالة الوضع الشاقولي للجذر. d: عزل القلنسوة جزئياً عن منطقة الاستطالة بصفحة من الميكا (m)، ينحني الجذر نحو الجهة المقابلة. ويمكن تقسيم الأحداث المتتالية المؤدية إلى الانتحاء الأرضي، كما في الانتحاء الضوئي إلى: الإحساس perception، ونقل هذا الإحساس أو ترجمته Transduction. والاستجابة Reponse.

ب-1- آلية الإحساس بالجاذبية mecanisme de perception:

حاول علماء التنامي منذ قرن ونيف تفسير آلية تحسس النباتات بالجاذبية الأرضية بالاستعانة بتلك التي لبعض الحيوانات (F.Noll, 1892). وافترضوا وجود آلية متشابهة.

فالقشريات والرخويات والعديد من اللاقاريات والفقاريات لها أعضاء لتحسس الجاذبية الأرضية (قرون الاستشعار وخلايا الأذن الداخلية للفقاريات) دعيت Statocytes، وهي عبارة عن تجاويف صغيرة على شكل قمع الخياط، تكسوها أوبار حسية بداخلها عدد من حبيبات دقيقة من الرمل أو من كربونات الكالسيوم دعيت: statolithes، والتي تستقر في قاعدة هذه التجاويف بتأثير الجاذبية. ويكون أي تغير في وضع هذه التجاويف متبوعاً بحركة مماثلة لهذه الحبيبات التي تؤدي إلى انحناء الأوبار الحسية، ينتج عنه طاقة تنتقل إلى الجهاز العصبي المركزي فينتبه بالوضع الجديد.

وفي عام 1900 تبنى كل من G. Haberlandt و E. Nemec فرضية صانعات النشاء حول استجابة النباتات للجاذبية الأرضية (Wevers, 1949). ووضّحاً بعد سلسلة من الدراسات الخلوية الدقيقة أن خلايا القلنسوة تشبه قمع الخياط وتشكل نسيجاً متخصصاً، وتحتوي هذه الخلايا على صانعات النشاء القابلة للحركة بتأثير الجاذبية، كما لاحظنا أن استئصال قمة الجذر التي تحوي معظم الصانعات النشوية، يؤدي إلى انعدام الإحساس بالجاذبية، ومع ذلك لم تلقَ هذه الفرضية قبولاً عاماً. وجاءت الأبحاث اللاحقة مؤيدة حيناً ومناقضة أحياناً. وينبغي التنويه أن صانعة النشاء تحوي عدداً من حبيبات النشاء (1-8 حبيبة) في الصانعة الواحدة، وتحوي الخلية الواحدة حوالي 12 صانعة، وأن هذا النوع من الصانعات لا يوجد إلا في المناطق التي تُظهر حساسية عالية للجاذبية. وهي خلايا الجزء المركزي من القلنسوة. وتتصف هذه الخلايا بانعدام الفجوات وغزارة الوصلات السيتوبلاسمية. كما أظهرت الدراسة بالمجهر الإلكتروني أنه من بين العضيات المختلفة للخلية، تتفرد الصانعات النشوية بفضل كثافتها وكتلتها بقابليتها للحركة في السيتوبلاسم اللزجة تحت تأثير الجاذبية، كما يمكن للشبكة السيتوبلاسمية الداخلية أن تتحرك أيضاً ولكن بفعل الضغط الواقع عليها والذي تمارسه الصانعات النشوية أثناء حركتها.

ومع أنه لا يوجد حتى الآن أي برهان قاطع على صحة فرضية صانعات النشاء، فهناك العديد من المعطيات التي تتوافق مع هذه الفرضية وأكثر من أي فرضية حديثة ظهرت حتى الآن. ويمكن تلخيص أهم هذه الأدلة والبراهين على مدى صحتها كما يلي:

1. لا يوجد أي حالة معروفة في الأنواع النباتية التي تستجيب للجاذبية الأرضية إلا وتحتوي على الصانعات النشوية أو حبيبات من النشاء. في الطحالب أو الفطريات لا يتم تخزين السكريات على شكل نشاء، ويمكن عندئذٍ لبعض المواد الأخرى أن تقوم بدور مماثل لدور حبيبات النشاء، وفي الطحلب كارا chara مثلاً يوجد حبيبات من سلفات الباريوم التي تقوم بدور حبيبات النشاء.

2. يوجد علاقة قوية بين سرعة حركة (انزلاق) الصانعات النشوية ومدة التحريض أو التعريض (المدة اللازمة لبقاء الجذر في وضع أفقي حتى يصبح قادراً على الاستجابة أو الكمون). فقد تبين في الجلبان العطري مثلاً، أن خفض درجة الحرارة من 30 م° - 10 م° يؤدي إلى تخفيف سرعة الحركة للصانعات النشوية من جهة، وإطالة مدة التحريض من جهة أخرى. ويُعزى ذلك على ما يبدو إلى زيادة لزوجة السيتوبلاسم.

3. تؤدي المعالجة الهرمونية (GA3 أو BAP) إلى تناقص كمية النشاء والذي ينتج عنه انعدام الاستجابة للجاذبية. فجذور نبات البقلة (المائية) *Lepidium sativum* المعالجة بحمض الجبرلين أو بالسيتوكينين (BAP) وبدرجة حرارة 35 م° تفقد نشاءها بعد مرور 29 ساعة، وبينما تستمر جذورها بالنمو الذي لا يطرأ عليه إلا تباطؤ خفيف (0,48 ملم / ساعة بدلاً من 0,64 ملم / ساعة) فإن استجابتها للجاذبية تتعدهم تماماً (Iversen 1969). إن نقل هذه الجذور إلى الضوء والماء يؤدي إلى إعادة ظهور الصانعات النشوية، وبالتالي تستعيد تلك الجذور استجابتها للجاذبية بعد 20 - 24 ساعة.

4. تكون الطفرات التي تؤدي إلى تناقص كمية النشاء مترافقةً بفقدان الإحساس بالجاذبية. ففي نبات الذرة الطافر تكون حبيبات النشاء أصغر بكثير من تلك التي للأنواع العادية. وتكون بالتالي درجة الانحناء أقل بكثير، أي أن درجة الانتحاء

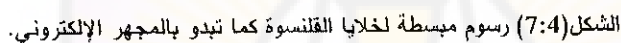
متوافقة مع حجم الصانعات النشوية. وفي نبات طافر آخر من الذرة الذي فقد القدرة على القيام بالتركيب الضوئي، يُصاب بفقدان الاستجابة للجاذبية لحظة استئناف مخزونه من الألبومين من جهة وعدم قدرته على إنتاج النشاء من جهة أخرى. وتستعيد جذوره قدرتها على الاستجابة إذا ما أُضيف إلى الوسط سكر السكاروز الذي يؤدي إلى تشكل الصانعات النشوية.

5. لا بد من الإشارة إلى بعض المعطيات التي تتعارض مع فرضية الصانعات النشوية، حيث يوجد بعض النباتات الطافرة لا تحتوي على النشاء لا في القلنسوة ولا في الجذر ولا حتى في السويقة تحت الفلقات، ومع ذلك تستجيب بشكل خفيف للجاذبية (استجابة جزئية) (casper et pickard , 1989). وهذا ما جعل (Kiss et al, 1997) يفترض أن الصانعات النشوية ليست ضرورية بحد ذاتها إلى الإحساس بالجاذبية، وإنما وجودها ضروري للإحساس الكامل (استجابة كاملة).

ب-2- نقل (أو ترجمة) تأثير الجاذبية الأرضية : Transduction du signal : gravitropisme

السؤال المهم الذي ما يزال مطروحاً حتى الآن، والتي ما تزال الأبحاث تحاول جاهدة الإجابة عنه وهو: ما العلاقة بين حركة الصانعات النشوية من جهة والإحساس بالجاذبية والاستجابة لها من جهة أخرى؟ وكيف تُترجم هذه الحركة (في الخلايا) إلى تحريض غير متساوٍ فيزيولوجياً. والمفهوم الأكثر قبولاً حتى الآن: تُولد حركة الصانعات النشوية تحت تأثير الجاذبية ضغطاً ميكانيكياً على الشبكة السيتوبلاسمية الداخلية وربما عضيات خلوية أخرى. وينتقل هذا الضغط من الشبكة السيتوبلاسمية إلى الغشاء السيتوبلاسمي ومنه إلى الخلايا الأخرى عبر الوصلات السيتوبلاسمية التي تغزر على نحو ملفت في الخلايا المركزية للقلنسوة. ويُنشّط هذا الضغط الواقع على الغشاء السيتوبلاسمي بعض الأنزيمات التي تعمل على تعديل الاستقلاب الهرموني. وبالفعل، أظهرت المشاهدة بالمجهر الإلكتروني لخلايا القلنسوة في نبات البقلة المائية *Lipidium sativum* ونبات البازيلياء *pisum sativum* أن الشبكة السيتوبلاسمية الداخلية متجمعة بكثافة على امتداد الغلاف الخلوي القمي (السفلي) على

شكل كؤيسات (أقداح Cupules). فعندما يكون الجذر في الوضع الشاقولي الطبيعي، تكون الصانعات النشوية في الخلايا المحورية للفلنسوة مستقرة في قاع هذه الكؤيسات، بينما تكون على يمين هذه الكؤيسات ويسارها في الخلايا الجانبية الواقعة على يسار محور الجذر ويمينه الشكل (7:4). تكون أول حادثة من حادّثات نقل أو ترجمة تأثير الجاذبية هي الضغط الذي تمارسه الصانعات النشوية على الشبكة السيتوبلاسمية الداخلية والذي يكون متساوياً ومتجانساً في الخلايا كلها عندما يكون الجذر في وضع شاقولي. إن أي تغيير في اتجاه الجذر الشاقولي يؤدي إلى تبدل مباشر في هذا الضغط الناتج عن حركة الصانعات النشوية. ففي الوضع الأفقي، تتفصل الصانعات النشوية عن الشبكة السيتوبلاسمية في خلايا الوجه العلوي وينعدم ضغطها انعداماً تاماً بينما تبقى في خلايا الوجه السفلي محدثة ضغطاً واضح الدلالة (الشكل 7:4). ويُفترض نتيجة لهذا التبدل في انتقال الضغط، أن يكون المتلقي لتأثير الجاذبية موجوداً في نقاط التقاء السيتوبلاسم مع الجدار الخلوي، ويبدو حسب هذا التصور أنه بروتين مُنشط في تلك الخلايا الآخذة بالاستجابة للجاذبية (Wayne et steves 1997).



حسب (Volkmans et Sievers, 1979)

- 203 -

على النباتات العادية فقط وإنما يفسر أيضاً كيف تستطيع النباتات الطافرة (التي فقدت القدرة نهائياً على اصطناع النشاء أو التي أصابها نقص مفرط للنشاء) أن تستجيب للجاذبية الأرضية وإن كانت بصورة أقل من استجابة النباتات العادية. فوجود الصانعات النشوية لا يؤدي إلا إلى زيادة لزوجة السيتوبلازم والتي تؤدي بدورها إلى زيادة فعالية تحسس الجاذبية لخلايا الأنواع العادية. إن هذا المفهوم من التحريض سيكون بدون أدنى شك حافزاً لمزيد من الأبحاث الواعدة حول آلية تحسس الجاذبية والمراحل الأولى لنقل الإشارات وترجمتها.

ب-3- الاستجابة للجاذبية: Reponse au gravitropisme

بقيت نتائج الدراسات حول دور الهرمونات النباتية في استجابة الجذور للجاذبية الأرضية متناقضة لفترة طويلة من الزمن. ويحتل الأوكسين من بين هذه الهرمونات أهمية خاصة في كل الفرضيات التي حاولت تفسير الانتحاء الأرضي للجذور. فحسب فرضية (Cholodny et Went) يتم إعادة توزيع الأوكسين في الأعضاء الموضوعة أفقياً على نحو غير متساوٍ. حيث يتم انتقاله جانبياً تحت تأثير الجاذبية الأرضية ليتجمع في الوجه السفلي فيصبح تركيزه أكبر من تركيزه في الوجه العلوي. وقد تبين أيضاً أن الدرجة الفضلى لنمو الجذور تتطلب معياراً من الأوكسين أقل بحوالي 100 مرة من تلك التي للكوليوبتيل أو الساق. وهذا ما يفسر الاستجابة المتعكسة لكل من الجذر والساق لدى جعلهما في وضع أفقي حيث يصل تركيز الهرمون في الوجه السفلي للجذر بسرعة إلى درجة فوق فضلى مما يؤدي إلى تثبيط نموه بينما يبقى التركيز في الوجه العلوي قريباً جداً من الدرجة الفضلى فيستمر النمو. في حين يكون هذا التركيز في الوجه السفلي للساق أو الكوليوبتيل في الدرجة الفضلى مما يؤدي إلى تسارع نموه. ويتعبّر آخر يتم تدخّل الأوكسين على شكل (تدرج أوكسيني)، (Moore et Evans 1986)

إلا أن الأبحاث والدراسات الحديثة والتحليل الأكثر دقة أظهرت أن الأوكسين الذي يتجمع في الجذر وبخاصة في مستوى الاسطوانة المركزية، لا يمكن إعادة توزيعه تحت تأثير الجاذبية الأرضية بانتقاله جانبياً نحو الوجه السفلي على نحو مشابه لما يحدث في

الكوليوبيتيل. وإنما على العكس تماماً يبقى التركيز متماثلاً في كل من الوجهين العلوي والسفلي إن لم يكن أكبر على الوجه العلوي. وبالفعل تبيّن:

1. أن وضع الجذر بشكل أفقي يؤدي إلى تناقص سرعة نمو كل من الوجهين العلوي والسفلي على حد سواء بالمقارنة مع سرعة نموها في الوضع الشاقولي. إلا أن سرعة نمو الوجه السفلي أقل من سرعة نمو الوجه العلوي.
2. تؤدي إضافة الأوكسين خارجي المنشأ إلى تزايد سرعة نمو الوجهين معاً وينسب تماثل تقريباً.

3. لا يمكن فهم هذه النتائج وتفسيرها إلا إذا كان الأوكسين الذي ينشط النمو معاكساً لمثبط نوعي يعمل على إعاقة النمو. ولذلك اتجه الباحثون نحو البحث عن مثبط آخر للنمو بغية تحديد الآلية القائمة بين القلنسوة (مكان الإحساس) وبين منطقة الاستطالة (مكان الاستجابة أو الانحناء) (Audus , Juniper , Pilet , 1997 – 1980) نذكر من هذه الأبحاث:

أ- معالجات يدوية - جراحية تقوم على عزل جزئي لمكان الإحساس أو مكان الاستجابة.

ب- معايرة الهرمونات داخلية المنشأ في مختلف مناطق الجذر في الوضعين الشاقولي والأفقي.

ج- تم استخدام جذور أحاديات الفلقة (الذرة مثلاً) في هذه التجارب لسهولة نزع القلنسوة. وقد أفضت هذه البحوث (الشكل 6:4) إلى:

1. يؤدي نزع القلنسوة إلى متابعة نمو الجذر من جهة وإلى انعدام قدرته على الإحساس بالجاذبية والاستجابة لها بالانحناء من جهة أخرى. وذلك في الوضع الأفقي للجذر إلا أنه يستعيد هذه القدرة إذا ما أعيدت القلنسوة إلى القمة (الشكل 6:4 - b).
2. نزع القلنسوة واستبدالها بقلنسوة نوع آخر، تؤدي إلى استعادة الجذر للإحساس والاستجابة (قلنسوة جذر العدس بدلاً من قلنسوة جذر الذرة مثلاً) فالعامل المفترض والذي تم انتقاله غير نوعي.

3. عزل القلنسوة جزئياً عن منطقة الاستطالة بصفيحة نفوذة وبصفيحة أخرى غير نفوذة يؤدي إلى فقدان الاستجابة بالانحناء في الحالة الثانية بينما تحدث في الحالة الأولى. وهذا يشير أن العامل المفترض قابل للاندخال بالماء.

4. عزل القلنسوة جزئياً عن منطقة الاستطالة بصفيحة من الميكا يؤدي إلى انحناء الجذر نحو الجهة المقابلة (الشكل 6:4-d). ولا يكون لهذه الصفيحة أي تأثير إذا ما كان الجذر منزوع القلنسوة أو إذا ما وضعت في أي منطقة أخرى من الجذر.

5. ويمكن التأكد بصورة أكثر دقة من الطبيعة المثبطة لهذا العامل أو العوامل المفترضة باستئصال نصف القلنسوة فقط، فالجذر ينحني دائماً نحو الجهة التي بقي فيها النصف الآخر للقلنسوة ومهما كان وضع الجذر شاقولياً أم أفقياً (الشكل 6:4-C). كما أن إعادة النصف المستأصل إلى مكانه للجذر في وضع شاقولي لا يؤدي إلى الانحناء.

وهكذا نرى أن كل ما يحدث كما لو أن مادة مثبطة للنمو يتم اصطناعها في القلنسوة وتنتقل منها إلى منطقة الاستطالة حيث يتم تثبيط.

إن التحليل الكيميائي الطيفي Spectrographie للقلنسوة كشف عن وجود عددٍ من مثبطات النمو التي تصنعها خلايا القلنسوة، ويبدو أن حمض القطع (ABA) من أهمها، والتي تنتقل نحو منطقة الاستطالة، ويتوزع هذا الحمض بشكل متجانس في الوضع الشاقولي للجذر، بينما يصبح غير متساوٍ في الوضع الأفقي بحيث يكون أكثر تركيزاً على الوجه السفلي. كما أن تطبيق هذا الحمض خارجياً على جذر في وضع أفقي يميل إلى التجمع في الوجه السفلي، وإن استئصال القلنسوة وتطبيقه على جهة واحدة من القمة (نصف القمة) التي نُزعت قلنسوتها يؤدي إلى استجابة الجذر بالانحناء نحو الجهة المعالجة (حيث يتم تثبيط نمو الخلايا) وعلى نحو مشابه لتحريض الجاذبية. (Wil Kims, 1984).

وهكذا نرى أن: خلايا القلنسوة تعيق النمو عن طريق إنتاجها لمثبطات تنتقل منها نحو منطقة الاستطالة وأن الـ ABA وربما مثبطات أخرى لم يتم تحديدها بعد هي التي يعاد توزيعها في منطقة الاستطالة تحت تأثير الجاذبية الأرضية .

وبالمجمل: قادت الأبحاث الأكثر حداثة إلى القبول بأن نمو الجذر من جهة والإحساس بالجاذبية وللاستجابة لها من جهة أخرى تكون تحت إشراف تيارين متعاكسين من المنظمات: الانتقال القطبي القاعدي للأوكسين (من الأعلى إلى الأسفل) والانتقال المعاكس القاعدي (من قمة الجذر نحو الأعلى) للمثبطات التي تنتجها القلنسوة. ومع ذلك لا بدّ من الإشارة، أنّ هناك بعض النباتات ذات الجذور الطافرة (مثل نبات الذرة) أو المعالجة بالفليوريدون Fluridone. والتي لا تحوي على ABA، وتبدي استجابة طبيعية للجاذبية الأرضية. أي أنه حتى الآن لم يتم البرهان على نحو قاطع عن دور الهرمونات النباتية في الانتحاء الأرضي للجذور، بالرغم من الاحتمال الكبير لدور الأوكسين.

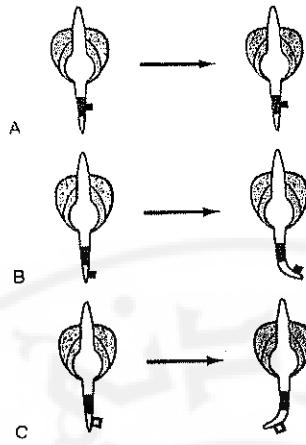
ب-4- دور الكالسيوم في الانتحاء الأرضي Role du calcium dans le gravitropisme:

تمكن عدد من الباحثين الكشف عن دور مؤثر للكالسيوم في الانتحاء الأرضي لكل من الكوليوبتيل والجذر على حد سواء (Audus, 76) و (Moore et Evans, 1986). فالكالسيوم المشع Ca^{45} يتجمع في الجزء العلوي للكوليوبتيل وفي الجزء السفلي للجذر لدى جعل هذه الأعضاء في وضع أفقي. كما تبين وجود علاقة واضحة بين الكالسيوم والأوكسين. فتطبيق الأوكسين خارجي المنشأ بشكل غير متساوي (جانبياً) على الأعضاء الموضوعة أفقياً يؤدي إلى إعادة توزيع الكالسيوم على نحو مماثل (أي تجميع كل من الأوكسين والكالسيوم في الوجه السفلي). وإن إضافة مثبطات انتقال الأوكسين (NPA و TIBA) تعيق إعادة هذا التوزيع للكالسيوم. وقد تم تأكيد هذه النتائج بدراسة تعتمد على الكيمياء النسيجية وذلك بتثبيت النسيج بمزيج يحتوي على الأنثيمونيئات البوتاسيوم: antimoniate du potassium (ملح مؤكسد من $KSB(OH)_6$)، حيث يشكل الكالسيوم الحر أنثيمونيئات الكالسيوم التي تترسب في مكانها والتي يمكن مشاهدتها بفحص المقاطع النسيجية (R.Slocum et S.Roux 1983). ويمكن إعاقة كل من إعادة توزيع الكالسيوم والانتحاء الأرضي، إذا ما عولجت النسيج مسبقاً بمادة chelateur EGTA التي ترتبط بالكالسيوم الحر. كما يمكن جعل الكوليوبتيل يستعيد استجابته

للجاذبية الأرضية إذا ما تمت المعالجة بمادة الكلوروبرومازين Chloropromazine المثبطة للكالموديلين Calmoduline وهو بروتين ضروري لتثبيت الكالسيوم. وهذا يفترض أن الاستجابة للجاذبية تتطلب في إحدى المراحل تدخل المركب $Ca^{+2}/calmoduline$ (كالموديلين/ Ca^{+2}).

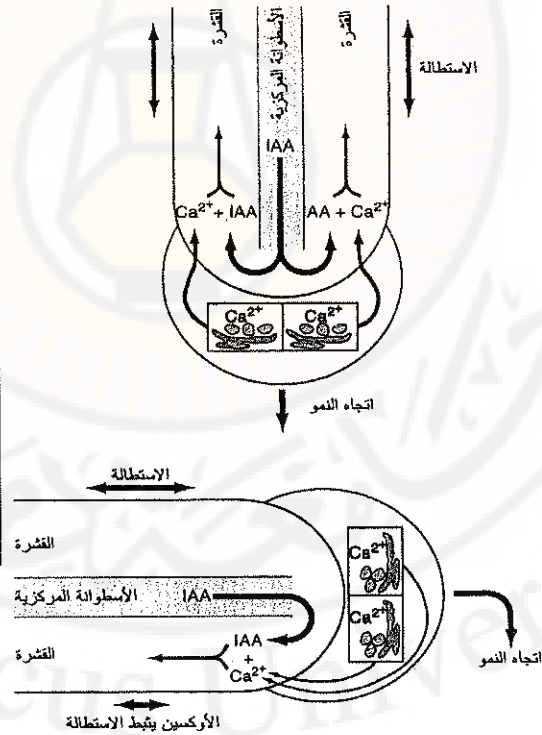
إن الأبحاث التي أجريت في مخبر (MOORE ET Evans , 1986) حول دور الكالسيوم في الانتحاء الأرضي للجذر بيّنت: أن تطبيق قطعة من الآجار المحتوية على 10mM من كلور الكالسيوم $CaCl_2$ على أحد جانبي الجذر لا تؤدي إلى انحنائه إلا في حال تطبيقها على قمة الجذر الشكل (8:4)، ويبدو أن انتقال الكالسيوم لا يتم إلا في مستوى القلنسوة. ويصبح مستحيلاً لدى نزع القلنسوة، وإن هذا الانتقال يتجه نحو الوجه السفلي. ويبدو أيضاً أن انتقال الكالسيوم لا يتم عبر خلايا القلنسوة مباشرة وإنما عن طريق الطبقة المخاطية السميكة التي تغطي هذه الخلايا. لأن إزالة هذه الطبقة بالغسل المتكرر تفقد الجذر إحساسه بالجاذبية.

كما تبين أيضاً أن إعادة التوزيع غير المتساوي للكالسيوم مقارنة مع إعادة توزيع الأوكسين يكون في الكوليوببتيل على نقيض الجذر لدى جعلهما في وضع أفقي حيث ينتقل الكالسيوم ليتجمع في الجزء السفلي للقلنسوة وفي الجزء العلوي للكوليوببتيل. تأسيساً على هذه النتائج التي هي في غاية الأهمية وبخاصة دور الكالسيوم وإعادة توزيعه تحت تأثير الجاذبية. اقترح كل من Moor et Evans فرضية تشرح آلية الانتحاء الأرضي للجذر الرئيسي الشكل (9:4).



الشكل (8:4) انحناء جذر نبات الذرة استجابة للكالسيوم. A : وضع قالب من الآجار المحتوي على الكالسيوم على أحد جانبي منطقة الاستطالة للجذر، ليس له أي تأثير. B : وضع هذا القالب على قمة الجذر يؤدي إلى انحنائه نحو مصدر الكالسيوم. C : وضع قالب من الآجار يحتوي على EGTA التي ترتبط بالكالسيوم الحر، يحرض الانحناء نحو الجهة المعاكسة.

الشكل (9:4) يمثل فرضية (Moore et Evans) في آلية الانحناء الأرضي للجذر. (إن الوضع الأفقي للجذر يحرض انتقال صانعات النشاء التي تحرض بدورها تدفق الكالسيوم نحو الوجه السفلي، ويؤدي ارتفاع تركيز الكالسيوم إلى تحريض ارتفاع تركيز الأوكسين الذي يثبط استطالة خلايا الوجه السفلي للجذر).



عندما يكون الجذر في الوضع الشاقولي الطبيعي، يكون رشح الكالسيوم من الطبقة المخاطية المحيطة بالخلايا الخارجية للقلنسوة متساوياً ولذلك لا يظهر تدرج من الكالسيوم في قمة الجذر التي تتابع نموها نحو الأسفل بشكل مواز لقوة الجاذبية الأرضية. وهذا ما ينطبق أيضاً على تدفق الأوكسين بصورة متساوية من القلنسوة نحو قمة الجذر. أما الوضع الأفقي للجذر يحرض من جهة ظهور تدرج كهر-كيميائي gradient électochimique الذي يُعزى إلى إنتاج البروتونات (H^+) في الوجه العلوي، كما يحرض من جهة أخرى حركة قمية للكالسيوم في النسيج المركزي لخلايا القلنسوة. وإن مصدر هذا الكالسيوم غير معروف بدقة، ويبدو أنه يتحرر من الشبكة السيتوبلاسمية نتيجة للتأثيرات المتبادلة بينها وبين حركة الصانعات النشوية.

كما يبدو أن التدرج الكهرو-كيميائي هو الذي يحرض تشتت الكالسيوم وانتقاله للأسفل عبر الطبقة المخاطية ويمتد نحو الخلف على طول الوجه السفلي للجذر مما يؤدي إلى تجمع الكالسيوم على امتداد الجزء السفلي بدءاً من القلنسوة وحتى منطقة الاستطالة. وهنا لا بد من التساؤل كيف تم ترجمة هذا التجمع للكالسيوم (أو التعبير عنه) إلى الاستجابة على شكل نمو متفاوت؟ وتكمن الإجابة في الاحتمالين التاليين:

الاحتمال الأول: يعمل الكالسيوم على جذب الأوكسين وتجميعه في الجزء السفلي من الجذر، مما يؤدي إلى ارتفاع تركيزه لدرجة يصبح مثبطاً للنمو، وهذا ما يؤكد فرضية Cholodny et went التي تعزو إعادة التوزيع غير المتساوي للأوكسين إلى الجاذبية الأرضية. ولكن هنا عن طريق إعادة توزيع الكالسيوم. ومع ذلك لا يوجد ما يؤكد إعادة التوزيع غير المتساوي للأوكسين داخلي المنشأ ولذلك استبعد هذا الاحتمال.

الاحتمال الثاني: يرفع الكالسيوم من حساسية النسيج للأوكسين. فالأوكسين لا يثبط نمو الجذور التي تعاني من نقص الكالسيوم. وبالنسبة ليس المهم إعادة التوزيع غير المتساوي للأوكسين بتأثير الجاذبية الأرضية. ولكن المهم إعادة التوزيع غير المتساوي للكالسيوم الذي يؤدي إلى تباين في فعالية الأوكسين في كل من الوجهين العلوي والسفلي، وبالتالي تحريض النمو المتباين الذي نشاهده.

وهكذا: نرى أن هذه الفرضية، ومع أن جزءاً منها ما يزال نظرياً. إلا أنها تتوافق مع عدم وجود تدرج أوكسيني (التوزيع غير المتساوي على الوجهين) والذي إليه تعزى الاستجابة للجاذبية الأرضية، كما تتوافق مع مشاهدات أخرى، ومع ذلك يبقى من الضروري البرهان تجريبياً عن العلاقة بين الكالسيوم وحساسية النسيج للأوكسين. فهذه الفرضية تشجع الباحثين وتحفزهم بدون أدنى شك على متابعة البحوث المكملية وبخاصة تدرج الكالسيوم وتأثيره في آلية ضبط الانتحاء.

والخلاصة: وضع الجذر أفقياً يحتاج مدة من الزمن حتى يستطيع الانحناء وتدعى هذه المدة بالكمون أي الزمن اللازم لتبدل اتجاه النمو من الأفقي إلى الشاقولي. والذي يسبب ردود الفعل التالية:

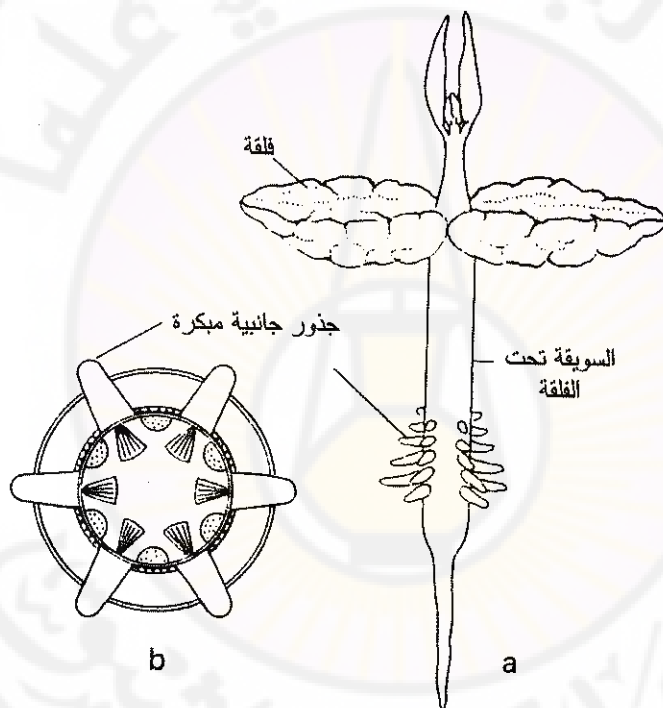
1. الإحساس Perception ويقابل حركة الصانعات النشوية أو سقوطها.
2. تحويل الرسالة أو الإشارات Transformation de signale.
3. نقل الرسالة أو المعلومة بدءاً من الخلايا الحساسة للجاذبية (القلنسوة) وحتى خلايا منطقة الاستطالة.
4. الاستجابة على شكل تكيف نسبي (تخفيف سرعة استطالة خلايا الوجه السفلي) وتتم هذه المراحل في الجذر الموضوع أفقياً في غضون ساعة ونصف فقط.

ج- ضبط الانتحاء الأرضي الأفقي أو المائل للجذور الثانوية: controle de la plagiotropisme

لاحظ عدد من الباحثين ومنذ زمن بعيد أن قطع قمة الجذر الرئيسي، تؤدي إلى ميل الجذور الثانوية للانتحاء الشاقولي تدريجياً كلما اقتربنا من منطقة القطع. إلا أن أول دراسة تجريبية معمقة للعوامل التي تضبط اتجاه النمو الأفقي للجذور الجانبية وتحدد مصيرها، تعود إلى NEVILLE وتلميذه Dyanat (1970 – 1972) وذلك على نبات الكاكاو Theobroma cacao الذي يتصف بالتعدد الشكلي لجذوره.

يكون الجذير Radicule (الجذر الجنيني أو جذر ما قبل الإنبات) لبذرة هذا النبات شاقولي الانتحاء بالأصل ويبقى كذلك بعد الإنبات، أي عندما يستأنف نشاطه مشكلاً الجذر الرئيسي ما بعد الإنبات، ويظهر على هذا الجذر بجزيه (ما قبل الإنبات

وما بعده) مجموعتان من الجذور الثانوية ذات الانتحاء الأرضي الأفقي: يبدأ تنامي المجموعة الأولى بعد 2-3 أيام من الإنبات بدءاً من خلايا المحيط الدائر، وتبرز على سطح الجذر ما قبل الإنبات بعد 5-6 أيام من الإنبات في 6 صفوف طولية وفي كل صف 5 جذور تدعى بالجذور المبكرة. بينما تظهر المجموعة الثانية على الجزء ما بعد الإنبات وتدعى بالجذور المتأخرة، وتتميز الجذور الثانوية عن الجذر الرئيسي إضافة إلى صفة الانتحاء الأفقي بأنها أكثر قصراً وأقل ثخانة وأصغر عدداً من حيث الحزم الناقلة (4 حزم بدلاً من 6 حزم) . الشكل (10:4).



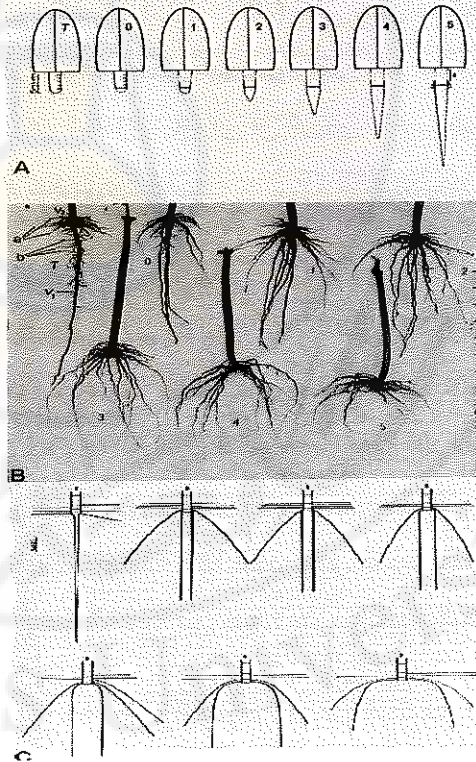
الشكل (10:4) رسم إجمالي لبادرة فتيّة لنبات الكاكاو بعد 15 يوم من الإنبات يُظهر الجذر ما قبل الإنبات ويحمل الجذور الجانبية المبكرة، والجذر ما بعد الإنبات ويحمل الجذور الجانبية ما بعد الإنبات (a)، مقطع عرضي في مستوى الجذور المبكرة يُظهر عدد الجذور الثانوية وعدد الحزم الناقلة (b).

تقوم هذه البحوث على وضع علامات على شكل خطوط من الحبر الصيني لكل ملليمتر بدءاً من قمة الجذير ثم تُقطع القمة من المليمتر الأولى في فترات زمنية متأخرة تدريجياً بدءاً من يوم الزرع وحتى اليوم الخامس من الإنبات الشكل (11:4) فتبين:

أنّ قطع القمة يؤدي إلى تبدل عميق في طبيعة الجذور الثانوية المتشكلة وذلك تبعاً للمسافة التي تفصلها عن مكان القطع، فبينما تبقى الجذور البعيدة أفقية الانتحاء، تميل الجذور الأقرب إلى الانتحاء الشاقولي تدريجياً كلما اقتربنا من منطقة القطع من جهة وكان قطع القمة مبكراً من جهة أخرى.

وبتعبير آخر: يتوقف مصير الجذور الثانوية القريبة جداً من منطقة القطع على اليوم الذي تمت فيه عملية قطع القمة: فإذا تم القطع مبكراً تبدل انتحاء الجذور الثانوية مباشرة من الأفقي إلى الشاقولي والتي تحل مكان الجذر الرئيسي، فيتسارع نموها وتزداد ثخانتها (وهي صفات الجذر الرئيسي) الشكل (I,O,C,B-11:4). بينما ينتقل الانتحاء من الأفقي إلى المائل تدريجياً إذا ما تم القطع في مرحلة متأخرة قليلاً (الشكل 11:4-3,2,C,B). في حين لا يحدث هذا الانتقال إلاّ بعد فترة من النمو الأفقي أو المائل وتطول هذه الفترة كلما تأخرت عملية القطع الشكل (5,4:C,B -11:4)، في حين تبقى هذه الجذور أفقية بشكل دائم إذا ما تمّ القطع بعد اليوم الثامن.

الشكل (11:4) A: رسم تخطيطي يمثل قطع قمة الجذير لبادرات فتية لنبات الكاكاو إما لحظة زراعة البذرة (O) أو بعد الإنبات (1-5 أيام) ويمثل الرسم المنقط الجزء المقطوع من قمة الجذر الرئيسي تبعاً لليوم الذي تمت فيه عملية القطع. (e: السويقة تحت الفلقات، T: النباتات الشاهدة). B: صور للجذرية للمجموعات المختلفة بعد 15 يوم من بدء التجربة. a: جذور جانبية مبكرة أفقية الاتجاه، b: جذور جانبية متأخرة أفقية الانتحاء، V2: الجذر الرئيسي ما قبل الإنبات، V1: الجذر الرئيسي ما بعد الإنبات. C: رسم تخطيطي يمثل نتائج عملية القطع حيث يُظهر اتجاه النمو (شاقولي، مائل، أفقي) ومتوسط الطول والثخانة للجذور في المجموعات المختلفة (T و O-5). قارن بين C و B.

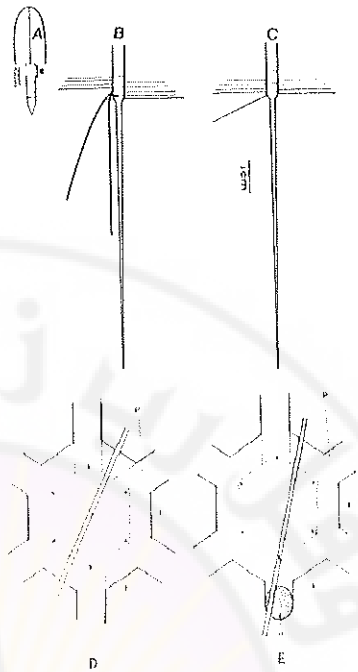


يتضح من هذه النتائج أن للجذور الثانوية انتحاء شاقولي بالأصل، وتكتسب صفة الانتحاء الأفقي تدريجياً (مع الصفات الأخرى المرافقة: نمو بطيء، أقطار نحيلة، وحزم ناقلية أقل عدداً) وذلك تحت التأثير المنظم والمحرض للمرستيم القمي للجذر الرئيسي، وحتى تصبح هذه الصفات ثابتة ثباتاً لا رجعة فيه، يجب أن تبقى هذه الجذور الثانوية خاضعة لهذا التأثير لمدة أسبوع على الأقل، ويبدو أن ثبات هذه الصفة يعود لنشاط مورثي في مستوى خلايا المرستيم.

وباختصار: يحرض مرستيم الجذر الرئيسي ذات الانتحاء الشاقولي الانتحاء الأفقي لمرستيم الجذور الثانوية ولتحديد الأنسجة التي يمكن لهذا التأثير المحرض أن ينتقل بواسطتها إلى مرستيم الجذور الثانوية، تبين أن حز قمة الجذر الرئيسي بعد 3 أيام من الإنبات في مستوى الفاصلة الأولى حزاً أفقياً بحيث يفصل نصف ثخانة الجذر فقط الشكل (A - 12:4) يؤدي إلى تبدل اتجاه نمو الجذور الثانوية الواقعة فوق الحز مباشرة فتممو في الاتجاه الشاقولي بدلاً من الأفقي (الشكل B - 12:4)، في حين تحافظ الجذور الثانوية في الجهة المقابلة للحز على نموها الأفقي الطبيعي وعلى نحو مشابه للجذور الثانوية في النباتات الشاهدة (الشكل C - 12:4). أي أن التأثير لا يستطيع الالتفاف حول منطقة الحز، وأنه ينتقل باتجاه شاقولي.

كما تبين أن تمرير خيط عمودي على محور الجذر الرئيسي بواسطة إبرة دقيقة في مستوى الفاصلة الثانية بعد يومين من الإنبات لا يؤثر في تنامي الجذور الثانوية إلا في بعض الحالات حيث يتبدل انتحاء الجذور الثانوية الواقعة مباشرة فوق نقطة دخول الخيط أو خروجه من الأفقي إلى الشاقولي وهي نتيجة مشابهة للنتيجة السابقة. وتظهر الدراسة النسيجية للمقاطع العرضية لتلك المنطقة أن اتجاه نمو الجذور الثانوية لا يتبدل إلا إذا صادف واخترق الخيط الحزمة الخشبية الابتدائية المقابلة لهذا الجذر، أي عندما يقطع مرور الخيط الاتصال الشاقولي عن طريق الأوعية الخشبية بين قمة الجذر ومنطقة تشكل الجذور الثانوية (الشكل E,D - 12:4).

الشكل (12:4) A رسم تخطيطي لبادرات فتيّة لنبات الكاكاو.
A : بادرة فتيّة بعد 3 أيام من الإنبات، شُطر جذرها الرئيسي في مستوى الفاصلة الأولى أفقياً بحز شمل نصف ثخانتها.
B : البادرة ذاتها ولن بعد أن أصبح عمرها 15 يوماً. لاحظ تبدل انتحاء الجذور الجانبية الواقعة مباشرة فوق الحز وكذلك طولها وثخنها.
C : بادرة شاهد لها نفس العمر. قارن بين جذورها الجانبية والجذور الجانبية المقابلة للحز في B. D : مقطع عرضي في الجذر الرئيسي في مستوى اختراق الخيط (L) أفقياً. لاحظ أن الخيط لا يقطع أي حزمة خشبية ابتدائية (I') فتبقى الجذور الجانبية أفقية الانتحاء (p). E : مقطع عرضي في جذر رئيسي آخر. ولكن الخيط يقطع إحدى الحزم الخشبية (f)، فأصبح الجذر الجانبي الواقع فوق هذه الحزمة مباشرة شاقولي الانتحاء (O) بينما بقيت الجذور الأخرى أفقية الانتحاء (p).

