



فيزيولوجيا النبات



السنة الثانية



منشورات جامعة دمشق
كلية الهندسة الزراعية

فيزيولوجيا النبات

Plant physiology

الدكتور

حسان عبيد

أستاذ في قسم علوم البستنة

١٤٣٨ - ١٤٣٩ هـ

٢٠١٧ - ٢٠١٨ م

جامعة دمشق



الفهرس

١١	مقدمة
١٥	الفصل الأول: مدخل إلى الفيزيولوجيا النباتية
١٦	١. الخلية النباتية - بنيتها وتركيبها ووظائف أجزائها
١٨	٢. المحاليل وأنواعها
١٩	٣. النظم شبه الغروية ومفهومها وأهميتها
٢١	٤. الانتشار والحلول والتشرب ومفهوم الانتباج والبلزمة
٢٥	٥. مفهوم الحجم والطاقة - الماء وخواصه - مفهوم الجهد المائي
٣٣	الفصل الثاني امتصاص الماء وانتقاله وفقده في النبات
٣٣	١. دور الأوبار الماصة في عملية امتصاص الماء
٣٣	٢. امتصاص الماء ونقل النسغ في النبات
٣٨	٣. آليات امتصاص الماء
٣٩	٤. الماء داخل النبات، انتقال الماء في السوق وآلياته
٤٠	- الخاصة الشعرية
٤٠	- الضغط الجذري
٤٤	- نظرية ديكسون
٤٥	٥- انتقال النسغ الكامل في الأوعية اللحاءية
٤٧	٦- طرق فقد الماء من النبات
٤٧	- الإفراز
٤٧	- الإدماء
٤٧	- الإدماع
٤٨	- النتح
٤٨	٧- النتح وأنواعه
٥١	٨- المسامات النباتية - بنيتها

٥٣	٩- آلية انفتاح وانغلاق المسامات
٥٨	١٠-العوامل المؤثرة في انفتاح وانغلاق المسامات
٦١	١١- دور عملية النتج وفوائدها
٦٥	الفصل الثالث: التغذية المعدنية
٦٥	١-المتطلبات الغذائية المعدنية
٦٨	٢-العوامل المؤثرة في امتصاص العناصر المغذية
٧١	٣-العوامل التي تؤثر في توفر العناصر الغذائية في التربة وامتصاصها من قبل النبات
٧٥	٤- مفهوم معدل العنصر ومعنى النقص والزيادة
٧٦	٥-أنواع نقص العناصر الغذائية
٨٣	٦-أعراض نقص العناصر المعدنية وزيادتها على النباتات
٨٥	٧-الأعراض العامة لنقص العناصر الغذائية على النباتات
٨٨	٨-أهم طرائق تشخيص نقص العناصر
٩٥	الفصل الرابع: التغذية المعدنية
٩٥	١. دور العناصر المعدنية الكبرى والصغرى وأهميتها في نمو النبات وتطوره
٩٦	٢. أعراض نقص العناصر المعدنية وزيادتها على النباتات
١٢٥	الفصل الخامس : التغذية المعدنية
١٢٥	١- آليات امتصاص وانتقال العناصر المعدنية
١٢٧	٢- انتقال الأيونات من منطقة امتصاص الجذر إلى داخل الجذر
١٢٨	٣- نظريات الامتصاص
١٣٠	٤- مضخة $Na^{+} - K^{+} - ATPases$
١٣٢	٥- إختلاف الجهود الكهروكيميائية بين الأغشية - إيزان دونان
١٣٣	٦- نظرية لوندغارد - التنفس الملحي - تنفس الأنيونات
١٣٥	٧- مضخة الأيونات