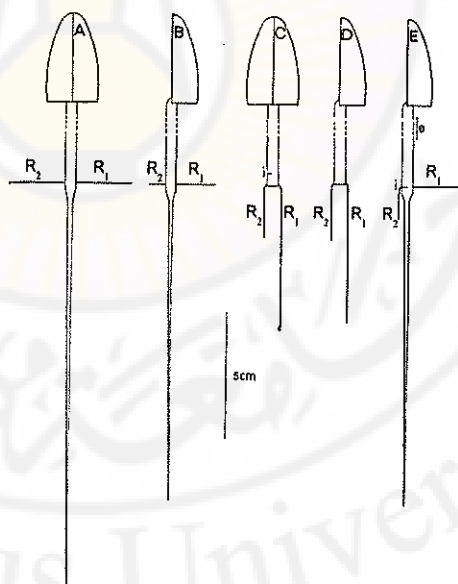


وباختصار : يمارس المرستيم القمي للجذر الرئيسي تأثيره المحرض للانتحاء الأفقي لمرستيم الجذور الثانوية عن طريق الأوعية الخشبية الابتدائية التي تصله مباشرة بمناطق تشكل الجذور الثانوية. فهذه الصفة تكتسب اكتساباً تدريجياً في غضون الزمن إضافة لذلك. فقد شاهدنا أن مرستيم الجذر الرئيسي يعيق أيضاً نمو هذه الجذور الثانوية وهذا ما لفت انتباه NEVILLE وتلميذه Dyanat. فاقترحا الفرضيتين الآتيتين:

الفرضية الأولى: يمارس مرستيم الجذر الرئيسي تأثيره المحرض للانتحاء الأفقي للجذور الثانوية عن طريق تأخير أو إعاقه نموها أي بشكل غير مباشر. وعلى هذا الأساس فإن أي نمط تجريبي يمكن أن يحد من سرعة نمو هذه الجذور الثانوية سيكون له تأثير مشابه تماماً لتأثير مرستيم الجذر الرئيسي حتى بعد قطع الجذر الرئيسي. وللتحقق من صحة ذلك أجريت سلسلة من التجارب الشكل (13:4) تعتمد على تخفيف سرعة نمو الجذور الثانوية فيزيولوجياً. وذلك باستئصال إحدى الفلقات أو حز أفقي تحت إحدى الفلقات مع ترك قمة الجذر الرئيسي أو قطعها فنجم عن ذلك في الحالتين تخفيف سرعة

نمو الجذور الثانوية الواقعة تحت الفلقة المحذوفة أو تحت الحز، وتتناقص طولها من 2-3 مرات مقارنة مع جذور الجهة المقابلة أو جذور الحالة الشاهدة (A). فعندما تكون هذه الجذور واقعة تحت تأثير الجذر الرئيسي مباشرة (A, B) والجذر R1 من (E)، يبقى انتحائها أفقياً مهما كانت سرعة نموها. في حين يصبح انتحائها شاقولياً عندما لم تعد تتلقى هذا التأثير مباشرة وبغض النظر عن سرعة نموها أيضاً (C, D) والجذر R2 من (E). وتبدو النتيجة في المجموعة (E) غاية في الأهمية وغنية عن التعبير فقد أصبح الجذر R2 شاقولي الانتحاء مع أن سرعة نموه أقل بكثير من سرعة نمو الجذر R1، فتبدل الانتحاء حصل للجذر الأقل سرعة في النمو ولكنه فلت من التأثير المباشر للجذر الرئيسي. ويمكن أيضاً تخفيف النمو ميكانيكياً عن طريق تغليف المنطقة التي ستظهر فيها الجذور الثانوية بقالب من الجبصين أو ربطها بعدة لفات من شريط لاصق وهي ماتزال في مرحلة لم يحدد مصيرها بعد. ولدى رفع هذا العائق الميكانيكي بعد 12 يوم من بدء التجربة، تستأنف هذه الجذور نموها النشط ويبقى انتحائها أفقياً كما في الحالة العادية بالرغم من توقف نموها طوال هذه المدة. ولكنها بقيت تحت التأثير المحرض لمرستيم الجذر الرئيسي.

الشكل (13:4) يمثل انتحاء الجذرين الجانبيين R1 و R2 فقط وطولهما في الحالة الشاهدة (A) وبعد حذف إحدى الفلقتين (B)، أو قطع قمة الجذر الرئيسي مع حز أفقي لنصف ثخانة الجذر الرئيسي تحت إحدى الفلقتين (C)، أو قطع قمة الجذر الرئيسي وحذف إحدى الفلقتين (D)، أو حذف إحدى الفلقتين وإجراء حز أفقي تحت الفلقة المحذوفة (E). (R1 و R2: الجذران الجانبيان، i: الحز الأفقي). (لم نرسم الجذور الجانبية الأخرى لتبسيط الشكل).



وهكذا نرى: أنه مهما كانت شدة التثبيط الفيزيولوجي أو الميكانيكي لنمو الجذور الثانوية، فإن هذه الأخيرة لا تكتسب صفة الانتحاء الأفقي إلا إذا خضعت إلى التأثير المحرض للجذر الرئيسي خضوعاً مباشراً وإلا بقي انتحاؤها شاقولياً. وهذا ما دحض صحة الفرضية الأولى.

الفرضية الثانية: يكون التأثير المحرض للجذر الرئيسي تأثيراً نوعياً، والذي ينتج إما عن حرمان الجذور الثانوية من مادة أو مجموعة مواد محرصة للانتحاء الشاقولي التي يتم تحويلها لصالح الجذر الرئيسي، أو أن الجذر الرئيسي يفرز مواد نوعية محددة للانتحاء الأفقي.

ويبدو من نتائج الدراسات التجريبية المتعددة أن الاحتمال الثاني أكثر قبولاً. وبالفعل تبين أن عدد الجذور الثانوية التي يتغير انتحاؤها من الأفقي إلى الشاقولي يزداد في الحالات التجريبية التالية:

1. حر المرستيم القمي للجذر الرئيسي طولياً إلى نصفين، يضعف تأثيره المحرض للانتحاء الأفقي طوال الفترة التي يكون فيها منهمكاً بتجديد مرستيم آخر أو بترميم ذاته. ويعود هذا التأثير إلى فعاليته بعد الانتهاء من التجديد.
2. إن إجبار الجذر الرئيسي على النمو أفقياً بواسطة أنبوب زجاجي مثلاً يؤدي إلى تناقص سرعة نموه وبالتالي تناقص تأثيره المحرض لدرجة لم يعد قادراً على ضبط الانتحاء الأفقي لجذوره الثانوية. مع أن الجذر الرئيسي يبقى محافظاً على انتحاء الشاقولي، بعد أن يجتاز الأنبوب الزجاجي.
3. إن وقف نمو المرستيم القمي للجذر الرئيسي ونشاطه بصبه في قالب من الجبسين بعد خمسة أيام من البذار. أو صب نهاية الجذر بعد قطع قمته أو قطع الجذر الرئيسي ما بعد الإنبات بالكامل مع الاحتفاظ بالجزء ما قبل الإنبات الذي ستتشكل فيه الجذور الثانوية المبكرة، مع أن عدد الجذور الثانوية التي أصبحت شاقولية الانتحاء قد ازداد زيادة واضحة الدلالة في كل هذه المجموعات التجريبية مقارنة مع المجموعة الشاهدة. فإن هذه الزيادة تبقى متفاوتة من مجموعة إلى أخرى

تبعاً لحجم الجذر أو حجم الجزء المتبقي منه بعد عملية القطع. ويتعبّر آخر: كلما ازداد طول الجذر أو الجزء المتبقي منه قلّ عدد الجذور الجانبية شاقولية الانتحاء وارتفع عدد الجذور الثانوية أفقية الانتحاء، أي ازداد التأثير المحرض للانتحاء الأفقي مع أن المرستيم متوقف عن نشاطه أو غير موجود.

لذلك، يُستبعد أن يكون هذا الاختلاف ناتجاً عن تحويل مرستيم الجذر الرئيسي لعوامل نوعية محرضة لصالحه وحرمان الجذور الثانوية منها. لأن هذا المرستيم متوقف تماماً عن نشاطه فالجبصين لا يتيح له أن يبقى مركزاً لجذب العوامل الغذائية و الهرمونية. ويبدو على العكس وجود عامل نوعي محرض للانتحاء الأفقي أو طليعة هذا العامل يتم اصطناعه في مستوى مرستيم الجذر الرئيسي عندما يكون نموه نشيطاً. وإذا ما توقف هذا المرستيم عن نشاطه تبقى كمية المادة المحرضة التي كان قد تم تركيبها قبل توقفه وتنتشر باتجاه الجذور الثانوية. فكلما كان طول القطعة المتبقية من الجذر كبيراً كانت كمية هذا العامل مرتفعة وهذا ما يفسر الاختلاف بين المجموعات التجريبية المختلفة.

ونشير هنا، إلى أنه لم يتم حتى الآن الفصل أو البت إذا كانت هذه العوامل المحرضة للانتحاء الأفقي للجذور الثانوية هي ذاتها المثبطة لنموه؟ أو مختلفة عنها؟ وما هو مؤكد أنّ تخفيف سرعة نمو الجذور الثانوية في المراحل الأولى من تناميها تبقى عاجزة عن تحريض انتحاءها الأفقي بغياب مرستيم الجذر الرئيسي.

وباختصار: يكتسب مرستيم الجذور الثانوية صفة الانتحاء الأفقي بفعل التأثير النوعي المحرض للمرستيم القمي للجذر الرئيسي. عن طريق اصطناعه لعامل نوعي محرض أو مجموعة عوامل. فهذه الصفة تكتسب تدريجياً خلال فترة لا تقل عن أسبوع تبقى فيها واقعة تحت هذا التأثير المحرض. إنّ رفع هذا التأثير أثناء هذه الفترة، يؤدي إلى تراجع صفة الانتحاء الأفقي وظهور صفة الانتحاء الشاقولي. بينما تصبح بعد تجاوز تلك الفترة صفة ثابتة في مستوى مرستيم الجذور الثانوية ثباتاً لا رجعة فيه نهائياً. أي صفة ثابتة تلقائياً: automaintenu ، وهذا ما نشاهده في الجملة الفارعية أيضاً (كما سنرى فيما بعد).

ويرى NEVILLE أن لهذا التأثير المحرض خاصة كمية. أي أن كمية العوامل المحرصة للانتحاء الأفقي التي ينتجها مرستيم الجذر الرئيسي متناسبة طرماً مع سرعة نموه، كما أن متطلبات الجذور الثانوية من هذه العوامل حتى تصبح قادرة على الاستجابة لها متناسبة طرماً مع سرعة نموها أيضاً.

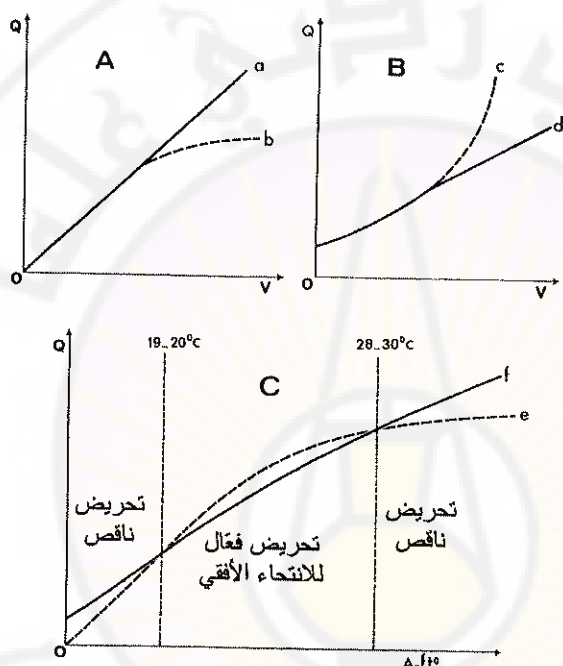
وتتطوي هذه الخاصة الكمية أيضاً على توازن بين سرعة نمو الجذر الرئيسي وسرعة نمو جذوره الثانوية، فعندما نخفف من سرعة نمو الجذر الرئيسي بإجباره على النمو أفقياً مثلاً، تقلت بعض الجذور الثانوية من تأثيره المحرض فتنمو بالاتجاه الشاقولي، وما أن تصبح شاقولية الانتحاء فعلاً حتى تأخذ صفة الجذر الرئيسي فيضاف تأثيرها المحرض إلى تأثير الجذر الرئيسي، فيصبح مجموع التأثيرين كافياً لتحريض الانتحاء الأفقي للجذور الثانوية الأخرى. وبالنتيجة يكون التأثير المحرض تأثيراً تجميعياً Cumulable.

إلا أن تخفيف السرعة العامة لنمو البادرات الفتية عن طريق خفض درجات الحرارة العادية (24 - 26 م°) إلى (21 - 23 م°) بمعدل (2 - 3 م°) لا تؤدي إلى النتيجة السابقة. حيث يبقى تأثير الجذر الرئيسي كافياً لضبط الانتحاء الأفقي لجذوره الثانوية. لأن تناقص سرعة نمو الجذر الرئيسي رافقه تناقص في سرعة نمو جذوره الثانوية أيضاً. أما زيادة النشاط العام للنبات برفع درجة الحرارة إلى أكثر من 28 م°، تؤدي إلى زيادة متطلبات الجذور الثانوية من التأثير المحرض لدرجة يصبح عندها الجذر الرئيسي عاجزاً عن إنتاج الكمية الضرورية من العوامل المحرصة. فينتج عن ذلك نجاح بعض الجذور الثانوية من الإفلات من هذا التأثير فيتحول انتحاؤها إلى الشاقولي، ولكن سرعان ما ينضاف تأثيرها إلى تأثير الجذر الرئيسي ليصبح المجموع كافياً من جديد لتحريض الجذور الثانوية الأخرى... وهكذا

بالمقابل، فقد شاهدنا أن تمايز الانتحاء الأفقي للجذور الثانوية بعد وقف نموها ميكانيكياً بغمد من الجبصين، يتطلب دائماً كمية معينة من التأثير المحرض للجذر الرئيسي بالرغم من توقف نموها. وهذا ما يتوافق مع الحالة التي نخفف فيها النمو العام للنبات بخفض درجة الحرارة أقل من 20 م° تقريباً، حيث تتناقص سرعة نمو الجذر

الرئيسي نتيجة لتناقص النمو العام للنبات فيتناقص تأثيره المحرض إلى درجة لم يعد كافياً لتأمين الحد الأدنى اللازم لتحريض الانتحاء الأفقي.

إن مجمل هذه النتائج قادت إلى افتراض مخطط عام يوضح جملة التأثيرات المتبادلة التي تتيح للجذر الرئيسي تحريض الانتحاء الأفقي لجذوره وضبطه، الشكل (14:4).



الشكل (14:4) يمثل الآلية التي يضبط بها الجذر الرئيسي الانتحاء الأفقي لجذوره الجانبية. (A) كمية العوامل المحرصة للانتحاء الأفقي التي ينتجها مرستيم الجذر الرئيسي ذات الانتحاء الشاقولي تبعاً لسرعة نموه (v) محور السينات و (Q): كمية العوامل المحرصة. (B) متطلبات الجذور الجانبية من هذه العوامل اللازمة لتحريض انتحاءها الأفقي والمحافظة عليه، تبعاً لسرعة نموها وذلك خلال الأيام الأولى والتي تؤدي بعد أسبوع تقريباً إلى جعل هذه الصفة المكتسبة بالتحريض صفة دائمة ومستقلة عن تأثير الجذر الرئيسي. (C) كمية العوامل المحرصة للانتحاء الأفقي (الخط المنقط: e) وحاجة الجذور الجانبية (الخط المستمر: F) تبعاً لسرعة النمو العام للنبات (A: محور السينات) والتي تعتمد على درجة الحرارة (A=FTO). حسب (Dyanat et NEVILLE, 1972).

تكون كمية العوامل المحرّضة للانتحاء الأفقي والتي ينتجها الجذر الرئيسي متناسبة مع سرعة نموه الشكل (A-14:4)، فمن المنطقي الافتراض عندئذٍ بأن انعدام سرعة النمو يقابله توقف اصطناع هذه العوامل وانعدامها أيضاً.

وعندما تزداد السرعة لدرجة عالية، يصبح الجذر الرئيسي عاجزاً عن إنتاج ما يكفي من هذه العوامل لضبط الانتحاء الأفقي لجذوره. لأن متطلبات الجذور الثانوية ارتفعت هي الأخرى بسرعة أكبر من سرعة نموها الشكل (B-14:4). وقد شاهدنا أن متطلبات الجذور الثانوية لا تنعدم وإن انعدمت سرعة نموها فتبقى بحاجة إلى الحد الأدنى من تلك العوامل المحرّضة لانتحاءها الأفقي، ومع تسارع نموها فيما بعد، ترتفع متطلباتها الضرورية، والخط البياني في الشكل (C-14:4) يلخص مجمل هذه النتائج. فحسب النشاط العام للنبات، تكون كمية العوامل المحرّضة التي ينتجها الجذر الرئيسي (e) والكمية الضرورية التي تتطلبها الجذور الثانوية لتصبح أفقية الانتحاء (F).

تزداد سرعة النمو مع ارتفاع درجة الحرارة (ضمن المجال الملائم للحياة)، ويتقاطع هذان الخطان البيانيان (e) و (F) في نقطتين مقابلتين لدرجات الحرارة الحرجة: النقطة الأولى من 19-22 م° والنقطة الثانية من 28-30 م°. تكون متطلبات الجذور الثانوية بين هاتين النقطتين الحرجتين أقل من كمية العوامل المحرّضة التي ينتجها الجذر الرئيسي، بالمقابل ترتفع حاجتها قبل هاتين النقطتين وبعدهما ارتفاعاً كبيراً يفوق ما ينتجه الجذر الرئيسي. فالعوامل التي تؤثر في سرعة نمو جذور النبات الفتى مثل الحرارة (عامل خارجي) والفلقات (عامل داخلي)، لا تتدخل إذن في ضبط انتحاء الجذور الثانوية (الأفقي، والمائل، والشاقولي) إلا بصورة ثانوية، فهذه العوامل تستطيع فعلاً تعديل النسبة بين كمية العوامل المحرّضة والكمية اللازمة لتحريض الانتحاء الأفقي للجذور الثانوية. إلا أنّ ماهية أو طبيعة تلك العوامل لم يتم تحديدها بعد، وهذا متروك للأبحاث الواعدة.

والمهم: إن المرستيم القمي للجذر الرئيسي الوتدي ما هو إلا قطب منظم لتشكل الجذور الثانوية ونموها وتحديد مصيرها. فبداءات الجذور الثانوية لم تكن لحظة تشكلها أفقية الانتحاء، وإنما اكتسبت تلك الصفة بفعل التأثير المحرض والمنظم المنبعث من هذا المرستيم، ولكي تصبح هذه الصفة ثابتة بشكل نهائي وذاتية لا رجعة فيها يجب أن

تخضع هذه البداءات إلى هذا التأثير لمدة لا تقل عن الأسبوع. فقطع القمة بعد ذلك ليس له أي تأثير على تعديل اتجاه النمو. لذلك لا يمكن تبديل مصير هذه الجذور إلا إذا تحررت من هذا التأثير في مرحلة مبكرة.

إنّ مثل هذه الدراسات ما تزال مستمرة وبخاصة على أنواع حراجية نظراً للفوائد التطبيقية المرجوة، نذكر منها على سبيل المثال وباختصار:

1. تنامي المجموع الجذري لنبات الأرز الشكل (15:4):

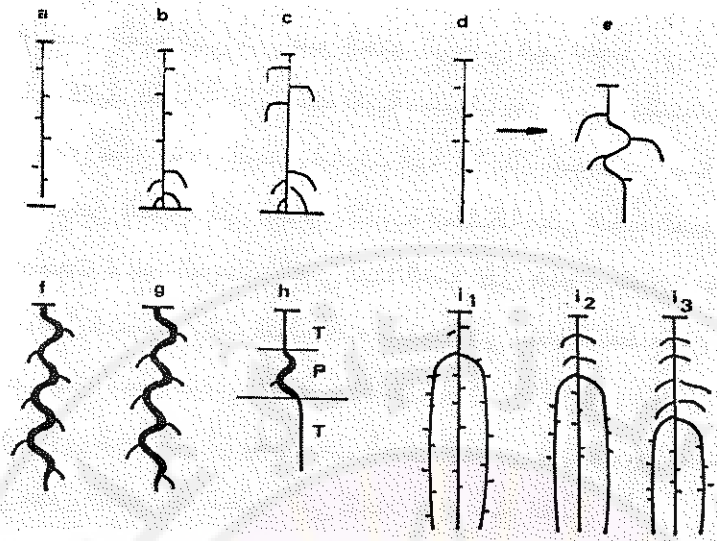
تتناقص سرعة نمو الجذر الرئيسي الوتدي كلما كانت قابلية الوسط الذي ينمو فيه صعبة الاختراق، بينما تزداد فروعه الجانبية. ففي وسط سهل الاختراق مثل التورب لا يشكل الجذر الرئيسي جذوراً ثانوية قصيرة جداً وأفقية الانتحاء الشكل (a-15:4). وإذا ما تم وقف نموه بحاجز أفقي، تزداد استطالة جذوره الجانبية القريبة من قمته ويصبح اتجاه نموها أقرب إلى الشاقولي الشكل (b-15:4). وإذا ما أوقف نموها هي الأخرى تميل الجذور الجانبية البعيدة عن القمة والقريبة من منطقة الطوق إلى النمو باتجاه قريب من الشاقولي ولكن بعد فترة من النمو الأفقي الشكل (c-15:4). وإذا ما تشوه الجذر الوتدي عرضياً (نتيجة انضغاط التربة مثلاً) وأخذ شكلاً معوجاً أو متعرجاً قليلاً، تصبح الجذور الجانبية الواقعة بين منطقة التشوه والطوق أكثر استطالة (الشكل d, e-15:4). فالجذر الوتدي لنبات الأرز يثبط نمو جذوره الثانوية ويضبط اتجاه نموها على نحو مشابه لجذر نبات الكاكاو. فعندما يتعذر نقل التأثير من قمته إلى مناطق تشكل جذوره الجانبية (بسبب وقف نموه أو نتيجة للتشوهات)، فإنّ هذه الأخيرة تفلت من هذا التأثير (في مرحلة الفتوة على الأقل).

إن استبدال التورب بتربة رملية مضغوطة قليلاً، يتباطأ نمو الجذر الوتدي ويزداد اعوجاجاً وثخناً، بينما تستطيل الجذور الجانبية التي تحررت من سيطرته (الشكل f-15:4). وعند إضافة طبقة من الرمل الخشن أو الحصة بسماكة 5 سم تقريباً إلى وسط التورب، فإنه لا يبدأ بالاعوجاج والثخن إلا عندما يخترق هذه الطبقة. وما أن يجتاها حتى يعود نحيلاً ومستقيماً (الشكل h-15:4) بينما لا يطرأ على نمو جذوره الجانبية تبدل

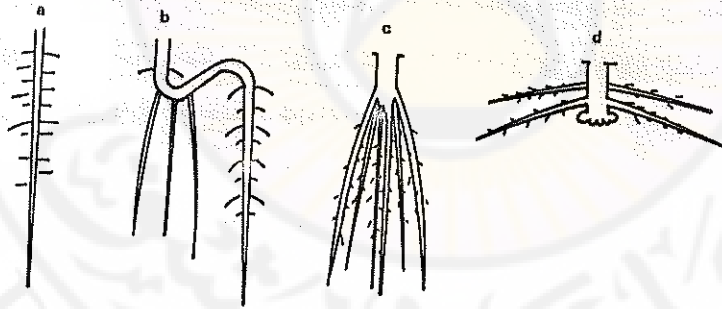
كبير. ربما لقصر الفترة التي كان نمو الجذر الرئيسي فيها بطيئاً. أي أن كبح التأثير المثبط لم يكن كافياً. فكلما ازداد تماسك التربة، ضعف نمو الجذر وقلت استطالته بينما يزداد ثخنه. ولدى قطع الجذر الوتدي لبادرات فتية (لا يقل عمرها عن ستة أشهر) على مسافة 1-9 سم من الطوق، فإن الجذور الثانوية المتشكلة على الجزء المتبقي منه والتي كانت قد خضعت لتأثير المرسّيم القمي لهذا الجذر قبل قطعه، تتحرر مؤقتاً من هذا التأثير، فتستطيل لبعض الوقت فقط، لأنه سيتجدد في منطقة القطع من 3-4 جذور شاقولية نأخذ مكان الجذر الوتدي المقطوع (الشكل 15:4 - i1, i2, i3). وهكذا نرى أنه يمكن أن يحل محل الجذر الرئيسي الوتدي، إما الجذور الجانبية الأقرب إلى مكان القطع وإما الجذور التي تتجدد في منطقة القطع.

2. تنامي المجموع الجذري لنبات الزان (الشكل 16:4):

يتشكل لنبات الزان في وسط رخو مثل التورب مجموع جذري وتدي (جذر رئيسي يحمل جذور جانبية قصيرة ونحيلة وأفقية الانتحاء) الشكل (16:4-a). إن أي تبدل يطرأ على شكل الجذر الوتدي يتيح لبعض الجذور الجانبية القريبة من منطقة الالتواء أن تصبح شاقولية الانتحاء فتأخذ بالتطاول والثخن الشكل (16:4-b). كما أن قطع الوتد من مسافة متغيرة من الطوق يؤدي إلى تجديد عدد من الجذور في منطقة القطع والتي تحل مكان الجذر الوتدي بالإنبابة (الشكل 16:4-c).



الشكل (15:4) رسوم تخطيطية توضح تنامي الجملة الجذرية في نبات الأرز *cedrus atlantica* بعد معالجات متنوعة: a : حالة شاهدة مزروعة في التورب. b, c : عند وضع حاجز في طريق الجذر الرئيسي. e, d : تشوه الجذر الرئيسي نتيجة لانضغاط التورب. f : استبدال التورب برمل مضغوط قليلاً. g : استبدال التورب برمل خشن. h : وضع طبقة من الرمل الخشن في وسط التورب. i1, i2, i3 : بعد قطع الجذر الرئيسي على مسافة 1.5-9 سم من الطوق. حسب (Toihen و Ridacker).



الشكل (16:4) رسم تخطيطي يمثل تنامي الجملة الجذرية لنبات الزان بعد معالجات متنوعة. a : تنامي الجذر في التورب، b : تنامي الجذر بعد تغير شكل الجذر الوتدي. لاحظ تحول الجذور الجانبية الرفيعة وأفقية الانتحاء إلى جذور شاقولية ضخمة، c : تنامي الجذر بعد قطع الجذر الوتدي لنبات عمره أسبوعان، d : تنامي الجذر بعد قطع الجذر الوتدي قريباً من الطوق لنبات عمره 3 سنوات. لاحظ تشكل الندبة للجرع وعدم تجديد أي جذر بديل.

أما في حال قطع الوتد لشجيرات فتية (لا يتجاوز عمرها 3 سنوات) وعلى مسافة 10 سم من الطوق (أي من مسافة بعيدة عن قمة الجذر)، لا يؤدي إلى تجديد أي جذر، فتتشكل ندبة للجرح فقط، كما أن الجذور الجانبية لا تستطيع تبديل انتحاءها لأن مصيرها في هذه المرحلة قد تحدد تحديداً نهائياً (الشكل 16:4 - d). فقطع الجذر الوتدي في نبات الزان كما في نبات الكاكاو يتيح للجذور الجانبية القريبة من منطقة القطع أو الجذور المتجددة في تلك المنطقة أن تحل مكانه.

3. تنامي المجموع الجذري لنبات السنديان (الشكل 17:4)

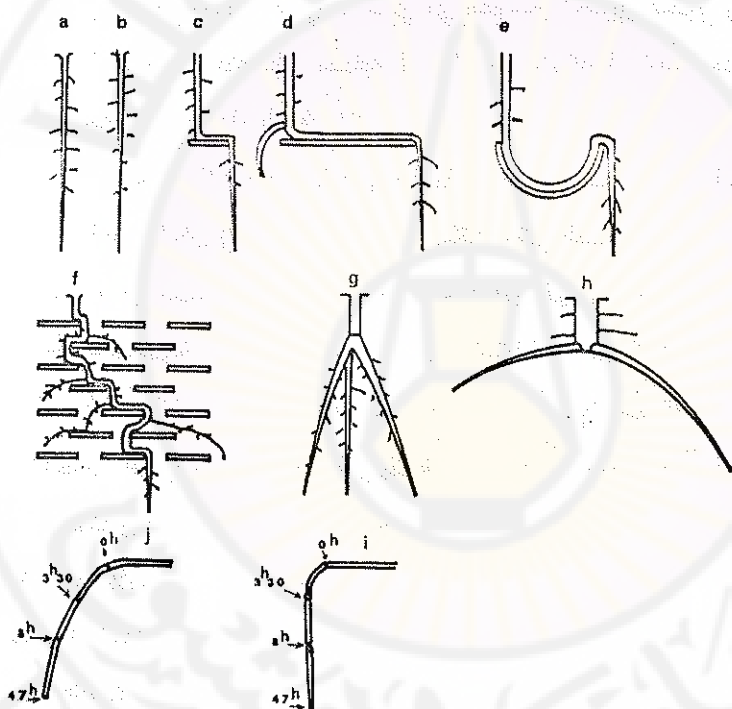
يحمل الجذر الوتدي لنبات السنديان الذي ينمو في وسط رخو (سهل الاختراق) أو في وسط مشبع برذاذ محلول مغذي لا يبدي أي مقاومة لاختراق الجذر وبدرجة حرارة قريبة من 20 م°، جذوراً جانبية على مسافة 1 - 2 سم من القمة وتبدو نحيلة جداً وذات نمو محدد لا يتجاوز عشرة أيام الشكل (17:4 - a).

وإذا ما صادف هذا الجذر الوتدي حاجزاً ما في طريقه، فإنه يتابع نموه ولكن بمحاذاة هذا الحاجز الشكل (17:4 - c, d)، ويمكن حتى الصعود نحو الأعلى (الشكل 17:4 - e)، وما أن يتجاوز هذا الحاجز حتى يعود فوراً إلى وضعه الشاقولي الطبيعي. بينما تميل جذوره الجانبية ذات النمو المحدود إلى الاستطالة التي تكون متناسبة طردياً مع طول الحاجز إلا أنها تبقى نحيلة وأفقية الانتحاء، وما أن يستعيد الجذر الوتدي نموه الطبيعي (انتحاء شاقولي ونمو سريع) حتى يتوقف نمو هذه الجذور الجانبية وهذا ما يؤكد تأثير الجذر الوتدي في تحديد استطالة الجذور الجانبية الآخذة في النمو، كما أن هذه الاستطالة تزداد كثيراً إذا ما اعترض نمو الجذر الوتدي سلسلة متتالية من الحواجز. ولكنها تبقى أقل ثخناً من الجذر الوتدي (الشكل 17:4 - f).

وعلى النقيض من الجذر الوتدي لنبات الأرز، فإن التربة الرملية الخشنة لا تبدي مقاومة لاختراق الجذر الوتدي لنبات السنديان تكون كافية لتعديل أو تغيير شكله (الشكل 17:4 - b). ولدى قطع الجذر الوتدي لبادرات فتية لا يتجاوز عمرها بضع أسابيع من مسافة متغيرة من الطوق لا يغير مصير الجذور الجانبية التي تبقى أفقية الانتحاء. ولكن يتجدد في منطقة القطع من 1 - 5 جذور شاقولية الانتحاء تقريباً كما في جذور الزان،

إلا أنها أقل ثخانة من الجذر الوتدي المقطوع الشكل (g - 17:4). وإذا ما وضعت أفقياً فإنها تعود إلى الوضع الشاقولي ببطء شديد على عكس الجذر الوتدي (الشكل 17:4- (i, j).

بالمقابل فإن قطع الجذر الوتدي لأشجار فتية لا يقل عمرها عن ثلاث سنوات وعلى مسافة 20 سم من الطوق، يؤدي إلى تجديد 1 - 3 جذور ثخينة ولكن انتحاءها أفقي أو مائل قليلاً الشكل (h - 17:4). فالجذر الرئيسي يمارس تأثيره المثبط لاستطالة الجذور الجانبية. إلا أن مصير هذه الأخيرة يكون قد تحدد بعد مرحلة معينة تحديداً نهائياً لا رجعة فيه.



الشكل (17:4) رسوم تخطيطية لتنامي الجذرية لنبات السنديان بعد معالجات متنوعة.

a: حالة شاهدة لجذر ينمو في التورب، b: استبدال التورب بالرمل الخشن، c, d, e, f: تغير اتجاه نمو الجذر الوتدي بحاجز أو عدة حواجز، g: بعد قطع الجذر الوتدي لبادرات فتية عمرها عدة أسابيع، h: بعد قطع الجذر الوتدي لشجيرات صغيرة عمرها 3 سنوات، i, j: نمو الجذر الوتدي (i) والجذر الوتدي البديل (j) لبادرات فتية بعد وضعها بشكل أفقي (أي بعد دورانهما 90°).

ويمكن تلخيص أهم نتائج البحوث التجريبية حول تنامي المجموع الجذري لأنواع متعددة من السنديان والتي توصل إليها (NEVILLE , 87 - 91 وفريقه) على النحو التالي:

1- إن قمة الجذر الوتدي الآخذة في النمو النشط مثبطة لنمو جذوره الجانبية، وتتوقف شدة التثبيط على المسافة التي تفصلها عن القمة. فلدى قطع الجذر الوتدي بالقرب من القمة، تكون المنطقة التي تحررت من تأثير القمة فتية ولم يبرز على سطحها بعد أي جذر جانبي. فعندما تظهر هذه الأخيرة تكون محررة من تأثير القمة فتتمو نمواً نشيطاً، كما تستطيع أقربها من منطقة القطع أن تأخذ مكان الجذر الوتدي بالإنبابة (نمو غير محدود، انتحاء شاقولي، وضبط مصير الجذور الجانبية الأخرى). وإذا ما تم القطع في منطقة بعيدة عن القمة وأقرب إلى الطوق، حيث تكون الجذور الجانبية فيها قد أخذت بالبروز على السطح، فإن مصير هذه الأخيرة يتوقف على الحالة التي كانت عليها لحظة القطع: إما إطالة فترة نموها كثيراً إن لم تكن قد أنهت نموها بعد، وإما استئناف نموها لفترة محدودة جداً في حال كان نموها متوقفاً لحظة القطع. وفي الحالتين تبقى محدودة النمو وانتحاءها أقل وضوحاً.

ويجب الإشارة إلى تجديد عدد من الجذور في منطقة القطع مختلفة عن الجذور الجانبية (من حيث الانتحاء والثخن والتموضع) والتي تأخذ مكان الجذر الوتدي بالإنبابة. أما قطع الجذور الهرمة فليس له أي تأثير.

2- ينحرف الجذر الوتدي عن مساره لدى اصطدامه بحاجز أفقي. وينتج عن ذلك هبوط مفاجئ في سرعة نموه لحظة ملامسته للحاجز من جهة، وتنشيط نمو جذوره الجانبية الواقعة في زاوية الانعطاف من جهة أخرى. وتكون شدة كل من الهبوط والتنشيط أكثر دلالة ووضوحاً عندما يكون الحاجز أفقياً بدلاً من المائل وخشناً بدلاً من الأملس. إن سرعة نمو الجذر الوتدي التي تهبط فجأة لحظة الملامسة مع الحاجز، تأخذ بالارتفاع تدريجياً لتصل إلى ما كانت عليه قبل الاصطدام. ولكن إذا ما تجاوز طول الحاجز الأفقي 40 سم فإن هذه السرعة تميل إلى التناقص التدريجي

حتى تتوقف نهائياً. وإذا ما استطاع تجاوز الحاجز، عاد مباشرة إلى الانتحاء الشاقولي ولكن بسرعة أقل من الحالة العادية.

إن استبدال الحاجز الأفقي الوحيد بعدة حواجز أفقية وقصيرة ومتتابعة بحيث يكون مجموع أطوالها مساوياً لطول الحاجز الوحيد، فإن سرعة نمو الجذر الوتدي، مع أنها تهبط عند كل لقاء مع كل حاجز من هذه الحواجز المتتالية، تميل إلى التزايد تدريجياً لدى تجاوزه لكل حاجز، كما تزداد أيضاً سرعة نمو جذوره الجانبية على نحو مواز لتزايد سرعة نمو الجذر الوتدي، أي أن الحواجز المتتالية تنشط نمو كل من الجذر الوتدي وجذوره الجانبية في آن واحد.

ويتطوي هذه النتيجة الفريدة من نوعها والتي تم توضيحها للمرة الأولى من قبل NEVILLE وفريقه (1991 - 1995) على نتائج تطبيقية في غاية الأهمية.

3- إن الجذر الوتدي أو ما ينوب عنه (جذور جانبية أو متجددة) يثبط نمو الجذور الجانبية ويحدد مصيرها النهائي على نحو مشابه للسيطرة القمية في المجموع الجذري. إلا أن آلية هذا التثبيط لم توضح حتى الآن بشكل قاطع؟ ويمكن أن نعزو تنشيط نمو الجذور الجانبية لدى انحراف الجذر الوتدي عن الاتجاه الشاقولي إلى سببين:

1- التأثير الموضعي للتشويه الذي يصيب النسيج في مستوى الانعطاف.

2- التبدلات التي تطرأ على التأثيرات المتبادلة التي تضبط التنامي. وبالفعل تبين:

أ- أن التشويه الذي يصيب النسيج الناقل نتيجة لهذا الانحراف وبخاصة النسيج اللحاءية قد يكون سبباً مباشراً، فثنى الجذر الرئيسي لنبات الصنوبر لا يحد من سرعة نموه فحسب وإنما من نقل السكريات المنحلة باتجاه قمته أيضاً. ويترافق ذلك بنشاط واضح في تحويل هذه السكريات المنحلة إلى سكريات غير منحلة تتجمع على شكل مدخرات في منطقة الانعطاف من جهة، وزيادة سرعة نمو الجذور الجانبية الواقعة في هذه المنطقة من جهة أخرى. (Hag et Woods, 75).

ب- يواجه الجذر الوتدي لدى اصطدامه بحاجز ما مقاومةً ميكانيكيةً معاكسة لاتجاه نموه، ينتج عنها تناقص مفاجئ في سرعة نموه، ويزداد هذا التناقص كلما ازدادت مقاومة التربة في حين تزداد سرعة نمو فروعه الجانبية (Riedacker, 76).

ويرى Tielz أن سبب التباطؤ في سرعة نمو الجذر الوتدي عندما تكون التربة صعبة الاختراق هو إنتاج حمض القطع (ABA). بينما يرى (Jackon et Goss , 78) أن ارتفاع الضغط الشعاعي هو الذي يخفض سرعة نمو الجذر الوتدي. فالقنسوة التي هي عضو الإحساس بالانتحاء الأرضي (كما سبق وشاهدنا) تتلقى هذا التبدل في الضغط، فتتناقص سرعة نموه نتيجة لاصطدام قنسوته بالحاجز، فيتباطأ النمو ولكنه لا يتوقف، وينشأ عن ذلك انحناء المنطقة الانتهازية للجذر، فتتحرر القنسوة. أي لم تعد تستند على الحاجز، فتعود سرعة النمو إلى الارتفاع لتصل إلى ما هو عليه في النباتات الشاهدة. كما أن تباطؤ نمو الجذر الوتدي يقلل من تأثيره المثبط لنمو الجذور الجانبية فتزداد سرعة نموها. وقد شاهدنا مع (Audus, 83) أن القنسوة مركز لاصطناع المثبطات ومنها حمض القطع (ABA) الذي ينتقل منها نحو منطقة الاستطالة، ولذلك يفترض أن هذه المثبطات تساهم في تثبيط نمو الجذور الجانبية. ولكن لم يبرهن على صحة ذلك بشكل قاطع.

ج- أما عودة الجذر الوتدي إلى الوضع الشاقولي فور تجاوزه للحاجز الأفقي، فينتج على ما يبدو من إعادة توزيع الهرمونات بشكل غير متساوٍ بين الوجهين العلوي والسفلي للمنطقة التي أجبرت على النمو أفقياً وذلك بتأثير القنسوة التي تتحسس للتنشيط الأرضي geostimulus. ويكون الوجه السفلي أغنى بالأوكسين وحمض القطع (84, Matthgsse et al). وقد سبق ورأينا الدور الدقيق للقنسوة في هذا التوزيع غير المتساوي لهرمونات النمو الذي يؤدي إلى الانتحاء الأرضي والذي ما يزال حتى يومنا هذا موضع جدل ومناقشة.

ونحن نرى باختصار: أن تعديل أو تغير المخطط الهندسي لتنامي المجموع الجذري يتطلب:

- قطع المرستيم القمي للجذر الرئيسي.
- أو إضعاف تأثيره المنظم والمحرض.
- أ- فقطع القمة في مرحلة مبكرة جداً من الإنبات تسمح وعلى نحو رائع تعديل الشكل المورفولوجي للمجموع الجذري. أما القطع في مرحلة لاحقة ولكنها مبكرة أيضاً

تسمح بتعديل مصير الجذور الجانبية كما يتجدد بعض الجذور في منطقة الجرح وقد يسلك بعض هذه الجذور سلوك الجذر الرئيسي فتأخذ محله بالإنبات (تحد من تنامي الجذور الجانبية وتوجه نموها وتحدد مصيرها). بينما القطع في مرحلة متأخرة أو في منطقة قريبة جداً من الطوق حيث يكون الجذر ثخيناً من جهة، ومصير جذوره الجانبية قد تحدد بصورة نهائية من جهة أخرى. كما تصبح إمكانية التجدد مستحيلة، ولذلك لا يمكن تعديل أو تغيير الشكل المورفولوجي لهذا الجذر.

ب- يمكن إضعاف التأثير المنظم والمحرض للمرستيم القمي للجذر الرئيسي الوتدي بوسائل متنوعة كالمعوقات الفيزيائية (الضغط المائي والحراري، نوعية التربة من حيث مقاومتها لنمو الجذر) والمعوقات الكيميائية (مواد سامة... الخ) أو عن طريق جرحه مثلاً. ولكن الاستجابة متغيرة حسب الأنواع. لذلك ينبغي من أجل كل نوع تحديد درجة الحرارة ونسبة الرطوبة ودرجة مقاومة التربة أو ضغطها وطول الحواجز ... الخ. لأن المرستيم لم يعد قادراً على التنامي الطبيعي وهذا ما يتيح تحديد الشروط الضرورية لتعديل المخطط التشكلي للمجموع الجذري.

وهكذا نرى وبدون أدنى شك، أنه يكفي في بعض الأنواع تعديل طفيف لبعض خصائص التربة، حتى يتغير شكل المجموع الجذري تغيراً هاماً. بينما ينبغي في أنواع أخرى قطع المرستيم القمي للجذر الوتدي في مرحلة مبكرة تقريباً حتى نصل للهدف ذاته. كما يمكن تنشيط نمو كل من الجذر الوتدي والجذور الجانبية في آن واحد.

ج- النتائج التطبيقية:

تنطوي هذه الدراسة لتنامي المجموع الجذري وآلية تناميها وإمكانية تعديل أو حتى تغيير مخططها التشكلي كما رأينا، على فوائد مهمة جداً من الناحية التطبيقية، وبخاصة ما يتعلق بإعادة تشجير الغابات، بهدف إنتاج أشجار قوية ذات مجموع جذري مناسب لنوع وطبيعة التربة التي تنمو فيها.

قد يكون تأمين حاجات النبات من التربة غير كافٍ ليس لضعف القدرة الامتصاصية للجذر، وإنما لنقص الماء والأملاح المعدنية المنحلة فيه. ويبدو من الأفضل للنبات في هذه الحالة أن يمتلك مجموع جذري حزمي بدلاً من الوتدي، مما يسمح بسبر

التربة واستثمارها على أكمل وجه من جهة وتحسين تثبيت التربة من جهة أخرى. ولتحقيق ذلك يكفي تعديل المخطط الشكلي للمجموع الجذري الوتدي في مرحلة الفتوة وتحويله إلى مجموع جذري حزمي، وذلك يقطع الجذير للبدور الأخذة في الإنبات أو تعديل التربة التي ستررع فيها البذور.

إن تحسين قدرة الغراس على النمو بعد نقلها من المشتل وغرسها في الحقل من جهة وتحسين تناميها فيما بعد من جهة أخرى، ما زال يشكل اهتمام الباحثين الذين أجروا دراسات متعددة لدرجة أصبحت هذه القدرة للغراس معياراً أساسياً لانتقائها.

ويرى Arbez منذ عام 1921 أن تحسين الغراس يمكن أن يتم بطريقتين: التحسين الوراثي، أو إنتاج غراس وتربيتها في المشاتل، على أن يتم إعداد المخطط الهندسي المناسب لمورفولوجيا النبات. ولذلك فإن دراسة تنامي المجموع الجذري وسلوكه تعد مرحلة أساسية عند البحث عن الحل المناسب، ويؤكد NEVILLE (1991)، فيما يتعلق بتعديل الهندسة الشكلية للمجموع الجذري وتغييراته، على ضرورة الأخذ بعين الاعتبار، إضافة إلى عمليات القطع، تأثير التشوهات والانحناءات التي لا مفر منها. إن ما ينتج عن الانحراف قد يكون مناسباً أو غير مناسب، كما أن تربية النباتات في أوعية خاصة أو أكياس بلاستيكية يمكن أن يسبب للمجموع الجذري تشوهات نهائية غير قابلة للإصلاح.

وهكذا يمكن تربية غراس الأنواع الشجرية الحراجية منها والمثمرة والمراد تشجيرها في وسط متقلب الشروط، في أوعية خاصة ملائمة لتنامي المجموع الجذري بحيث نضمن نجاح هذه الغراس عند نقلها إلى الحقل. وينبغي الإشارة إلى أن هذه التقانة في تربية الغراس قد تؤدي إلى تشوهات خطيرة للمجموع الجذري والتي تعزى إلى أكياس النايلون والأوعية البلاستيكية غير المناسبة والتي تسبب فيما بعد (5 - 10 سنوات) موتاً جماعياً للغراس. ولذلك يرى Michaud (1985) أن نوعية النباتات التي تربي في المشتل والشكل المورفولوجي لكل من المجموع الفارعي والجذري تعد عاملاً أساسياً في نجاح تشجير هذا النوع أو ذاك (مثل المجموع الجذري المتنامي على نحو صحيح وملائم بحيث لا يحتوي على لوالب واعوجاج، وذات أوبار كثيفة وللطوق ثخانة كافية).

ويرى كل من Riedacker و Franclet أن تربية الغراس في أوعية مناسبة قد تحل مشكلة نقلها وزرعها في الحقل حلاً نهائياً.

وتقدم لنا النتائج الحديثة لـ NEVILLE وفريقه بعض الإيضاحات التي تساعدنا في فهم التأثيرات غير المناسبة للتشوهات التي تصيب المجموع الجذري لدى تربيته في أوعية مختلفة الأنماط. كما تقدم لنا معطيات جديدة ودقيقة وبخاصة ردود فعل الجذر تجاه التربة الخشنة وذلك أثناء تربية الغراس أو بعد نقلها إلى الحقل.

فالحواجز المتعددة، كما شاهدنا، لا تنشط تشكل ونمو الجذور الجانبية فحسب وإنما تنشط أيضاً نمو الجذر الرئيسي. فالوسط الذي سيتم فيه إنتاج الغراس وتربيتها قد يكون وسيلة أخرى لتحسين نمو الجذور الجانبية وزيادة كميتها، فلهذه الجذور أهمية كبيرة في نمو الغراس أثناء المرحلة الأولى التي تلي نقلها إلى الحقل. ولذلك يُنصح باستخدام تربة تتألف من عناصر خشنة تقريباً بغية تنشيط نمو الجذر الوتدي وتفرعه في آن واحد. ولا بد أخيراً من الإشارة هنا، إلى أن Levret كان قد أوصى منذ عام 1878 بضرورة تربية غراس السنديان في أحواض صغيرة من الحجارة أو من كؤوس ثمار البلوط.

- ثانياً: تنامي الجذور العرضية والافتسال: Racine Adventives et Bouturage

تظهر هذه الجذور في الطبيعة على بعض أجزاء من الساق وبخاصة في مستوى العقد وهي مميزة لأشجار ومعرشات المناطق الاستوائية ولها وظيفة دعامية وأحياناً فيزيولوجية (الجذور التنفسية والممصية). وهي واسعة الانتشار في أحادييات الفلقة وبخاصة النجيليات حيث يكون المجموع الجذري برمته عرضياً. وغالباً ما تظهر إثر حادث عرضي كالجروح والرضوض، كما تظهر لدى قطع الأغصان الفتية ومن هنا تأتي أهميتها في استعمال تلك الأغصان كفسائل.

مع أن الإنسان استعمل ومنذ القدم وعلى نحو رائع طريقة الافتسال في تكاثر النباتات، إلا أن عدداً قليلاً من الباحثين الذين كانوا يعتقدون أن فصل الجزء عن الأصل قادر على إعادة بناء الأصل من جديد. وما كان معروفاً هو نقطتا البداية والنهاية وبقيت

الآلية التي تضبط تجذير الفسائل غير معروفة بدقة. وقد ساهمت الدراسات التجريبية المعمقة للباحث (Faver 1977) على نبات الكرمة المستنبت في الزجاج مساهمة أصيلة في معرفة آلية تجذير الفسائل وفهمها على نحو غير مسبوق. إن ظاهرة تجذير الفسائل واسعة الانتشار في المجموعات المختلفة للنباتات الوعائية إلا أن إمكانية تجذيرها متفاوتة من مجموعة إلى أخرى ومن عضو إلى آخر في النبات الواحد. كما تُعدُّ واحدة من أهم أحداث تنامي الأعضاء في العالم النباتي. من الناحيتين النظرية والتطبيقية. لذلك سنحاول دراسة تجذير الفسائل وفهم آليتها.

1- المظاهر الخلوية والنسجية: Aspects histocytologiques

يمكن تقسيم مراحل تنامي الجذر العرضي من الناحيتين الخلوية والنسجية إلى ثلاث مراحل:

1-1- التنشيط العام لقاعدة الفسلية (الغصن): تتصف هذه المرحلة بتحولات خلوية عميقة تجتاح قاعدة الفسلية والتي تؤدي إلى تراجع الخلايا المتميزة إلى الحالة الجينية من جديد (التمايز التراجعي) ولا تقتصر هذه التحولات على خلايا معينة أو نسيج محدد، وإنما تجتاح بدرجة متفاوتة مختلف النسيج (المخ، القشرة، النسيج الناقلة وبخاصة اللحاءية منها). وتكون شديدة الوضوح في القطب القاعدي للفسلية، وتتناقص تدريجياً كلما ابتعدنا عن القاعدة حتى تختفي تماماً. وتستمر هذه التحولات حتى تصل إلى حالة خلوية لها صفات المرستيم الابتدائي المولد للأعضاء وهذه هي المرحلة الثانية.

1-2- تكوين حقول تشكل الجذور: تؤدي الانقسامات المتتالية وبخاصة في مستوى الأنسجة الناقلة والنسيج البرنشيم المتاخم لها إلى تشكل الندبة (نسيج مندمل) من جهة وحقول التشكل من جهة أخرى والتي تأخذ بالنمو والانتساع عن طريق هضم بعض الخلايا المتاخمة على نحو مشابه لانتشار العدوى. ثم تأخذ باكتساب بعض الخصائص المميزة تدريجياً لتؤدي بالنهاية إلى تكوين أواله الجذر وقد لا يستهلك تشكل الجذر الأول إلا جزءاً من حقل التشكل، فيعطي الجزء المتبقي الجذر الثاني فيما بعد، وهذا ما يفسر تنامي باقة من الجذور في نقاط محددة.

وقد لا يتحدد مصير حقول التشكل إلا بعد فترة زمنية مؤقتة، وهذا ما يعطيها صفة حقول التشكل ذات الكمون الكلي (متعددة الإمكانات) أي يمكن أن تعطي أغصاناً أو جذوراً. وبشكل عام يتحدد مصير حقل التشكل في مرحلة مبكرة مع وجود بعض الاستثناءات، وهكذا تبدو مرحلة حقول التشكل حاسمة في تنامي الجذور حيث تتحدد الخيارات الأساسية ويأتي التنامي اللاحق كتعبير عن هذه الإمكانات التي سبق وتحددت في هذا المستوى.

1-3- تعضي مرستيم الجذر وانطلاق نموه: إن ظهور القطبية الخلوية باستطالتها وتقسّمها بعد مرحلة من التقسم الفوضوي يشير إلى بداية التعضي لحقل التشكل حيث تظهر الاسطوانة المركزية والقشرة والبشرة والقلنسوة إلا أن المركز الهاجع لا يظهر إلا في وقت متأخر وبعد أن تبرز بداءة الجذر على السطح وعندئذ ينطلق نموه وتتم انطلاقة النمو عادة وفق طرائق مختلفة:

- أ- قد تحدث مباشرة.
- ب- قد يبقى في حالة من الكمون حتى يطرأ تبدل ما في نشاط النبات كتعرضه لجرح أو افئسال محتمل يؤدي إلى انطلاق نموه.
- ج- قد تبقى بداءات الجذور الجانبية المتشكلة على الجذر الرئيسي كامنّة لعدة أشهر أو سنوات كما في نبات الزيتون والحمضيات.
- د- في بعض الأشجار المثمرة كالنخلة والسفرجل بشكل خاص يظهر مرستيم الجذور الكامنة على شكل ندبات أو انتفاخات سطحية تدعى بالعقد النائثة (Bure-Knots) ويكفي انفجارها حتى تتطلق الجذور في نموها.

هـ- وينبغي الإشارة أن بداءات الجذور العرضية تخترق أنسجة العضو الأم على نحو مشابه لبداءات الجذور الجانبية. بفضل عملية الهضم والحلمهة الأنزيمية التي تقوم بها الإفرازات المتوسطة البكتية وانشلالها وكذلك هدم الأحماض النووية وبعض البروتينات (Karas et Maccally 1993). والجدير بالملاحظة أيضاً أنه لم يُعرف حتى الآن منشأ الاصطناع الأنزيمي ولا الآلية التي تحمي مرستيم بداءة الجذور العرضية الأخذة بالتنامي. ويمكن وقف تقدم هذه البداءات أو إعاقة حركتها بحاجز

ميكانيكي كحلقة السكليرانسيم ذات الخلايا المتخشبة والتي تفصل اللحاء عن القشرة كما في نبات الزيتون. وننصح في هذه الحالة تلين القشرة بغية مساعدة هذه البدئات على النفاذ إلى السطح. وباختصار: تُظهر لنا هذه الدراسة للمظاهر الأساسية الخلوية منها والنسجية لتنامي الجذور العرضية، أن تنامي هذه الجذور لا يتم في منطقة محددة ولا من خلية أو مجموعة خلوية محددة، وإنما على النقيض تماماً فتتامي مرستيم جديد للجذر العرضي ما هو إلا نتيجة لنشاط جماعي من الخلايا المختلفة ويميل تدريجياً نحو وظيفة محددة ويتم ذلك بطورين أساسيين:

التنشيط العام حيث تتم التحولات الخلوية والنسجية على نحو رائع تجتاح النسيج كلها. يليه طور التمايز الذي يؤدي ببعض الخلايا فقط إلى تشكل منطقة مرستيمية ابتدائية ذات استطاعة تشكيلية محددة: إنها حقل تشكل الجذر. والسؤال المهم، ما هي العوامل التي تضبط هذا النشاط الخلوي الجماعي وتنظمه ثم تعمل على توجيهه تدريجياً نحو وظائف محددة، وعضو محدد: أنه الجذر.

2- آلية تنامي الجذور العرضية:

يكون تنامي الجذور العرضية خاضعاً لعوامل متعددة والتي ينحصر تأثيرها في إطار شبكة من التأثيرات المتبادلة التي تشرف على النشاط العام للنبات. إن أي تبدل في توازن هذه الشبكة سيكون له نتائج مباشرة على تنامي الجذور، لذلك سندرس:

2-1- التأثيرات المتبادلة التي تضبط تنامي الجذور:

شاهدنا أن التحولات الخلوية والنسجية المرافقة لتنامي الجذور العرضية تمر بمرحلتين أساسيتين: التنشيط العام والتمايز الذي يوجه هذا النشاط. ولذلك سندرس أهم العوامل التي تضبط هاتين الظاهرتين.

أ- العوامل المسؤولة عن التنشيط العام:

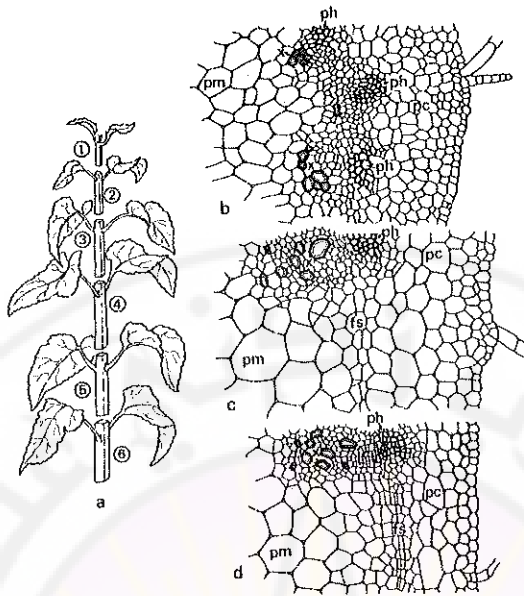
1-أ- المجموع الجذري: إن وجود المجموع الجذري مثبط لأي نشاط جديد مولد للجذور، ويكفي فصل أي عضو من أعضاء النبات عن تأثير المجموع الجذري الأم. حتى يصبح قادراً على تجديد جذور عرضية. وقد شاهدنا أن الجذور الجانبية لا تظهر إلا

على مسافة محددة من قمة الجذر الرئيسي، وأن قطع قمة هذا الأخير يحرض تفرعه. كما بين عدد من الباحثين أن استئصال الجذور العرضية أولاً بأول ومنذ لحظة تشكلها وعلى نحو مستمر لا يؤدي إلى تنشيط تشكلها فحسب وإنما يطيل فترة تشكلها أيضاً، وقد تؤدي أيضاً إلى تحريض تشكل مثل هذه الجذور على أجزاء أخرى للنبات والتي لا تنتج جذوراً عرضية بالحالة العادية. إن هذا التنظيم الذاتي لتنامي الجذور يقوم أساساً على أحداث التأثير الراجع السلبي *retroaction négative*. فقد تبين أن اقتطاع الفسيلة الذي يحرض النشاط العام لأنسجة قاعدتها ويبدل في بنيتها الخلوية - النسيجية: يؤدي إلى تجديد مرستيم جذري أو أكثر، إلا أن هذه الأخيرة لما تتشكل تؤثر في تلك النسيج التي نشأت منها، فتوقف نشاطها العام وتعيدها تدريجياً إلى نشاطها النسيجي الطبيعي.

آ - 2- الحالة الوظيفية لنسج الساق لحظة الانفصال:

يوجد علاقة وثيقة بين البنية التشريحية للفسيلة واستجابتها المولدة للجذور، فقد بين Faver (1977) أن إمكانية تجذير قطع من سلاميات نبات الكرمة في الزجاج متباعدة حتى لو كانت متساوية في القد والحجم، ويرتبط هذا التباين بالبنية التشريحية لهذه القطع لحظة اقتطاعها. حيث لا تتجذر الفسائل التي لم يظهر الكامبيوم فيها بعد إلا في وقت متأخر جداً عن تلك التي كان الكامبيوم في بداية نشاطه على الأقل.

كما بين Moureau أن تجذير الفسائل المأخوذة من السلاميات القريبة جداً من القمة شبه مستحيل. وأن التجذير لا يتم إلا بدءاً من السلامية الثالثة التي يكون الكامبيوم فيها قد بدأ بالظهور أو بالنشاط في السلاميات الأكبر الشكل (4:18).



الشكل (18:4) العلاقة بين قابلية التجذير والحالة الوظيفية النسيجية للفسائل في نبات *Coleus* (حسب Moureau). (a) - تقطيع الساق إلى فسائل وحيدة العقدة، (b,c,d) - مقاطع عرضية في الفسائل بدءاً من العقدة الأولى وحتى الثالثة. (ph: اللحاء، X: الخشب، fs: النسيج الناقلة الثانوية، pc: برنشيم قشري، pm: برنشيم مخي).

وهنا نتساءل هل لهذه العلاقة بين البنية التشريحية للفسيلة واستجابتها المولدة للجذور دلالة ما؟ في الواقع تعكس البنية التشريحية لحظة الافتسال الحالة الوظيفية التي وصلت إليها النسيج في تلك اللحظة تحديداً، وهي التي ستشارك في ولادة الجذور الجديدة. فعملية التنشيط التي تعد المؤشر لانطلاق تكوين الجذور لا تحدث إلا إذا توافر شرطان ضروريان: . رفع التأثير المثبط للتأثيرات المتبادلة. . قابلية الأنسجة للاستجابة.

آ-3- الجرح:

إن الافتسال Bouturage لا يسبب جروحاً للنبات فحسب، وإنما يحدث فيه خللاً أو اضطراباً في التوازن العادي لجملة التأثيرات المتبادلة. والسؤال، هل لهذه الجروح تأثير مباشر على استجابة الفسائل بالتجذير؟

إن أول من قدم برهاناً تجريبياً على صحة الفرضية القائلة بوجود تأثير خاص للجروح على حادثات تنامي الجذور وتجديدها هو الباحث: (1921) Haber landt. فقد

وضَّح أثناء بحث كان يجريه على فيزيولوجية الانقسام الخلوي، أن الخلاصة المستخرجة من نبات مجروح تحرض انقسام خلايا البشرة السليمة (غير المجروحة). ويستنتج من هذه التجربة وتجارب أخرى وجود هرمون أطلق عليه هرمون الجروح: hormone de blessure. ويذهب الباحث Rue (1941) في الاتجاه ذاته.

أما الباحث Howard (1968) فقد وجد أن للجروح الناجمة عن استئصال براعم نبات Prunus ونبات Molus، تأثير منشط لتشكل الجذور. كما توصل إلى النتيجة ذاتها بجرح السلاميات بدلاً من نزع البراعم.

بالمقابل، فقد توصل عدد من الباحثين نذكر منهم Julliard (1973) إلى استنتاجات معاكسة تماماً، الذي لم يلاحظ على قطع من ساق نبات الكرمة أي تأثير للجروح في تنامي الجذور لا من حيث العدد ولا من حيث التوزيع.

كما لاحظ الباحث Faver (1977) أن قطع النهايتين العلوية والسفلية أثناء افئصال أغصان من نبات الكرمة واستئباتها في الزجاج، يجعل منهما مقراً لنشاط خلوي. إلا أنه يكون أشد وضوحاً في القطب السفلي، فالجروح هنا تتدخل عن طريق علاقة متبادلة مع عوامل أخرى كالفطبية بشكل خاص.

ونتساءل هل يمكن لهذا الاستنتاج أو ذاك أن يُعمم ليشمل ظاهرة تنامي الجذور. إنه تساؤل مازال البت فيه صعباً وعلى الأبحاث الواعدة حسم ذلك.

ب . العوامل التي توجه تنامي الجذور وتضبط تعضيها:

ب . 1. تشكل الندبات: Formatiau cicatricielle :

إن عملية الافئصال تجعل الفسيلة تتنامى مستقلة عن النبات الأم، وتُصدر التأثيرات الأولى التي تضبط هذا التنامي عن الندبات التي تتشكل بعد القطع مباشرة.

إن استئصال جزء من قاعدة الفسيلة المستتبّة في الزجاج لحظة تجذيرها، يؤدي إلى إعادة تجديد الجذور مرة أخرى وبسرعة غير عادية. ويُعزى ذلك إلى التنشيط الذي لم يقتصر على قاعدة الفسيلة وإنما امتد باتجاه قمة الفسيلة إلى مستويات بعيدة عن منطقة الجرح، إلا أنها لم تشارك في عملية التجذير، لأن قاعدة الفسيلة تحولت إلى مركز للتأثيرات المتبادلة التي تضبط هذا النشاط، وتجعله في وضع مستقر لدرجة يصبح

التنامي مقتصرًا على هذه المنطقة. كما أظهرت الدراسة الدقيقة لهذه الظاهرة، عن طريق استئصال الأجزاء المختلفة لقاعدة الفسيلة بصورة انتقائية، إن الدور الحاسم إنما يعود للندبات التي تتشكل إثر كل جرح. فتشكل الندبات ليس مرحلة ثانوية من أحداث التجذير، إنما على العكس تمامًا، فهي مرحلة مهمة والأولى التي تعمل على تنظيم تنامي الفسيلة وتضبط تجذيرها.

ب-2. البراعم Bourgeons

يبقى التجذير الطبيعي ممكناً لقطع من ساق نُزعت براعمها، والمقصود هنا: إمّا تنامي بداءات جذرية مسبقة التشكل، ولكنها بقيت كامنة في الساق (الحوار والصفصاف) وإمّا تشكل فعلي لجذور جديدة (نبات الهال *Cardamine pratensis* ونبات الكرمة ونبات البازيليا) إن التجذير الطبيعي للفسائل يبقى محدوداً وغير مجدي من الناحية التطبيقية. وتُعد ثقافة الزرع في الزجاج واستخدام هرمونات النمو من أنجح الطرائق في تجذير الفسائل على نحو غاية في الروعة ويُعد وجود البراعم ضروري للتجذير والحصول على أفضل النتائج من حيث زيادة نسبة الفسائل التي تنجح بالتجذير وتسريع تجذيرها وزيادة عدد جذورها.

إن تأثير البراعم المنشط لتنامي الجذور لا يقتصر على تجذير الفسائل، وإنما يشمل النبات ككل. فتفرع المجموع الجذري يتوقف على وجود البرعم الإنتهائي. وتبين أنه تأثير مركب ويمكن تحليله إلى ثلاثة أنماط من التأثيرات: منشطة ومنظمة ومثبطة.

ب-2-1- التأثيرات المنشطة: actions activatrices

إن تأثير البرعم يقتصر على جعل مرحلة التجذير تتم في وقت مبكر، إذا ما قورنت هذه الفسائل مع تلك التي لا تحمل برعمًا أو المقتصرة على قطعة من السلامة فقط.

ب-2-2- التأثيرات المنظمة: Action organisatrices

لقد تبين أن استئصال الجذور بصورة منهجية ومتدرجة لحظة ظهورها في قاعدة الفسائل التي نُزعت براعمها، والمستتبطة في الزجاج، يؤدي إلى تكرار تجذيرها عدة مرات متلاحقة يصحبها تدرج من الاضطرابات العميقة التي تزداد شدتها تدريجياً أيضاً (إطالة

المدة الضرورية للتشكل، تضخم غير طبيعي للفسائل واتساع قواعدها)، ينتج عنه توقف متدرج للتجذير فإمكانية تجذير الفسائل تتناقص تدريجياً حتى تختفي نهائياً، ليحل مكانها نمط آخر من النشاط، لكنه غير مولد للجذور، وإنما منشط للنمو الثانوي لقواعد الفسائل. فالتشكل التحريضي للجذور يستوجب تدخل تأثيرات نوعية تعمل على تحديد طريقة خاصة من النشاط النسيجي. وإن التحريض التجريبي لتجذير الفسائل على نحو متلاحق يستنزف تدريجياً هذه القدرة على التجذير غير أن إعادة التجارب السابقة على فسائل لم تُنزع براعمها، لا تُظهر إلا اضطرابات خفيفة جداً (الدرجة قد تكون معدومة). وهذا ما يؤكد بدون شك، أن البرعم مصدر أيضاً لهذا النمط من التأثيرات المنظمة.

ب- 2-3- التأثيرات المثبطة: *Actions inhibitrices*

يمارس البرعم تأثيرات مثبطة أو معاكسة لتأثيراته المنظمة والمنشطة، فقد أشار Lobe منذ عام 1917 إلى تناقص قدرة الفسيلة على التجذير إذا ما وجد برعم بالقرب من قاعدتها، بينما تتحسن كثيراً إذا ما كان هذا البرعم بعيداً عن القاعدة. كما توصل Faver إلى النتيجة ذاتها، فالتأثير المثبط للبرعم لا يكون فعالاً إلا على مسافة قصيرة جداً من قاعدة الفسيلة.

ب- 3 الورقة: *Feuille*

إن الورقة تأثير مشابه لتأثير البرعم في تنشيط تجذير الفسائل كما تأثيرها (كما شاهدنا) على تنامي الجذور الجانبية. وهنا نجد أنفسنا أمام سؤال يطرح ذاته: ما العلاقة بين هذين العضوين؟ فالبرعم بالأصل مرتبط بالورقة منذ المراحل الأولى لتشكلهما من جهة، كما أن جزءاً مهماً منه مكون من بداءات ورقية في مراحل مختلفة من تناميهما من جهة أخرى. فهل تأثير البرعم يعود أساساً إلى تلك الأعضاء الورقية؟

ويأتي الجواب الأول عن هذا التساؤل من الباحثين Bouillenne et want (1933) فدور الأوراق بالنسبة لهما واضح لا لبس فيه، فهي التي تصنع المواد المنشطة للتجذير أثناء التركيب الضوئي والتي يتم تخزينها في البراعم والفلقات. فالتجذير الجيد يعتمد على التركيب الضوئي. بينما يرى Julliard (1968) أن منشطات التجذير تصدر عن مرستيم البرعم وليس عن الأعضاء الورقية الآخذة بالتنامي. أمّا Faver، فيرى أن تركيب هذه

المنشطات ما هو بالحقيقة الأ نتيجة لنشاط وظيفي محدد يكون تحت إشراف تأثيرات متبادلة محددة بين الورقة والبدايات الورقية من جهة ومرستيم البرعم الجانبي من جهة أخرى.

ب-4- وجود حالة من القابلية أو الأهلية: Existence d'état compétant

إن كل نمط تتدخل فيه المنشطات أو المثبطات، لابد من أن يكون نمطاً مضاعفاً: Ipsofacto أي لا بد من استجابة ذاتية لهذه المنشطات أو تلك المثبطات. فالورقة والبرعم، كما شاهدنا، عبارة عن أعضاء مُرسلة effecteurs أو أمكنة تصدر منها التأثيرات. فلا بد بالمقابل من وجود أمكنة أخرى مستقبلية لهذه التأثيرات: récepteurs وتستجيب لها استجابة ذاتية. ولكن تتوقف هذه الاستجابة على قابلية هذه الأنسجة أو استعدادها للاستجابة.

بيّن Faver على فسائل من نبات الكرمة المستنبطة في الزجاج أن استئصال براعم هذه الفسائل في فواصل زمنية متزايدة بدءاً من يوم الاستنبات حتى اليوم الثاني يؤدي إلى: - يكون سلوك هذه الفسائل التي نُزعت براعمها خلال اليوم الأول ثم اليوم الثاني واليوم الثالث من بدء الاستنبات مشابهاً تماماً للفسائل المكونة من السلاميات فقط (أي لا تحمل براعم بالأصل) فكان هذه الفسائل لم يسبق لها وحملت براعم أبداً، لأن التأثيرات المنشطة الصادرة عن البراعم تبقى في هذه المرحلة غير فعّالة، فأنسجة الفسيطة في هذه المرحلة لم تصل بعد إلى حالة تؤهلها للاستجابة إلى هذه التأثيرات.

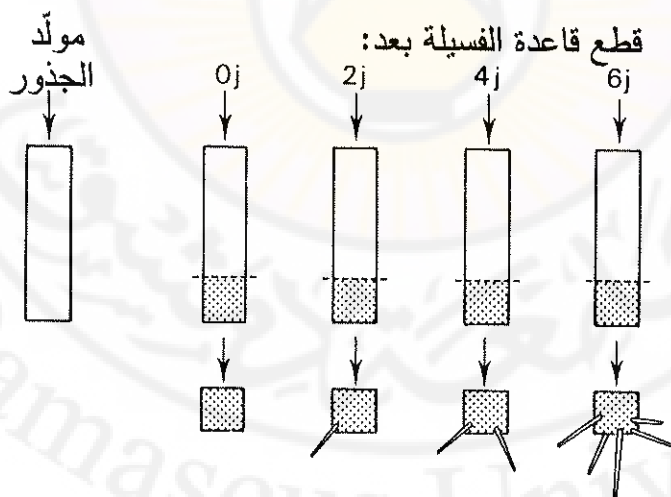
بينما يُلاحظ بعد أربعة أيام من الاستنبات تبدلات عميقة في توزع وانتظام الجذور المتجددة لهذه الفسائل (التي نُزعت براعمها)، فظهرت مجموعتان مختلفتان من حيث الاستجابة: المجموعة الأولى تتجذر بوقت مبكر وعلى نحو مشابه لتجذير الفسائل التي لم تنزع براعمها. بينما تسلك المجموعة الثانية سلوكاً مشابهاً لسلوك الفسائل المكونة من قطع من السلاميات فقط. وكلما تأخرنا بنزع البراعم (أي احتفظنا بالبراعم لمدة أطول) زادت المجموعة الأولى وتناقصت المجموعة الثانية.

إنّ هذا التبدل لا يحدث بمحض الصدفة أو بشكل عشوائي، لأن المجموعة الأولى التي تتجذر مبكراً إنما هي الفسائل التي تأخرنا بنزع براعمها. وهذا يشير أن التأثيرات

المنشطة الصادرة عن البراعم لا تصبح فعالة إلا عندما تصل نسيج الفسيلة إلى مرحلة معينة من النامي تؤهلها للاستجابة إلى تلك التأثيرات. وهكذا تكتسب الفسيلة تدريجياً وتبعاً لدرجة نضجها حالة من الأهلية أو الاستعداد تجعلها قادرة على الاستجابة لتلك التأثيرات القادمة إليها، وعندئذ فقط يمكن تسريع عملية التجذير.

ب -5- جولان المنشطات (أو حركتها): *mobilité des stimulus*

تكون أمكنة الإرسال بعيدة غالباً عن الأمكنة المستقبلية التي تتم فيها الاستجابة. وهذا ما يفترض وجود آلية محددة لجولان المنشطات وانتقالها. قدم Bouillenne (1933) برهاناً تجريبياً أثناء دراسته لتنامي جذور نبات *Impatiens*. فقطع السويقة تحت الفلقات ثم تجزئتها بعد فترات زمنية متزايدة إلى ثلاث قطع، يؤدي إلى تجذير القطعة القمية القريبة من الفلقات وبراعمها الجانبية في وقت مبكر بينما لا تتجذر القطعة السفلية إلا في وقت متأخر ولكن عدد جذورها أفضل من حيث العدد ويرى بالنتيجة أن مولداً للجذور ينتقل باتجاه قاعدتي. أعاد Julliard النمط ذاته من التجارب على نبات الكرمة وتوصل إلى النتائج ذاتها ولكنه تمكن من تقدير كمية مولد الجذور الذي انتقل، الشكل (19:4).



الشكل (19:4) تجربة Julliard التي تظهر الانتقال القاعد لمولد الجذور وتقدير كميته.

كما تم تدقيق هذه النتائج والتحقق من صحتها بأنماط أخرى من التجارب تقوم على حز الفسيلة أو تقشيرها أو جرحها أو ربطها أو قطعها والتي تحدث اضطراباً في التبادلات التي تتم وسط الفسيلة. وهذا يؤدي إلى ظهور الجذور العرضية فوق منطقة الجرح أو الرض، كما تم التوصل إلى النتائج ذاتها لدى قطع الاتصال بين النسج الناقلة وبخاصة اللحاء. وهذا ما يؤكد أن انتقال (جولان) مولد الجذور المنبعث من الأوراق والبراعم يتم عبر النسج الناقلة، فأني انقطاع في اتصال هذه النسج يوقف هذا الانتقال (هذا ما سبق ودرسناه في تنامي الجذور الجانبية).

وكان Camus قد بين أيضاً أن تطعيم البرعم على قطعة من الفسيلة يحرض تجذيرها. ولكن هذا التجذير لا يمكن أن يتم إلا بعد تجديد نسج ناقلة انطلاقاً من البرعم وانتهاءً بقاعدة الفسيلة أي بعد أن يتم الاتصال بين النسج الناقلة للبرعم ومنطقة تشكل الجذور. وباختصار:

آ- يمر مسار التنامي التحريضي للجذور العرضية في مرحلتين أساسيتين ومتتاليتين ومختلفتين من حيث المدلول:

1- يحدث في المرحلة الأولى وقف النشاط العادي (النسيجي و الوظيفي) لنسج الفسيلة، يليه تنشيط عام مترافق بتحولات خلوية نسيجية عميقة تكون متلاحقة ومرتبطة بالحالة الأصلية لنسج الفسيلة قبل الافتسال.

2- ويتم في المرحلة الثانية تركيز هذه التحولات وتوجيهها تدريجياً، بإشراف التأثيرات الصادرة عن الورقة والبرعم، نحو نمط وظيفي جديد، يؤدي إلى نشاط مولد للجذور. إلا أن هذه التأثيرات لا تصبح فعالة إلا بعد المرحلة الأولى. أي عندما تصبح الحالة الجديدة لنسج الفسيلة قادرة على الاستجابة.

ب . لا يكون التأثير الصادر عن الورقة أو البرعم متجانساً. قد يظهر في طور معين من التنامي بمظاهر متعددة في آن واحد (منشطة، مثبطة، ومنظمة). وما هي في الحقيقة إلا مظاهر كمية ونوعية لتأثير بذاته الصادر عن عضو بعينه. ويبدو أنها تأثيرات متوازية أي تتدخل بشكل منفصل عن بعضها بعضاً، وأن كل ما يجمع بينها من نقاط مشتركة هو تلك المنطقة التي تتكون فيها تلك الظاهرة التي تؤثر فيها. ولكي تجري

حادثات التنامي التحريضي للجذور في مسارها الطبيعي ينبغي التقاط كل هذه التأثيرات من قبل أمكنة محددة، وأن أي خلل يحيدھا عن مسارھا ويجعلھا مؤذية.

ج. إن دراسة الآلية التي تضبط ظاهرة ما كظاهرة تنامي الجذور مثلاً، ينبغي ألا تقتصر على دراسة التأثيرات الصادرة من هذا العضو أو ذاك من هنا أو هناك، وإنما يجب ربطها مع دراسة الأمكنة المستقبلية وإمكانية استجابتها لهذا التأثير أو ذاك وحتى يكون التأثير فعالاً يجب أن يتحقق شرطان:

1- أن يصل إلى مستوى مستقبلات كامنة: *recepteurs potentiels*

2- أن يتم التقاطه أو استقباله وترجمته.

ويتطلب تحقيق الشرط الأول توافر إمكانية معينة للنقل أو الجولان عن طريق ممرات نسيجية محددة (النسج الناقلة بشكل خاص) من جهة، وعن طريق القابلية النفوذية: *Permeabilité* للخلايا وغلفها من جهة أخرى. بينما يتطلب الشرط الثاني تحوّل المستقبلات الكامنة إلى مستقبلات فعّالة أي أنها أصبحت في حالة تؤهلها أو تجعلها قادرة على استقبال التأثيرات والاستجابة لها.

د- إن أي تجميد أو خلل أو اضطراب في مستوى هذه الآلية، أو غياب هذا المنشط أو ذاك سيفضي حتماً إلى الفشل وعدم القدرة على التجذير.

2-2- تغيرات التوازن بين التأثيرات المتبادلة العامة وأثرها في مسار تنامي الجذور:

يوجد على مستوى النبات ككل ثمة جمل من التأثيرات المتبادلة التي تحقق فيما بينها نوعاً من التوازن يعمل على ضبط النشاط الوظيفي لهذا النبات، وإن أي خلل أو تبدل في هذا التوازن سيؤثر على الأعضاء أو المناطق المرسلّة التي تنتج هذه التأثيرات المولدة للجذور من جهة وعلى المناطق المستقبلّة التي ستستجيب لهذه التأثيرات من جهة أخرى لذلك سندرس نتائج هذه التغيرات على كل من مناطق الإرسال والاستقبال.

أ. مناطق الإرسال

يكون التأثير الصادر عن مناطق الإرسال (الورقة والبرعم) مركباً، حيث يتجلى، كما شاهدنا في ثلاث مظاهر (منشطة ومنظمة ومثبّطة). فمنها ما هو منشط ومنظم

للتجذير ومنها ما هو مثبت له. فعندما ينمو النبات في شروط ملائمة، يكون المظهر المنشط سائداً. ولكن أي تبدل في النشاط العام للنبات، سيؤدي بالضرورة إلى تغير في النشاط الوظيفي للأعضاء أو المناطق المرسلّة، فيتحقق عندئذٍ توازن جديد بين مكونات التأثيرات المولدة للجذور، قد تكون محصلته انعدام كلي لهذه التأثيرات أو حتى تغير اتجاهها نحو ظاهرة أخرى مثلاً. ويوجد في هذا السياق ثلاثة عوامل أساسية لها أهمية خاصة في هذه التغيرات وهي: 1- الهجوع 2- الإزهار 3- الهرم والتي سندرسها تباعاً.

آ-1- الهجوع أو الكمون: Dormance

يكون تنامي الجذور متبدلاً على مدار السنة تبعاً للفصول: وهذا مرتبط بالتبدل الذي يطرأ على نشاط البراعم، حيث تفقد مع نهاية الخريف وبداية الشتاء كل استطاعتها المنشطة لتشكل الجذور وتصبح على النقيض مثبّطة له، لأنها تكون قد دخلت في حالة من الهجوع. إن رفع هذا الأخير أو انحساره عن طريق تعريض البراعم للبرودة أو معالجتها بالمواد الكيميائية يؤدي إلى تحسين التجذير.

آ-2- الإزهار: Floraison

إنّ التحول من المرحلة الإعاشية نحو المرحلة الزهرية أو ما قبل زهرية، يؤدي إلى تبدل التوازن بين مكونات تأثير البراعم وبخاصة المولدة للتجذير.

وتتجلى مظاهر هذا التضاد antagonisme بين الإزهار والتجذير في العديد من النباتات. فالنشاط المجذّر للفسائل يبدأ بالتراجع مع بداية الإزهار ليتوقف تماماً عند تفتح الأزهار.

يمكن استعادة النشاط المولد للجذور بقطع البراعم الزهرية. وننصح مع ذلك، وبكل بساطة تجنب الافتسال أثناء فترة الإزهار. وحصرها بالفترة الواقعة ما قبل الإزهار وما بعده.

آ-3- الهرم: Sénescence

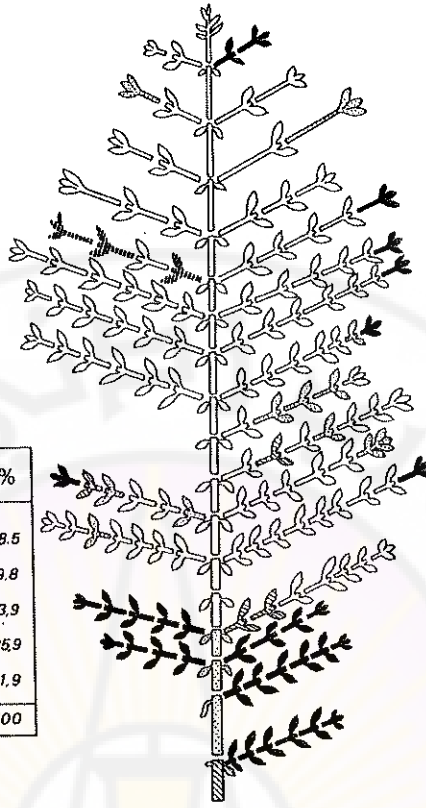
ينحصر نشاط الأوراق المولد للجذور، ويصل إلى أوجه أثناء المراحل الفتية من تناميها وينحسر مع تقدمها بالعمر، ليختفي تماماً عندما تصل إلى طور الهرم. ولا يقتصر دور الأوراق على تنامي الجذور، فالأوراق المتقدمة بالعمر أو الهرمة تزيد هجوع البراعم شدة، في حين تعيق الأوراق الفتية هذا الهجوع. وهذا ما ينطبق أيضاً على تنامي الأزهار، فتأثير الأوراق الفتية المنشط لتشكل الأزهار يتلاشى تدريجياً مع تقدمها بالعمر. وهكذا نرى، أن للأوراق تأثيرات متعددة في ظواهر مختلفة. لذلك لا يمكن فصل تأثيرها المولد للجذور عن مجمل تأثيراتها الأخرى في نشاط النبات وتناميها. فالتأثير الذي يمكن تقديره في لحظة ما على ظاهرة معينة، ما هو بالحقيقة إلا انعكاس لمرحلة محددة من التنامي العام لنشاط الورقة.

ب. مناطق الاستقبال:

تكون إمكانية الحصول على استجابة نسيجية: *réaction histologique* مناسبة في مستوى مناطق الاستقبال: *Sites récepteurs* مرتبطة بعوامل متعددة، منها ما يتعلق بالنبات ككل، ومنها ما يتعلق بأعضاء محددة من هذا النبات أو بجزء من أجزاء هذا العضو أو ذاك.

إنّ تداخل هذه العوامل التي تؤثر في هذه المستويات الثلاثة هو الذي يحدد قابلية الأجزاء المختلفة للمجموع الفارعي على التجذير، كما في شجرة فتية لنبات *Eucalyptus deglupta* الشكل (20:4). أمّا العوامل الرئيسية فهي:

قيمة التجذير	عدد	%
جيد جداً	90	58.5
وسط	15	9.8
ضعيف جداً	6	3.9
موت الفسائل	40	25.9
ندبات	3	1.9
المجموع	154	100



الشكل (20:4) قابلية الأجزاء المختلفة للمجموع الفارعي لشجرة فتية لنبات *Eucalyptus deglupta* على الافتمسال والتجذير. (حسب 74, Martin et Quillet).

ب-1- عمر النبات: من المعروف، أن أغصان النباتات الفتية تعطي فسائل ذات قابلية عالية للتجذير. بينما لا تكون فسائل النباتات الوعائية وبخاصة الشجرية منها قادرة على التجذير إلا في الأشهر أو السنوات الأولى من عمرها. حيث تبدأ هذه القابلية بالانحسار فيما بعد ثم تختفي تماماً مثل (الكستناء، الكينا، السنديان، القيقب...الخ).

ب-2- فتوة الأغصان: Juvénilité des rameaux

ب-2-1- إن الهرم الفيزيولوجي، أثناء التتامي الطبيعي، غير متساو في المستويات المختلفة للنبات. وتستطيع بعض الأعضاء أو أجزاء منها الاحتفاظ بخصائص الفتوة أو القدرة على استعادتها مرة أخرى. ويرى Nozeron في هذا السياق وجود جزئين في النبات ذات أهمية خاصة.

. يقابل الجزء الأول، مجموع الأغصان المتوضعة على مقربة من المجموع الجذري التي تقوم بدور هام في حفظ الفتوة وصونها وتجديد نشاطها. وهذا ما يُكسب تلك الأغصان حالة من الفتوة تجعلها قادرة على التجذير دائماً وبصورة رائعة، وفي بعض الحالات كضروب التفاح والغليديشيا والسنديان والزان مثلاً. تقتصر إمكانية الاقتسال على هذه الأغصان المتاخمة للمجموع الجذري فقط.

- يتكون الجزء الثاني: من الأغصان المتاخمة للأعضاء التكاثرية مباشرة. حيث تستطيع هذه الأغصان أثناء المرحلة المهيئة لتتامي اللواقح استعادة شيئاً من الخصائص المرفولوجية والفزيولوجية التي كانت قد فقدتها. كما تكون المحاور الزهرية والثرية أكثر قابلية لتجديد الأعضاء وبخاصة عن طريق تقانة الزرع في الزجاج.