١٣٩	الفصل السادس: الاستقلاب في النبات (التنفس)
١٣٩	١- التنفس
١٤١	٢- أنواع التنفس
١٤١	- التنفس الهوائي
١٤٢	- التنفس اللاهوائي
١٤٣	٣- حلقة حمض الليمون أو دورة كريبس
١٤٥	٤- وظائف التنفس
١٤٥	٥- قياس معدل التنفس ومعامل التنفس
١٤٧	٦- العوامل المؤثرة في عملية التنفس
١٥١	الفصل السابع: الاستقلاب (التمثيل الضوئي)
١٥١	١. تعريف الاصطناع الضوئي
١٥٢	٢. مراحل التمثيل الضوئي اليخضوري والعوامل الضرورية لحدوثه
١٥٧	٣. تفاعلات التمثيل الضوئي
157	- تفاعلات الضوء الفسفرة غير الحلقية - الفسفرة الحلقية - نظرية الكيمياء حلوية
١٦٠	- تفاعلات الظلمة: حلقة كالفن - اصطناع النشأ
١٦١	٤. أنماط التمثيل الضوئي
١٦١	- نباتات C3
١٦٢	- نباتات C4
١٦٢	- نباتات CAM
١٦٩	٥- العوامل المؤثرة في سرعة البناء الضوئي:
١٧٤	٦- التنفس الضوئي
١٧٧	الفصل الثامن: منظمات النمو والهرمونات النباتية
١٧٧	١- مقدمة
١٧٨	٢- تعاريف

١٧٨-	٣- الأوكسينات - اصطناعها - انتقالها - طرق تقديرها - توزيعها
١٨٦	التأثيرات الفيزيولوجية للأوكسينات - ظاهرة الانجذاب الضوئي والأرضي
١٨٧	- دور الأوكسينات في الاستطالة الخلوية
١٩٢	- دور الأوكسينات في السيادة القمية
١٩٥	- دور الأوكسينات في نمو الأوراق والثمار وتساقطها
١٩٨	- الأوكسينات الصناعية، الاستخدامات التطبيقية الزراعية للأوكسينات
١٩٩	٤- الجبريلينات
٢٠١	٤-١- الاصطناع الحيوي للجبريلينات وطرق انتقالها وتوزيعها
٢٠٤	٤-٢- التأثيرات الفيزيولوجية للجبريلينات
٢٠٩	٤-٣- آلية (ميكانيكية) عمل الجبريلينات
٢١٢	٤-٤- علاقة الجبرلين مع الأوكسين
٢١٣	٤-٥- الاستخدامات التطبيقية للجبريلينات
٢١٥	الفصل التاسع: الهرمونات النباتية
٢١٥	١- السيتوكينينات
٢١٩	- الاصطناع الحيوي - طرق انتقالها وتوزيعها
٢١٩	- السيتوكينينات الطبيعية والصناعية
٢٢٣	- التأثيرات الفيزيولوجية للسيتوكينينات
٢٢٩	- الاستخدامات التطبيقية للسيتوكينينات
٢٣١	٢- الأيتيلين
٢٣١	- اصطناع الحيوي للأيتيلين
٢٣٤	- التأثيرات الفيزيولوجية للأيتيلين
٢٤٠	٣- حمض الأبسيسيك
٢٤١	- اصطناع حمض الأبسيسيك
٢٤٤	- التأثيرات الفيزيولوجية لحمض الأبسيسيك

٢٤٩	الفصل العاشر: النمو والتطور في النبات
٢٤٩	١- النمو
٢٥٦	٢- مراحل نمو النبات
٢٦٠	٣- مظاهر النمو الأساسية لنمو النبات
٢٦٢	٤- النمو الثانوي والعوامل المؤثرة فيه
٢٦٦	٥- دور الهرمونات في النمو الخضري
٢٧٥	٦- التطور
٢٧٦	٧- الحياة البطيئة وصفاتها
٢٧٧	٨- سكون البراعم والعوامل المسببة
٢٨١	٩- التغيرات الفيزيولوجية التي تطرأ على البراعم عند دخولها في طور السكون
٢٨٣	الفصل الحادي عشر: البذرة والإنبات والسكون
٢٨٣	١- أنواع البذور والتكاثر البذري
٢٨٣	٢- الإنبات
٢٨٥	٣- مراحل الإنبات
٢٨٨	٤- العوامل المؤثرة في الإنبات (الخارجية والداخلية)
٢٩٦	٥- سكون البذور
٢٩٦	- تعريف السكون وأنواعه
٢٩٦	- السكون الكاذب
٢٩٦	- السكون الحقيقي
٢٩٦	- أسباب السكون
٢٩٧	- طرق كسر طور السكون
٢٩٧	- الطرق المتبعة لكسر طور السكون الحاصل بسبب اللحافات
٢٩٧	- الطرق المتبعة لكسر طور السكون الحقيقي أو الجنيني