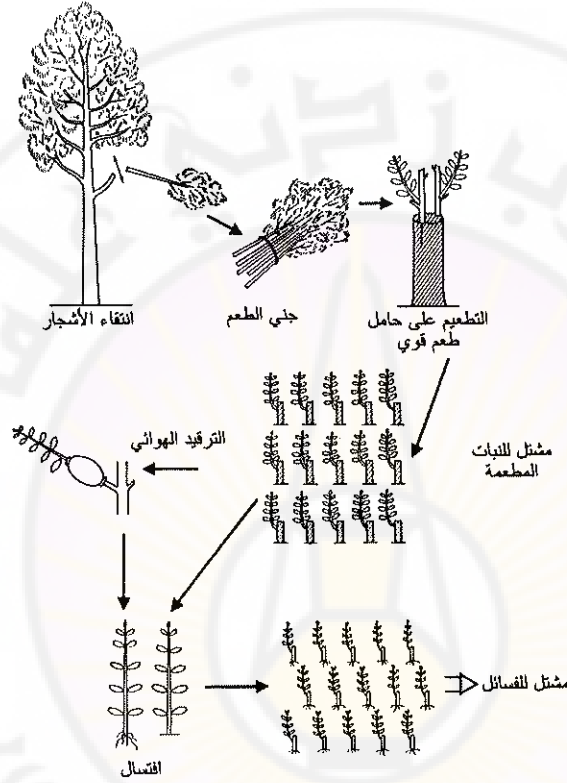
ب 2-2- تجديد الفتوة والنشاط واستعادة الشباب: **Rajeunissement**

يمكن الوصول إلى هذا الهدف بالتحريض والذي يقوم على مبدئين أساسيين:
- يعتمد المبدأ الأول على اختراق الوسط الفيزيولوجي للبرعم أو للغصن، ثم إخضاعه إلى تأثير فعال مجدد للفتوة والنشاط كالمجموع الجذري ويمكن تنفيذ ذلك من الناحية التطبيقية بجعل الأعضاء التي نرغب في تجديد فتوتها ونشاطها قريبة من مجموع جذري ذات تتامي جيد. ويتم تحقيق ذلك باستخدام تقانات متعددة:

• تعتمد الأولى على التطعيم: تؤخذ الأغصان أو البراعم من الأجزاء العلوية للنباتات التي نرغب في إكثارها، وتطعم على أصل قوي من النوع ذاته فتخضع عندئذٍ إلى تأثير حامل الطعم ذات المجموع الجذري المجدد للفتوة لفترة زمنية كافية وذلك في مشاتل خاصة بالنباتات المطعمة، ويمكن فيما بعد أخذ الفسائل تدريجياً وغرسها على نطاق واسع الشكل (21:4). تمّ استخدام هذه التقانة بنجاح كبير لحل المشاكل التي طرحتها صعوبة التكاثر الإعاشي للأشجار المعمرة في غابات المناطق المدارية مثل أشجار: **Eucalyptus** و **Aucoumea** و **Terminalia**.

• أما التقانة الثانية: فهي أكثر أهمية، وتستخدم بشكل خاص للنباتات التي لا تنجح فيها عادة عملية التطعيم ولكنها لم تفقد كامل استطاعتها التجذيرية وتعتمد أساساً على الترقيد الهوائي: **Macrottage aérien** لنهايات الأغصان التي نرغب افئسالها بغية

تجذيرها وهي ما تزال مرتبطة بالأم، ثم تُفصل بعد ذلك وتُغرس مباشرة أو بعد تجديد فتوتها بتطعيمها على أصول ما تزال في مرحلة الفتوة (الشكل 21:4). لقد تم التوصل إلى نتائج باهرة باستخدام هذه التقنية على العديد من النباتات الشجرية.



الشكل (21:4) إنتاج الفسائل على نطاق واسع بهدف التسويق بعد تجديد الفتوة والنشاط واستعادة الشباب عن طريق تطعيم الأشجار الحراجية منها والمثمرة. (حسب 74, Martin et Quillet).

• ويرتكز المبدأ الثاني على محاولة الاستفادة من الفتوة المتجددة التي أمكن استعادتها. إن أحداث التجديد في الشروط الطبيعية غالباً ما تنشأ فجأة أو عرضاً إثر التقليم أو التشذيب أو الجروح والرضوض. وتتصف الأغصان المتجددة بهذه الطريقة بقدر من الفتوة والنشاط المتجددين يكون كافياً لتجديدها على نحو رائع. إلا أن الطريقة الفضلى في تجديد الفتوة هي بدون شك تقانة الزرع في الزجاج

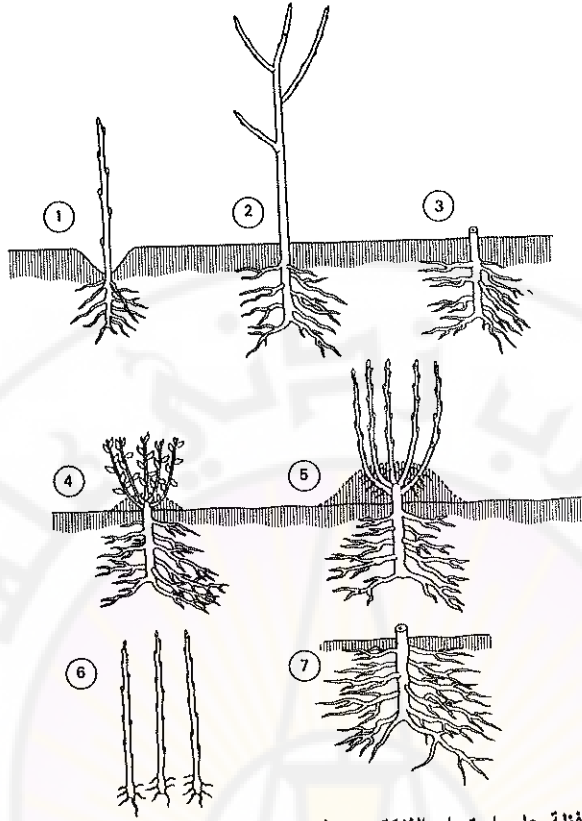
Culture in vitro لقطع من النبات أو خزعة من نسجه وحتى خلية من خلاياه. فهي الطريقة الأنسب والأكثر نفعاً في الاستفادة من الفتوة المتجددة واستثمارها على نطاق واسع ويؤكد العالم Nazeron وتلميذته Bancillon على إنتاج السلالات وتكاثرها في الزجاج لأنها من أهم الطرائق و أنجحها في إكثار النباتات المختلفة وحتى الوعائية منها وذلك بأمد قصير وعلى نطاق واسع.

ولما ننجح في استعادة المادة النباتية لفتوتها بطريقة أو أخرى، نجد أنفسنا أمام مشكلة أخرى تطرح نفسها، وهي كيف نحافظ على هذه النباتات التي نجحنا في استعادة فتوتها، وجعلها في حالة دائمة من الفتوة. ويبدو أن تقانة الزرع في الزجاج تقدم أفضل الحلول و أنجحها. كما يمكن بلوغ الهدف ذاته بطرائق أخرى نذكر منها:

إن التقليم المفرط للأشجار وبطريقة منهجية، يتيح لها ومهما تقدمت بالعمر الاحتفاظ بقدرتها على التجذير. كما أن التناوب بين التقليم والترقيد على نحو متناوب وبطريقة منهجية، يحافظ أيضاً على فتوة الأغصان وقدرتها على التجذير لاستخدامها كفسائل في التكاثر بصورة دائمة. الشكل(4:22).

وهكذا نرى أنه من الممكن تحريض تجديد الفتوة واستعادة الشباب والنشاط لعضو ما. ثم المحافظة على هذه الحالة من الفتوة وجعلها مستمرة إلى وقت غير محدد.

ويستطيع الخبير المجرب، والمهني الممارس التحكم بالفوائد والمزايا الناتجة عن نشاط الفتوة والفتوة المتجددة واستخدامها في تحسين التجذير.



الشكل (22:4) المحافظة على استمرار الفتوة عن طريق تكرار التقليم والترقيد بشكل منتظم ومتناوب حسب (Hartmant et Kester, 1975).

- 1- افترسال غصن ما زال في حالة الفتوة. 2- التنامي الإعاشي. 3- التقليم. 4- انطلاق نمو الأغصان المتجددة. 5- ترقيد هذه الأغصان. 6- فصل الأغصان بعد تجذيرها. 7- العودة إلى الوضع.

ب - 3- الطبيعة المرفولوجية للأغصان وموقع توضعها:

تبدلي الأغصان أثناء افترسالها تغيرات في استطاعتها التجذيرية وذلك تبعاً لموقعها في النبات ولطبيعتها المرفولوجية. فالأغصان الجانبية تتجذر على نحو أفضل من الأغصان الانتهازية. ولا يقتصر ذلك على التجذير، فبالرغم من التبدل العميق الذي يطرأ على النشاط النسيجي أثناء عملية التجذير، يبقى مرستيم الجذور المتجددة محتفظاً بصفة من صفات النشاط الوظيفي للغصن الأم حيث يبقى انتحاًؤها مشابهاً لانتحاء جذور الغصن الأم مثلاً إلا أنه لا يمكن تعميم ذلك، فبعض النباتات من مغلفات وعاريات البذور مثل الصنوبر و التنوب يؤدي افترسال أغصانها الجانبية إلى تجديد جذور ذات

انتحاء أفقي دائماً وهنا نواجه خطر الحصول على مجموع جذري غير متوازن وغير قادر على سبر طبقات التربة واستكشافها بشكل جيد، ولا حتى تثبتت النبات تثبتاً كافياً مما قد يلحق الأذى في تنامي الأفراد المنحدرة من الفسيلة.

وتُظهر هذه التغيرات في استطاعة التجذير حتى في الغصن ذاته، الذي يُظهر تدرجاً في قدرته على التجذير تكون متزايدة باتجاه قاعدي. كما في نبات الزيتون مثلاً. ومع ذلك هناك بعض الحالات كنبات الخوخ حيث يكون الجزء العلوي من الغصن أكثر قدرة على التجذير، ولذلك ننصح النظر إلى كل نبات كحالة خاصة بعينها.

ج . زراعة النسيج والثقافات: *Culture des Tissus et des cals*

يتوقف المسار المولد للأعضاء وبخاصة الجذور منها عن طريق تقانة الزرع في الزجاج، على عدد من عوامل الوسط وبخاصة التوازنات التي تتحقق بين هرمونات النمو. ومع ذلك قد يصادف أحياناً تبدل في النشاط المولد للجذور حتى في مثل هذا الوسط ذات الشروط المحددة. فالقطع المأخوذ من كل من الساق والورقة والجذر لا تنتج جذوراً متشابهة حتى لو تم استنباتها في الوسط ذاته ووضعت في شروط محيطية بعينها. فالعمر الفيزيولوجي للنسيج وكذلك مرحلة التنامي التي وصلت إليها قبيل الاستنبات لهما تأثير هام. فالنسيج أو القطع المأخوذة من أعضاء مازالت في مرحلة الفتوة تظهر عادة قدرة فائقة على التجذير.

أمّا الأرومة الأصلية: *Implant initial*، قد تبقى محافظة على صفاتها الوراثية حتى بعد تكرار استنباتها. وقد يطرأ عليها بعض التبدلات. حيث يفقد بعضها استطاعتها المولدة للجذور بعد الاستنبات الأول، ولا تحدث هذه الخسارة أحياناً إلا تدريجياً وبعد تكرار إعادة الاستنبات مرات متعددة (نسيج الجذر.... الخ).

ويمكن في بعض الحالات استعادة استطاعة المولدة للجذور التي فقدت فتعود للظهور في مرحلة لاحقة، فتتامي السلالات الخلوية المستنبطة في الزجاج، وشكلها الظاهري وحاجاتها من العناصر الغذائية والمواد الهرمونية تتغير أثناء تكرار الاستنبات: *Rpiquages* كما تتبدل أيضاً إمكانية الاصطناع الحيوي: *aptitude á la biosynthése* لبعض المواد.

وباختصار: تبرز من خلال هذه الدراسة للتأثيرات المتبادلة التي تضبط تجذير الفسائل بعض المشاكل الأساسية التي يمكن حصرها في ناحيتين أساسيتين:

الأولى: تحديد المستوى الذي تتركز فيه الاستطاعة الفضلى لتجديد الأعضاء، مع التذكير أن النبات ما هو إلا منظومة متكاملة في حركة منسقة، حيث يتنامى كل عضو فيه تبعاً لصفاته الخاصة به والتي تتكشف في كل مرحلة من مراحل تناميّه، بالرغم من كونه جزءاً من مجموع متكامل (النبات).

الثانية: تتعلق بدور التأثيرات المنظّمة والمعضيّة التي تصدر عن أمكنة الإرسال من جهة، وإقامة أوثق الصلات بين أمكنة الإرسال وأمكنة الاستقبال من جهة أخرى. وهكذا نرى بالنتيجة: أن الافتتسال ليس عملاً بسيطاً، وإنجازه بنجاح تام يتطلب أساساً قوياً من المعرفة المسبقة لتنامي النبات الذي نرغب في إكثاره من جهة وللنشاط الوظيفي العام من جهة أخرى.

إن تقانة الاستنبات في الزجاج التي تتيح الحصول على المادة النباتية والمحافظة عليها في حالة من الفتوة شبه دائمة، تفتح أمامنا سبل حل معظم المشاكل وبخاصة على مستوى المردود وشدة التكاثر. لقد استخدمت هذه التقانة في التطبيق العملي على نبات الكرمة، و الفريز و البطاطا والأفحوان..... الخ ونتطلع إلى تعميمها حتى تشمل النباتات الوعائية التي تبدي صعوبة خاصة في إكثارها بهذه التقانة.

3- المظاهر الاستقلالية: Aspects métapoliques

إن المشكلة الأولى التي تعترض عملية تجذير الفسائل هي تحديد أفضل الشروط لنجاة الفسيلة بعد فصلها عن النبات الأم. ويأتي بعد ذلك دراسة المظاهر الاستقلالية لتنامي الجذور من وجهتي نظر بحيث تتم أحدهما الأخرى:

. الآلية التي تكفل التزود بالطاقة وبالمواد المشكّلة (المعضيّة) الضرورية لتنامي الجذور.

- العمليات الاستقلالية التي تتدخل في كل مرحلة من مراحل تنامي الجذور (مرحلة التنشيط الأساسي للفسائل، ثم تحديد النشاط النسيجي وتوجيهه نحو الاتجاه المولد الجذور. هذا هو المسار الذي سنتبعه في دراستنا لهذا الجزء.

3-1- Conditions de la survie des boutures : شروط نجاة الفسائل :

السؤال الذي يطرح نفسه هنا، كيف نتجنب الضياع المفرط للماء، فقطع الغصن بفصله عن النبات الأم يحرمه من أي تغذية مائية. في حين تبقى ظاهرتي التعرق والتبخر مستمرتين وبخاصة في مستوى الأوراق التي غالباً ما يكون وجودها ضرورياً للتجذير الجيد لذلك يمكن تقليص السطح الورقي باستئصال بعضها أو بتثذيب نصولها. ويعتمد نجاة الفسائل على المحافظة أساساً على شروط الوسط الذي ستحفظ فيه. وفي هذا الإطار وضعت تقانة خاصة على قدر كبير من الأهمية، وهي الافتسال تحت رذاذ اصطناعي من الماء أو من الماء الممزوج بمواد أخرى.

آ- الافتسال في رذاذ اصطناعي: الغاية المرجوة هي تقليص الفارق بين ضغط بخار الماء في الجو المحيط والجو الداخلي للأوراق إلى الحد الأقصى. ويتم ذلك في غرفة زجاجية مكيفة آلياً بحيث يمكن التحكم بنسبة الرطوبة في الجو وحتى في مستوى التربة ودرجات الحرارة. إضافة لذلك فلهذه الطريقة تأثيرين هامين:

1- إغناء الجو بالماء بصورة منتظمة وعلى نحو متجانس (تحسين المناخ المحلي للغرفة الزجاجية).

2- تكوين طبقة رقيقة من الماء تغطي الأوراق بصورة دائمة مما يؤدي إلى خفض درجة حرارة الأوراق وبالتالي خفض شدة التعرق والتبخر إلى حد كبير. ويمكن استخدام الرذاذ المنقطع في حالة النباتات التي لا تتحمل أوراقها التبلل الدائم و إغناء الرذاذ بمحاليل مغذية العضوية منها واللاعضوية، وإضافة بعض مضادات الفطريات. ويمكن أيضاً زيادة الشدة الضوئية لتنشيط التركيب الضوئي الذي يؤدي إلى تنشيط التجذير إلى حده الأقصى.

ب. استخدام مضادات التعرق: يمكن في حال تعذر الافتسال تحت الرذاذ المائي، معالجة الأوراق بإحدى مضادات التعرق المعروفة. تعطي هذه الطريقة، بالرغم من محاذيرها ودقة استخدامها، نتائج هامة.

3-2- فيزيولوجيا تنامي الجذور:

آ- التزود بالطاقة: ظاهرة التجذير مستهلكة للطاقة، التي تأتي من السكريات المخزنة في نسج الفسائل، ويوجد علاقة موجبة بين توفر السكريات بغزارة وبخاصة النشاء وبين تجذير الفسائل، ونقصها على العكس يضعف التجذير. وتبين أن النسج المستتنبئة في الزجاج تبقى عاجزة عن التجذير في حال نقص السكر، بينما إضافته تزيد هذه القدرة. إن فعالية السكريات غير متماثلة، فبينما نحصل على أفضل النتائج مع الغليكوز والسكراروز يكون تأثير السكريات الأخرى ضعيف (سكر الفركتوز) أو معدوم تماماً (المانوز والرافينوز والمالتوز واللاكتوز).

آ-1- تكوين الكلبيوز سداسي الفوسفات *génération de glucose-6-phosphate*
يبدأ النشاء المتوافر في الفسائل بالتناقص منذ المراحل الأولى للتجذير، في حين ترتفع كمية السكريات الحرة في أنسجة قاعدة الفسيلة وبخاصة الغليكوز. وتتم هذه العملية للنشاء وفق مسلكين مختلفين من حيث الكلفة الطاقوية:
- إما بواسطة أنزيمات الفوسفوريلاز التي تؤدي إلى تكوين غليكوز أحادي الفوسفات إنه المسلك الأكثر توفيراً للطاقة.
- أو عن طريق تدخل أنزيمات الأميلاز ثم الهيكسوكيناز التي تعمل على فسفرة الغليكوز. وهذا المسلك على عكس السابق مستهلك للطاقة (ATP)، مما يؤدي إلى خفض المستوى الطاقوي للفسائل خفصاً مؤقتاً.

آ-2- استقلال الغليكوز سداسي الفوسفات: *Métabolisme de g.-6-*
يتطلب تنامي الجذور نشاطاً هوائياً عادياً، فنقص أو حذف الأوكسجين يضعف التجذير أو يوقفه. وكذلك السموم التنفسية التي تقطع الفسفرة التأكسدية: oxydations phosphorylantes مثل oligomycine و 2-4dinitrophenol تؤدي إلى النتيجة ذاتها. إن الاستقلاب الهدمي للغليكوز سداسي الفوسفات الناتج عن حملة المدخرات السكرية للفسيلة يتم ولو بشكل جزئي حسب المسلك الهوائي للتحلل السكري وحلقة الأحماض ثلاثية الكربوكسيل لكريبس: Cycle des acides tricarboxyliques.

كما تكون مراحل تشكل الجذور مصحوبة بارتفاع النشاط الأنزيمي لأنزيمات السلسلة التنفسية مثل: السيكسينات ديهيدروجيناز: Succinate deshydrogénase والسينتوكروم أوكسيداز: Cytochrome oxydase إضافة لذلك، فإن جزءاً من الغليكوز سداسي الفوسفات يمكن أن يتبع المسلك اللاهوائي في هدم السكريات الخماسية المفسفرة. فالافتسار يزيد من نشاط أنزيم ديهيدروجيناز غليكوز سداسي الفوسفات وهو الأنزيم الأول في المسلك اللاهوائي لهدم البنتوزات.

ب. تكوين المواد المشكّلة أو المعصّية (المواد البلاستيكية): Production des matériaux plastiques

ب. 1. التغذية الآزوتية: alimentation en composés azotés

إن محتوى قاعدة الفسائل من الآزوت الكلي والآزوت المنحل والأحماض الأمينية الحرة يزداد أثناء تنامي الجذور، بينما يتناقص مع نهاية هذه العملية. وتأتي هذه الزيادة من مدخرات الفسيلة الآزوتية منها والسكرية. إن إضافة كمية من المادة الآزوتية قد يكون مفيداً وهذا يتوقف على شكل المادة المضافة:

فإذا كانت على شكل معدني كان تأثيرها موجباً. ويتوقف تأثير بعض المحاليل المعدنية المنشطة للتجذير على وجود الأملاح الآزوتية، فحذف هذه الأملاح بشكل انتقائي من وسط الاستنبات يوقف عملية التجذير إن الجرعة المضافة من الآزوت المعدني أكثر فعالية من أملاح الأمونيوم.

أما المواد العضوية فتبدو أقل فاعلية وبعضها عديم التأثير مثل: ماءات الكازئين ومزيج من الغليسين والالانين والأرغينين بينما يكون لبعضها الآخر تأثيراً موجباً على التجذير مثل: الاسبارجين والأرجينين والسيستئين.

ب. 2- التركيب الحيوي للجزيئات الكبيرة: Biosynthèse de macromolécules

يكون ظهور النشاط الاستقلابي موازياً لظهور التبدلات والتحويلات الخلوية-النسيجية (التي سبق الإشارة إليها) وبخاصة ما يطرأ على كل من النواة والنوية من توسع وتضخم. والتي تُعد كدليل أو مؤشر على تركيب الجزيئات الكبيرة مثل الحموض الريبية

النوية والبروتينات الضرورية لتنامي الجذور. لقد أكدت الدراسات الفيزيولوجية وبطرائق مختلفة أن تنامي الجذور يستوجب نشاطاً عادياً للحموض النووية نذكر منها:

- طريقة استخدام مثبطات اصطناع البروتينات مثل: المثبط اكينومييسين - د Actinomycine-D الذي ينحصر تأثيره في مستوى نسخ الحمض الريبي النووي الرسول RNAm والمثبط كلورامفينيكول: Chloramphenicol الذي يثبط اصطناع البروتينات الريبية النووية Riponucleoprotéines . فإضافة هذه المثبطات تؤدي إلى نقص كبير في عدد الجذور المتجددة.

- تقانات أخرى تؤدي مباشرة إلى النتيجة ذاتها. مثل استخدام النظائر المشعة فإضافة الفوسفور المشع (P32) إلى الفسائل الأخذة بالتجذير، تؤدي إلى تزايد العناصر المشعة في RNAm. أو عن طريق استخلاص عصارة الفسائل، التي تظهر بوضوح ارتفاع متزايد في كمية الحموض الريبية النووية الكلية RNA totaux وذلك بدءاً من لحظة الاقتسال وحتى انتهاء عملية التجذير.

3-3- الضبط الفيزيولوجي للمراحل الأساسية للتجذير:

أ- التنشيط الأساسي:

تتصف مرحلة التنشيط الأساسية للفسائل بظهور بعض التبدلات الفيزيولوجية في المستوى الخلوي، مثل التبدلات الفيزيائية-الكيميائية من جهة وبنية المادة الكروماتينية من جهة أخرى.

لقد بينت الدراسات التي استخدمت تقانات متنوعة مثل: 1- إضافة الحمض الأميني الليسين الموسوم بالتريتيوم (H3) إلى الوسط الذي تنمو فيه الفسائل. 2- استخدام تقانات الكيمياء الحيوية. 3- التصوير الشعاعي الذاتي: Autoradiographiques. 4- المقياس الضوئي: Cytophotométriques. إنَّ المسئول عن تحريض هذا التنشيط هو ارتفاع كمية البروتينات الحامضية غير الهستونية، في حين تبقى كمية الهستونات ثابتة. كما أشارت الأبحاث الحديثة إلى أهمية التأثيرات المتبادلة بين البروتينات الهستونية وغير الهستونية

في الإشراف على نسخ DNA وترجمته. بينما يتم تدخل البروتينات الحامضية عن طريق تخفيف أو تعديل التأثير الكابح للهستونات.

تميل هذه النتائج إلى تبني المفهوم القائل بارتباط ظاهرة التنشيط بالكبح التراجعي: Dépression (إزالة الكبح) لجزء من الذخيرة الوراثية: génom لبعض الخلايا. كما أن البروتينات النووية غير الهستونية تظهر علاوة على ذلك نوعية نسيجية خاصة: Sbecificité tissulaire، وهذا ما يساعدنا في فهم التنشيط غير المتساوي في النسيج المختلفة للفسيلة.

ب- تكوين حقول تشكل الجذور:

ب-1- تأثير الحرارة: لكل نبات درجة معينة من الحرارة، يكون عندها النشاط المولد للجذور في حده الأعظمي (الحرارة الفضلى للتجذير)، ويبدأ هذا النشاط فوق هذه الدرجة أو تحتها بالتناقص تدريجياً إلى حد قد يلحق العطب بالفسائل. تبين أثناء الاستنبات في الزجاج أن الدرجة الفضلى للتجذير 26 م° وفوق هذه الدرجة (32 م° 38 م°) يضعف التكاثر الخلوي وينعدم إنتاج الجذور بينما في درجة أقل من 15 م° مثلاً لا يتم التجذير مع أن النمو يبقى مستمراً. كما أن تعريض الفسائل إلى درجة 26 م° لأمد قصير، يجعلها قادرة فيما بعد على التجذير بدرجة 15 م°.

وضع Faver على قطع من سلاميات نبات الكرمة المستنبطة في الزجاج المسار المتوسط لمراحل التجذير في الدرجة الفضلى وفي غضون الزمن: يحدث التنشيط الأساسي في اليوم الأول من الافتسال، وتتشكل الندبة بين اليومين الثاني والثالث، ثم تظهر حقول التشكل بين اليوم الرابع والسادس، وأخيراً يبرز الجذر الأول بين اليومين السابع والثامن.

ب-2- فيزيولوجيا تأثير المناطق المُرسلة: Physiologie de l'action effecteurs

إن فهمنا لآلية تجذير الفسائل يرتكز أساساً على دراسة فيزيولوجية تأثيرات الأعضاء المولدة للجذور (البراعم والأوراق). وأي تقدم في الأبحاث المتعلقة بهذا المجال سيزيد من معارفنا لتلك الحادثات المؤدية للتجذير على نحو أفضل وأعمق. ولتحقيق ذلك، اعتمدت الدراسات على استبدال التأثير المفترض للبرعم بمواد طبيعية أو اصطناعية ذات

خصائص بيولوجية مقارنة. وذلك بتطبيقها على النبات بطرائق مختلفة. ويبدو أن تأثير البرعم (كما شاهدنا) متباين ومكوّن من مركبين أساسيين: مركب أوكسيني ومركب نوعي.

1- المركب الأوكسيني: Combosant auxinique

تميل الأوكسينات داخلية المنشأ، كما هو معروف، إلى التجمع في أماكن مفضلة من الساق مثل العقد حيث تزداد قابلية التجذير، كما أن محتوى الفسائل منها يرتفع أثناء التجذير.

التطبيق خارجي المنشأ للأوكسينات المختلفة كالمشتقات الأندولية مثل حمض الأندول الخلي (AiA) وحمض الأندول الزيدي (AiB) يظهر تأثيرها في عملية التجذير، إضافة إلى تأثيراتها المعروفة على أحداث أخرى (نمو السوق واستنطالاتها، ودورها في تثبيط نمو البراعم الجانبية ونشاط الكامبيوم، كما سبق وشاهدنا).

لقد أصبح استخدام هذه التقنية في التطبيق العملي شائعاً على نطاق واسع وبخاصة في البستنة (زراعة الحدائق والجنان) وفي الغراسية: Arboriculture (غرس الأشجار والشجيرات). حيث أمكن الحصول ليس فقط على زيادة عدد الفسائل التي ينجح تجذيرها وإنما أيضاً زيادة عدد الجذور في الفسيلة الواحدة من جهة وتسريع التجذير من جهة أخرى. ولفهم العلاقات بين الأوكسينات وتنامي الجذور لابد من دراسة الآليتين التاليتين:

. الآلية الأولى: يتم تدخل الأوكسينات في مستوى استقلاب الكربون وإنتاج الطاقة. فحلمهة المدخرات السكرية وبخاصة النشاء تزداد شدة لدى المعالجة بالأوكسينات. كما أن معالجة الفسائل بالأوكسينات تؤدي إلى رشح أنزيمي داخل وسط الاستنبات يساعد على حلمهة مباشرة للنشاء. إذن الأوكسين عن طريق تدخله في استقلاب المدخرات الكربونية على نحو أسرع وأكمل، ينشط تنامي الجذور. كما أن تطبيق حمض النفثالين الخلي (ANA) على الفسائل التي تتغذى على سكر موسوم بالكربون C14 يعمل على توجيه هدم الغليكوز بصورة انتقائية نحو المسلك الهوائي للتحلل السكري. وهذا ما يتوافق مع المفهوم القديم الذي يعطي للأوكسينات تأثيراً منشطاً في التنفس الخلوي، وفي هذه الحالة يكون المسار المفضل للتحلل السكري أثناء التجذير هو المسار الهدمي.

والنتيجة: لابد من وجود علاقة متبادلة بين النشاط المولد للجذور والنشاط الأوكسيني.

. الآلية الثانية: يكون التأثير المنشط للأوكسينات محصوراً في مستوى البروتينات فقد تبين أن معالجة الفسائل بالأوكسين (AIA) تسفر عن تحولات وتغيرات في الاصطناع البروتيني من الناحيتين الكمية والكيفية. وهذا ما يفترض بأن تأثير هرمونات النمو يكون من مستوى الحادّثات المؤدية إلى تركيب البروتينات كما تبين أن الأوكسينات تحرض بعض التبدلات في بروتينات الكروماتين وبخاصة الهيستونات منها، وهذا يؤدي إلى إعادة تنشيط بعض الأجزاء من الذخيرة الوراثية (رفع الكبح عنها: dérépression). إلا أن هذا التدخل لا يتم خلال المراحل الأولى من التجذير وإنما أثناء مرحلة تعضي البداءات الجذرية فقط. فإضافة جرعة من (AIA) قبل بلوغ هذه المرحلة أي أثناء مرحلة التنشيط الأساسي للفسائل، تؤدي على العكس، إلى خفض اصطناع RNA. يرتبط تأثير الأوكسينات في نشاط الحموض النووية بموجة ثانية من التنشيط المورثي نتيجة لإعادة تنشيط هذا الجزء من المورثات الذي يتوافق مع مرحلة تكوين حقول التشكل وتعضي مرستيم الجذور وتناميها.

2- المركب النوعي: Composante Spécifique

يعود الفضل إلى كل من Bouillenne و Went (1933) اللذين أعطيا أول تعريف تجريبي لمركب نوعي مولد للجذور لدى دراستهما لفيزيولوجيا تجذير الفسائل. وينضمما إلى أنصار النظرية القديمة لساكس Sachs (1880-1882) التي عرفت بنظرية المواد المشكّلة للأعضاء. ويستنتج هذان الباحثان بعد اطلاعهما على مجموع متكامل من المعطيات ودمجها وتنسيقها، أن تنامي الجذور يتم تحت إشراف مركب مادي نوعي Rhizocaline: Complex substancil spécifique. أطلق عليه مولد الجذور: الذي يُركب في الأوراق البالغة المعرضة للضوء وينتقل منها انتقالاً قطبياً عن طريق اللحاء، ويُخزن في كل من البذور والفلقات والبراعم.

حاول باحثون آخرون تحديد طبيعة هذا المركب النوعي وطريقة تأثيره في تنامي الجذور فبيّن Libbert (1956) أن العامل إكس (x facteur) المعروف كدعامة

فيزيولوجية Support physiologique للنشاط من النمط الأوكسيني للأعضاء المؤثرة متواجد أيضاً في الساق والأغصان، ولذلك تتجذر لدى اقتسالتها حتى بغياب البراعم والأوراق. يُلاحظ Hess (1966) عقب دراسته التي اعتمدت على التحليل الكيميائي للعديد من الأنواع أكان اقتسالتها سهلاً أم صعباً، وجود عناصر نوعية مسؤولة عن التجذير أطلق عليها أسم: العوامل المشتركة التي تؤثر بالتضافر مع الأوكسينات. ويتابع Hass أبحاثه مستخدماً طريقة التحليل الفصلي الوني: Chromatographie، ليوضح أن العوامل المشتركة المولدة للجذور: Co-facteurs de la rhizogenése مؤلفة من اجتماع أربعة عوامل، وتمكن من تحديد عاملين منها: الأول شبه تيربين مؤكسد: Terpenoide oxygéné، والثاني من طبيعة فينولية وهو بدون شك حمض الكلوروجينيك: Chlorogénique وهذا ما يتماشى مع أفكار Bouillenne وبعض تلاميذه، الذين اعتقدوا بأن مولد الجذور Rhizocaline يحتوي على مركبات فينولية وبخاصة: الأورتوتشائي هيدروكسي فينول: orthodihydroxy phenol. إنَّ الوقائع والملاحظات المختلفة تؤكد على ما يبدو. فرضية تدخل المواد الفينولية في حادثات التنامي التحريضي للجذور:

1- تبين وجود علاقة سببية بين ظهور المركبات الفينولية وتنامي الجذور.

2- تم الكشف عن المواد الفينولية في عدد من الأنواع سهلة الاقتسال.

3- معالجة الفسائل بالأحماض الفينولية المختلفة مثل حمض القهوة acida coféique وحمض الكلوروجينيك Chlorogénique تنشط تجذيرها ومع ذلك يوجد معطيات أخرى لا تتوافق مع هذه الفرضية إلا بصعوبة، فالمعالجة بالمركبات الفينولية تبقى دون تأثير إن لم تكن مثبطة للتجذير. فهذه العلاقة السببية بين محتوى النسج من المركبات الفينولية وتشكل الجذور لا تكون صحيحة دائماً. زد على ذلك فإن المركبات الفينولية كما الأوكسينات. تتدخل في ظواهر بيولوجية متنوعة مثل النمو وتشكل الساق والبراعم. ولذلك يصعب القبول بأن الخاصة النوعية لتنامي الجذور تقوم على أساس تدخل المواد الفينولية. ويبدو أن هذه العلاقة التي تشاهد أحياناً بين النشاط المولد للجذور

وظهور المركبات الفينولية أو تجميعها ما هي إلا إحدى نتائج الجروح أو الرضوض الناجمة عن الافتسال.

باختصار: يلاحظ من خلال دراسة مسار الحادثات المؤدية إلى تجذير الفسائل من الجوانب الوصفية والتجريبية بروز ثلاث نقاط أساسية تسترعي الانتباه وتستوجب التوقف عندها:

1-الخاصية أو النوعية الجذرية:Spécifité radicale

تتفرد الجذور ببني مرفولوجية وتشريحية ونسجية تجعل من السهل تمييزها والتعرف عليها. ولكن لا ينطبق هذا على المستويين الخلوي والاستقلابي فتعلى المستوى الاستقلابي: تكون نسج الجذور غير ذاتية الإغذاء، كما تكون إنزيمات البيروكسيداز المتماثلة: isoenzymes de peroxydases مشتركة بين كل أعضاء النبات. وهذا يفترض أن جزءاً من الجهاز البروتيني والأنزيمي لخلايا الجذر كلها أو لجزء منها على الأقل ينبغي أن يكون نوعياً. إن التحقق من صحة ذلك تجريبياً سيكون في غاية الأهمية.

2- مستوى تحديد النوعية: Niveau de determination de la specifité

شاهدنا أثناء دراستنا للتأثيرات المتبادلة التي تضبط تنامي الجذور، وجود مثل هذه التأثيرات بين مناطق الإرسال (النسج المؤثرة) ومناطق الاستقبال (النسج المتأثرة). وهنا نتساءل عن الدور المتبادل بين هذين النمطين من النسج في تحديد الخاصة النوعية لحادثات التجذير؟ بتعبير آخر هل تكون هذه الظاهرة خاضعة للتأثير المُسيطر المنبعث من البرعم والأوراق؟ أو أنها ليست بالأصل إلا تعبيراً عن استطاعة تشكيلة ذاتية كامنة لبعض النسج، ويكفي رفع التأثير المثبط لهذه الاستطاعة الكامنة عن طريق الافتسال حتى تتحرر هذه الاستطاعة، فتظهر من جديد؟ أو هل تتدخل هاتان الآليتان على نحو الواحدة تتم الأخرى؟

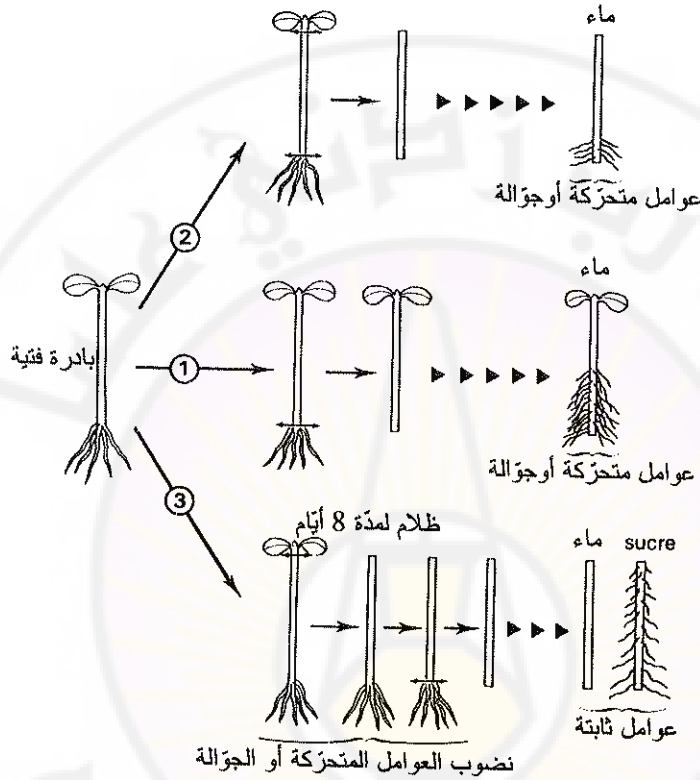
إن المعطيات المتوفرة حتى الآن لا تكفي للإجابة بوضوح عن هذه التساؤلات فالتجارب التي تقوم على إحداث خلل أو اضطراب في النشاط الوظيفي للأعضاء أو النسج المُرسلة يمكن أن تحدد دورها الأساسي، وكذلك النتائج التي تم الحصول عليها عن

طريق الاستنبات في الزجاج والتي تشير وفقاً لمفهوم Skoog إلى ارتباط الخصائص النوعية للعضو الذي سيتشكل ارتباطاً وثيقاً بالمنشطات التي تلقاها هذا العضو، أو بالأحرى تبعاً للتوازن الذي سيتحقق بين هذه المنشطات الموجودة وسط الاستنبات، ولكن هذه الحالات المختلفة هل هي ناتجة عن نفاذ أو نضوب مركب مُنظَّم (مركب من مواد منظمّة) من النسيج؟ أو عن اضطراب عميق طرأ على جملة معقدة من التأثيرات المتبادلة أدى إلى تبدل في سلوك النسيج المستقبل ونشاطها، وبالتالي تبدل في استطاعتها المولدة للأعضاء *Capacité organogènes*؟

بالمقابل هناك بعض الأبحاث التي تنظر إلى دور العوامل المثبطة نظرة خاصة، وتميل إلى أن تعطي الأهمية الحاسمة إلى النسيج المستقبل ذاتها. ويكفي تحرير نسيج مستقبل ما من تأثير بعض العوامل المثبطة حتى يصبح هذا النسيج قادراً على تشكيل الأعضاء. إلا أن طبيعة هذه الأعضاء ونوعيتها يتوقفان على طبيعة هذا النسيج المستقبل وخصائصه الذاتية.

إن ما يدعم وجهة النظر هذه منشأ الساق من نسيج سطحية متميزة ومنشأ الجذر من نسيج عميقة متميزة أيضاً. ولكن لهذه القاعدة بعض الاستثناءات حيث يوجد بعض الحالات المعروفة، يكون النسيج ذاته أكان سطحياً أم عميقاً قادراً على أن يعطي جذوراً أم براعماً. كما أن تقانة الاستنبات في الزجاج واستخدام هرمونات النمو قد ضاعفت هذا النمط من الأمثلة. ولكن في مثل هذه الحالة هل نستطيع أن نجزم بأن الخلايا المختلفة للنسيج التي تكون قابلة لتكوين الجذور والبراعم هي فعلاً متكافئة؟. في هذا السياق من التناقض، تجدر الإشارة إلى المفهوم الذي حدده Bouillenne، حيث جمع، بالاعتماد على أسس تجريبية دقيقة، بين المعطيات المتناقضة ظاهرياً، ووضعها في إطار من التطابق والانسجام بالفعل، فإن هذا الباحث وهو يأخذ بالحسبان كل التأثيرات المنشطة المتحركة (الجوّالة) *influences stimulatrices mobiles* والمنبعثة من الأوراق والبراعم، يؤكد بإصرار على المشاهدات المتعددة والتي تشير كلها إلى صفة أو خاصية محددة لهذه الظاهرة فلاحظ أن السويقة تحت الفلقات لنبات: *Impatiensbalsamina* تستطيع إذا ما توافرت الشروط المناسبة أن تعطي جذوراً ليس فقط في مستوى قاعدتها،

وإنما على طول امتدادها أيضاً الشكل (23:4). كما وضّح تلميذه Noël ببراعة أن تقطيع هذه السويقة إلى قطع صغيرة جداً لا يمنع من تجذير كل منها حتى لو بلغ طولها (1) ملم.



الشكل (23:4) توضيح العوامل الثابتة في تحديد تنامي الجذور في نبات: *impatiens balsamina* حسب (Bouillenne, 75).

- (1) - فسيلة مع الفلقتين والبرعمين الإبطيين: تجذير غزير في قاعدة الفسيلة.
 - (2) - فسيلة من السويقة تحت الفلقات: تجذير قاعدي في الماء.
 - (3) - بعد 8 أيام من التجويع في الظلام بهدف استنزاف واستنفاد العوامل الجوّالة أو المتحركة: عدم التجذير في الماء وظهور الجذور على امتداد الفسيلة بعد إضافة السكر.
- يصل Bouillenne إلى الاستنتاج التالي: تكون أجزاء السويقة كلها قادرة على تكوين الجذور تلقائياً، حتى وإن بدا التعبير عن هذه الإمكانية في الطبيعة مقتصرأ على منطقة القاعدة.

ويتوصل أخيراً إلى توضيح مفهومه في تحديد الصفة النوعية لتشكل الجذور،
مفترضاً أن مولد الجذور Rhizocaline يمكن أن يظهر على شكل حالتين:
1- حالة متحركة: état mobile تمثل التأثيرات الصادرة عن مناطق الإرسال
(الأوراق والبراعم).

2- حالة خلوية ثابتة: état cellulaire fixé. فتشكل أحد الجذور ينطوي عندئذٍ
على دمج هاتين الحالتين مع الأوكسين بواسطة تفاعل أكسدة وإرجاع في مركب واحد.
وإن بعض الخلايا فقط تكون قادرة على إنجاز هذا التفاعل.

3- طبيعة الصفة النوعية المولدة للجذور: nature de l'espace Rhizogénétique
يمكن بالرغم من قلة المعلومات المتوفرة حالياً عن هذا الموضوع وعدم اكتمالها بعد، أن
نقبل بحق، أن توجيه النشاط الخلوي نحو المسار المولد للجذور، ينطوي على وجود جهاز
بروتيني وأنزيمي نوعي في حالة من النشاط، وأن هذا الجهاز هو نتيجة لإعادة تنظيم
النشاط وتوجيهه نحو مسارات جديدة للاصطناع الحيوي. وهذا ما يوضحه ظهور
الأحماض الريبية النووية المميزة إثر الافتسال: RNA particuliers. يتطلب تنامي
الجذور العرضية إذاً، تدخل مركب بنيوي ensemble structural منشط لوظائف
محددة: Fonctions déterminées. ولكن إقتداءً بما هو مشاهد في فطر Penicillium
barnense نتساءل عن إمكانية تدخل عوامل أخرى؟ ويبدو في هذا الفطر الزقي أن
استقلاب بعض الحموض الأمينية مثل: الميثيونين: Méthionine يتم في حيزات من
الغلف الخلوية أو في حيزات فيزيائية كيميائية وذلك تبعاً لنمط الوظيفة التكاثرية جنسية أو
غير جنسية. وعلى هذا الأساس، يكون اختبار وظيفة أو نشاط تشكلي محدد مرتبطاً
بالأمكنة المختلفة التي يتركز فيها النشاط الاستقلابي فإذا افترضنا أن ظواهر مماثلة
يمكن أن تحدث في النباتات الراقية، أصبح بالإمكان الإعلان عن فرضية ترى أن النشاط
المولد للجذور يعتمد أيضاً على حركة نوعية: Mouvement spécifique لبعض
النشاطات المحددة في الزمان والمكان (Faver, 1977) إن هذه الحركة التي تأخذ بالتقدم
تدريجياً نحو بلوغ مرحلة الإنجاز لبنية ووظيفة محددتين، إنما تتم مرحلة إثر مرحلة، وهذا
ما تظهره دراسة العلاقات المتبادلة والدراسة الخلوية - النسيجية و الاستقلابية لمسار هذه

الظاهرة. فمسار مرحلة معينة يمكن أن يتم تحت إشراف نشاطات متعددة وعندما تتوافر الشروط المناسبة. وهذا ما يساعدنا في تفسير بعض التغيرات التي تحدث تبعاً لطبيعة المادة النباتية المستخدمة ولشروط الزراعة أو الاستنبات وطريقة المعالجة المتبعة.

ونرى بالنتيجة: أن مجمل المعطيات المعروفة حتى الآن حول آلية تنامي الجذور، لا تمنعنا من الإشارة إلى أن ثمة أسئلة متعددة وهامة ما تزال معلقة، ويبقى البت فيها حالياً من الأمور الصعبة. فتنامي الجذور ما زال موضوعاً واسعاً فيه الكثير من المشاكل العالقة والتي تعدّ مجالاً خصباً للأبحاث والدراسات الواعدة.

إن الافتسال يجعل التحكم بانطلاق أحداث تنامي الجذور ممكناً وذلك حسب رغبة الباحث أو المجرّب من جهة، ومراقبة مسار هذه الأحداث في وسط تجريبي محدد الشروط من جهة أخرى. ويمكن تشبيه ذلك بدراسة أحداث تنامي الجيني عند الطيور مثلاً. إن الدراسات التجريبية المعمّقة باستخدام التقانات الحديثة ستدفع فهمنا لظاهرة التجذير إلى الأمام كما ستوضح تنامي الأعضاء النباتية المختلفة بشكل عام. وهذا لا يمكن إلا أن يعود بأفضل النتائج من الجوانب التطبيقية والعملية وإمكانية تحسين التكاثر الإعاشي للنباتات على نحو رائع.

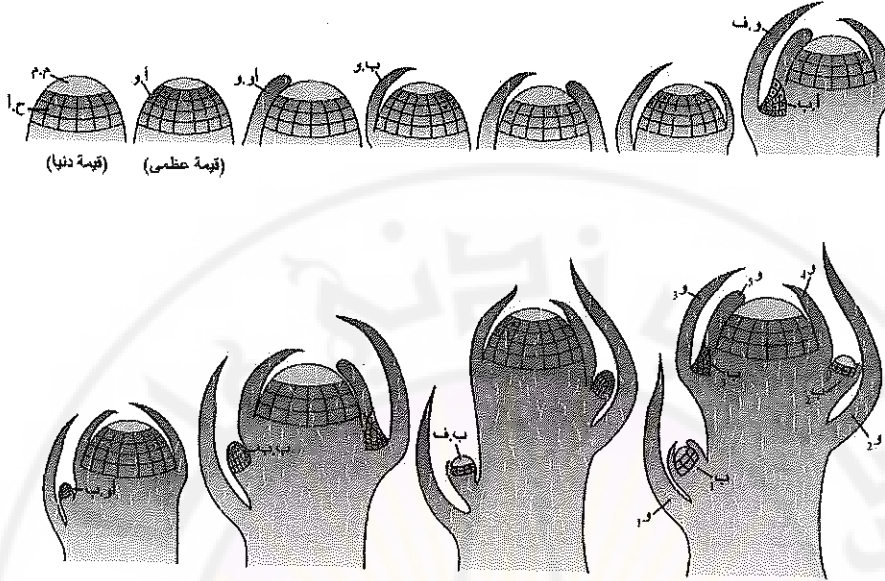
الفصل الثاني

تنامي الأوراق والبراعم الجانبية

تأخذ كل من الأوراق والبراعم الجانبية منشأها بدءاً من خلايا الحلقة الأصلية، وذلك وفق سلسلة من المراحل المختلفة، والتي يمكن تلخيصها على النحو الآتي:

تتنامي الورقة قبل البرعم الجانبي، وقد أطلق العالم الألماني Askenasy (1880) مصطلح الدور الصناعي *plastochrone* على الزمن الفاصل بين تشكل إنتاجين متتاليين من البداءات الورقية، وكل إنتاج يمكن أن يكون ورقة واحدة فقط (كما في الأوراق المتناوبة)، أو ورقتين (الأوراق المتقابلة)، أو أكثر من ورقتين (الأوراق الدوارة). وقد بين شميدت (1924) أنّ قمة الفارع تنتقل في كل دور صناعي من قيمة عظمى إلى قيمة صغرى، وأنّ هذا التعاقب ما بين هاتين القيمتين يميز قمة الفارع في أداء وظائفها. أولاً: تنامي الورقة:

يبدأ تنامي الورقة عندما تصل قمة الفارع إثر تقسمها الذاتي إلى قيمة عظمى من حيث الحجم والاتساع وعدد الخلايا (الشكل 24:4). ويحدث، عندئذٍ، عدد من الانقسامات الموازية للسطح في كل من الطبقتين القميصيتين الثانية والثالثة من الحلقة الأصلية، تدعى هذه المرحلة غير المرئية بالعين المجردة والتي لا يمكن تمييزها إلا بالدراسة الخلوية - النسيجية بالأصالة الورقية *foliaire Initium*. الشكل (24:4-أ). تؤدي هذه الانقسامات الموازية لخلايا الطبقات القميصية، مع العديد من الانقسامات التي تحدث في خلايا الحلقة الأصلية الواقعة تحتها، والتي تتم في كل الاتجاهات الموازية منها والعمودية، إلى بروز الأصالة على سطح الحلقة الأصلية على هيئة حلمة صغيرة، تدعى بالأوالدة الورقية *primordium foliaire* (الشكل 24:4 - أ. و).

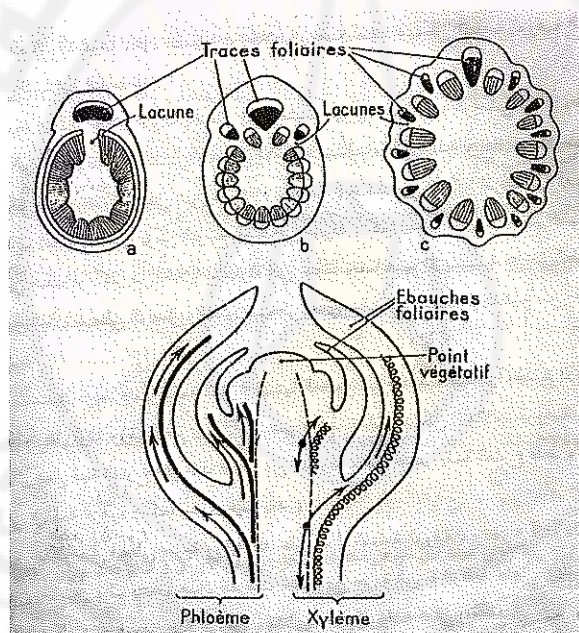


الشكل (24:4) رسوم توضيحية لنشاط المرستيم القمي الابتدائي الساقى في مغلفات البذور والمراحل المختلفة لتنامي الأعضاء الناتجة عن نشاطه الدوري حيث ينتقل في كل مرحلة بين قيمتين دنيا وعظمى. تمر الورقة بمرحلة الأصالة (أ.و) والأوالاة (أو.و) والبداءة (ب.و) والورقة الفتية (و.ف)، وكذلك البرعم الجانبي: مرحلة أصالة (أ.ب) وأوالاة (أو.ب) وبداءة (ب.ب) ويرعم فتى (ب.ف). حيث: م.م: مرستيم مترقب، ج.أ: حلقة أصلية.

وبينما تتابع هذه الأوالاة نموها، فإن انقسامات الخلايا الواقعة تحتها تشكل القطعة الورقية التي ستعطي السلامة التابعة لها. وما إن تبدأ خلايا الأوالاة بالتمايز إلى برنشيم ظهري على الوجه الوحشي وآخر بطني على الوجه الإنسي حتى تدعى الأوالاة بالبداءة الورقية Ebauche foliaire (الشكل 24:4 - ب.و) ويبقى على الهامش (الحواف) عدد من الخلايا المرستيمية تعرف بالمرستيم الهامشي الذي يؤمن التوسع السطحي للورقة. كما يبقى بين البرنشيم الظهري والبطني صف أو أكثر من الخلايا المتطاولة التي تحتفظ بخصائصها المرستيمية فتدعى بطليعة الكامبيوم والذي سيعطي النسيج الناقلة الابتدائية من لحائية وخشبية.

تستعيد، بعد ذلك، قمة الفارغ قيمتها العظمى من جديد، فتُجَنَزُ الحلقة الأصلية ثانية لتشكل أوالاة ورقية أخرى.... فيستمر هكذا تتابع تشكل الأوالاة الورقية. كما يستمر

عمل قمة الفارع على هذا النحو من الدورية، التي تختص بقمة الفارع فقط، حيث تختفي في قمة الزهرة (كما سنرى فيما بعد). أما طليعة الكامبيوم فتعطي حزمة ورقية تمتد على طول القطعة الورقية، وتتفرع أثناء ذلك إلى فرعين جانبيين، ثم يلتحم هذان الفرعان جانبياً مع حزمة الورقة الواقعة تحتها. وينتج عن ذلك تشكل ما يعرف بالنافذة الورقية. وتظهر الحزم الورقية على المقطع العرضي للساق متوضعة على شكل حلقة واحدة في سلاميات عاريات البذور وثنائيات الفلقة من مغلفاتها، بينما تتوضع في عدة حلقات متحدة المركز في سلاميات أحادييات الفلقة. وتظهر النوافذ الورقية في مستوى العقدة والتي يكون عددها مساوياً عدد الحزم الورقية الذي يكون فردياً دائماً (1، 3، 5، 7، ...، n) ويميل التطور بشكل عام إلى اختزال هذا العدد. الشكل (25:4).



الشكل (25:4) مقاطع عرضية في العقدة توضح الحزم الورقية في ثنائيات الفلقة (في الأعلى: a, b, c) ومقطع طولي يوضح التمايز الطولي للعناصر الناقلة (في الأسفل).

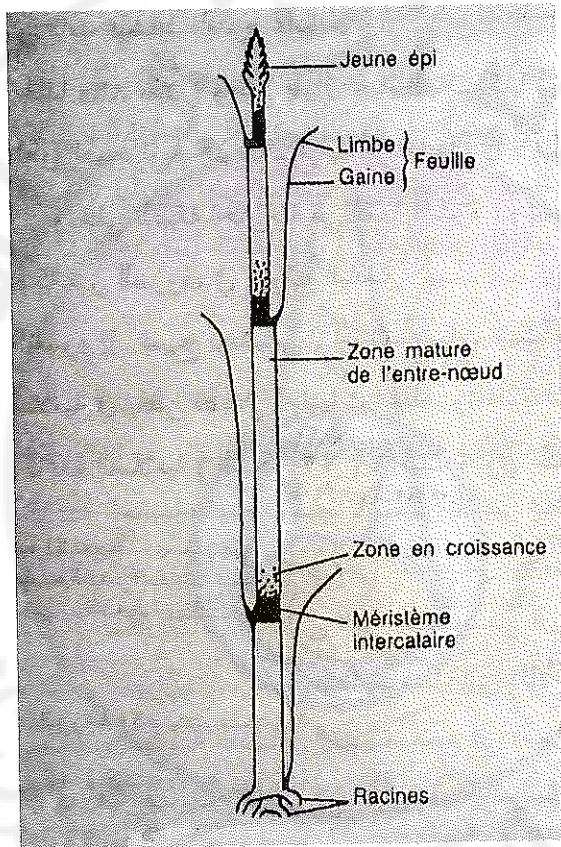
ثانياً: تنامي البرعم الجانبي:

يمر تنامي البرعم الجانبي، كما الورقة، بالمراحل نفسها تقريباً. ولكن لا يظهر البرعم الجانبي في إبط الأوالاة الورقية إلا بعد أن تصل هذه الأخيرة إلى مرحلة معينة من

تناميها، وعندئذٍ فقط يحدث عدد من الانقسامات في إبطها تؤدي إلى عزل منطقة على هيئة صدفة المحار وهي أول إشارة خلوية - نسيجية لبداية تنامي البرعم الجانبي ونطلق عليه مصطلح المرحلة الصدفية shel zone أو أصالة البرعم الجانبي (الشكل 24:4 - أ. ب). ويؤدي تنابع الانقسامات إلى بروز الأصالة على شكل كتلة صغيرة جداً من الخلايا المرستيمية نطلق عليها مصطلح أواله البرعم (الشكل 24:4 - أ. ب) وما إن تبدأ البنية المناطقية بالارتسام حتى تسمى الأواله ببداية البرعم الذي يبدأ بأداء وظائفه مباشرة (الشكل 24:4 - ب. ب). وتتابع البدايات الورقية، التي تشكل في إبطها البراعم الجانبية، هي الأخرى نموها بفضل الانقسامات التي تجتاح مجمل خلاياها ونتيجة لزيادة حجم هذه الخلايا وأبعادها. ويعطي الجزء السفلي من البداة معلاق الورقة في ثنائيات الفلقة، في حين يحتفظ الجزء القمي منها الذي سيعطي النصل بخصائصه المرستيمية لمدة طويلة، ثم تبدأ الانقسامات بالتوقف في المنطقة القمية أولاً، بينما تستمر في قاعدة النصل لفترة من الزمن. أما في أحاديات الفلقة وعاريات البذور حيث تكون الأوراق متطولة وجالسة أي مجردة من المعلاق، فإن النمو يتوقف بسرعة في المنطقة القاعدية. فيتشكل عندئذٍ ما يعرف بالمرستيم البيني ذات النشاط المحدود عادة، وقد يستمر نشاطه لعدة شهور أحياناً كما في النجيليات (الحلأ Alfa مثلاً) وحتى طوال حياة النبات كما في نبات Welwitschia الذي ينمو في المناطق الصحراوية لجنوب - غرب إفريقيا والذي لا يملك إلا ورقتين شريطيتين فقط. وتُعطي الطبقة الخارجية من القمة البشرة، ويتفرع طليعة الكامبيوم الورقي مكوناً شبكة من العروق في الورقة البالغة.

بينما تتمايز الخلايا الواقعة بين البشرة وطلاعة الكامبيوم إلى نسيج برنشيبي. أما السلاميات فتتسأ عن القطع الورقية. ويتم النمو الطولي للسلامية في بعض فصائل أحاديات الفلقة وبخاصة النجيلية منها بواسطة مرستيم متوضع في قاعدة السلامية (الشكل 26:4)، حيث تحتوي المنطقة العلوية من السلامية على نسج مغايرة، بينما تبقى خلايا المنطقة القاعدية مرستيمية. أما في النباتات الأخرى، فيتم النمو الطولي عن طريق انقسام مجموع الخلايا، ثم تبدأ الانقسامات بالتناقص تدريجياً حتى تتوقف في النهاية ابتداءً من القاعدة. كما تبين إن استئالة السلاميات تكون تحت إشراف مجموعة من

العوامل: داخلية (الهرمونات النباتية كالجبريلينات ، والأوكسينات والمواد الغذائية كالسكريات) وخارجية (كالضوء). فحادثة الهيج المعروفة في النباتات على إثر زراعتها في الظلام تتصف بظهور سلاميات نحيفة وشديدة الاستطالة. فالطول النهائي للسلامية يكون، إذن، تحت تأثيرات متبادلة لعوامل الوسط والخصائص الأساسية للنوع وكذلك التأثيرات المتبادلة بين الأجزاء المختلفة للنبات ذاته.



الشكل (26:4) يمثل تموضع المرسّيم البيني في النجيليات وذلك في قاعدة السلامة

ثالثاً: تنامي البراعم العرضية:

لا بد من الإشارة إلى تنامي البراعم العرضية التي تظهر عادة في وقت متأخر وعلى مسافة تبعد عن القمة أكثر من مسافة البراعم الجانبية وذلك بدءاً من خلايا بشرية

أو قشرية سطحية والتي تتراجع عن تمايزها وتستعيد خصائصها الجنينية من جديد. وغالباً ما تظهر على الجذور أو في مستوى العنق، وتعطي البراعم العرضية في بعض الأنواع كالحور والعليق أغصاناً منتصبه Drageons أو الفسائل. ويمكن أن تنتمي أيضاً إثر رضٍ أو جرح، والذي يؤدي إلى قطع التأثيرات المتبادلة التي توجد عادة بين الأعضاء المختلفة للنبات ذاته، كما في الجذور العرضية. وهذا ما يحدث بخاصة لدى قطع جذوع الأشجار أو تقليم الأغصان، فيتشكل على إثر ذلك عدد من الأغصان تتصف بالفتوة والنشاط مما يجعلها قابلة للاقتسال على نحو أفضل بكثير من الأغصان الأكبر عمراً. وكذلك بالنسبة للبراعم التي تتشكل على قطع من الأزهار أو النسيج المزروعة في الزجاج. ويكتسب تجديد البراعم بهذه الطريقة أهمية خاصة في التحريج والبستنة وتحسين الإكثار الإعاشي للأنواع. وهذا ما أتاح حديثاً التوسع في زراعة النسيج والأعضاء وتطبيقاتها في التقانات الحيوية.

رابعاً: آلية تنامي الأوراق والبراعم الجانبية:

إن أكثر ما يلفت الانتباه في النباتات الزهرية وبخاصة مغلفات البذور منها، التلازم الحميم بين الأوراق والبراعم الجانبية، فهذه الأخيرة لا تظهر إلا في إبط الأوراق، وهذا ما يفترض وجود صلات أو تأثيرات متبادلة قد تؤدي دوراً أساسياً في تحديد مكان تشكل هذه الأعضاء على الساق. إن صفة التنامي الجنيني غير المحدود في النبات والتي تُعد من أهم الخصائص المميزة عن الحيوان، إنما تعود، كما شاهدنا، إلى ذلك العدد المحدود من الخلايا المرستيمية أو الخلايا الجنينية المنشئة والتي تتموضع في قمم الأغصان والجذور على حد سواء، أو ما يعرف بالمرستيم القمي الابتدائي. فهذا المرستيم وعلى الرغم من نشاطه التقسمي الذاتي أو نشاطه المنشئ الذي ينتج عنه مئات الخلايا المرستيمية النبات، يبقى محافظاً على حجمه تقريباً، فهو لا يزداد ولكنه لا يتلاشى أيضاً. والأسئلة التي تطرح نفسها: كيف يحافظ هذا المرستيم على حجمه؟ وما هو مصير هذه الخلايا؟ وما هي العوامل التي تتحكم في تحديد هذا المصير وتوجيهه؟ وهل هذه العوامل متشابهة في كل من التريديات والبذريات؟ لقد كانت هذه التساؤلات وما تزال منطلقاً خصباً للعديد

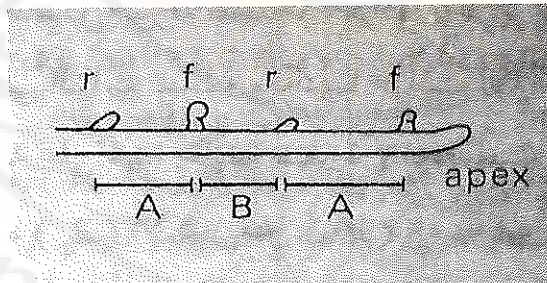
من الأبحاث التجريبية المهمة بغية فهم آلية تنامي الأوراق والبراعم من خلال دراسة آلية عمل هذا المرستيم المولد لهذه الأعضاء.

1- التأثير المنظم للمرستيم القمي *Influence organisatrice*

تُحدِّق الأوراق بالمرستيم القمي الساقى دائماً، فهي لا تتشكل إلا من حوله ويتماس مباشر معه. لقد كانت هذه الملاحظة المرفولوجية نقطة البداية لأبحاث تجريبية متعددة. كان الهدف منها توضيح الدور الذي يمكن أن يؤديه هذا المرستيم في تنامي هذه الأعضاء في كل من السرخسيات والبذريات.

آ- في السراخس: *Fougères*

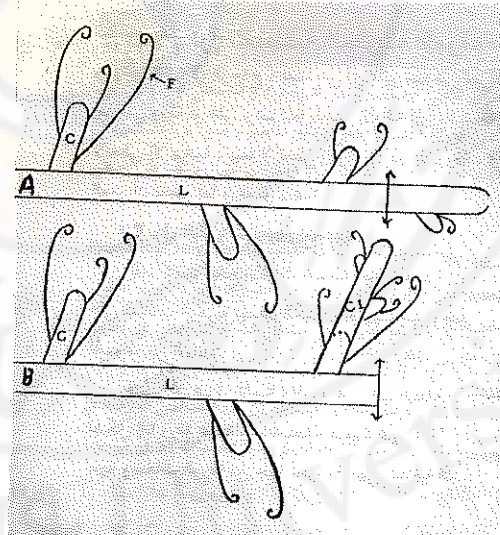
يصبح التلازم بين الورقة وبرعمها الجانبي المشاهد في معظم النباتات الزهرية نادراً جداً في السراخس، فغالباً ما تكون الأوراق متناوبة مع البراعم الجانبية كما في *Dicranopteris linearis* (الشكل 27:4). فقد تبين أن سرعة استطالة المرستيم القمي من فوق الخلايا المرستيمية التي تتشكل البرعم الجانبي أكبر من تلك التي تبعدة عن الخلايا التي ستعطي ورقة. ونتيجة لذلك، تكون المسافة التي تفصل بين المرستيم القمي الذي يعد مركزاً منظماً والمنطقة الخلوية التي تتشكل الأعضاء متباينة، مما يؤدي إلى تباين في مدة التأثير أيضاً. ولذلك يمكن للمجموعة الخلوية ذاتها أن تعطي إما ورقة أو برعماً تبعاً لسرعة استطالة المرستيم القمي التي تبعدة عن المنطقة الخلوية المولدة للأعضاء وبالتالي تبعاً لمدة تأثيره في تلك المنطقة.



الشكل (27:4) رسم تخطيطي يوضح تنامي الأوراق (f) والبراعم الجانبية (r) على نحو متناوب وذلك على الوجه الظهري لجذمور نبات *Dicranopteris linearis*. لاحظ أن الجزء الذي يحمل الورقة (B) يكون أقصر من الجزء الذي يحمل البرعم (A) بشكل دائم.

وكذلك في سرخس *Pteridium aquilinum* (الشكل 28:4، A)، الذي يتألف من أغصان طويلة مجردة من الأوراق ولا تحمل إلا أغصاناً قصيرة مورقة التي لا تحمل بدورها إلا أوراقاً فقط فهي مجردة من البراعم الجانبية. وبمعنى آخر: لا يعطي «مرستيم الغصن الطويل إلا براعم جانبية، بينما يعطي الغصن القصير الأوراق فقط. ويبدو، كما يرى Espagnac، أن المنطقة المرستيمية الجانبية ذاتها يمكن أن تعطي بالأصل إما برعماً أو ورقة تبعاً للشروط السائدة. فهي لا تعطي في حالة الأغصان القصيرة إلا أوراقاً نظراً لقصر المسافة التي تفصلها عن المرستيم القمي، مما يجعلها خاضعة لتأثيره المنظم مدة طويلة نسبياً. على نقيض الأغصان الطويلة حيث تكون مدة التأثير قصيرة نظراً لابتعاد المرستيم القمي عن تلك المنطقة الجانبية بسرعة نتيجة لاستطالتها السريعة، وبذلك تقلت من التأثير المنظم الذي يحرض تشكل الأوراق في وقت مبكر، ولذلك نحصل على غصن بدلاً من ورقة. إلا أن هذه الأغصان تبقى قصيرة لأن نموها مثبط من قبل الغصن الطويل بظاهرة السيطرة القمية. إن قطع قمة الغصن الطويل (الشكل 28:4، B) يحزر الأغصان القصيرة من تلك السيطرة، فتتمو بسرعة ويتحول الغصن الأقرب إلى منطقة القطع إلى غصن طويل الذي يبدأ بتشكيل أغصان قصيرة بدلاً من الأوراق.

الشكل (28:4) يمثل الجهاز الإعاشي في نبات *Pteridium aquilinum*،
 L- غصن طويل أجرد، C- غصن قصير مورق.
 إن قطع القمة أو المحور الرئيسي (السهم) يحرض تحول الغصن القصير الأقرب إلى مكان القطع إلى غصن طويل (CL) والذي يأخذ بتشكيل الأغصان القصيرة بدلاً من الأوراق.
 (حسب Espagnac, 1960).

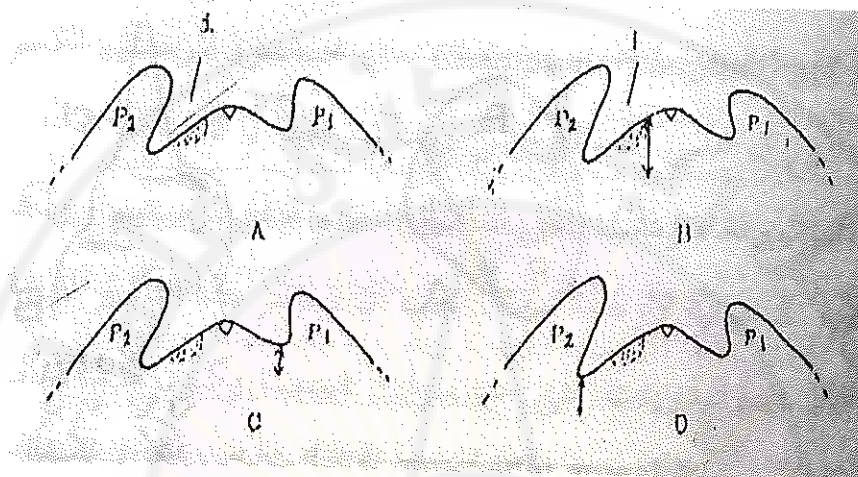


وباختصار: تدعو هذه الملاحظات المرفولوجية إلى الاعتقاد بأن المنطقة المرستيمية الجانبية المولدة للأعضاء في السراخس، تعطي عندما تفلت في مرحلة مبكرة من التأثير المنظم للمرستيم القمي برعماً جانبياً، على نقيض المناطق التي تبقى خاضعة لهذا التأثير مدة أطول فتعطي أوراقاً. لقد تمكن كل من (1949) Wardlaw وتلميذته Cutter من التحقق من صحة هذه الملاحظات تجريبياً. فعزل الأول الأصالة الورقية بحز طولي عميق عن التأثير المباشر للمرستيم القمي لساق نبات *Dryopteris aristata* ، فحصل بدءاً من هذه المنطقة على برعم، مع أنها معدة بالأصل لتشكل الورقة المقبلة (الشكل 4:29). أعادت Cutter التجربة على النبات نفسه ولكنها عزلت الأوالدة الورقية الأولى (P_1) وهي بداية بروز الأصالة الورقية على هيئة حليلة صغيرة فحصلت على النتيجة السابقة ذاتها، في حين لا يؤدي عزل (P_2) الأكبر من (P_1) عمراً إلى أي تبديل في مصيرها إطلاقاً، حيث تعطي ورقة عادية دائماً. وهذا ما يدل أن خصائص الورقة في هذه المرحلة، قد تحددت بشكل نهائي تحديداً لا رجعة فيه. وقد تحقق Steves (1961) من صحة هذه النتائج أيضاً على سرخس آخر *Osmunda* ، باستئصاله لأوالد ورقية متناقصة الفتوة وزرعها مخبرياً في الزجاج، بعيداً عن أي تأثير مفترض للمرستيم، فلاحظ إمكانية الحصول إما على ورقة أو على برعم تبعاً لعمر الأوالدة المزروعة لحظة استئصالها. فالأوالدة الفتية لا تعطي إلا برعماً، بينما لا تعطي الأوالدة الأكبر إلا ورقة، في حين يمكن للأوالدة متوسطة العمر أن تعطي إما ورقة أو برعماً.

ب- في البذريات *Spermaphyta*:

لقد كانت نتائج الأبحاث السابقة حافزاً لعدد من الباحثين الذين أجروا تجارب مماثلة على النباتات الزهرية بهدف الكشف تجريبياً عن وجود مثل هذا الدور المنظم في هذه المجموعة من النباتات. فتبين أن عزل الأصالة الورقية لنبات البطاطا *Solanum tuberosum* ، يؤدي إلى تنامي إما ورقة عادية وإما استطالة صغيرة على شكل المخرز وتجمع بين صفات الساق من جهة وصفات الورقة من جهة أخرى. فهي شعاعية التناظر ولكنها محدودة النمو، أي أنها تمثل مرحلة انتقالية بين الساق والورقة. في حين لا تعطي الأوالدة الورقية الأولى (P_1) لدى عزلها إلا ورقة عادية (لها تناظر جانبي ونمو محدود)

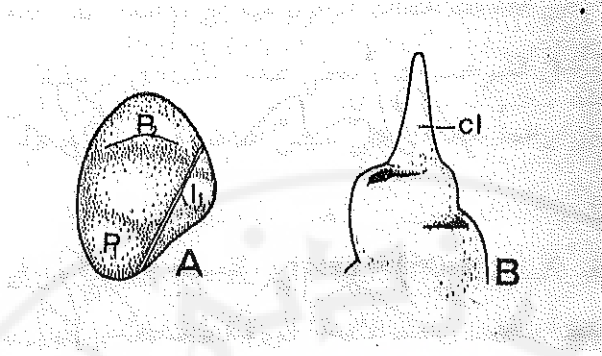
(الشكل 30:4). لأنها اكتسبت في هذه المرحلة خصائص الورقة اكتساباً بفعل التأثير المنظم، بينما لم تكتسب في مرحلة الأصالة إلا صفة النمو المحدود، أما صفة التناظر الجانبي فهي لم تحرض بعض وستكتسب في وقت لاحق.



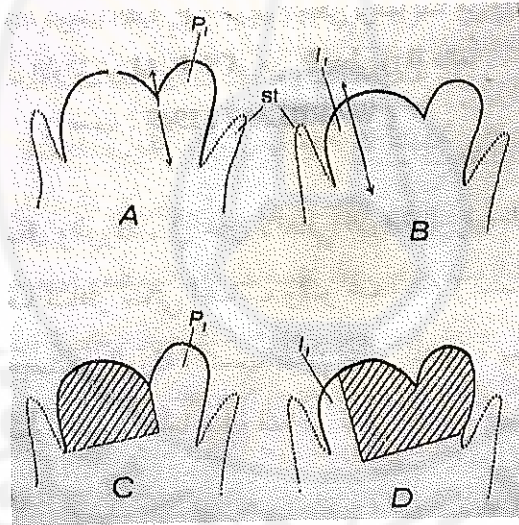
الشكل (29:4) يمثل مقاطع طولية في قمة ساق نبات *Dryopteris aristata*

A-نبات شاهد فيه *Initium foliarre* (الأصالة الورقية) تعطي دائماً ورقة، P_1 و P_2 : الأولتان الورقيتان الأولى والثانية *Primordium*. B- عزل الأصالة الورقية I عن المرستيم بحز شاقولي (السهم) يعطي برعماً بدلاً من الورقة. C- عزل الأولالة الورقية الفتية P_1 (السهم) يعطي برعماً بدلاً من الورقة. D- عزل الأولالة الورقية P_2 الأكبر من P_1 يعطي ورقاً دائماً. (حسب WARDLAW, 1949).

أعاد Pellegrini (1961) التجربة السابقة على نبات الفاصولياء *Phaseolus vulgaris* فأتضح أن عزل الأصالة عزلاً جزئياً بحز شاقولي فقط لا يغير من مصيرها أبداً، حيث تعطي دائماً ورقة عادية. أما إذا عزلت عزلاً تاماً بحز أفقي آخر فيمكن عندئذ أن تعطي في بعض الحالات برعماً بدلاً من ورقة (الشكل 31:4). بينما لا ينطبق ذلك على الأولالة (P_1) ولو تم حذف المرستيم حذفاً كاملاً، وهذا ما يشير ببساطة إلى أن خصائص الورقة في البذريات تتحدد في مرحلة مبكرة جداً في حين لا تتحدد في السرخسيات إلا في مرحلة متأخرة قليلاً.



(الشكل 30:4) نبات البطاطا. A - رسم تخطيطي للوجه العلوي لقمة الساق. Ii: الأصالة الورقية (المنطقة التي ستتشكل منها الورقة المقبلة) كانت قد عزلت عن القمة بحز مماسي. وعندما تبدأ الأصالة بالبروز تستأصل القمة بما فيها الأوتان الورقيتان P_1 ، P_2 . B - نتيجة التجربة: تشكل عضو على شكل المخرز له تناظر شعاعي ونمو محدود (CL) بدءاً من المنطقة Ii حسب (SUSSEX, 1955).



(الشكل 31:4) رسم تخطيطي لقمة نبات الفاصولياء Phaseolus vulgaris. A : عزل الأوتان الورقية الأكثر فتوة P_1 بحز مماسي (السهم). B : عزل المنطقة Ii التي ستتشكل منها الورقة المقبلة (السهم). C : استئصال المرستيم كاملاً (المنطقة المظلمة) مع الاحتفاظ بالأوتان الورقية P_1 فقط. D : حذف المرستيم حذفاً كاملاً (المنطقة المظلمة) والاحتفاظ فقط بالمنطقة Ii.

النتيجة: يعطي كل من Ii ، P_1 ورقة في جميع الحالات ما عدا Ii في D فإنها يمكن أن تعطي برعمًا بدلاً من ورقة في بعض الحالات فقط. حسب (PELLEGRINI, 1961)

وباختصار: يتحدد مكان المركز المولد Centre gèneateur أو ما أطلق عليه فيما بعد حقل تشكل Champs morphogénétique ، في خاصرة المرسّيم القمي الساقى تبعاً لقواعد انتظام الأوراق على الساق يبدأ تدريجياً باكتساب عدد من الخصائص والصفات المتعلقة بالورقة، وذلك بفعل التأثير المنظم لهذا المرسّيم. ولكي تصبح هذه الصفات ثابتة بصورة نهائية لا رجعة فيها، يجب أن يستمر هذا التأثير لفترة زمنية مناسبة لكل من السرخسيات والبذريات على حد سواء. فبينما يكون هذا التأثير في البذريات مكثفاً أو وجيزاً من حيث الزمن (مدة التأثير) ومن حيث المكان (المسافة التي تفصل المرسّيم عن حقل التشكل). وهذا ما ينسجم مع تطورها نحو درجة عالية من التخصص، ويتفق مع المعطيات المقدمة من دراسة حادثات نشوء الأعضاء وتنميتها، فهذا التأثير لا يتم في البذريات إلا على مسافة قصيرة جداً تُعدّ بالميكرونات. وهذا ما يفسر سبب تشكل الأوراق من حول المرسّيم دائماً.

2- التأثيرات المتعكسة لكل من الورقة والمرسّيم القمي Influence antagonists:

لا ينبغي للدور المنظم للمرسّيم أن يقلل من أهمية المرافقة بين الورقة وبرعما الجانبى حيث يكون أحدهما تابعاً دائماً للآخر فى معظم النباتات الزهرية. وهنا نتساءل عن سبب هذا التلازم بين هذين النمطين المختلفين من الأعضاء؟ وهل يوجد بينهما صلات ذات تأثير متبادل؟ وما هو دور المرسّيم القمي فى هذه الظاهرة؟ لقد حاول عدد من الباحثين الإجابة عن هذه التساؤلات، وتعود التجارب الأولى إلى الباحث SNOW الذى أجرى العديد من الدراسات التجريبية المهمة على مرسّيم الساق مستخدماً طرائق الجراحة المجهرية. فقد تمكن عام 1935 من تحريض تنامي الأوراق فى غير أمكنتها الطبيعية على الساق، ومع ذلك بقيت البراعم الجانبية ملازمة لإبط هذه الأوراق التى تبدل مكان تناميتها الطبيعى. فاعتقد حسب هذه النتيجة أن العوامل المسؤولة عن تحديد مكان تنامي كل من الورقة والبرعم الجانبى لا تختلف عن بعضها كثيراً، كما أوحى له بالاحتمالات التالية:

- 1- الورقة هى التى تحدد مكان تنامي برعما الجانبى.
- 2- أو أن البرعم الجانبى هو الذى يحدد مكان تنامي الورقة الملازمة له.

3- أو أن عاملاً ثالثاً مشتركاً بينهما مسؤول عن هذه المرافقة ولكن سرعان ما استبعد الاحتمال الثاني استبعاداً منطقياً، لأن تنامي الورقة يسبق دائماً تنامي برعمها الجانبي.

وحاول عام 1942 التحقق من صحة الاحتمال الأول تجريبياً، فبين أن قتل الأواله الورقية الفتية جداً في عدد من النباتات يؤدي إلى امتناع تنامي البرعم الجانبي المرافق لها. بينما يكفي الاحتفاظ بجزء منها حتى يتنامى هذا البرعم بصورة طبيعية. ولذلك أعلن SNOW فرضيته الشهيرة القائلة بأن الورقة تحدد مكان تنامي برعمها الجانبي، وأن تنامي هذا الأخير يتطلب وجود جزء من الورقة على الأقل.

وتوصل فيما بعد، كل من NEVILLE على نبات الغليديشيا و Pellegrini على نبات الفاصولياء إلى نتائج مماثلة، إضافة إلى معطيات جديدة. فقد لاحظ Neville، في البداية، العلاقة الوثيقة بين بداية تنامي البرعم الجانبي وطول الأواله الورقية المقترنة به، فالإشارات الأولى من خلوية ونسجية والتي تدل على البدايات الأولى لتموضع البرعم الجانبي وتناميها، لا تحدث إلا عندما يصل طول الأواله الورقية إلى 350 - 500 ميكرون، حيث يتم عدد من الانقسامات العمودية في إبط هذه الأواله تؤدي إلى عزل منطقة صغيرة من الحلقة الأصلية والتي تبدو على هيئة صدفة المحار وهذا ما أطلقنا عليه مصطلح أصالة البرعم أو المرحلة الصدفية. وبمعنى آخر، يبقى إبط الأواله الورقية التي لم تصل بعد إلى هذا الطول شاغراً، وهذا ما يؤكد أن تنامي الورقة يسبق فعلاً تنامي برعمها الجانبي. ثم حاول استئصال الأوالات الورقية بأطوال مختلفة وراقب تأثير ذلك في تنامي ملحقاتها من حزم ناقلية وبراعم جانبية، ويمكن أن نلخص أهم النتائج كالآتي:

- إن استئصال الأواله الورقية التي يتراوح طولها من 40 - 60 ميكرون يؤدي إلى امتناع تنامي كل من البرعم الجانبي التابع لها وحزمها الناقلة مع نوافذها الورقية وذلك في مستوى العقدة التابعة لها.

-ومن 200 - 300 ميكرون يؤدي إما إلى تنامي حمة صغيرة ولكن سرعان ما تتمايز إلى كتلة برنشيمية، وإما إلى عدم تنامي البرعم. كما لا تتنامى الحزم والنوافذ الورقية أيضاً.

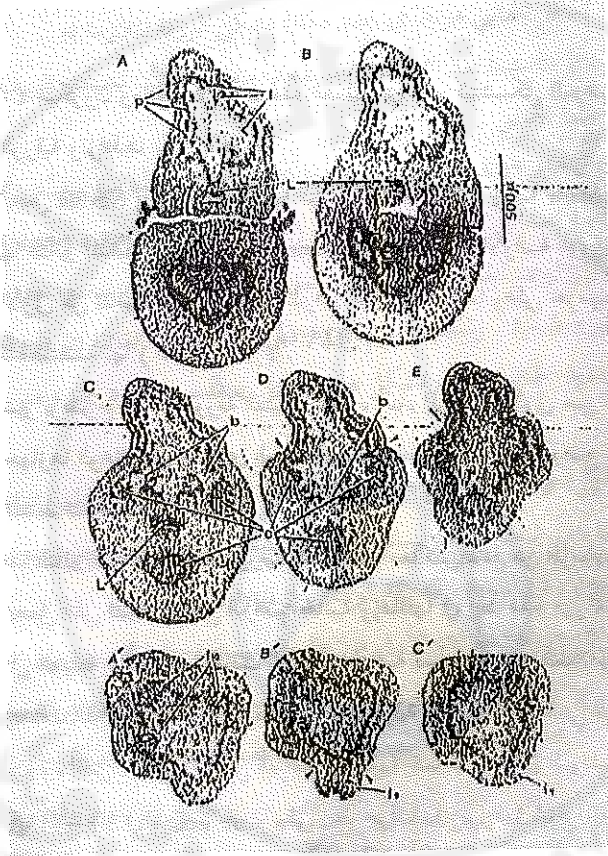
-ومن 400 ميكرون وما فوق لا يكون لهذه العملية أي تأثير فيتنامى البرعم الجانبي وكذلك الحزم الورقية ونوافذها بصورة طبيعية.

وهكذا لا يصل Neville إلى النتيجة نفسها التي كان قد توصل إليها Snow فحسب وإنما يضيف إليها التأثير المنشط Influence stimulatrice الذي تحدثه الأوالدة الورقية الفتية خلال المراحل الأولى من تناميهما، على تنامي البرعم الجانبي التابع لها وعلى حزمها الناقلة في مستوى العقدة المتصلة بها (الشكل 4:32). وهذا ما يشير بوضوح إلى أن الورقة الفتية لا تحدد، أثناء المراحل الأولى من تناميهما، تصميم مخطط جهازها الوعائي في مستوى العقدة فحسب، بل تحدد أيضاً موضع براعمها الجانبية، كما تنشط تنفيذ هذه المخططات. ومقابل هذا التأثير المنشط للأوالدة الورقية الفتية تأثّر معاكس قادم من المرستيم القمي الساقى والذي يعمل على تثبيط تنامي البراعم الجانبية وإعاقتها في إبط هذه الورقة.