٣٠٥	الفصل الثاني عشر: النمو التكاثري في النباتات الوعائية
٣٠٥	١- مقدمة
٣٠٥	٢- الإزهار : تعريفه ومراحله
٣٠٧	٣- العوامل المؤثرة في الإزهار وتمايز البراعم الزهرية
٣١٠	- تأثير التغذية في الإزهار - تأثير الإضاءة - التوقيت الضوئي
٣١٠	- الحرارة وتأثيرها في الإزهار
٣٠٧	- العوامل الداخلية المؤثرة في الإزهار
٣١٠	- العوامل الوراثية
٣١٤	- تأثير المحتوى الداخلي من الهرمونات ومثبطات النمو في الإزهار
٣٢٠	٤- تكوين الثمار والبذور
٣٢٠	- آلية تكوين البذور والثمار
٣٣٤	- الثمار البكرية وآلية نمو الثمار
٣٣٥	- العوامل التي تؤثر في نمو الثمار
٣٣٥	- تأثير تطور البذور وعددها في نمو الثمرة
٣٣٦	- تأثير التغذية في نمو الثمرة
٣٣٦	- تأثير عمر أعضاء الأثمار

مقدمة

علم الوظيفة النباتية (فيزيولوجيا النبات) هو أحد أهم علوم النبات من الناحية الأكاديمية لأنه يبحث عن الآليات الوظيفية المختلفة من امتصاص ماء، وتغذية معدنية واستقلاب، وعلاقتها مع نمو النبات وبمعنى آخر فهو العلم الذي يبحث آلية وظائف الأعضاء المختلفة للنبات وعلاقتها مع العوامل الخارجية (بيئية وحيوية).

إن الظواهر الفيزيولوجية النباتية كثيرة ومعقدة، لكنها علمية ومنطقية، ولأن أحد أهداف دراسة الفيزيولوجيا النباتية هو تحليل هذه الظواهر النباتية المعقدة إلى عمليات فيزيائية وكيميائية مبسطة. ويبدو أن هناك علاقة وثيقة تجمع بين الفيزيولوجيا النباتية والعلوم الحياتية الأخرى مثل علم النبات والكيمياء الحيوية والفيزياء الحيوية.....ألخ.

لذلك حاولنا أثناء إعداد هذا الكتاب - الجزء العملي والتطبيقي من مقرر أساسيات الفيزيولوجيا النباتية - مساعدة الطالب المبتدئ في دراسة علم الوظيفة النباتية، وراعينا ألا يكون فقط لطلاب كلية الزراعة فحسب وإنما لكل المهتمين بالزراعة والنبات ودراسة آليته والعمليات الفيزيولوجية المختلفة التي تحدث فيه والعوامل المؤثرة على هذه الظواهر الفيزيولوجية سواء أكانت عوامل داخلية أم عوامل خارجية.

وتم تقسيم هذا الكتاب إلى مجموعة من الفصول التي تضم كل ما يتعلق بوظائف النبات والتطبيقات العملية لها.

حيث تضمن الفصل الأول شرحاً للمحاليل وكيفية تحضيرها، ووصفاً للجمل الغروية وخواصها بالنظر لعلاقة ذلك بحالة الجملة الغروية (البروتوبلاسم) أي المادة الحية في الخلايا في الفصل الثاني.

كما تمت في الفصل الثالث دراسة بعض المفاهيم الفيزيائية وشرحها مثل الانتشار والحلول والتشرب، وذلك للعمل على تفسير دخول الماء والمواد إلى الخلايا النباتية وانتقالها من خلية إلى أخرى.

وخصص الفصل الرابع لدراسة التغذية المعدنية للنباتات، مع إيضاح دور العناصر المعدنية الكبرى والصغرى في النبات ودراسة أعراض نقصها مع ملحق لبعض الصور الذي يوضح بعض الأعراض المميزة لنقص العناصر المعدنية في النبات.

وتطرق الفصل الخامس لدراسة العلاقة ما بين الماء والنبات، وذلك بدراسة آلية امتصاص الماء من النبات وانتقاله وفقده.

ومن الظواهر الفيزيولوجية الهامة في النبات أيضاً عمليات الاستقلاب الغذائي المختلفة، لذلك كان من المهم دراسة ظاهرتي التنفس والاصطناع الضوئي، وكذلك دراسة الأنزيمات والأصبغة النباتية.

كما تم في فصل خاص دراسة الهرمونات النباتية سواء المنظمات منها أو مثبطات النمو ودراسة التأثيرات الفيزيولوجية في النبات واستخداماتها التطبيقية في المجالات الزراعية، ومن ثم دراسة تأثير هذه الهرمونات النباتية والعوامل الداخلية في نمو النباتات وتطورها، وذلك بدءاً من إنبات البذور، بعد التعرف على السكون وطرق كسر طور السكون وحتى الحصول على البادرات وتطور هذه النباتات حتى دخولها في الطور الإعاشي ثم التكاثري ودراسة أهم العوامل الداخلية والخارجية المؤثرة في النمو والإنبات والإزهار وذلك بهدف الحصول على نمو وإنتاج جيدين للنباتات بما يخدم العلم ويخدم المهتمين في المجال الزراعي.

لقد راعينا في هذا الكتاب الجامعي الإيجاز والوضوح في جميع الأبحاث المذكورة والبدء بالمعلومات والحقائق النظرية، ثم الانتقال إلى التطبيقات العملية حيثما كان ذلك ممكناً. وقد اتبعنا التسلسل العلمي المنطقي في عرض المواضيع كما هو متبع في أغلب كتب فزيولوجيا النبات التي تدرس في المراحل الجامعية الأولى. وذلك للوصول إلى استنتاج أو نظرية.

ونأمل ألا يجد القارئ في مكونات محتويات هذا الكتاب كيئناً جامداً لا يقبل النقاش أو التعديل. لأن ما قمنا باختياره من بحر هذا العلم لم يكن سوى ظن منا بأنه خير من سواه، وكثيراً ما يوجد في النص طريقة أو رأي أو استنتاج بحيث يكون للقارئ ولحواسه، وفكره وحده القرار الأخير في شأنها. ونأمل في المستقبل أن يفسح المجال أمامنا لتلافي الأخطاء

التي زل بها فكرنا أو قلمنا اثناء إعداد هذا الكتاب، وتعديل المعلومات فيه بحيث يبقى مساهماً للتطور الذي يحدث في مجال هذا العلم.

وكلنا أمل أن نكون قد وفقنا، في إضافة حلقة لا بد منها في سلسلة تطوير التعليم الجامعي، وفي خدمة طلابنا الأعزاء والمهتمين بهذا العلم، ومن خلاله خدمة هذا الوطن الغالي.

((المؤلف))





الفصل الأول

مدخل إلى الفيزيولوجيا النباتية

فيزيولوجية النبات plant physiology أو علم وظائف النبات وأعضائه، هو من أهم العلوم الخاصة بالإنتاج النباتي وعوامل تكثيفه، إذ يختص بدراسة وتوضيح وظائف أجزاء النبات المختلفة وأعضائها ومظاهر الحياة فيها وكيفية حدوثها ودور كل منها منفردة ومجمعة، وربطها بالشروط البيئية المحيطة بالنبات، وذلك بغية توجيه هذه الوظائف من قبل الإنسان بمختلف الوسائل المتاحة، ولإيجاد الطرائق الفاعلة للتوسع العمودي بالرقعة الزراعية، وأفضل الأوساط المغذية للنباتات التي تهتم تغذيتها الاقتصاد الزراعي القومي بهدف الحصول على أعلى مردود ممكن نوعاً وكماً.

مما يساعد على زيادة الإنتاج الزراعي ويساير مشكلة ازدياد السكان. ومن مهام هذا العلم تفهم آليات الاستقلاب داخل النبات ويتضح هذا الدور المهم بأن أكثر من ربع مليون طن من الفحم يمتصها النبات يومياً من الجو ليحولها بإبداع إلى أسس طاقة بعمليات التمثيل اليخضوري الضوئي والتنفس والنتح مستفيداً من الطاقة الضوئية، وإلى طاقة كيميائية، وبعد ذلك من دون شك، المصدر الوحيد للإنسان لسد احتياجاته من السكريات والدفء والطاقة للقيام بأعماله الحيوية واليومية المختلفة.

اسهمت الفيزيولوجية النباتية بدورها الرئيسي في حلّ المشكلات التي تواجه العاملين في الزراعة، وكانت ومازالت عوناً لهم في تعليل ما يدور من انحرافات في نمو النبات عموماً. وصارت العلم الذي يمكن من تحديد ما يتطلبه كل نوع من النباتات من العناصر المغذية الكبرى والزهيدة، وكان ذلك نتيجة للدراسات المتعمقة لمسائل التغذية والعلاقات المائية للنباتات، وكانت الأساس الموجّه في ابتكار الطرائق المختلفة لخرن الثمار والخضراوات، ونقلها وتسويقها.