ويلاحظ في الطبيعة، أنه كلما كانت الأوراق مترابطة بسبب ضمور السلامة التي تباعد بينها، ازدادت الفترة التي تبقى فيها هذه الأوراق قريبة من المرستيم القمي التي كانت قد تشكلت منه، وتناقص احتمال تنامي البراعم في إبطها كما هو حال البراعم الهاجعة والأوالدة الورقية المتنامية في البرعم حيث يبقى إبط حراشفها وأوراقها شاغراً حتى بعد أن تستأنف هذه البراعم نموها النشط (الشكل 4:33).

ويتطابق هذا التفسير مع النتائج التجريبية التي حصل عليها كل من SNOW على نبات الترمس Lupinus و Cutter على نبات النيلوفر Nuphar . فقد تبين أن عزل الأوالدة الورقية الفتية مع المنطقة الجانبية من الخلايا المرستيمية المتموضعة في إبطها والتي سينتامي منها البرعم الجانبي، عن تأثير المرستيم القمي بحز شاقولي عميق، يؤدي إلى تنامي مبكر جداً للبراعم الجانبية في النبات الأول، و تنامي هذه البراعم في إبط أوراق النبات الثاني مع أنها تبقى في الطبيعة شاغرة. وهذا ما يؤكد حقيقة تأثير

المرستيم القمي الذي يثبط تنامي البراعم الجانبية ويعاكس تأثير الأوالاة الورقية الفتية. ويجب أن نفرق هنا بين هذه التأثيرات التي تحدث على مسافة قصيرة جداً تُعد بالميكرونات وتأثير السيطرة القمية الذي يعيق نمو هذه البراعم الجانبية بعد تناميها والذي يمكن أن يمتد ليصل إلى مسافة طويلة قد تصل إلى عدة أمتار.

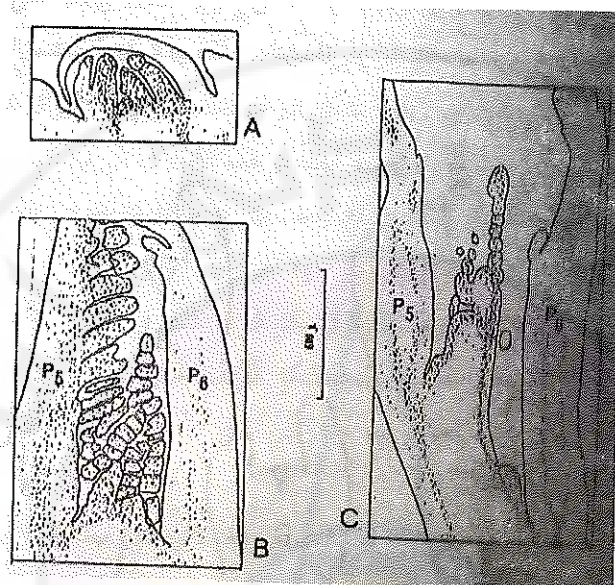


(الشكل 32:4) E,D,C,B,A مقاطع عرضية متسلسلة لعقدة عادية لنبات الغليديشيا ثلاثية الأشواك

Gleditsia triacanthos تبين مراحل اندماج الحزم الورقية الثلاثة (c) مع الاسطوانة المركزية للساق (p) عن طريق (3) نوافذ ورقية (b) والبرعم الجانبي التابع لهذه الورقة (L).

A, B, C مقاطع عرضية في عقدة تجريبية، أي بعد حذف الورقة التابعة لهذه العقدة وهي في مرحلة الأوالاة P_1 ، A: فوق منطقة التحام الورقة مع الساق، B: في مستوى التحام الورقة بالساق، C: أسفل منطقة الالتحام، لاحظ ضمور القطعة الورقية (B بين السهمين) للورقة التاسعة المحذوفة F_9 وغياب البرعم الجانبي والحزم الورقية التابعة لها. بينما تظهر حزم الورقة العاشرة F_{10} التي تشكلت بعد التجربة (A).

مع أن الفضل الأول في توضيح تأثير المرستيم القمي المثبط لتنامي البراعم الجانبية يعود إلى كل من Snow و Cutter كما شاهدنا، إلا أنهما أغفلا، عن غير قصد بالتأكيد.



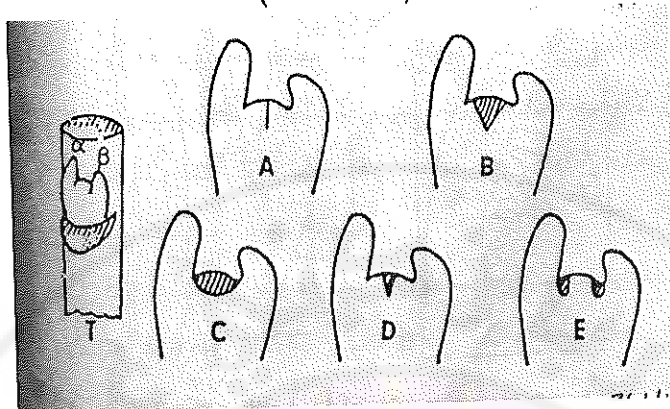
(الشكل 33:4) مقاطع طولية في نبات الـ *Gleiditis triacanthos*

A-برعم هاجع. B-برعم. C-برعم نشيط النمو.

P6 ، P5 : الأوالتان الورقيتان الخامسة والسادسة. لاحظ ضمور السلاميات أو انعدام نموها في البرعم الهاجع A، والبرعم B، بينما تكون شديدة الاستطالة في البرعم C، إضافة إلى ذلك لا تتشكل البراعم الجانبية إلا في C (قارن بين إبط P5 ، P6 في كل من B ، C بشكل خاص).

ردود فعل الأوالات الورقية التي تتحرر بدورها من تأثير المرستيم. فانصب اهتمامها فقط على تتبع مراحل تنامي البراعم الجانبية في إبط هذه الأوالات. فبدت لنا هذه الملاحظة في غاية الأهمية نظراً للدور المنشط لهذه الأوالات في تنامي البراعم الجانبية والمعاكس لتأثير المرستيم. ولذلك أجرينا مجموعة من التجارب (1975 - 1992) على نوع آخر من النباتات الراقية وهو الغليديشيا ثلاثية الأشواك، وتعتمد على الجراحة المجهرية، كما تقوم بشكل أساسي إما على عزل الأوالاة الورقية الفتية مع ما يوجد في إبطها من خلايا مرستيمية عن تأثير المرستيم القمي، أو قتل منطقة محددة من هذا

المرستيم وخزاً بإبرة متناهية الدقة كالحلقة الأصلية أو المرستيم المترقب أو حقول التشكل أو استئصال المرستيم استئصالاً تاماً (الشكل 34:4).



(الشكل 34:4) يمثل العمل الجراحي في مستوى المرستيم القمي لساق نبات الغليديشيا ثلاثية الأشواك *Gleditsia triacanthos*. A - جرح المرستيم جرحاً خفيفاً، B - استئصال المرستيم المترقب مع جزء من الحلقة الأصلية، C - استئصال المرستيم استئصالاً كاملاً، D - قتل منطقة المرستيم المترقب فقط، E - قتل المراكز المولدة (حقول التشكل) المتموضعة في الحلقة الأصلية، T - الحالات الشاهدة، β, α - أول أوالتين ورقيتين متشكلتين حسب (AMER et NEVILLE 1977).

ثم المراقبة اليومية، عن طريق الدراسة النسيجية لمقاطع طولية متسلسلة، لكل من سرعة نمو الأولات الورقية المعزولة وشكلها النهائي من جهة ومراحل تنامي البراعم الجانبية في إبط هذه الأولات من جهة أخرى، وتبين لنا الآتي:

- إن جرح المرستيم بحز خفيف يزيد من سرعة نمو الأولتين الورقيتين المجاورتين لهذا المرستيم مباشرة (β, α)، ومن طولهما النهائي وحتى من الشكل النهائي لهما. فغالباً ما تبقى هاتان الأولتان على شكل حراشف في النباتات الشاهدة بينما تأخذ شكلها الطبيعي في الحالات التجريبية. وتزداد هذه التبدلات عمقاً مع تزايد حجم المنطقة التي نعمل على تخریبها من المرستيم، كما تتنامى البراعم الجانبية في وقت مبكر جداً (الشكل 34:4).

- فالمرستيم القمي الساقى لا يثبط تنامي البراعم الجانبية في إبط الأوراق التي كان قد نظم تناميتها وحرضه فحسب، بل يثبط أيضاً نمو هذه الأولات الورقية كما يحدد

شكلها النهائي. أي أنّ هذه المرستيم يعمل في آن واحد على تثبيط تنامي البراعم الجانبية من جهة وتأخير نمو الأوراق المقترنة بهذه البراعم من جهة أخرى.

- ونظراً لتأثير الأواله الورقية المنشط لتنامي البرعم الذي في إبطها، كما شاهدنا، فقد افترضنا أنّ تأثير المرستيم القمي المثبط لتنامي البراعم الجانبية، لا يتم كما كان معروفاً عن طريق مباشر، وإنما يتم بشكل غير مباشر عن طريق تأخير نمو الأواله الورقية وبالتالي عن طريق تخفيف تأثيرها المنشط.

- ولكن، تبين لنا أيضاً أنّ سرعة نمو الأوالات الورقية قد تزايدت بمعدل 24 ساعة. وعلى هذا الأساس فإن طول الأوالتين (β, α) في المجموعة الشاهدة بعد ثلاثة أيام من بدء التجربة مثلاً يكون مساوياً الطول الذي تصل إليه هاتان الأوالتان في المجموعة التجريبية ولكن بعد يومين فقط من بدء التجربة.

- إن مقارنة نسبة تنامي البراعم الجانبية في إبط هاتين الأوالتين في كل من المجموعتين الشاهدة والتجريبية، مع أنهما مختلفتان في العمر ولكن متساويتان في الطول، تُظهر أنّ تنامي البراعم الجانبية ما زال مبكراً جداً في المجموعة التجريبية على الرغم من تساوي الأوالات الورقية في الطول.

- وهذا ما جعلنا نفترض أنّ التأثير المثبط هذا لا يكون بسيطاً كما كان يعتقد كل من SNOW و Cutter و Neville و Nozeran ، وإنما هو تأثير معقد: فجزء منه يتم عن طريق مباشر فعلاً، ولكن الجزء الآخر يتم عن طريق غير مباشر أي عن طريق الأواله الورقية التي يؤخر نموها ويخفف من تأثيرها المنشط. وهذا ما أطلقنا عليه مصطلح التأثير بالإنابة والذي لم يكن معروفاً من قبل.

إنّ هذه الأبحاث لم تميّز أو لم تفصل بشكل واضح بين مسألتين أساسيتين: تتعلق الأولى بتصميم مخطط حقل التنامي وتموضعه، بينما تختص الثانية بتنفيذ هذا المخطط وإشادة الأعضاء بدءاً من خلايا هذا الحقل الذي تحدد تماماً، وهذا ما قاد إلى المزيد من الأبحاث التجريبية الأخرى.

فقد أجرى Neville مع فريقه (1968 - 1992) سلسلة من الدراسات والأبحاث في غاية الأهمية ومنتهى الدقة. وكان التساؤل التالي منطقاً لها: إذا كانت الورقة الفتية

هي التي تحدد مكان تنامي البرعم الجانبي التابع لها (كما افترض SNOW)، وتصمم مخطط جهازها الناقل في مستوى العقدة المرتبطة بها (كما يفترض هو نفسه). فإن تحريض تضاعف هذه الورقة في مرحلة مبكرة جداً، ينبغي أن يرافقه تضاعف في ملحقاتها من براعم جانبية وحزم ناقلة، إذا ما كانت هذه الفرضيات صحيحة؟

وتقوده المصادفة إلى الطبيعة، فقد لاحظ مع زميله Espagnac (1969) أن بعض الفسائل الآخذة في النمو النشط في نبات الزيتون *Olea eropea*، تبدي أوراقاً متوضعة في دوارات ثلاثية بدلاً من توضعها في ثنائيات متقابلة - متصالبة، تكون نتيجة لتضاعف إحدى هاتين الورقتين تضاعفاً جزئياً أو كلياً. ويكون مصحوباً بتضاعف مماثل للبرعم الجانبي الذي في إبطها. وكأن كل جزء من هذه الورقة المضاعفة قد حرّض تنامي برعم جانبي خاص به.

لم يكتف Neville بهذا البرهان المستوحى من الطبيعة، فأراد أن يقدم برهاناً تجريبياً وبالفعل، تمكن من تحريض تضاعف الورقة في نبات الغليديشيا، عن طريق شطر قمة أواله ورقية فتية جداً لا يتجاوز طولها (100) ميكرون (أي قبل ظهور أية إشارة خلوية أو نسيجية تدل على بداية تموضع البرعم الجانبي. فهذه التبدلات الخلوية لا تحدث إلا بعد أن يصل طول الأواله إلى نحو 500 ميكرون). إلا أن البرعم الجانبي الذي في إبطها، لم يتضاعف، وظهر في المكان المعد له أصلاً قبل إجراء الحز أي مقابل جزئي الورقة التي تضاعفت، وكذلك الحزم الناقلة الورقية التي لم تتضاعف هي الأخرى، فبقيت محافظة على عددها الطبيعي الثلاثي: ذهبت واحدة إلى أحد جزئي الورقة المضاعفة، بينما ذهبت الحزمتان المتبقيتان إلى الجزء الآخر منها (الشكل 4:35). والجدير بالذكر، أن نيفيل أعاد هذه التجربة على أوالات ورقية في غاية الفتوة بحيث لم يتجاوز طولها من 10 - 20 ميكروناً ولم تتغير النتيجة السابقة.

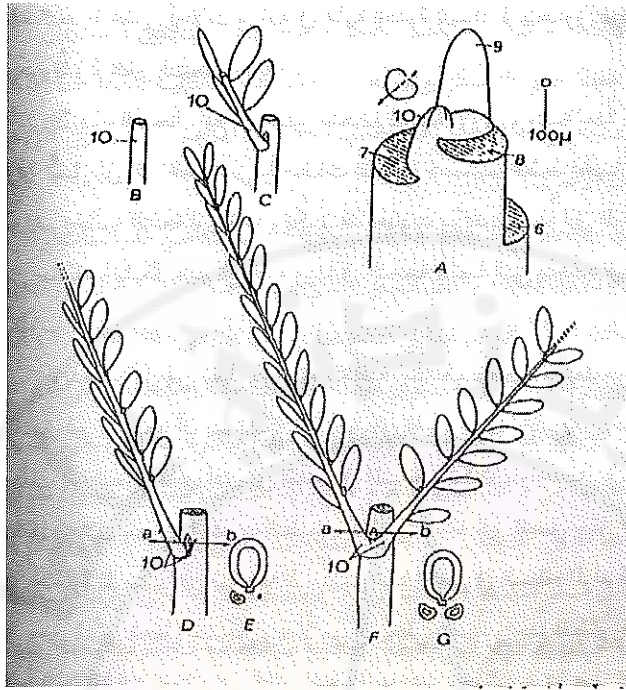
إن هذه النتيجة، مع أنها تبدو مذهشة للوهلة الأولى، مهمة جداً. فهي تشير، كما يرى نيفيل إلى أن الخصائص والصفات المتعلقة بتصميم مخطط الجهاز الناقل ويتموضع البراعم الجانبية التابعة لورقة ما، تكون قد حُددت ورُسمت جيداً قبل المراحل الأولى

المرئية من حادثات تنامي هذه الورقة، وربما في اللحظة ذاتها التي يتحدد فيها مكان تناميها بالذات.

ويذهب كل من نيفيل وزملائه وبخاصة أستاذهم Nozeran أبعد من ذلك، فهم يرون أنه من غير المستبعد أن يتم تنامي كل من الورقة وبرعما الجانبي من حقل تشكلي واحد، وذلك إثر التطور الذي أدى إلى تقلص في المسافة والمكان، واختصار في الزمن ومدة التأثير وذلك خلال سيرورة النشوء والتطور. فتقلص المسافة التي تفصل حقل التشكل المتموضع في خاصرة المرستيم عن قمة هذا المرستيم، تبعه تقلص في السطح المولد للأعضاء، وكذلك في زمن التأثير فحقل التشكل، بدلاً من أن يعطي عضواً واحداً فقط ورقة أكانت أم برعماً تبعاً للمسافة التي تفصله عن التأثير المنظم للمرستيم وحسب مدة هذا التأثير (كما سبق وشاهدنا في السرخسيات)، الشكل (27:4) و (28:4)، أصبح قادراً أن يعطي العضوين معاً أي الورقة وبرعما الجانبي.

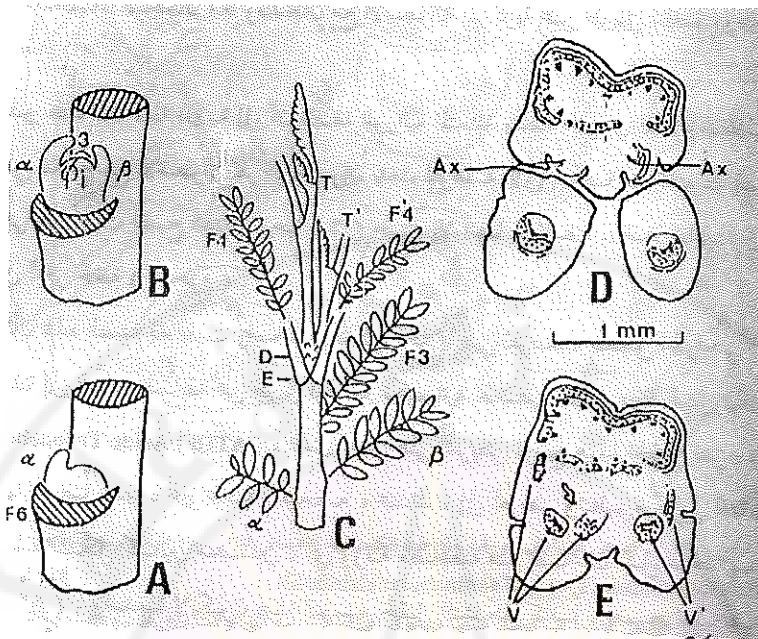
ويفترض نيفيل أن حقل التشكل قد تمايز بالأصل إلى حقلين: حقل للورقة وآخر للبرعم الجانبي. ونظراً لتنامي الورقة الذي يسبق دائماً تنامي برعما الجانبي. لم يؤد حز قمة الأواله الورقية إلا إلى شطر حقل تشكل الورقة فقط، فهذا الحز لم يصل إلى مستوى حقل تشكل البرعم المتموضع في إبطها. وهذا ما يفسر عدم تضاعف البرعم في إبط الورقة التي تضاعفت تجريبياً، كما ينسجم مع نظرية الأصل المشترك لكل من الورقة والساق.

وللتحقق من صحة افتراض Nozeran وفريقه، افترضنا بدورنا أن حز هذين الحقلين معاً وفي مرحلة مبكرة جداً من مراحل تنامي الورقة بحيث لم تصل بعد إلى تجاوز مرحلة الأصالة، سيؤدي إلى تضاعف الورقة وجميع ملحقاتها من براعم جانبية وحزم ناقلية.



الشكل (35:4) - برعم قمى لبادرة فتية لنباتات *Gelditsia triacanthos* نُزعت منه الأوراق 6,7,8 من أجل الوصول إلى الأوالاة العاشرة التي لم يتجاوز طولها 200 ميكرون، وهي الأخيرة في هذا البرعم، والتي شُطرت بحز شعاعي إلى نصفين (A). ويلاحظ بعد 31 يوم: إمّا إجهاض هذه الورقة بشطريها ومع ملحقاتها (B). أو إجهاض قمتها فقط في حين تبقى قاعدتها عادية مع برعمها الجانبي (C). وإمّا نصف فقط ينجح بتجديد ورقة عادية بينما يعطي النصف الآخر زائدة صغيرة (D). أو كل نصف يجدد ورقة عادية (F). ويظهر المقطع العرضي، في حالتي التجديد البسيط (D) والمضاعف (F) في المستوى a-d تنامي برعم جانبي وحيد في المكان المعد له قبل عملية شطر الورقة (E) و (G). (حسب NEVILLE, 1968).

لقد تمكنا، بصعوبة بالغة عن طريق الجراحة المجهرية، من شطر حقل التشكل لكل من الورقة الرابعة وبرعمها الجانبي المفترض، طولياً إلى نصفين متساويين تقريباً، ونتج في أكثر الحالات التي نجح فيها العمل الجراحي المجهرى، تضاعف للورقة الرابعة مع كل ملحقاتها (الشكل 36:4). وتبين الدراسة النسيجية للبنية العقدية التابعة لهذه الورقة المضاعفة: تضاعف البرعم الجانبي التابع لها وكذلك تضاعف عدد الحزم الورقية (الشكل 36:4, D, E).



شكل (36:4) تحريض تضاعف الورقة وملحقاتها (برعمها الجانبي وحزمها الوعائية في مستوى العقدة). بالجراحة المجهرية *Microchirurgie*. A : رسم تخطيطي للبرعم الجانبي في إبط الورقة السادسة F_6 التي نُرعت في نفس اللحظة التي قطعت فيها الساق الرئيسية من فوقها، α أول أواله ورقية لهذا البرعم طولها 56 ميكرون. B : بعد 48 ساعة تنامي ثاني أواله ورقية β طولها 120 ميكرون والأواله الورقية الثالثة طولها 20 ميكرون وأصاله الورقة الرابعة (i) أي حقل التشكل الذي يشطر في هذه اللحظة بحز طولي محوري مع المرستيم إلى نصفين. C : البنية التي تنامي إليها هذا البرعم بعد 5 أيام من العمل الجراحي: الأوراق α, β والورقة الثالثة أعطت كل منها ورقة مركبة ريشية عادية. بينما حرض الحز تضاعف الساق الرئيسية ($T \circ T$) وتضاعف الورقة الرابعة ($F_4 \circ F_4$) وبراعمها الجانبية. D و E : مقطعان عرضيان في المستويين D-E المشار إليهما في C، يظهر في D تضاعف البرعم الجانبي ($Ax \circ Ax$) وفي E تضاعف الجهاز الوعائي ($v \circ v$). حسب (AMER et al, 1977).

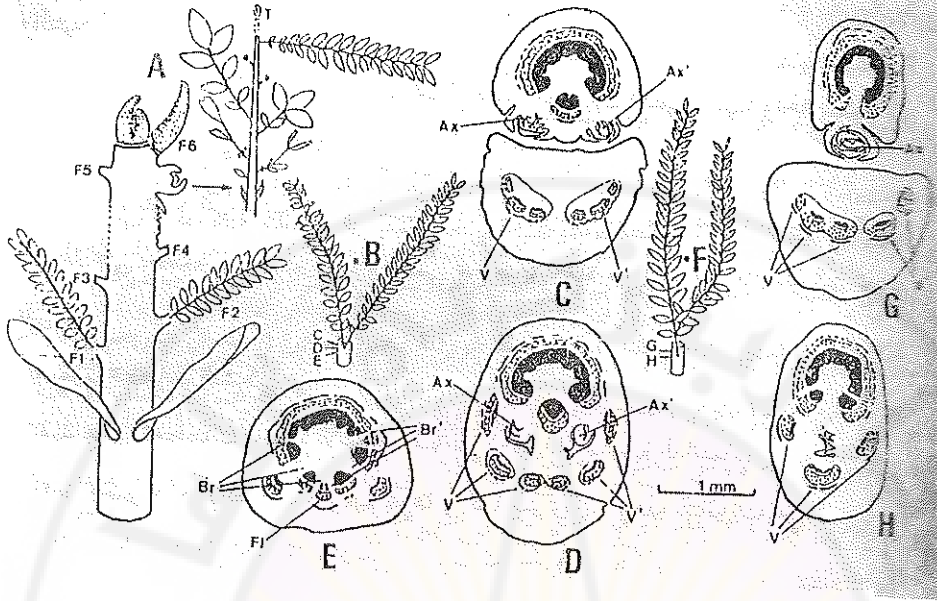
وينبغي الإشارة إلى أن البنية العقدية للورقة العادية لهذا النبات مؤلفة من (3) حزم مع (3) نوافذ ورقية (الشكل 32:4). فقد تضاعف عدد الحزم إلى (6) حزم ولكنها لا تندمج مع الاسطوانة المركزية للساق إلا عن طريق (5) نوافذ ورقية، فالحزمتان الجانبيتان الداخليتان تلتحمان معاً وتندمجان مع الاسطوانة المركزية عن طريق نافذة ورقية واحدة. وتشير هذه الملاحظة المهمة إلى أن الصفة الوراثية المتمثلة بالعدد الفردي للحزم الناقلة الورقية التي تندمج مع الاسطوانة المركزية، وإن بدت للوهلة الأولى بأنها قد تغيرت

إثر العمل الجراحي حيث أصبح العدد زوجياً (6) حزم إلا أنها لم تختفِ، فقد عادت إلى الظهور في آخر لحظة (5 حزم). وكأن هذه الصفة قد بقيت راسخة في ذاكرة الخلايا التي تعرضت للعمل الجراحي.

كما توصلنا إلى النتائج السابقة عن طريق المعالجة الكيميائية بحمض ثلاثي يود البنزويك (ATIB) Acide Triiodobenzoïque، الذي يعمل على تحريض توسع هذا الحقل لدرجة يصبح فيها عريضاً بصورة غير عادية. فيخضع، عندئذٍ، إلى تحريض وتنظيم مبكرين جداً، ينتج عنهما تنامي كيانين مستقلين، أي ورقة مضاعفة مع تضاعف كل ملحقاتها (الشكل 37:4). وعندما لا يكون هذا التوسع لحقل التشكل كافياً، يصبح تضاعف ملحقات الورقة المضاعفة أقل وضوحاً (الشكل 37:4 H, G, F). وهذا ما يساعد على فهم حالات التضاعف الطبيعي لأوراق الزيتون وتفسيرها. فقد شاهدنا أن درجة تضاعف البرعم الجانبي في إبط ورقة ما، تتوقف على شدة تضاعف هذه الأخيرة تضاعفاً جزئياً أم كلياً.

ويمكن عدّ هذه النتيجة التي تبقى حتى الآن فريدة في أهميتها، برهاناً قاطعاً لأفكار SNOW ومفهوم Nozeran وافتراض Neville.

نرى باختصار: أن تصميم مخطط الجهاز الوعائي الناقل للعقدة، وتموضع البراعم الجانبية التابعة لورقة ما. ما هي في الحقيقة إلا تحولات مبكرة جداً، كانت قد حدثت في اللحظة ذاتها التي يُشرع فيها بتحديد مخطط حقل تشكل هذه الورقة بالذات وتصميمه. ولذلك لا يمكن تعديل هذه المخططات التشكيلية إلا بالتدخل أثناء المراحل الأولى من أحداث التنامي إما بالجراحة المجهرية وإما بالمعالجة الكيميائية أو كما يحدث في بعض الحالات الشاذة في الطبيعة.



الشكل (37:4) تحريض تضاعف الورقة بالمعالجة الكيميائية (بحمض ثلاثي يود البنزويك Acide Triiodobenzoique (ATIB) عند نبات *Gleditsia triacanthos*. A: رسم تخطيطي لبادرة فتية قطعت قمته من فوق الورقة السادسة التي نزعَت بدورها، وطبقت مكانهما عجينة من الانولين مشبعة بحمض الـ ATIB بتركيز 0.05% كما نزعَت الأوراق 3 و 4 و 5 وقتلت براعمها الجانبية عدا برعم الورقة الرابعة الذي يعطي بعد 80 يوماً فروعاً من النمط الطويل T والذي يمكن لورقة من أوراقه أن تبدي ميلاً للتضاعف (النجمة تشير إلى الصف الذي يبدي هذا الميل : الصف الثامن أو التاسع). B: ورقة مضاعفة تضاعفاً تاماً حتى نهاية قاعدتها. C, D, E: مقاطع عرضية في منطقة العقدة التابعة لها. C: قبل التحامها بالساق، ويظهر فيه التحام معلق الورقة المضاعفة في معلق وحيد، فيه جهازان وعائيان ($V \circ V$)، كما يظهر البرعم الجانبي المضاعف ($AX \circ AX$). D, E: بعد التحامه بالساق، ويظهر في D، تضاعف الحزم الورقية في منطقة العقدة ($V \circ V$)، بينما يظهر في E أن الحزم الورقية التي تضاعفت وعددها (6) حزم يقابل كل منها نافذة ورقية في الاسطوانة المركزية للساق ($Br \circ Br$) عدا الحزمتان الجانبيتان الداخليتان اللتان تلتحمان قبيل اندماجهما مع الاسطوانة المركزية، في حزمة واحدة (f1)، وعن طريق نافذة ورقية واحدة تحتل موقعاً متوسطاً. F: ورقة مضاعفة تضاعفاً غير تام (حيث يبقى 5 مم تقريباً من نهاية المعلق مشتركاً أي بدون تضاعف). G: مقطع عرضي في قاعدة المعلق الوحيد المشترك قبيل التحامه بالساق ومع أن الجهاز الوعائي فيه قد تضاعف ($V \circ V$) إلا أن البرعم الجانبي ظهر وحيداً (AX). H: مقطع في مستوى العقدة مع جهازها الوعائي الوحيد أيضاً المؤلف من (3) حزم و (3) نوافذ ورقية. حسب (AMER et al, 1977).

والنتيجة:

يمكن من خلال هذه الدراسة لمجمل هذه المعطيات القديم منها والحديث، أن نستخلص النقاط الرئيسية الآتية:

* يستطيع المرستيم القمي الساقى، على الرغم من نشاطه التقسيمي الذاتى، المحافظة على حجمه بين قيمتين دنيا وعظمى عن طريق جملة من التأثيرات المتبادلة التي تعمل على:

-تصميم مخططات التنامي.

-تنفيذ هذه المخططات بإشادة الأعضاء بدءاً من الخلايا المرستيمية الفائضة.

-تحديد مصير هذه الأعضاء، وتوجيه نموها (كما سنرى). وهذه التأثيرات هي:

- تأثير منظم لتنامي الورقة ومحرض لها. ونرمز له بالحرف (b).
- تأثير مثبت مباشر لتنامي البرعم الجانبي. ونرمز له بالحرف (a).
- تأثير مثبت لنمو الأوراق ومثبط بشكل غير مباشر لتنامي البرعم الجانبي. ونرمز له بالحرف (d).
- تأثير منشط لتنامي البرعم الجانبي والمعاكس للتأثير المثبط، ونرمز له بالحرف (c).

• تأثير منشط لتنامي البنية العقدية ومحرض لها.

وانطلاقاً من ذلك، فقد افترضنا الفرضية التالية والممثلة في الشكل (38:4). والتي تفسر آلية تنامي الأوراق والبراعم الجانبية في النباتات الزهرية:

ولما يتحدد حقل التشكل في خاصرة الحلقة الأصلية من المرستيم القمي الساقى يقع تحت فعل التأثير (b). إلا أن الجزء الوحشي فقط من هذا الحقل يستجيب إلى هذا التأثير معطياً بذلك أواله ورقية ولذلك أطلق عليه اسم حقل تشكل الورقة. بينما يصبح الجزء الأنسي منه والمتموضع في إبط هذه الأواله أو ما يعرف بحقل تشكل البرعم، خاضعاً إلى فعل تأثيرين متعاكسين: الأول مثبت لتنامي البراعم الجانبية ويتم عن طريقين، أحدهما مباشر (a) والآخر غير مباشر (d) تقوم به الأواله الورقية بالإنبابة. أمّا الثاني فهو التأثير المنشط لتنامي البراعم الجانبية (c). ونظراً لهذه التأثيرات التي لا تتم إلا على مسافة

قصيرة جداً (نقاس بالميكروميتر)، وعلى الرغم من هذين التأثيرين المتعاكسين فإن البرعم الجانبي، غالباً، ما يتنامى في إبط هذه الأواله الورقية، لأن استطالة السلامية، أثناء نمو الساق، تُبعد حقل تشكل البرعم، الذي يبقى مرتبطاً بإبط الأواله الورقية، عن قمة المرستيم تدريجياً. مما يؤدي إلى تناقص التأثير المثبط حتى يتلاشى تقريباً، في حين تنفرد الأواله الورقية في متابعة تأثيرها المنشط والذي يزداد مع زيادة نموها.

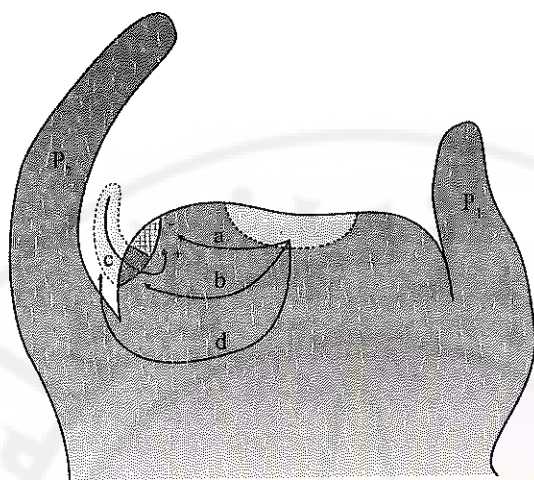
ويبدو من وجهة نظرنا، وكأن تنامي البرعم الجانبي ما هو إلا نتيجة لتنافس هذين التأثيرين المتضادين، وأن مصيره متوقف على ما ستسفر عنه هذه المنافسة: فإذا ما تفوق التأثير المنشط، تنامي البرعم مبكراً والذي يأخذ بالنمو مباشرة (كما في معظم الحالات) أما إذا بقي التأثير المثبط سائداً، فإن إبط الورقة يبقى شاغراً (كما في البرعم والبراعم الهاجعة ونبات النيلوفر ومعظم عاريات البذور)، بينما يتنامى البرعم إذا ما تساوى هذان التأثيران إلا أنه لا ينمو مباشرة بل يبقى هاجعاً أو في حالة سبات.

والمدّش حقاً، أن هذا البرعم الذي تمخّض عن هذه المنافسة، ما أن يبدأ بالنمو حتى يتعرض مرة أخرى إلى تأثير آخر قادم من المرستيم القمي أيضاً، ولكنه في هذه المرة يعمل على تثبيط نموه، وقد يمتد هذا التأثير إلى مسافة طويلة لعدة أمتار في بعض الأحيان. وهذا ما يعرف بالسيطرة القمية.

وبتعبير آخر: يعيق هذا المرستيم تنامي البراعم الجانبية، فإن تشكلت منع نموها. وكأنه لا يسمح بتنامي الأعضاء المشابهة له فحسب، بل يسلبها حقها في النمو في حال تشكلها. كم هو مدّش فعلاً هذا المرستيم!! وربما كان محقاً؟ فهو يعمل على تحريض تنامي الأعضاء التي يستفيد منها كالأوراق بالطبع التي تُعد مقراً لاصطناع المواد الغذائية منها والهرمونية الضرورية لنموه، في حين يمنع تنامي البراعم الجانبية ويعيق نموها، لأنها ستكون مصدراً لدور منافس له!؟.

ونرى في المحصلة أن تشييد الشكل النوعي للنبات، أو تنامي عضو من أعضائه، ما هو إلا سلسلة من التحولات التي تبدأ بتبدلات كمية، تؤدي إلى تحولات نوعية، لننتهي بولادة الشكل النوعي. ويضبطها جملة متكاملة من التأثيرات المتبادلة بين الأجزاء المختلفة للنبات. تكون في غاية الترابط والاتساق. إن الكثير من هذه التحولات يتم بشكل غير

مرئي وعلى نحو متدرج، تؤدي في نهاية المطاف إلى أن منطقة معينة تكتسب إمكانات ما محددة.



الشكل (4:38) رسم تخطيطي للمرسيم القمي الساقى. يمثل الفرضية المقترحة حول آلية تنامي الورقة والبرعم الجانبي في النباتات الزهرية. تمثل المنطقة المتموضعة في خاصرة الحلقة الأصلية من المرسيم حقل التشكل المقسوم إلى نصفين: - يمثل النصف المنقط والبعيد عن القمة حقل تشكل الورقة، بينما يمثل النصف الثاني (خطوط متقاطعة) والقريب من القمة حقل تشكل البرعم الجانبي. P1 و P2 آخر أوالتان ورقيتان في هذه القمة. حسب (عامر 1992).

إلا أن هذه الإمكانيات تبقى في حالة من الكمون والتقرب حتى تأتي تحولات أخرى تعمل على كشفها وإظهارها كما الصورة تماماً التي لا يمكن رؤيتها على الفيلم إلا بعد التحميص.

ونشير أخيراً، إلى أننا لا نعرف إلا القليل عن العوامل الحيوية - الكيميائية التي تضبط تنامي البراعم في الشروط الطبيعية. وقد أمكن عن طريق الأبحاث التي استخدمت تقانة الزرع في الزجاج للنسج والأعضاء النباتية، الحصول على بعض النتائج المهمة.

فقد بين كل من Skoog و Miller منذ (1948 - 1957) أن الأوكسين (AIA) يثبط تنامي البراعم على قطع صغيرة من الساق أو النسج المزروعة في الزجاج، بينما ينشط كل من الأدينين Adenine والكينيتين Kinetine تنامي البراعم. وبتزايد تأثيرهما المنشط لدى إضافة الأوكسين (AIA). ويستنتج هذان الباحثان أن تأثيراً متبادلاً

أو التوازن الذي يتحقق بين الأوكسين والآدينين أو السيتوكينين هو الذي يضبط تمايز البراعم عن طريق استقلاب الحموض النووية. وبتعبير أدق، إن النسبة بين الأوكسين والسيتوكينين ($X = AIA / BAP$) مثلاً هي التي تضبط تنامي البراعم في الزجاج وإذا ما قمنا بمضاعفة هذه النسبة مرات ومرات ($X = AIA / BAP \times 10$ دائماً) فإننا نحصل على الرقم ذاته اللازم لتنامي البراعم.

وكما هو معروف، فإن الأوكسينات والسيتوكينينات ما هي إلا هرمونات النمو. ولذلك لا يصبح تنامي عضو ما مرئياً إلا إذا نما. ولكن هذا النمو يستوجب تدخل هرمونات النمو. فهذا لا يدل، إذن، على أن المواد التي وجهت تمايز هذه المنطقة أو تلك، تتصف بإمكانات خاصة. فمن المحتمل أنها تتدخل كمظهر أو كاشف لتمايز كان قد حُدد بآلية لا نزال نجهلها حتى الآن؟

الفصل الثالث

تنامي الزهرة والنورة والثمرة

إن التنامي الطبيعي للنبات سيفضي عاجلاً أم آجلاً إلى تنامي أعضائه التكاثرية والتي تُعرف في حالة النباتات البذرية بالأزهار. والزهرة نادراً ما تكون وحيدة فتحتل عندئذٍ إما قمة الساق فتدعى بالزهرة الانتهازية أو تكون في وضع جانبي فتدعى بالزهرة الجانبية. وغالباً ما تتجمع الأزهار في مجموعات مستقلة ومحددة تدعى بالنورة، وتبدي النورة في الطبيعة تنوعاً كبيراً. ويمكن مع ذلك جمعها في نمطين أساسيين كما في تفرع الساق تماماً. فالتفرع وحيد المحور للساق Monopode يقابل النورة العنقودية أو النورة غير محدودة النمو، وأنماطها المختلفة (العنقود، والسنبلة، والعنق، والخيمة والرؤيس). بينما يقابل التفرع متعدد المحاور Sympode النورة السنمية أو النورة محدودة النمو وأنماطها (السنمة وحيدة الشعبة الحلزونية منها والعقرية والسنمة ثنائية الشعبة ومتعددة الشعب).

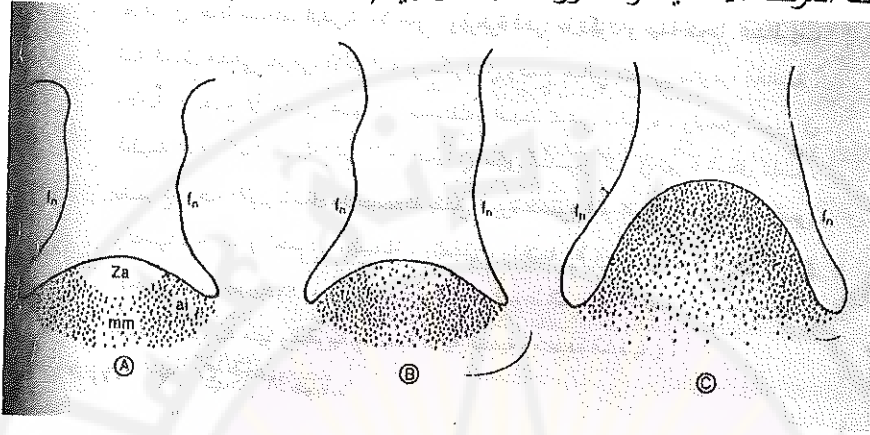
أولاً: تنامي الزهرة:

يتوقف الإزهار في النباتات وبخاصة مغلفات البذور على جملة من العوامل منها عوامل داخلية (كالهرمونات) وأخرى عوامل خارجية (كدرجات الحرارة والنوبة الضوئية). فعندما يصبح النبات قادراً على الإزهار وإذا ما توافرت بعض الشروط المسبقة كالترجيع وتحريض النوبة الضوئية، فإن بعض البراعم الإعاشية تتحول إلى براعم زهرية ويكون هذا التحول مصحوباً بتبدلات مرفولوجية وتحولات كيميائية - حيوية ينجم عنها تبدل عميق في الوظيفة والأداء.

1. المرحلة الانتقالية (أو نهاية المرحلة الإعاشية):

عندما تنتهي القمة نشاطها الإعاشي بتنامي البداة الورقية الأخيرة يطرأ عليها جملة من التبدلات الشكلية منها والبنوية. فتصبح أكبر حجماً وأكثر بروزاً وأشدّ تحديباً، وهذا ما يشير إلى بداية تنامي كرسي الزهرة. كما يتسع النشاط التقسيمي ليشمل خلايا القمة بما فيها خلايا المرستيم المترقب التي بقيت حتى هذه اللحظة متوقفة في الطور G_2 من الدارة الخلوية. فتتضخم النوى ويزداد عدد الخنيدات كما يتسع سطح الجمل الغشائية وتتجزأ

الفجوات وينشط اصطناع الحموض الريبية النووية، فهذه التبدلات البنيوية تشير إلى تنشيط عمليات الاستقلاب. وهذا ما يؤدي إلى انطماش البنية المناطقية التي تُعد من أهم مميزات المرحلة الانتقالية أو الطور ما قبل الزهري (الشكل 4:39).