كما يقوم المختصون في فيزيولوجية النبات بأبحاث تهدف إلى إنتاج المواد المغذية من دسم وبروتينات صالحة للتغذية من العديد من النباتات وضروبها المنتشرة على سطح الكرة الأرضية. ويتطلع الباحثون إلى الفيزيولوجية النباتية الحديثة أساساً في دراسة أسباب نقصان

خصب التربة بهدف إيجاد طرائق الاستصلاح وأوساط مغذية رخيصة الثمن، تساعد على الاستتبات والإنتاج وإزالة اللثام عن طرائق جديدة للتحكم في النمو وتطوره وفي الإثمار ومكافحة سقوط الثمار، وفي تكوين الثمار اللابذرية، ووضع الأساس العلمي في استخدام منظمات النمو المختلفة، وخاصة مبيدات الأعشاب الضارة التي تستخلص من التربة عناصرها الديناميكية المغذية مسببة المرض والعوز والفاقة للمحاصيل الزراعية وتؤدي إلى ضعفها. كما أسهمت في تقدم استخدام الأنزيمات في توجيه الاستقلاب نحو الشروط الأمثل. أما الاختتمارات عموماً من زراعية وصناعية وبشتى أشكالها ومجالاتها فقد أضحت فرعاً أساسياً من فروع فيزيولوجية النبات.

١ - الخلية النباتية - بنيتها وتركيبها ووظائف أجزائها

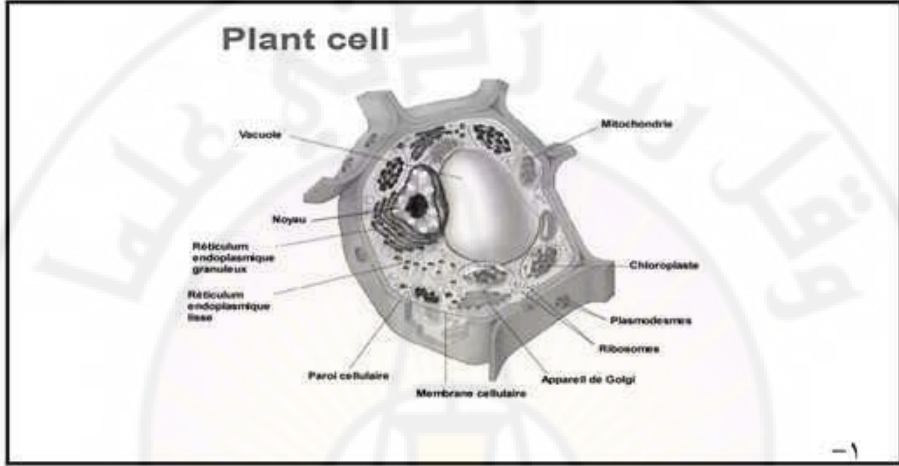
الخلية الوحدة التركيبية والوظيفية الأساسية للحياة، وفي الكائنات وحيدة الخلية تعتبر الخلية كائن حي كامل بينما في الكائنات الراقية عديدة الخلايا فإنه يوجد تجمع لعدد كبير من الخلايا المختلفة والتي تنظم بكل دقة لتكون نسيجاً والأنسجة المختلفة تكون عضواً، والأعضاء المختلفة تكون الكائن أو Development والتطور الحي سواء كان نباتاً أو حيواناً من خلال عملية النمو والتي يحدث خلالها تفاعلات كيميائية وتخصصات وظيفية Morphogenesis التغير الشكلي وبالرغم من تعدد النواتج التخصصية والوظيفية للخلايا إلا أن الخلايا متشابهة إلى حد كبير في احتوائها على عديد من العضيات التي يتم فيها التفاعلات الكيميائية كذلك تتشابه DNA في الأغشية البلازمية والأحماض النووية والتي تعمل كمكونات أساسية في ميكانيكية نقل RNA المعلومات في جميع الخلايا. وكذلك في Prokaryotes وعلي هذا فالكائنات الأولية ذات الخلايا غير المحتوية على انوية محددة عادة ما تشترك في الكثير من Eukaryotes الكائنات ذات الخلايا المحتوية على انوية محددة الخصائص العامة.

مكونات الخلية النباتية تتكون الخلية النباتية من مكونات عدة منها ما يلي :

مكونات غير بروتينازمية الجدار الخلوي، الدهون والليبيدات. بعض المكونات غير العضوية مثل الأملاح المعدنية . - الماء : وهو المكون الرئيسي للخلية النباتية . البلورات، ومنها بلورات بروتينية، وبلورات سكرية .

- الكربوهيدرات: ومنها مواد أحادية السكر، ومواد ثنائية السكر، ومواد عديدة السكر، مثل السليلوز، والنشا، والغلايكوجين.
- الأحماض العضوية: وتتكون من مجموعة أحماض أمينية، ومجموعة كربوكسيل . البروتينات: وتساهم في بناء الأنسجة .
- الفجوات العصارية: وتحافظ على ضغط الامتلاء داخل الخلية النباتية .
- مكونات بروتوبلازمية البروتوبلازم : ويتكون من عدة مواد مثل الأحماض النووية، والبروتينات، والماء، والدهون، وهو مادة هلامية متجانسة، يتميز بحركته الانسيابية، وقدرته على الاستجابة لأي مؤثر خارجي
- السيتوبلازم: وهو محلول متجانس، يتكون من مواد غروية، ويضم العضيات الموجودة داخل الخلية النباتية، والتي تسبح فيه، مثل النواة، والميتوكوندريا، والبلاستيدات، وغيرها.
- البلاستيدات: وتنقسم إلى بلاستيدات خضراء، وبلاستيدات ملونة، وبلاستيدات غير ملونة " شفافة "، كما توجد في الخلية بعدة أشكال، كالدائري، والبيضي، والقرصي، والعصوي.
- الميتوكوندريا: ومهمتها إنتاج الطاقة في الخلية، والقيام بعملية التنفس الحيوي
- جهاز جولجي: ويقوم بعملية الإفراز
- البيروكسيسومات: تساهم في عملية التنفس الضوئي
- أنابيب دقيقة: وتشكل هيكل السيتوبلازم، وتسمح بتمدد الخلية لعملية الانقسام النووي.
- أجسام كروية: ومهمتها التخلص من المواد التالفة في الخلية، والعمل على تحطيمها.
- النواة: وهي جسم كروي يسبح في السيتوبلازم، وتختلف النواة باختلاف نوع النبات، وتحتوي على الأحماض النووية الأساسية، وهي DNA، و RNA ، وتلعب دوراً مهماً في عملية الانقسام الخلوي، وانتقال الصفات الوراثية في النبات، وتتكون من الغلاف النووي، والسائل النووي، والشبكة الكروماتينية، والكروموسومات.
- الريبوسومات: وهي جسيمات بروتوبلازمية، توجد مفردة في السيتوبلازم، أو تكون موجودة على السطح الخارجي للشبكة الأندوبلازمية، وتقوم بإنتاج البروتينات في الخلية
- الأغشية البلازمية : وهي أغشية تتكون من مواد بروتينية، تفصل المواد الدهنية عن بعضها البعض، وهي أغشية اختيارية النفاذية، أي تستطيع التحكم في دخول وخروج المواد منها . الشبكة الأندوبلازمية: وهي مجموعة من الحويصلات والأنابيب المتشابهة

معاً، والدقيقة جداً، ومغلقة بجدار مشابه تماماً لتركيب الغشاء البلازمي، وتنقسم إلى شبكة أندوبلازمية خشنة، وشبكة إندوبلازمية ملساء . الليسوزومات: وتسمى أيضاً الأجسام المحللة، حيث تحتوي على عدد من الإنزيمات المحللة، حيث تحلل الميكروبات التي تهجم على الخلية، وتدمرها، وتمنع نشاطها . الأجسام الدقيقة (الشكل ١).



الشكل (١): مقطع تشريحي في خلية نباتية ومحتوياتها.

٢- المحاليل - أنواعها وتركيزها

١- تعريف المحلول:

المحلول بالمعنى العلمي، هو مزيج فيزيائي وكيميائي متجانس لمادتين أو أكثر . وللمادة ثلاث حالات هي: الغازية -السائلة - الصلبة، هنالك إذن سبعة نماذج يمكن تحقيقها، عند المزج. وللمحلول ثلاثة أنواع، هي المحاليل الحقيقية، والمحاليل الغروية، والمحاليل المعلقة ويتألف المحلول من طورين هما.