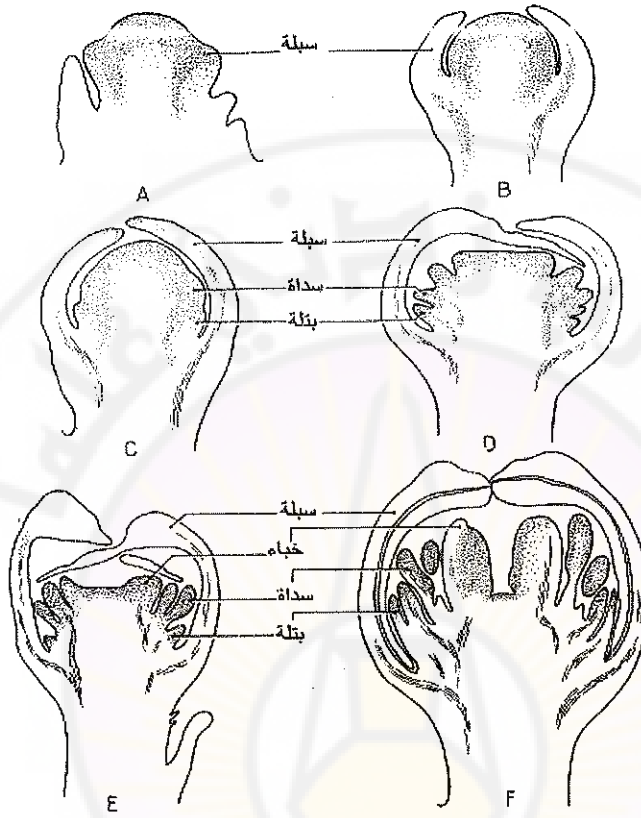
الشكل (39:4) يمثل الانتقال من الحالة الإعاشية إلى الحالة الزهرية في مغلفات البذور: A- قمة إعاشية (ai) = الحلقة الأصلية، mm = المرستيم المخي، Za = مرستيم مترقب، B- مرحلة انتقالية: لقد اجتاحت الانقسام الخلوي المنطقة القمية. C- مرحلة قبل زهرية وفيها انطمست البنية المناطقية نتيجة لشدة الانقسامات الخلوية وغزارتها في سائر المرستيم، مما أدى إلى زيادة الكتلة المرستيمية وتضخمها.

ثم تتمايز في هذه القمة منطقتان خلويتان: الأولى سطحية وتدعى بالكساء وهي غطاء من الخلايا المرستيمية النشيطة الذي يغلف كامل المرستيم. وينشأ هذا الكساء عن نشاط كل من الحلقة الأصلية والمرستيم المترقب القديمين. كما يدعى هذا الكساء بالمرستيم مولد الأبواغ *Meristème sporogène* الذي سيشكل القطع الزهرية. أما الثانية فهي منطقة داخلية تقع على امتداد مخ الساق وتُعرف بالجسم الذي سيشكل البرنسيم المخي لكروسي الزهرة ولذلك تعرف بالمرستيم المولد لكروسي الزهرة *Meristème Rèceptaculaire*.

2. مراحل تنامي الزهرة:

يبدأ تنامي الزهرة مع بروز السبلات في قاعدة المرستيم الزهري، وتتشكل السبلات التي تأخذ منشأها من الحلقة الأصلية في مرحلة مبكرة جداً و تنصف السبلات بنموها السريع مما يجعلها تغلف القمة في مرحلة مبكرة جداً وذلك قبل أن تتنامى أية قطعة أخرى

من القطع الزهرية (الشكل 40:4 - A, B). وتظهر فيما بعد البتلات فوق السبلات مباشرة وبالتناوب معها (الشكل 40:4 - C).



الشكل (40:4) مقاطع طولية تُظهر مراحل تنامي الزهرة في نبات الخشخاش (Papaver) حيث: A: تنامي السبلات، B: تنامي الكساء، C, D: تنامي البتلات والأسدية، E, F: تنامي الأخبية.

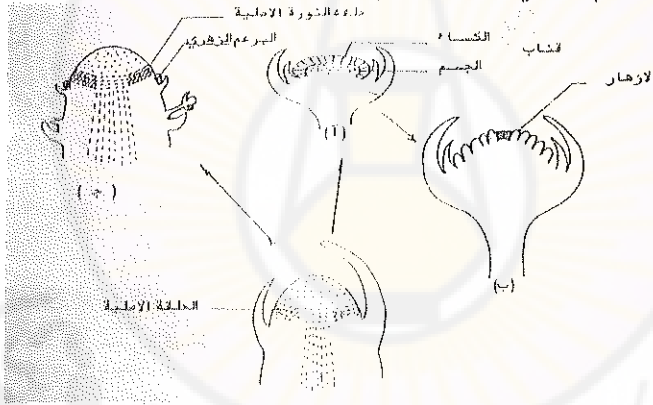
ويستهلك تنامي البتلات كل ما تبقى من الحلقة الأصلية. وهكذا تنفذ خلايا هذه الأخيرة مع تنامي الحلقة الثانية من قطع الكم، ولا يبقى لتنامي القطع الخصبة من أسدية وأخبية إلا الجزء القمي من الكساء الذي كان قد نشأ عن نشاط المرستيم المترقب، فتظهر الأسدية أولاً وفيما بعد الأخبية. وهكذا يكون تنامي القطع الزهرية قد استهلك خلايا المرستيم بكاملها مما يجعل استمرار النمو مستحيلاً. ولذلك يكون التنامي الجيني في المرستيم الزهري محدوداً، بينما يكون في المرستيم الإعاشي غير محدود (الشكل 40:4 - E, F).

ثانياً: تنامي النورة ذات النمو غير المحدود:

تتقلب الحلقة الأصلية في البرعم الإعاشي إلى حلقة أصلية ثورية لدى الانتقال إلى المرحلة التكاثرية فتعطي القنابات بدلاً من الأوراق والأزهار بدلاً من البراعم الإعاشية بينما يستمر المرستيم المخي في تكوين المخ في محور النورة كما كان في الساق، أما المرستيم المترقب فيبقى ذا نشاط ضعيف أو خامل (الشكل 41:4، ج).

ثالثاً: تنامي النورة ذات النمو المحدود:

ما أن تتوقف الحلقة الأصلية في الفارع عن إعطاء الأوراق والقطع الورقية حتى تتقلب قمة الفارع إلى قمة ثورية. فتعطي الحلقة الأصلية مجموع القنابات (أو القناب)، أما المرستيم المترقب فيبدأ بالنشاط والانقسام وتتميز فيه طبقات سطحية تشكل الكساء ومرستيم داخلي يشكل الجسم (الشكل 41:4 ، أ). ويتقطع الكساء في مرحلة تالية إلى بداءات الأزهار بدءاً من الأسفل وتنتهي في الأعلى، أما الجسم فيعطي كرسي النورة. بينما يتوقف المرستيم المخي عن العمل (الشكل 41:4 ، ب).



الشكل (41:4) بنية قمة النورة في الرؤيس والعنقود حيث: أ- نفاذ الحلقة الأصلية وتشكل الكساء والجسم، ب- تشكل الأزهار على حساب الكساء، ج- استمرار البنية المنطقية في العنقود. حسب (حداد وعامر 1982)

رأبها: Nature de la fleur

إن ما وصلت إليه زهرة مغلفات البذور من تعض وتخصص، لم يكن دون أدنى شك إلا نتيجة للتطور الذي أصابها عبر الأحقاب الجيولوجية. ويتوقف قبولنا لأي تفسير

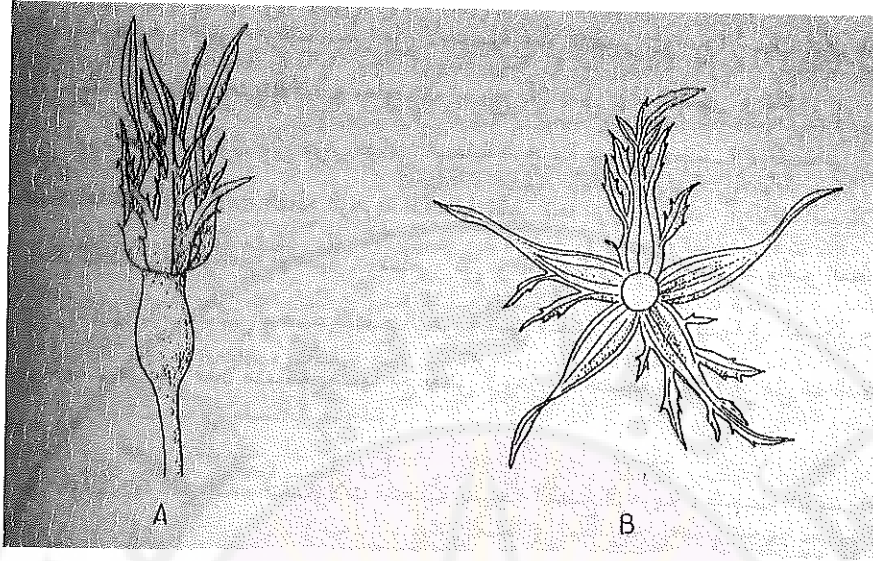
عن طبيعة الزهرة، على معرفتنا بالمراحل الأساسية لهذا التطور. ومع الأسف فإن علم المستحاثات لم يقدم حتى الآن أية معلومات تسمح بأن نقبل بهذا التفسير أو ذاك. ويعد Payer أول من درس تنامي البداة الزهرية دراسة معمقة، فقد بين ، كما شاهدنا، أن أوالات القطع الزهرية المختلفة تظهر تبعاً لترتيب محدد: أوالات السبلات فالبتلات فالأسدية وأخيراً الأخبية. وتتنامى كل أوالة منها في الاتجاه المحدد ونحو القطعة الزهرية النهائية. ولكن، هذه القطع الزهرية التي تبدي اختلافاً كبيراً في الشكل وفي الوظيفة، هل هي فعلاً متماثلة بعضها مع بعض؟ وهل لها الطبيعة ذاتها؟ أو هل لها الدلالة ذاتها؟ وللإجابة عن هذه التساؤلات المتعلقة بطبيعة القطع الزهرية، قُدمت التفسيرات التالية:

1: فرضية التحول والتبدل "Theorie de la métamorphose" أو الطبيعة الورقية للقطع الزهرية "Nature foliaire des pièces florales"

لقد صيغت هذه الفرضية عام 1790 من قبل الشاعر والفيلسوف غوته Goethe. فالزهرة ما هي إلا فارع قصير يحمل قطعاً ورقية (السبلات والبتلات والأسدية والأخبية) التي ما هي إلا أوراق قد تحورت بغية أداء وظيفة التكاثر. وقد استندت هذه الفرضية إلى الملاحظات التالية والتي يمكن مشاهدتها في الأزهار الحالية:

1- لا يبدي الجهاز الوعائي في الزهرة اختلافاً أساسياً عن مثيله في الساق المورقة (الفارع). إنه ببساطة أكثر ترصاً وكثافة.

2- يوجد تشابه شديد الوضوح في كل من المظهر والبنية التشريحية بين الورقة الإعاشية من جهة وقطع الكم من سبلات وبتلات من جهة أخرى. ويمكن أن نشاهد في كأس العديد من مغلفات البذور أشكالاً انتقالية بين الأوراق والسبلات النموذجية (كما في نبات الورد ونبات الغوانيا أو عود الصليب Pivoine) الشكل (4:42)، كما تكون السبلات أحياناً مشابهة للبتلات Pétaloïdes وتكون البتلات أحياناً أخرى مشابهة للسبلات Sepaloïdes.

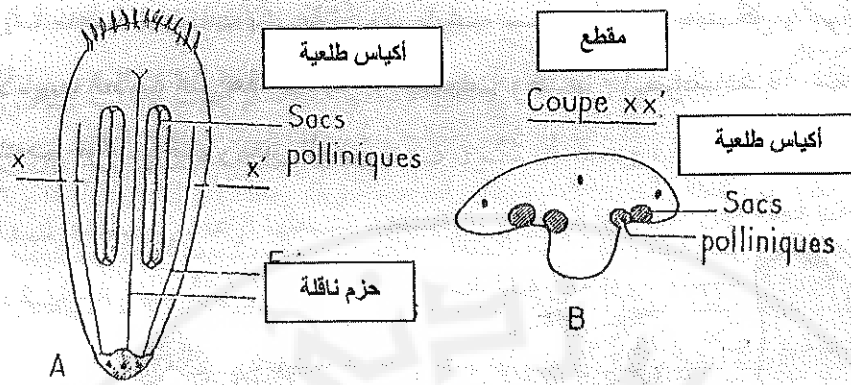


الشكل (42:4) يمثل الكأس في الوريديات:

A- في برعم زهري لم يتفتح بعد، B- كأس عزلت عن الزهرة ويُنظر إليها من وجهها السفلي.

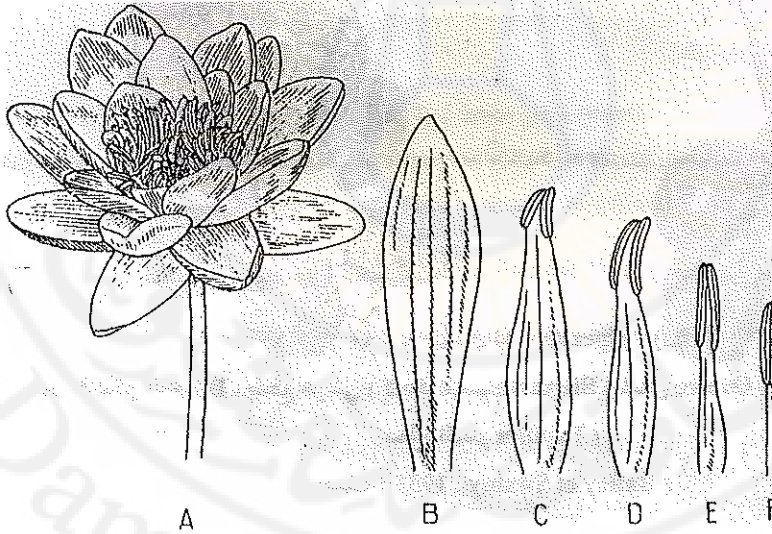
3- تبدي بعض أزهار مغلفات البذور الحالية ولكن الأكثر بدائية، على الرغم من الاختلاف الشكلي الكبير بين الورقة الإعاشية من جهة والأسدية والأخبية من جهة أخرى، أسدية وأخبية ورقية الشكل. ففي الجنس *Degeneria* مثلاً، تكون السداة مجردة من كل من الخيط والمئبر، فهي صفيحة ورقية لها ثلاثة أضلاع من الحزم الناقلة، وتحمل على وجهها البطني (نحو داخل الزهرة) أربعة أكياس طليعة (الشكل 43:4). وتذكرنا هذه السداة بالأوراق البوغية في التريديات.

إن وجود الخيط والمئبر في السداة، ما هو إلا نتيجة للتطور الذي انطلق من أشكال بسيطة مشابهة لسداة الـ *Degeneria*.



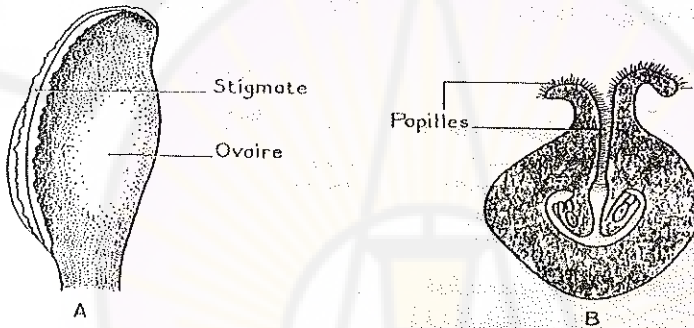
الشكل (43:4) السداة في نبات *Degeneria vitensis*. A : الشكل العام، B: مقطع عرضي في المستوى $X-X$. لاحظ الأكياس الطلعية *Sacs polliniques*. حسب (Gantrigh, 1952).

إن أكثر ما يعزز الطبيعة الورقية للسداة، هو ما نشاهده في زهرة النيلوفر من أشكال انتقالية بين البتلات والأسدية، حيث نرى بدءاً من الخارج نحو داخل الزهرة: بتلات نموذجية الشكل، ثم أوراق مسطحة شبيهة بالبتلات ولكنها تحمل منبراً تقريباً، فأسدية ذات خيوط عريضة أو بتلية الشكل، وأخيراً أسدية نموذجية المظهر والبنية، الشكل (44:4).



الشكل (44:4) زهرة النيلوفر الأبيض *Nymphaea alba*. A- الشكل العام للزهرة، B- بتلة، C, D, E- أشكال انتقالية بين البتلة والسداة، F- سداة. حسب (Troll, 1957).

أما الخباء *Carpelle*، فيُنظر إليه كورقة التفت على ذاتها، ثم التحمت حوافها، فتكون البويضة *Ovule* عندئذ عبارة عن سن الورقة أو الفص من حافتها. إن البنية التشريحية لجدار الخباء تشبه تماماً البنية التشريحية للورقة. كما يُلاحظ: أن الخباء في الجنس *Degeneria* والأجناس القريبة منه مثل الجنس *Drimys* له مظهر خاص جداً، فهو مجرد من القلم والميسم، والمبيض مازال مفتوحاً، فهو ورقة منثية على وجهها البطني ولكن حوافها لم تلتحم وإنما مغطاة بحليمات بشرية تكوّن ما يشبه سطح الميسم، الشكل (45:4). وتتنامى الأنابيب الطلعية على هذه الأوبار أو الحليمات، فتدخل المبيض مباشرة. وبعد الإلقاح، تلتحم حواف الخباء وينغلق المبيض.



الشكل (45:4) الخباء في نبات *Drimys piperita*.

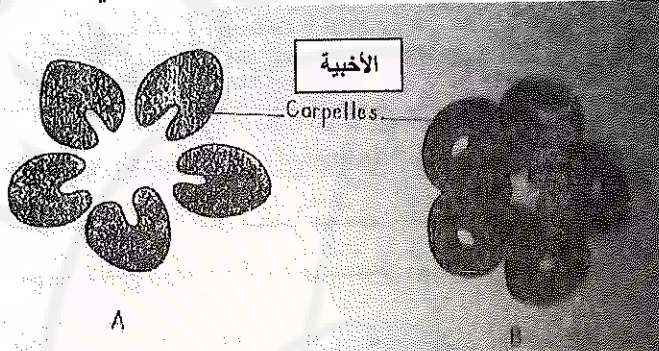
A: الشكل العام، B: مقطع عرضي (لاحظ الميسم *Stigmate* والمبيض *Ovaire* والحليمات التي تكسو سطح الميسم *Papilles*). حسب (Bailey et Swamy, 1951).

وتكون الأخبية في بعض الحوذنيات *Ranales* الأكثر تطوراً مثل الجنس *Aquilegia*، مغلقة تماماً عند النضج والبلوغ، بينما تبقى مفتوحة خلال مراحل تناميها في البرعم الزهري، وتبدأ حوافها بالاقتراب من بعضها لتلتحم قبل تفتح الزهرة الشكل (46:4). إن تعضي الخباء في الزهرة المتفتحة للجنس *Degeneria* (الأقل تطوراً) يُصادف أيضاً في زهرة الجنس *Aquilegia* (الأكثر تطوراً). ولكن خلال أحداث التنامي الزهري ولمدة مؤقتة فقط.

وباختصار: إن الملاحظات الحديثة على الحوذانيات تعزز التفسير الذي ينظر إلى كل من الأسدية والأخبية كأوراق متحورة.

4- إن التنامي غير الطبيعي (الشاذ) لبعض الأزهار، يُدعم أيضاً فرضية التحور والتبدل فبعض البراعم الزهرية، وبعد أن تكون قد شكلت بعض الحلقات من القطع الزهرية، تتوقف فجأة عن نشاطها الزهري، وتستعيد نشاطها الإعاشي السابق لتبدأ بتكوين ساق مورقة جديدة. ويدعى هذا النمط من الأزهار بالأزهار الورقية، *Fleurs prolifères*، الشكل (47:4).

ويُبدل هذا الانقلاب أو التحول *Rèversion* من المرستيم الزهري إلى مرستيم إعاشي، على عدم وجود فرق جذري بين طبيعة هذين النمطين في المرستيم.



الشكل (46:4) الأخبية في نبات *Aquilegia truncata* (مقاطع عرضية). A : أخبية فتية مائزات مفتوحة. B: أخبية بالغة ملتحمة ومغلقة، (حسب: Tepfer, 1953).



الشكل (47:4) الزهرة الورقية *Fleur prolifère* في الورديات (حسب: Troll, 1975).

5- والزهرة بالنسبة للعالم الفرنسي Emberger (1950)، هي مجموع من الأغصان أو الأوراق المدغمة في قمة ساق رئيسية قصيرة نسبياً، أما القطع الزهرية، من سبلات وبتلات وأسدية وأخبية، فهي من أصل ساقى. وتكون المبوغة Sprorange محمولة على بعض هذه الأوراق (الأسدية والأخبية). فالزهرة، عندئذ، هي قبل كل شيء المكان الذي سيتم فيه الانقسام المنصف. فتصبح المكان الذي سيتنامى فيه بالتطفل النبات المشيجي الأنثوي، ثم المكان الذي يتم فيه الإلقاح، وأخيراً المكان الذي ستتنامى فيه بالتطفل أيضاً الأجنة التي ستعرض على تنامي الثمرة.

إن هذا المفهوم للزهرة الذي يأخذ في الحسبان كل البنى المشاهدة فعلياً هو دون شك، بعيد جداً عن مفهوم العالم الفرنسي Plantefol الذي يستند بالأصل إلى نظم توزع الأوراق على الساق Phyllotaxie ، كما يعتمد على أبحاث تلميذه العالم Buvat الخلوية منها والتكوينية Ontogénique et Cytologique.

2- فرضية: الطبيعة غير الورقية للقطع الزهرية الخصبة أو الطبيعة الخاصة لهذه القطع أو ما يعرف بتفسير Buvat و Plantefol:

لقد شاهدنا كيف توصل Plantefol إلى مفهوم الحلقة الأصلية التي هي منطقة مولدة للأوراق، وفسر انتظام الأوراق على الساق تبعاً للوالب ورقية متعددة، ينشأ كل منها عن نشاط مركز مولد. ويستنتج انطلاقاً من هذه المعطيات:

- إن السبلات والبتلات، التي تنشأ كما الأوراق من الحلقة الأصلية وتقع على امتداد اللوالب الورقية، من طبيعة الأوراق ذاتها. ولذلك يمكن عدها أوراقاً تماماً.

- وتكون الأسدية والأخبية، بالمقابل، من طبيعة خاصة، أو أعضاء أصيلة

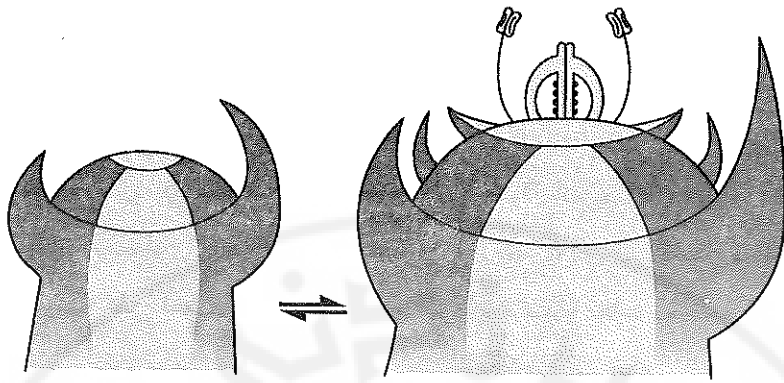
Organes Originaux ليس فقط بخصائصها المولدة للأبواغ Organes sporogène

، وإنما أيضاً بمنشئها الأصلي الذي يختلف كلياً عن منشأ الأوراق. في الحقيقة، ما أن ينتهي تشكل البتلات، حتى يتوقف نشاط الحلقة الأصلية التي كانت قد توسعت كثيراً.

بينما تستأنف خلايا المنطقة القمية (المرستيم المترقب حسب Buvat) نشاطها بعد فترة من الهجوع والترقب امتدت طوال النشاط الإعاشي للمرستيم. فهذه المنطقة التي لم يكن

لها أي دور (حسب Plantefol بالطبع) خلال النشاط الإعاشي تصبح المكان الأساسي لتنامي القطع الخصبة في الزهرة.

أما الأبحاث الخلوية للعالم Buvat على نبات *Myosurus minimus*، فقد أظهرت أن خلايا المرستيم المترقب التي بقيت خاملة طوال المرحلة الإعاشية، تستأنف نشاطها التقسيمي بشدة لدى التحول إلى مرستيم زهري، مما يؤدي إلى تشكل تحدب من الخلايا المرستيمية على شكل قبة صغيرة تكون الخلايا متماثلة تماماً بخاصة من حيث النشاط التقسيمي وبينما تُستهلك خلايا الحلقة الأصلية بالكامل في تنامي السبلات وحتى جزء من البتلات (الشكل 48:4 - ب). فإن كل القطع الزهرية الأخرى (الجزء المتبقي من البتلات والأسدية والأخبية) تتنامى من خلايا المرستيم المترقب وهكذا، يتم في نهاية المطاف استهلاك كل الخلايا المرستيمية. فيتحول المرستيم الإعاشي ذات النمو غير المحدود إلى عضو محدود النمو (الزهرة). وهكذا نرى أن تنامي الزهرة يتطلب مشاركة بالتعاقب لنوعين مختلفين من المرستيم: الحلقة الأصلية التي تعطي قطع الكم والمرستيم المترقب الذي يعطي القطع الخصبة. وحسب هذه المعطيات لا يمكن النظر إلى كل من الأسدية والأخبية كأوراق متحورة، لأنها تنشأ من منطقة مرستيمية تختلف عن المنطقة التي تنشأ منها الأوراق اختلافاً جذرياً. لذلك فهي أعضاء أصيلة لا علاقة لها بالأوراق. وإن ما نشاهده في الطبيعة في بعض النباتات من أشكال انتقالية بين البتلات والأسدية إنما هو نتيجة لتنامي هذه البتلات من المنطقة الفاصلة بين الحلقة الأصلية والمرستيم المترقب، حيث يكون المنشأ مزدوجاً: جزءاً من المرستيم الأول والجزء الآخر من المرستيم الثاني. وهذا ما يفسر شكلها الانتقالي بين البتلات والأسدية.



- أ -

- ب -

الشكل (48:4) رسم تخطيطي يمثل تحول المرستيم الإعاشي (أ) إلى مرستيم زهري (ب)، في نبات *Myosurus minimus*. (حسب عامر بتصرف).

3- تفسير العالم الفرنسي Neville:

يأخذ نيفيل المعطيات السابقة في البداية، ولكنه يستخدم مصطلحات أخرى في وصفها، فيصل انطلاقاً من هذه المعطيات ذاتها إلى صياغة تفسير أكثر ترابطاً وتماسكاً وأوسع شمولية على الأرجح. إن تحول البرعم الإعاشي إلى زهرة يتطلب توافر جملة من الشروط الداخلية منها والخارجية. فعندئذٍ، تعمل مجموعة أخرى وجديدة من المورثات على برمجة تنامي القطع الزهرية المتتالية. ويكون هذا التحول العميق في وظائف المرستيم ونشاطه مصحوباً بتبدل في تواتر تنامي الأعضاء ونظمها.

وفي عام 1978، بينت السيدة Bernard تلميذة Neville على نبات البازيلياء أن سرعة النشاط الوظيفي للمرستيم الإعاشي، في الشروط الطبيعية، أضعف من سرعة النشاط الوظيفي للمرستيم الزهري على نحو شديد الوضوح والدلالة. فبينما يستغرق تنامي الورقة 36 ساعة، فإن القطع الزهرية كلها (21 قطعة : 5 س + 5 ب + 5 سد + 1 خ) تتنامى في غضون 48 ساعة فقط. إن هذا التحول من المرستيم الإعاشي إلى المرستيم الزهري مصحوب، على المستوى الخلوي، بتناقص في مدة الدارة الخلوية، أي

بتزايد النشاط التقسيمي للخلايا، بحيث يشمل كل الخلايا التي قصرت دارتها الخلوية. ويبدو أن هذا النشاط ضروري لتعويض الخلايا التي تستخدم في تنامي الزهرة.

إن انتقال المرستيم ذاته من الحالة الإعاشية إلى الحالة الزهرية يتطلب، إذن، تزايداً في الأداء الوظيفي. وبتعبير آخر: تنتمي القطع الزهرية بسرعة تفوق كثيراً سرعة تنامي الأوراق العادية. أي أن هذا التحول يستوجب تزايداً في سرعة التنامي.

وللتحقق من صحة ذلك، تبين للسيدة بيرنارد أن استئصال آخر بداءة ورقية التي تكون شديدة الفتوة، من مرستيم مازال في البدايات الأولى من تحوله إلى مرستيم زهري، يخفف من سرعة أدائه بشكل ملحوظ، وهذا ما يجعل تناميته يتراجع إلى الحالة الإعاشية من جديد.

وبتعبير آخر: يمكن أن نحرض تجريبياً عودة المرستيم الذي أبدى أول إشارة من التنامي الزهري إلى الحالة التي كان عليها قبل بدء هذا التحول (الحالة الإعاشية) وذلك عن طريق الحد من تزايد نشاطه أو تخفيف سرعته. أي أن نشاط العضو المحدود النمو (المرستيم الزهري) أكبر من نشاط العضو غير محدود النمو (المرستيم الإعاشي) في النبات ذاته.

ففي المرحلة الإعاشية يوجد نوع من التوازن بين سرعة تنامي الأعضاء الجانبية من أوراق وبراعم إعاشية وبين نشاط المرستيم المترقب الذي يحرض الحلقة الأصلية المكونة لهذه الأعضاء ويمدها بالخلايا المرستيمية البنات. ولذلك يبقى المرستيم في حالة نمو غير محدود.

أما في المرحلة التكاثرية، فيحدث خلل في هذا التوازن نتيجة لتنامي القطع الزهرية بسرعة كبيرة جداً مما يؤدي إلى استهلاك مفرط للخلايا المرستيمية. حيث تتحول القمة إلى ما يشبه المستعمرة التي يجتاحها تنامي القطع الزهرية. فيصبح المرستيم المترقب عاجزاً عن تغذية الحلقة الأصلية بغية مواجهة هذا الزحف من القطع الزهرية الآخذة بالتنامي والتي أصبحت تقترب أكثر فأكثر من منطقة المرستيم المترقب (الشكل 48:4 - ب). فتميل في نهاية المطاف إلى التنامي من خلايا المرستيم المترقب ذاته بحيث يتم استهلاكه بالكامل.

وهكذا يكون المرستيم المترقب قد ساهم - أخيراً - في هذا التنامي مساهمة مباشرة وذلك عن طريق تقسم خلاياه بشكل شديد. ولذلك تتحول قمة الفارع إلى عضو محدود النمو. وقبل أن يصل نيفيل إلى الاستنتاج العام ، يجري مقارنة بين تنامي الزهرة وتنامي الشوكة الساقية (أي ساق متحورة إلى شوكة). فالشوكة بالأصل برعم إعاشي ذو نمو غير محدود تحول إلى شوكة محدودة النمو، نتيجة لاستهلاك خلايا المرستيم المترقب أثناء تنامي رأس الشوكة. أي نتيجة لمساهمة المرستيم المترقب في التنامي مساهمة مباشرة. ويرى نيفيل أن ذلك ينطبق أيضاً على المركز الهاجع في الجذر والذي يمكن أن يكون مشابهاً للمرستيم المترقب في الساق. فكما شاهدنا، لا يوجد هذا المركز إلا في الجذور الطويلة ذات النمو غير المحدود. في حين يصبح هذا المركز نشيطاً في الجذور القصيرة ويشارك في تنامي نسج الجذر أيضاً بشكل مباشر، مما يؤدي إلى استهلاكه ونفاذ كل الخلايا المرستيمية فيتحول الجذر القصير، عندئذٍ، إلى عضو محدود النمو. ويرى نيفيل أن كلاً من الزهرة والشوكة والجذر القصير هي أعضاء ذات نمو محدود، نشأت عن أعضاء ذات نمو غير محدود، كانت تملك بالأصل منطقة قمية (البرعم) أو تحت قمية (الجذر) ذات نشاط تقسمي ضعيف، والتي هي في الحقيقة، منطقة مرستيمية أصيلة. فما وجود المرستيم المترقب والمركز الهاجع إلا كمستودع من الخلايا المرستيمية الجديدة بغية المحافظة على صفة النمو غير المحدود. ولا يقصد من وجودها تنامي بنية خاصة (عضواً أكان أم نسيجاً) في لحظة ما من التنامي. وتعبير آخر: تُعد هذه المناطق أصلاً لاشتقاق كل أنواع النسج والأعضاء اشتقاقاً مباشراً أو غير مباشر.

وتؤكد كل هذه الملاحظات التي شاهدناها وجهة النظر هذه. وبالفعل، فإن خصائص النمو غير المحدود تختفي في كل مرة تساهم فيها هذه المناطق من المرستيم في تنامي الأعضاء والنسج مساهمة مباشرة، والتي تؤدي إلى استهلاكها بالذات. وهذا برهان آخر على دورها الأصيل والمنشئ. ولذلك لا يعتقد نيفيل بأن الأسدية أو الأخبية قد تنامت من مرستيم (المرستيم المترقب) مختلف عن المرستيم الذي يعطي الأوراق (الحلقة الأصلية). ويرى ببساطة أن تنامي القطع الزهرية تبعاً لنظم متسارع يؤدي إلى نفاذ المرستيم الأصلي (المرستيم المترقب) وهذا ما يضع حداً لنمو العضو. وما يعزز وجهة

النظر هذه ويدعمها، هو ما شاهدناه في الطبيعة من إمكانية انقلاب المرستيم الزهري وعودته إلى مرستيم إعاشي. (الشكل 4:47).

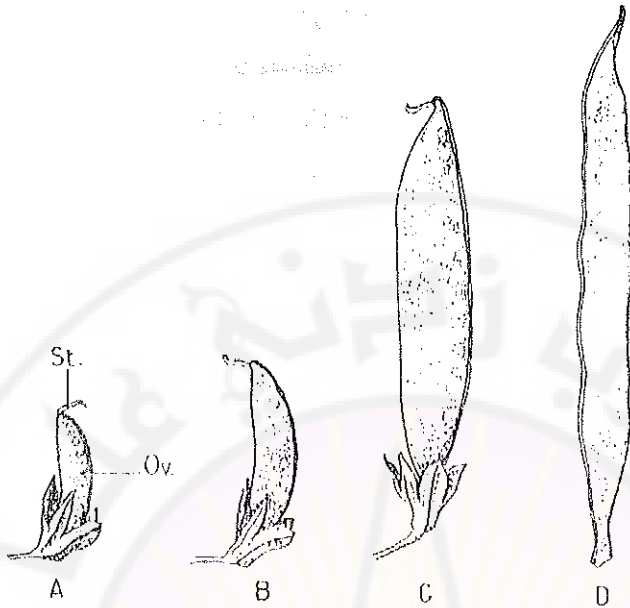
ويستنتج نيفيل، في النهاية، أن معطيات التكوّن والنشوء لـ Plantefol لا تتعارض مع التعريف الذي اقترحه Emberger للزهرة والمستوحى من فرضية غوته.

خامساً: تنامي الثمرة:

تسقط البتلات بعد تأثير الزهرة بقليل وذلك نتيجة لنشاط منطقة القطع Zone d'abscission الموجودة في قاعدة الشمراخ، بينما تبقى السبلات حتى بعد تشكل الثمرة في بعض الحالات، أما الأسدية فتذبل ثم تسقط بدورها، في حين يتنامى المبيض إلى ثمرة تحتوي عند النضج على بذرة أو عدة بذور. وتُعد هذه الطريقة في تنامي الثمرة عامة تقريباً، مع أن أجزاء أخرى من الزهرة قد تساهم في بعض الأنواع مع عضو التأنيث في تنامي الثمرة، وأحياناً النورة بكاملها (الفريز والتفاح في حالة كرسي الزهرة والتوت والأناس في حالة النورة).

إن تحول المبيض إلى ثمرة ما هو بالحقيقة إلا نمو هذا الجزء المصحوب بتمايز نسيجي لجداره. فنمو المبيض، يكون عندما يتم تأبير الزهرة، مستمراً تقريباً منذ تناميه في البرعم الزهري وحتى تحوله إلى ثمرة ناضجة، الشكل (49:4). ويتوقف هذا النمو فجأة، إذا لم يتم تأبير الزهرة، وذلك بعد تفتحها بقليل، كما أن الزهرة ذاتها تسقط بعد انفصالها عن النبات عن طريق نشاط منطقة القطع المتموضعة في قاعدة الشمراخ.

فتنامي الثمرة، إذن، هو إطالة أو تمديد فترة نمو المبيض بشكل أساسي، وتستوجب هذه الإطالة تأبيراً مسبقاً للزهرة. ولكن يوجد بعض الحالات الاستثنائية والنادرة جداً التي تنشذ عن هذه القاعدة. فبعض النباتات تستطيع تكوين ثمارها دون تأبير أزهارها، وهذا ما يعرف بالتكوين البكري أو العذري Parthenocarpie (الثمار العذرية). وتكون الثمار الناتجة، عندئذٍ، مجردة تماماً من البذور، وهذا ما دفع الإنسان إلى انتقاء بعض هذه الأنواع وزراعتها: كالموز والبرتقال عديم البذور.

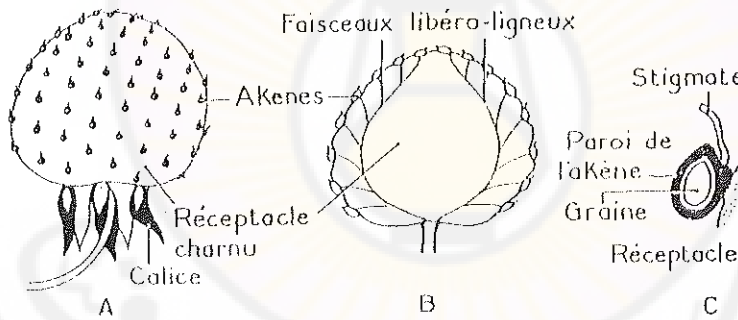


الشكل (49:4) يمثل النمو المستمر لثمرة الفاصولياء (القرن) حتى مرحلة النضج (St: الموسم، Ov: المبيض).
حسب (Troll, 1957).

ويعزى نمو المبيض حتى مرحلة تكوين الثمرة إلى تدخل الأوكسين (AIA) فقد استطاع Gustafson (1936) الحصول على تنامي ثمار عذرية تجريبياً في بعض الأنواع غير عذرية التنامي الثمري كالبنندورة والبيتونيا *Petunia*، وذلك عن طريق تطبيق الأوكسين على ميسم الأزهار التي لم يتم تأبيرها. ويبدو أن الأوكسين يأتي، في الشروط الطبيعية، من حب الطلع أولاً، ثم من البويضات الملقحة الآخذة بالتحول إلى بذور ثانياً. فحب الطلع، كما هو معروف، يحتوي على كمية واضحة من الأوكسين والتي تكون كافية لتحريض نمو المبيض وتضخمه منذ تأبير الزهرة (أي المرحلة الأولى من نمو الثمرة)، إلا أنها لا تكون كافية لتطويل الفترة الضرورية لنمو الثمرة وتمديدها، لأن كل ما تبقى من الأنبوب الطلعي يزول بعد الإلقاح ويختفي. بيد أن تنامي الثمرة سيستمر حتى مرحلة النضج وذلك بتحريض من البويضات الملقحة والبويضات الآخذة بتكوين أجنحتها عن طريق الأوكسين الذي تفرزه لمدة طويلة. فيتابع، عندئذٍ، الأوكسين المفرز من البويضات

تأثير الأوكسين الطليعي، محققاً بذلك الجزء المهم من نمو الثمرة (المرحلة الثانية من نمو الثمرة).

لقد استطاع Nitsch (1950) التحقق تجريبياً من دور البويضات الملقحة في تنامي ثمرة الفريز. وتتألف ثمرة الفريز، كما هو معروف، من جزء شديد التنامي، عصاري القوام، ناتج بشكل أساسي عن نمو مفرط لكروسي الزهرة، ومن عدد كبير من الثمار الفقيرة الجافة وغير المتفتحة وذات حجم صغير Akènes والتي تتركز على كروسي الزهرة ذات القوام العصاري. الشكل (4:50). وتنشأ كل ثمرة فقيرة من هذه الثمار عن خباء واحد من الأخبية المتعددة والمنفصلة عن بعضها والتي تحوي عند النضج على بذرة واحدة، والتي يكون مجموعها عضو التأنيث في الزهرة. ويكون النمو المفرط لكروسي الزهرة مصحوباً بنمو متواضع جداً لهذا الأخبية الآخذة بالتحول إلى ثمار فقيرة. لقد تمكن Nitsche من توضيح العلاقة الموجودة بين نمو كروسي الزهرة وتنامي الثمار الفقيرة، ومن تحديد طبيعة هذه العلاقة:



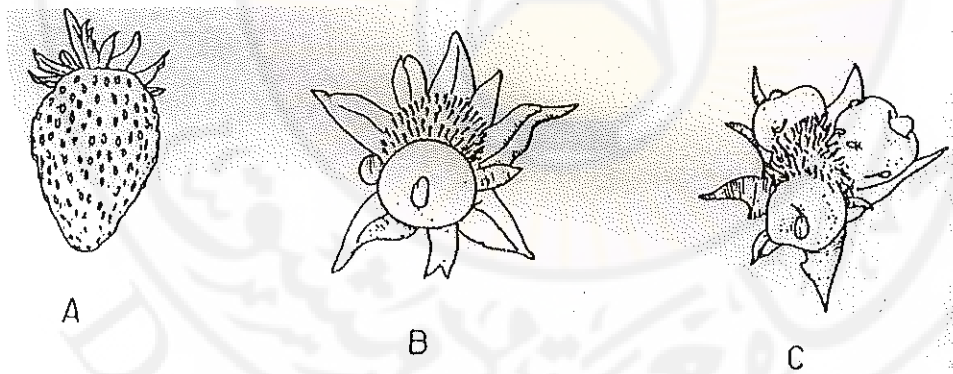
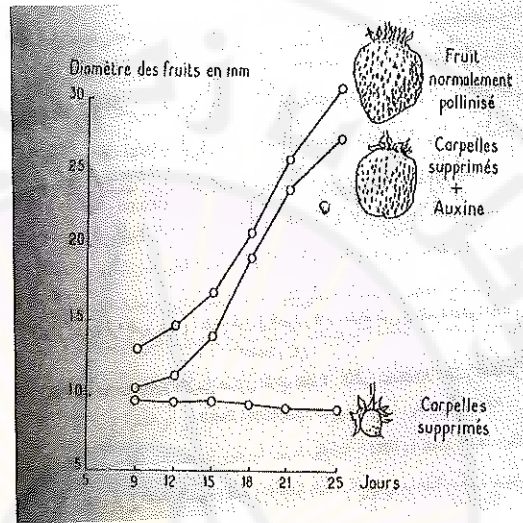
الشكل (4:50) ثمرة الفريز (A)، مقطع طولي في الثمرة (B)، مقطع طولي في الثمرة الفقيرة الجافة وغير المتفتحة (C). (Réceptacle charnu: كروسي عصاري القوام، Calic: الكأس، Akènes: الثمار الجافة غير المتفتحة، Stigmate: الميسم).

1- لدى نزع الثمار الفقيرة الفتية (الآخذة بالتنامي) في مرحلة مبكرة جداً من زهرة تم تأبيرها بشكل طبيعي. فإن كروسي الزهرة يبقى على حاله من دون أن يتعرض لأي نمو، الشكل (4:51).

- 2- لدى تأبير خباء واحد فقط من الأخبية المتعددة تأبيراً اصطناعياً، وذلك بعد نزع كل الأسدية تجنباً لأي تأبير طبيعي. فإن هذا الخباء فقط يتحول إلى ثمرة فقيرة. كما أن جزءاً فقط من كرسي الزهرة المحيط بهذه الثمرة ينمو نمواً مفرطاً، بينما يبقى الجزء الكبير الآخر من كرسي الزهرة متوقفاً عن النمو . وهذا ما يؤدي إلى بروز تلك الثمرة فقط فوق هذا الجزء المتوقف عن النمو. الشكل (4:52-B).
- 3- تُجرى عملية التأبير الاصطناعي لعدد من الأخبية (3-4 فقط) المتوضعة في أمكنة متباعدة عن بعضها. فيكون نمو كرسي الزهرة متوضعاً في مستوى الثمار الأخذة بالتنامي فقط. الشكل (4:52-C).
- 4- تُنزع الأخبية كلها من كرسي الزهرة، وتُستبدل بالأوكسين الذي يوضع على امتداد سطح كرسي الزهرة، فيأخذ هذا الأخير بالنمو والتمايز تماماً مثل كرسي الزهرة التي تم تأبيرها طبيعياً. ولكنه لا يحمل أية ثمرة (كرسي مجرد من الثمار الفقيرة أو كرسي تحول إلى ثمرة عذراء)، الشكل (4:51). واستخلص من هذه التجارب النتائج التالية:
- يكون نمو كل نقطة من نقاط كرسي الزهرة معرضاً بتنامي الثمار الفقيرة . ويشكل أدق البويضات الملقحة والأخذة بالتحول إلى بذور. فالنمو العام لكرسي الزهرة هو محصلة النمو المتموضع حول كل ثمرة من الثمار الفتية. والذي ينتج عن تحريض هذه الثمار ذاتها.
 - يمكن استئصال هذه البويضات الملقحة ، واستبدال تأثيرها المنشط لنمو كرسي الزهرة والمعرض له بالأوكسين. وهذا ما يدعو إلى الاعتقاد بأن الأوكسين الذي تصطنعه هذه البويضات هو الذي يحرض نمو الثمرة. وقد تم، بالفعل، التحقق من صحة ذلك عن طريق استخلاص الأوكسين من البويضات الملقحة وغير الملقحة، فتبين أن كمية الأوكسين في البويضات العذراء أقل بكثير من تلك الموجودة في البويضات الملقحة.
 - يسمح الأوكسين، بالإضافة إلى تأثيره المنشط لنمو المبيض، بتنامي الثمرة تنامياً طبيعياً، وذلك عن طريق إعاقته لنشاط الطبقة الفاصلة (أو منطقة القطع) التي تكون متموضعة في قاعدة شمراخ الزهرة. وهذا ما يمنع السقوط المبكر للثمار الفتية.

ويمكن الاستفادة عملياً من هذه الخاصة عن طريق رش الأشجار المثمرة بمحلول يحتوي على الأوكسينات الاصطناعية مثل: حمض ثنائي كلور الفينوكسي الخلي *Acide 2-4 dichlorophènoxyacétique* أو (2-4 D) فيمنع سقوط الثمار في مرحلة مبكرة أي سقوطها قبل نهاية نموها ونضجها.

الشكل (51:4) يمثل التأثير المنشط الذي تحدثه البويضات الملقحة على نمو كرسي الزهرة لنبات الفريز. والذي يمكن استبداله بالأوكسين. (في الأعلى ثمرة طبيعية ناتجة عن تأبير الزهرة وتلقيح البويضات، في الوسط ثمرة عذرية ناتجة عن استبدال الأخبية بالأوكسين، في الأسفل عدم نمو كرسي الزهرة نتيجة لحذف الأخبية).



الشكل (52:4) نمو كرسي الزهرة في الفريز والذي يكون محرضاً من البويضات الملقحة الآخذة بتكوين الأجنة والتحول إلى بذور. A- نمو طبيعي، B- نمو متموضع في مستوى الثمرة الفقيرة الوحيدة، C- نمو متموضع في مستوى عدد من الثمار الفقيرة. (حسب (Nitsch, 1950)).



المصطلحات العلمية

١ Acide Abscissique	:	حمض القطع أو النفض
٢ Acides ribonucléitiques	:	الحموض الريبية النووية
٣ Akènes	:	ثمار جافة غير متفتحة أو (ثمار فقيرة)
٤ Amélioration des plantes	:	تحسين النباتات
٥ Amyloplast	:	الصانعات النشوية
٦ Amidon	:	النشاء
٧ Androgenèse	:	تشكل المذكر (أعضاء الذكر)
٨ Anneau initial	:	الحلقة الأصلية
٩ Anthocalines	:	هرمونات الإزهار
١٠ ATIB	:	حمض ثلاثي يود البنزويك
١١ Aspects phytosanitaire	:	حالة النبات الصحية
١٢ Autorégulation	:	تنظيم ذاتي
١٣ Auxesis	:	التباعد
١٤ Auxines	:	الأوكسينات (هرمونات نباتية)
١٥ Bacteriophages	:	الفيروسات ملتهمة الجراثيم
١٦ Biotechnologies	:	التقانات الحيوية
١٧ Blastocalines	:	هرمونات الإلقاح
١٨ Bourgeons adventifs	:	البراعم العرضية
١٩ Calice	:	كأس
٢٠ Cambium	:	كامبيوم (مولد النسيج الناقلة الثانوية)
C . à fonctionnement anormal	:	كامبيوم غير طبيعي النشاط
C . Centripète unidirectionnelle	:	كامبيوم حاذب وحيد الإتجاه

C . inversé	:	كامبيوم معكوس
٢١ Carpell	:	خباء
٢٢ Caulocaline	:	مولد البراعم
٢٣ Cellules initiales	:	خلايا أصلية
٢٤ Centre générateur	:	مركز مولد
٢٥ Centre quiescent	:	مركز هاجع
٢٦ Centrifugation différentielle	:	النبد التفاضلي
٢٧ Champs morphogénétique	:	حقول تشكّل
٢٨ Charnu	:	عصاري أو طري القوام
٢٩ Chimère péricleine	:	خيمر موازي
٣٠ Chimère expérimentale	:	خيمر تجريبي
٣١ Choc osmotique	:	صدمة حلولية
٣٢ Contrôle	:	ضبط ومراقبة
٣٣ Corpus	:	الجسم
٣٤ Cristallisation	:	بلورة
٣٥ Culture in vitro	:	الزراع في الزجاج
٣٦ Cytogenèse	:	تشكّل الخلايا
٣٧ Cytokinines	:	السيٲوكينينات (مجموعة من هرمونات النمو النباتية)
٣٨ Dédifférenciation	:	التمايز المتراجع (العودة عن التمايز)
٣٩ Dérepression	:	إزالة الكبح (استعادة النشاط)
٤٠ Détergants	:	المنظفات
٤١ Développement	:	التنامي (النمو مع التمايز والتخصص)
٤٢ Dictyostèle	:	اسطوانة مركزية شبكية

٤٣	Différenciation	:	التمايز والتخصص
٤٤	Dominance apicale	:	السيطرة القمية
٤٥	Dormance	:	سبات أو هجوع
٤٦	Ebauche foliaire	:	بداءة ورقية
٤٧	Effets antagonistes	:	تأثيرات متعاكسة
٤٨	Elimentaire	:	أولي
٤٩	Embryogenèse	:	التشكل الجنيني
٥٠	Èpigenèse	:	التشكل المتدرج أو التراكمي
٥١	Erreurs d 'assemblage	:	أخطاء في التجميع
٥٢	Facteurs génétiques	:	العوامل الوراثية
٥٣	Fleurs prolifères	:	أزهار ورقية
٥٤	Florigène	:	مولد الأزهار
٥٥	Fougères	:	السراخس
٥٦	Fusion somatique	:	اندماج جسدي
٥٧	Géotype	:	نمط وراثي
٥٨	Génie génétique	:	الهندسة الوراثية
٥٩	Géo - électrique	:	كهر - أرضية
٦٠	Géoperception	:	الإحساس الأرضي أو الإحساس بالجلاذية الأرضية
٦١	Géotropisme	:	الإنجذاب الأرضي
٦٢	Gibbérellines	:	الجيبيربيلينات (مجموعة من هرمونات النمو النباتية)
٦٣	Graine artificielle	:	بذرة اصطناعية أو بذرة خادعة
٦٤	Gynogenèse	:	تشكل المائث (أعضاء التأنيث)

٦٥ Haploïde	:	أحادي الصيغة الصبغية
٦٦ Haploïdisation	:	انتاج نباتات أحادية الصيغة الصبغية
٦٧ Histogénèse	:	تشكل النسيج
٦٨ Hibridation somatique	:	التهجين الجسدي
٦٩ Inflorescence	:	نورة
٧٠ Influence organisatrice	:	تأثير منظم
٧١ Influence stimulatrice	:	تأثير منشط
٧٢ Inhibiteurs	:	المثبطات
٧٣ Initium foliaire	:	أصالة ورقية
٧٤ Interactions	:	التأثيرات المتبادلة
٧٥ In vivo	:	في الحي
٧٦ Lignine	:	الخشيبين
٧٧ Lipides	:	الشحوم أو الدسم
٧٨ Lumière polarisée	:	الضوء المستقطب
٧٩ Machine cybermétique	:	آلة مبرمجة (حاسوب)
٨٠ Macromolécule	:	جزيئة كبيرة
٨١ Meresis	:	التقسم
٨٢ Méristème	:	المرستيم (نسيج جنيني منشئ)
- M . apical	:	المرستيم القمي
- M . caulinaire	:	المرستيم الساقى
- M . d'attente	:	المرستيم المترقب
- M . intercalaire	:	المرستيم البيني
- M . médulaire	:	المرستيم المخي
- M . primaire	:	المرستيم الابتدائي

- M . réceptaculaire	:	مرستيم كرسى الزهرة
- M . secondaire	:	المرستيم الثانوى
- M . racinaire	:	مرستيم الجذر
- M . sporogène	:	مرستيم الأبواغ
٨٣ Messages intercellulaires	:	تبادل المعلومات بين الخلايا
٨٤ Métamorphose	:	التحول والتبدل
٨٥ Méthodes de clonages	:	طرق استنباط السلالات
٨٦ Microbouturage	:	الافتسال الدقيق
٨٧ Microchirurgie	:	الجراحة المجهرية
٨٨ Micropropagation	:	الإكثار الدقيق
٨٩ Moléculaire	:	جزيئى
٩٠ Morphogénèse	:	الننامى
٩١ Morphogénèse expérimentale	:	الننامى التجريبي
٩٢ Morphogénèse moléculaire	:	الننامى الجزيئى
٩٣ Morula	:	مرحلة المعيدية
٩٤ Multiplication intensive	:	الإكثار على نطاق واسع
٩٥ Nature de la fleur	:	طبيعة الزهرة
٩٦ Ontogénique	:	تكويني ونشوي
٩٧ Operations Biochimiques	:	العمليات الحيوية - الكيميائية
٩٨ Organes originaux	:	أعضاء أصلية
٩٩ Organites	:	عضيات
١٠٠ Organisation	:	تنظيمي
١٠١ Organogénèse	:	تشكل الأعضاء
١٠٢ Orthotrope	:	مستقيم (شاقولي)

١٠٣ Ovaire	:	المبيض
١٠٤ Papilles	:	حليمات
١٠٥ Parthenocarpie	:	ثمار عذرية التشكل
١٠٦ Particule	:	جسيم
١٠٧ Phellogène	:	مولد الفلين (كامبيوم فليجي)
١٠٨ Phénotype	:	نمط شكلي
١٠٩ Photorécepteur	:	مستقبل ضوئي
١١٠ Phototropisme	:	انجذاب ضوئي
١١١ Phyllocaline	:	مولد الأوراق
١١٢ Phyllotaxie	:	نظم توزع الأوراق
١١٣ Phytochromes	:	الأصبغة النباتية
١١٤ Plagiotrope	:	مائل أو أفقي
١١٥ Plantes trans - géniques	:	نباتات مُبدلة المورثات
١١٦ Plasmolyse	:	الانكماش الهولي
١١٧ Plastochrone	:	الدور الصبغي
١١٨ Polarité	:	القطبية
١١٩ Polyembryons	:	تعدد الأجنة
١٢٠ Polymorphisme	:	تعدد الشكل
١٢١ Polypeptides	:	الببتيدات المتعددة
١٢٢ Polysaccharides	:	السكريات المتعددة
١٢٣ Pouvoir morphogénétique	:	الاستطاعة التشكلية
١٢٤ Précurseurs	:	طلائع
١٢٥ Préservation d'une - structure génétique particuliere	:	صيانة تركيب وراثي خاص

١٢٦ Primordium foliaire	:	أواله ورقية
١٢٧ Procambium	:	طليلة الكامبيوم
١٢٨ Processus séquentiel	:	حادثات متتالية
١٢٩ Proméristème	:	طليلة المرستيم
١٣٠ Protoplaste	:	خلية نباتية عارية (مجردة من الغلاف الهيكلي)
١٣١ Protostèle	:	اسطوانة مركزية أولية
١٣٢ Purines	:	البيرينات
١٣٣ Réceptacle florale	:	قرص زهري أو كرسي الزهرة
١٣٤ Régénération	:	التجديد
١٣٥ Répression	:	كبح ومنع
١٣٦ Reversion	:	انقلاب وتحول
١٣٧ Rhizocaline	:	مولد الجذور
١٣٨ Rhizogenèse	:	تشكل الجذور
١٣٩ Ribosomes	:	الجسيمات الريبية
١٤٠ Rôle édificateur	:	دور منشئ
١٤١ Sacs polliniques	:	أكياس الطلع
١٤٢ Sélection	:	انتقاء
١٤٣ Siphonostèle	:	اسطوانة مركزية انبوية
١٤٤ Somatique	:	جسمي
١٤٥ Statolithes	:	الصانعات النشوية
١٤٦ Statocytes	:	خلايا متخصصة من القلنسوة
١٤٧ Statenchyme	:	نسيج متخصص من القلنسوة
١٤٨ Stéroles	:	الستيرولات

١٤٩ Stigmate	:	ميسم
١٥٠ Structures préformées	:	بنى مسبقة التشكل
١٥١ Structures morphologiques	:	بنى شكلية
١٥٢ Substances des croissance	:	مواد النمو (هرمونات)
١٥٣ Substrat	:	مداد
١٥٤ Symétrie	:	تناظر
١٥٥ Synergisme	:	تضافر
١٥٦ Système d'enzyme	:	جهاز أنزيمي
١٥٧ Teste sérologique	:	اختبار مصلي
١٥٨ Totipotence cellulaire	:	الكمون الخلوي
١٥٩ Trans - géniques	:	نقل المورثات
١٦٠ Tunica	:	قميص
١٦١ Virus	:	الفيروسات
١٦٢ Zone d'abscission	:	منطقة القطع

المراجع العلمية

- *AMER M. – Interaction contrôlant la formation et le Fonctionnement du cambium caulinaire chez *Gleditsia triacanthos* L. These d Etat (1977).
- *AMER M. et NEVILLE P. – Morphogenese chez *Gleditsia triacanthos* L. : Influence du meristeme caulinaire sur l'initiation des bourgeons axillaires. C.R. Acad. Sc, 280, (1975).
- *AMER M. et al. – Morphogenese chez *Gleditsia triacanthos* L. : Relation entre la feuille, la structure de son systeme vasculaire nodal et la localization des ses bourgeons axillaires. C.R. Acad. Sc, Paris, 284, (1977).
- *AMER M. et NEVILLE P. – Mise en place du Cambium Caulinaire et influence des organes aeriens sur son activite. Rev. gen. Bot., 86, (1979).
- * AMER M. et al. – Influence de diverses substances de croissance exogenes sur la composition cellulaire du bois caulinaire de *Gleditsia triacanthos* L. Rev. cytol. Biol. Veget. Bot., 13, (1990).
- * AMER M. – cours de biologie Vegetale III partie: Morphologie et biologie florale. Institut National Agronomique, Alger, (1990).
- * ARNAUD A. et al. – Biotechnologie, 4^e, edition Londres, Tecdoc, New York, Paris, Lavoisier, (1993).
- * AUGER. Et al. – la culture in vitro et ses applications horticoles. Lavoisier, (1989).
- * Bennett M.z., Marchant H.G, Green S.T. – Arabidopsis AUX1 gene: Auxin permease-like regulator of root gravitropism. Science. (1996).
- * BERNARD J. et NEVILLE P. – Variations de la vitesse de fonctionnement des meristemes caulinaires de *Pisum sativum* liees au passage de l etat vegetatif a l etat reproducteur. Ann. Sc. Nat. Bot. et Biol. Veget., 19, (1978).
- * CAMEFORT H. – Morphologie des vegetaux vasculaires Cytologie – Anatomie – Adaptations. Doin, editeurs, (1977).

- * CAMEFORT H. – Reproduction et biologie des végétaux. Doin, éditeurs, Paris, (1983).
- * CHAMPAGAT P., OZENDA P. et BAILLAUD L. – Biologie Végétale III, croissance, Morphogenèse et Reproduction, Masson et Cie, éditeurs, (1969).
- * DYANAT-NEJAD H. – contrôle de la plagiotropie des racines tertiaires chez *Theobroma cacao* L., Bull. Soc. Bot. Fr., 117, (1970).
- * DYANAT-NEJAD H., et NEVILLE P. – Étude sur le mode d'action du méristème radical orthotrope dans le contrôle de la plagiotropie des racines latérales chez *Theobroma cacao* L., Rev. gen. de Bot., 79, (1972).
- * FAVRE J.M. – la rhizogenèse: Aspects divers d'un processus d'organogenèse Végétale Ann. De l'université d'ABIDJAN, (1977).
- * GERALD PERBAL – L'action des statolithes dans la perception géotropique des racines du *Lens culinaris*. C.R. Acad. Sc. Paris, 284, (1977).
- * HELLER R. – physiologie végétale, Tome 2, développement, Masson, (1978).
- * GRESSHOFF – plant biotechnology and development Boca Raton: CRC press. (1992).
- * Jean-Claude R. et al. – Atlas de biologie végétale II, organisation des plantes à fleurs, (2001).
- * KOFLER L., Croissance et développement des plantes, Gauthier-Villars, Paris, (1962).
- * LAMOTTE M. et L. HERITIER ph. – Biologie générale III, Développement et Morphogenèse éditions Doin, Paris, (1969).
- * LUUTGE U., KLUG M., et BAUER G. – Botanique: traité fondamental. Lavoisier, Paris, (1992).
- * MACLEODK. J., DiGby D.B. – Evidence in consistent with the Blaouw model of phototropism. Journal of experimental Botany. (1985).
- * MAZALIAK P. – Croissance et développement, physiologie végétale II. Hermann, éditeur, Paris, (1982).
- * Michaux – Ferrière W. et Hallet N. – la cellule apicale: son rôle dans le contrôle de l'activité méristématique caulinaire. Bull. Soc. Bot. Fr., 132, (1985).

- * MIGNOTT Y. et al. – la notion de cellule initiale. Bull. Soc. Bot., 134, (1987).
- * NIVILLE P. – cours de la biologie du developpement des vegetaus. Universite de provence-Marseille, (1982).
- * NEVILLE P. et WoltZ ph. – Recherches sur le systeme d internes controlant la formayion et le fonctionnement du cambium caulinair chez Gleditsia triacanthos et Ourcus. D.G.R.S.T.Fr., (1983).
- * NOZERAN R., BANCILHOW L. et NEVILLE P.- intervention of internal correlation is the morphogenesis, of higher plants advance in morphogenesis, g, (1971).
- * Popov Boris- Cours II: Anatomie et Science de Bois. Institut National Agronomique- Alger (2006).
- * PALMER J.M., WARPEHA W.R,- Evidence that Zeaxanthin is not the photoreceptor for phototropism in maize coleoptiles, Plant Physiology, (1996).
- * PAUL EMILE PILET – Geoperception et georeaction racinaires. Physiol. Veg., 10, (1972).
- * PICHENOT M. et NEVILLE P.- Colloque deviorpho logie: Interactions multiples controlant la morphogenese. Rev. Cytol, et Biol. Veg., (1974).
- * RIEDACKER A.- Etude des possibilites de modifier la morphogenese juvenile des systemes racinaires de quelques espeos forestieres, Application protique. Communication au congres I.U.F.R.O. olso (1976).
- * ROGER V.J.- Croissance vegetale et morphogenese masson, (1983).
- * ROBERT D. et CATESSON A.M.- Biologie vegetale T.2 caracteristique et strategie evolutive des plantes, organization vegetative, Doin editeurs, paris, (1990).
- * ROBERTS L.W., GAHAN P.B.et ALONIR.- Vascular differentiation and plant Growth regulators. Editor: T.E. Timell, (1988).
- * ROLAND F. et J.C.- Atlas de biologie 2 organisation des plantes a fleurs, masson, (1992).
- * SASSON A.- Oueles biotechnologies pour les pays en developpement. Biofutur, unesco, (1986).

* Serge Rambour- Physiologie Vegetale. Bibliothque Nationale, Paris, (2003).

* ZRYD J.P. – Cultures des cellules, tissus, et organes Vegetaux, Lavoisier, (1988).

* حداد مصطفى، عامر محمد- المورفولوجيا النباتية، منشورات جامعة دمشق (1982).

* حداد مصطفى، عامر محمد- المورفولوجيا النباتية، وزارة التعليم العالي الجزائرية (1988).

* عامر محمد، زيد سليم، الأطرش فائزة- المورفولوجيا النباتية، منشورات جامعة دمشق (1998).

* حداد مصطفى، عامر محمد- التشكل النباتي، منشورات جامعة دمشق (1982).

* عامر محمد- التشكل النباتي، منشورات جامعة دمشق (1997).

* حداد مصطفى، عامر محمد- التشكل النباتي، وزارة التعليم العالي الجزائرية (1988).

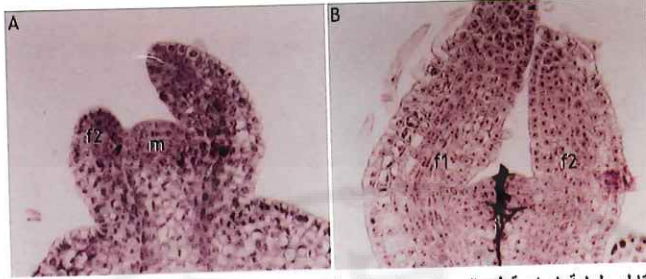
* بعض المواقع الإلكترونية:

- Biologie et multimedia.
- Biologie vegetale.
- Biologie du developpement.
- Cite didactique Bmedia 2001, lab. Biol. Et multimedia.

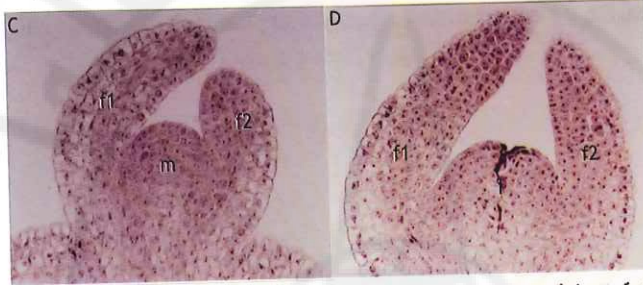
المدقق اللغوي
الأستاذ الدكتور مزيد نعيم

حقوق الطبع والترجمة والنشر محفوظة لمديرية الكتب والمطبوعات في جامعة دمشق



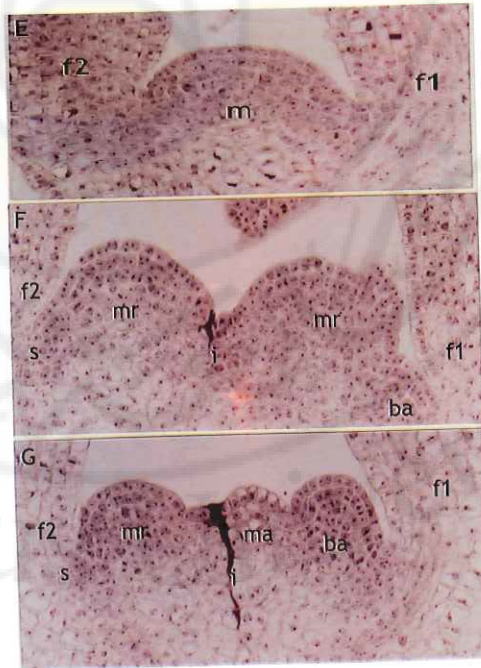


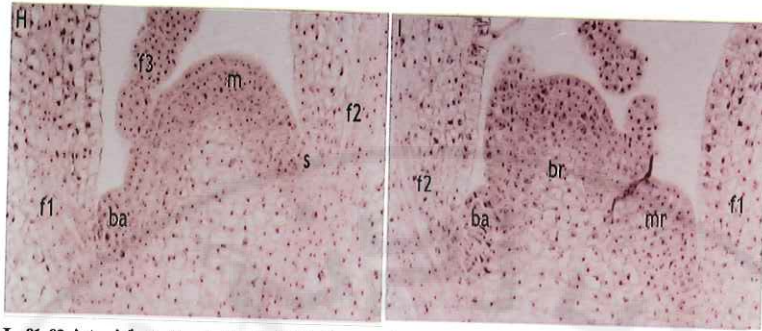
الشكل (10:2) -مقاطع طولية شعاعية في المرستيم القمي الساقى لنبات *Gleditsia* تظهر قدرة هذا المرستيم على التجديد بدءاً من اليوم الأول الذي يلي العمل الجراحي المجهرى وحتى اليوم الخامس. A,B- بعد 24 ساعة، A: قمة شاهدة، B: قمة شطر فيها المرستيم إلى نصفين، m: المرستيم القمي، i: آثار الجرح، f1,f2: الأوتان الوريقتان الأولى والثانية (لاحظ شدة نموها في B أكبر من شدته في A، وعدم وجود أي إشارة خلوية في إبطها تدل على بداية تشكل البراعم الجانبية التابعة لهما).



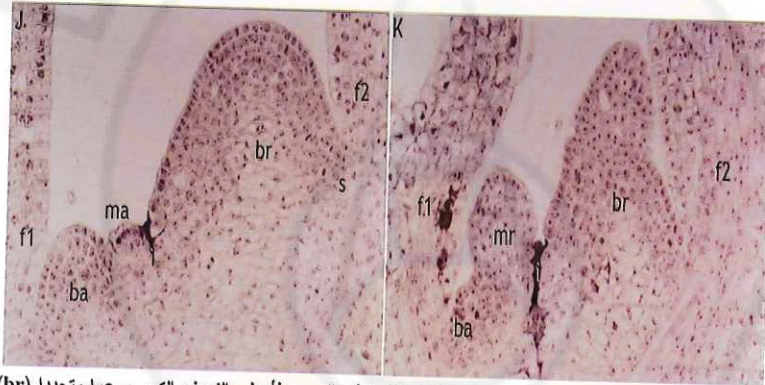
D,C: بعد 48 ساعة، C: قمة شاهدة، D: قمة تجريبية شطرت إلى نصفين (لاحظ تضخم هذين النصفين مقارنة مع B، وعدم ظهور أي إشارة تدل على بداية تشكل البراعم الجانبية).

E,F,G: بعد 3 أيام من التدخل الجراحي، E: قمة شاهدة، F: قمة شطر فيها المرستيم إلى نصفين، وقد نجح كل منهما بتجديد مرستيم مكتمل (mr,mr)، G: قمة تجريبية أخرى نجح شطر منها بتجديد مرستيم مكتمل (mr)، بينما مات الشطر الآخر (ma). لاحظ عدم تشكل البراعم الجانبية في E: بينما تشكلت في F,G. (s: أصالة البرعم الجانبي وهي الإشارات الخلوية الأولى التي تدل على بداية تشكل البرعم الجانبي، ba: برعم جانبي).

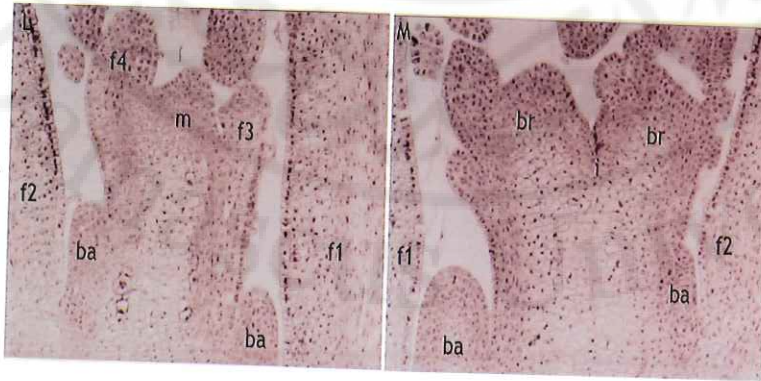




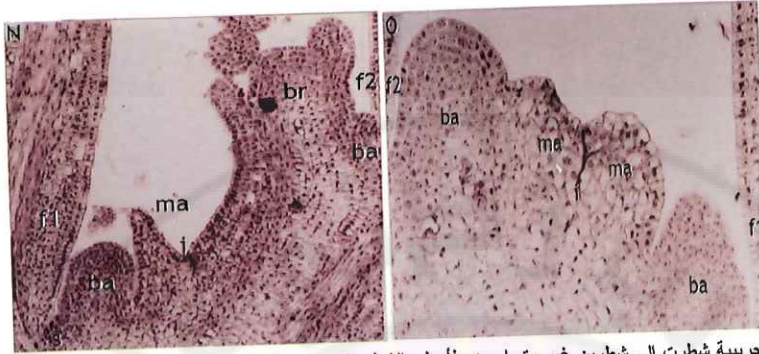
H, I: بعد 4 أيام من بدء التجربة, H: قمة شاهدة تشكلت فيها الورقة الثالثة f3 والبراعم الجانبية في إبط f1, f2. I: قمة تجريبية شطرت إلى نصفين غير متساويين, فأعطى النصف الكبير برعماً متجدداً شكلياً ووظيفياً (br) (لاحظ تشكل الأولتان الورقتان الأولى والثانية). أما النصف الصغير فلم ينجح بتجديد مرستيم مكتمل كما أنه لم يمت, ولكنه أعطى مرستيماً متجدداً غير مكتمل لا شكلياً ولا وظيفياً (mr).



J - قمة تجريبية شطرت أيضاً إلى نصفين ولكنهما متفاوتان كثيراً في الحجم, فأعطى النصف الكبير برعماً متجدداً (br) مكتملاً شكلياً ووظيفياً, بينما مات الجزء الصغير (ma). K - قمة تجريبية أخرى شطرت أيضاً إلى نصفين غير متساويين, ولكن النصف الصغير هنا أعطى مرستيماً متجدداً غير مكتمل لا شكلياً ولا وظيفياً (mr), في حين أعطى النصف الكبير برعماً متجدداً (br).

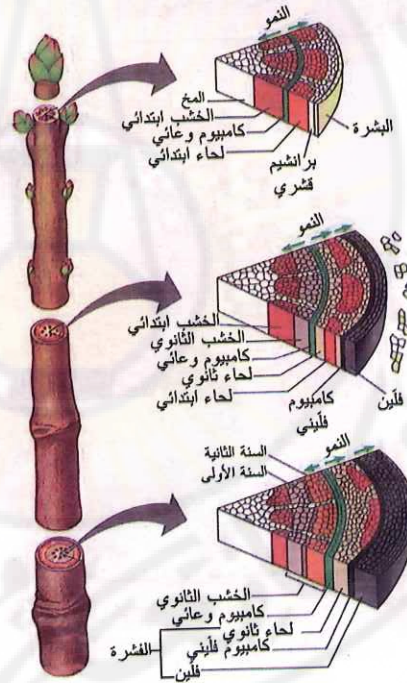


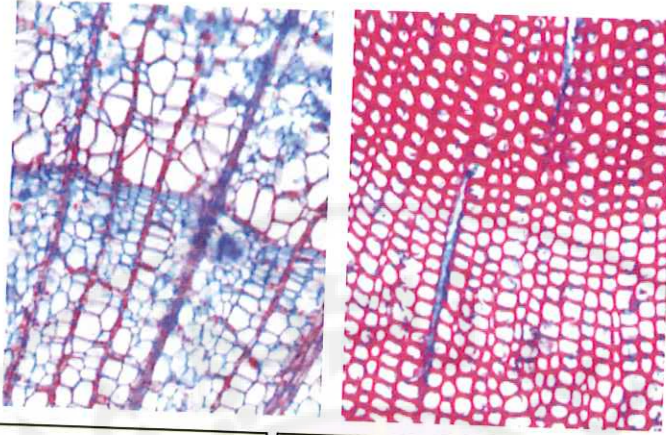
L, M, N, O - بعد 5 أيام من العمل الجراحي، L: قمة شاهدة تشكلت فيها الورقة الثالثة f3 والورقة الرابعة f4، M: قمة تجريبية شطرت إلى نصفين متساويين ونجح كل منهما بتجديد برعم قمّي مكتمل ووظيفي (br, br).



N: قمة تجريبية شطرت إلى شطرين غير متساويين، فأعطى الشطر الكبير برعماً متجدداً (br)، في حين أعطى الشطر الصغير استطالة صغيرة تمايزت إلى نسيج برنشمي (ma). O: قمة تجريبية، لم يتحمل المرسّيم فيها الجرح العميق، فماتت أو أجهضت تماماً (ma, ma)، بينما نمت البراعم الجانبية فيها بشدة (ba).

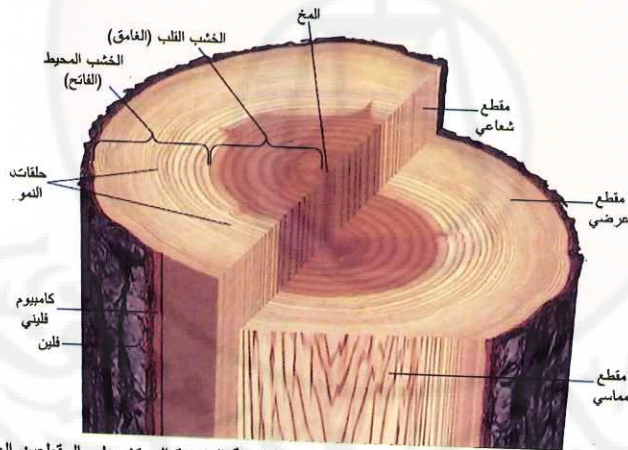
(الشكل 15:2 أ) توضع الخشب الثانوي في حلقات نمو سنوية من خشب الربيع وخشب الخريف، والفرق بين الخشب المتجانس في عاريات البذور والخشب غير المتجانس في ثنائيات الفلقة.



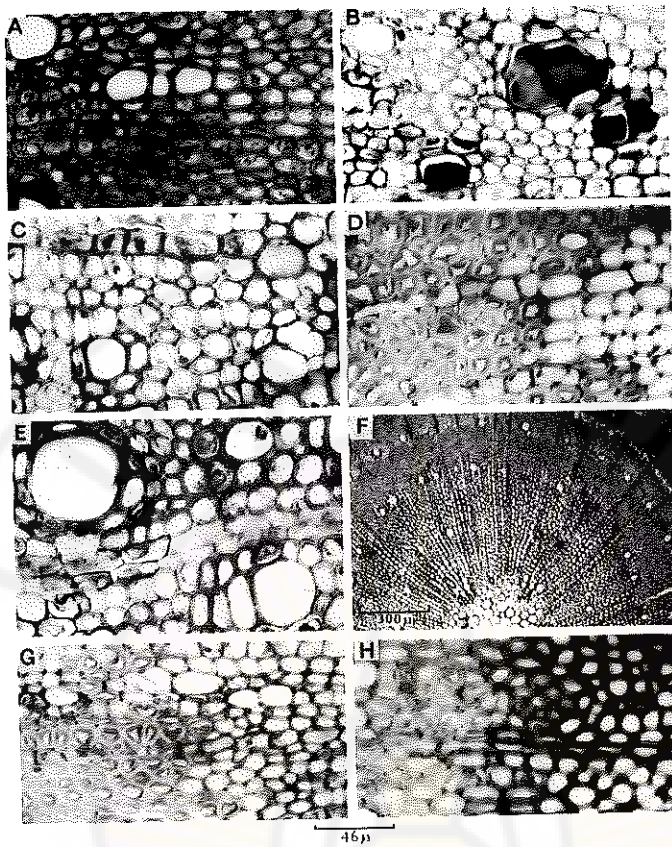


(الشكل 2:15, b) مقطع عرضي في ساق ثنائيات الفلقة يظهر فيه الخشب غير المتجانس، كما يظهر خشب الربيع وخشب الخريف.

(الشكل 2:15, c) مقطع عرضي في ساق الصنوبر من عاريات البذور يظهر فيه الخشب المتجانس كما يظهر فيه خشب الربيع وخشب الخريف.

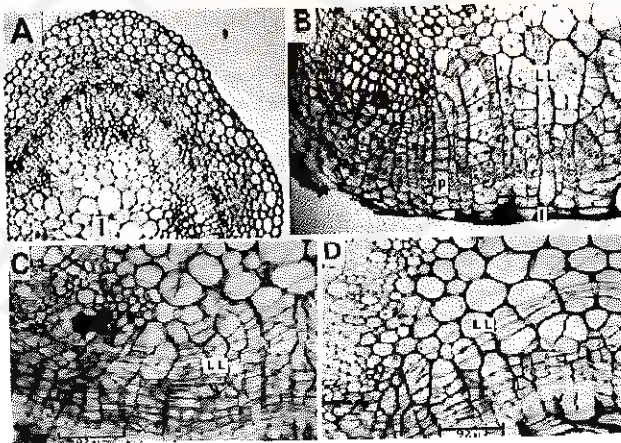


(الشكل 2:16, B) قطعة من جذع شجرة تظهر فيها حلقات النمو السنوية المتحدة المركز على المقطعين العرضي والطولي (شعاعي ومماسي) وكذلك خشب اللب الغامق وخشب المحيط الفاتح.



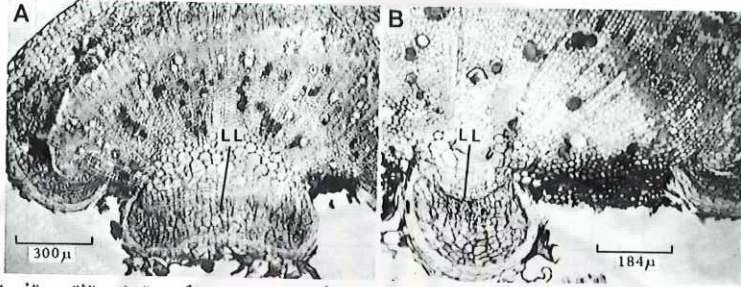
(الشكل 24:2) صور مجهرية تبين تمايز عناصر الخشب الثانوي تحت تأثير:

A: البرعم القمي, B: AIA, C: BAP, D: GA3, E: مزيج (AIA+BAP), F: مزيج (AIA+GA3), G: مزيج (AIA+BAP+GA3), H: مزيج (BAP+GA3).

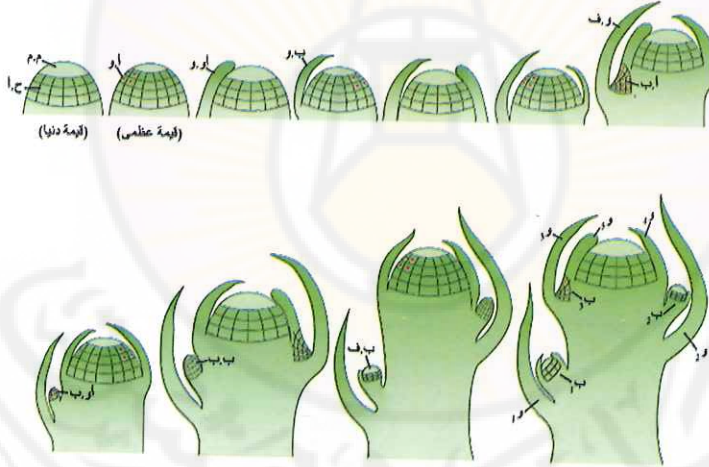


(الشكل 26:2) صور مجهرية لمقاطع عرضية، تظهر تشكل ندبة الجرح وتجديد الكامبيوم الوعائي (LL) والكامبيوم الفليني (P). I = مكان الحز أو الشطر.

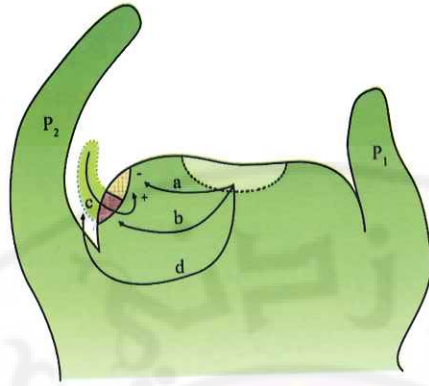
- A: اليوم الذي تم فيه شطر السلامة طوليا إلى نصفين.
 B: تجديد الندبة وظهور الكامبيوم الوعائي (LL) والفليني (P) بعد تسعة أيام من شطر السلامة.
 C: تجديد الكامبيوم الوعائي (LL) بدءاً من خلايا الندبة (أي الخلايا التي سبق وتقسمت).
 D: تجديد الكامبيوم بدءاً من خلايا البرنشيم المخي التي لم تنقسم مسبقاً.



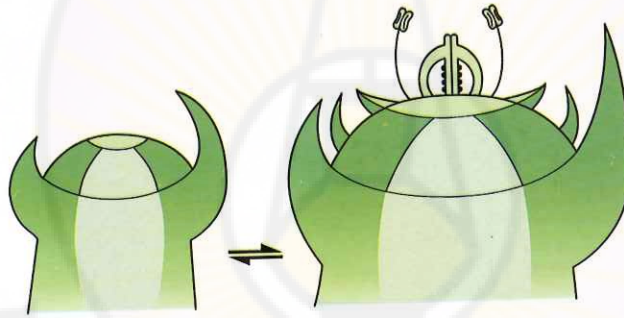
(الشكل 27:2) صور مجهرية لمقاطع عرضية في سلامة غير فتية أي تحتوي على كمية من الخشب الثانوي الذي تخشبت خلاياه. إن هذه السماكة من الخشب تفصل طرفي الكامبيوم العادي الذي قطع عن ندبة الجرح المخية، ومع ذلك ظهر الكامبيوم المتجدد (LL) في هذه الندبة المخية. (لاحظ الفرق بين سماكة الخلايا المتخشبة في كل من A و B وذلك بسبب الاختلاف في عمر كل منهما لحظة شطر السلامة).



الشكل (24:4) رسوم توضيحية لنشاط المرستيم القمي الابتدائي الساق في مغلفات البذور والمراحل المختلفة لتنامي الأعضاء الناتجة عن نشاطه الدوري حيث ينتقل في كل مرحلة بين قيمتين دنيا وعظمى. تمر الورقة بمرحلة الأصالة (أ.و) والأولة (أ.و). والبداية (ب.و) والورقة الفتية (و.ف)، وكذلك البرعم الجانبي: مرحلة أصالة (أ.ب) وأولة (أ.ب) وبداية (ب.ب) وبرعم فتية (ب.ف). حيث: م.م: مرستيم مترقب، ج.أ: حلقة أصلية.



الشكل (38:4) رسم تخطيطي للمرسّيم القمي الساقى. يمثل الفرضية المقترحة حول آلية تنامي الورقة والبرعم الجانبي في النباتات الزهرية. تمثل المنطقة المتموضعة في خاصرة الحلقة الأصلية من المرسّيم حقل التشكل المقسوم إلى نصفين: - يمثل النصف المنقط والبعيد عن القمة حقل تشكل الورقة، بينما يمثل النصف الثاني (خطوط متقاطعة) والقريب من القمة حقل تشكل البرعم الجانبي. P1 و P2 آخر أوالتان ورقيتان في هذه القمة. حسب (عامر 1992).



-أ-

-ب-

الشكل (48:4) رسم تخطيطي يمثل تحول المرسّيم الإعاشي (أ) إلى مرستيم زهري (ب)، في نبات *Myosurus minimus*. (حسب عامر بتصرف).