آ- الطور المذيب (Solvent): ويطلق على القسم من المحلول الذي يكون بمقدار كبير، ومع ذلك فإن الماء يسمى بالمذيب دوماً، حتى ولو كان في شراب السكر، بالرغم من أنه لا يمثل سوى ١٠% من الوزن.

ب- الطور الذائب (Solute): وهو المقدار الأقل من المحلول.

يمكن لجميع الأجسام أن تذوب بمقدار كبير أو صغير في مذيب. ونسبي جسماً غير منحل: جسماً تكون نسبة انحلاله غاية في الضعف: مثال ذلك: $BaSO_4$ الذي يذوب بنسبة

٢٣،٠ ملغ في ١٠٠ سم^٣ ماء في الدرجة ١٨ م°. ونقول عنه إنه غير منحل عند مقارنته بالأملاح التي تكون نسبة انحلالها عالية جداً. وبصورة عامة: تزداد قابلية الانحلال في درجات الحرارة المرتفعة.

ونسمي بالتعريف: محلولاً مشبعاً في درجة حرارة عادية، محلولاً يشتمل بعد التحريك على قسم من المذاب المتبقي بحالة غير منحلة.

ونسمي المحلول فوق المشبع محلولاً يمكن الحصول عليه في درجة حرارة مرتفعة، ثم برد بلطف بدون أن يترسب المذاب. وبصورة عامة: إن هذه المحاليل غير ثابتة، فتترسب فيها المواد المذابة لأقل صدمة، أو عند إضافته بلورة إليها.

- تتطابق خاصة الانحلال مع الحقيقة العلمية الآتية: وهي أن التجاذب بين جزيئين من المذاب أضعف من جذبها لجزيئات المذيب.

٣- النظم شبه الغروية ومفهومها وأهميتها

تعد الغرويات واحدة من ثلاثة نماذج للانتشار أو الانتثار أما النموذجان الآخران فهما: المحلول الحقيقي والمعلقات.

فكثيرة، هي المواد، كالسكر والملح، التي تنحل في الماء مشكلة محاليل حقيقية، ويكون قطر المتناثرات فيها أقل من 0.001 من الميكرون.

أما في حالات المعلقات، فقطر المتناثرات فيها أكبر من 0.1 من الميكرون، ولذا فإن متناثراته ترسب، فالرمل يترسب في قاع كأس الماء، لكن قطيرات الغرويات المائية تبقى معلقة، ولا تترسب، إلا إذا استعملت وساطة بعض الأمور اصطناعياً لتكوين قطيرات ضخمة، حتى إن الذهب الثقيل يمكن أن تبقى متناثراته معلقة لا ترسب، إذا كان قطرها في حدود أبعاد الغرويات.

ومن الممكن إيجاز الحالات الثلاثة للانتشار كما يلي:

الجدول (١): أنواع المحاليل

المعلقات	الغرويات	المحاليل الحقيقية
دقيقاتها ذات بعد أكبر من ٠,١ ميكرون	من ٠,٠٠١ إلى ٠,١ ميكرون	أقل من ٠,٠٠١ ميكرون

الجمال المتناثرة: من الخطأ أن توصف مادة ما بأنها بللورية، أو غروية، لأن البللورية والغروية (الغروانية)، خاصتان تتصف بهما الحالة التي توجد عليها المادة.

لذا من الأفضل أن يطلق على مادة ما، أنها في حالة متبلورة أو في حالة غروانية.

فالجملة الغروانية (الغروية): هي إذن أحد أنواع ثلاثة من الحالات التي تعتمد في تكوينها على سلوكية المادة في المذيب، وبالأحرى بالنسبة إلى حالة وجود المادة الذائبة في المذيب، وعلاقة كل منهما بالآخر، وهي عبارة عن محلول أقطار دقائقه يتراوح بين ٠,٠٠١ و ٠,١ ميكرون. وكل جملة غروية تتكون من طورين:

أ- طور المذيب: ويدعى بوسط الانتثار، أو بوسط البعثرة (أو طور الانتثار).

ب- طور المذاب أو الذائب: ويدعى بالطور المنتثر، أو بالطور المتبعثر (أو الطور المنتشر).

يمكن تحضير الجمال الغروية: استناداً إلى ما سبق بطريقتين: طريقة التكتيف، طريقة التجزئة. مثال ١: على طريقة التكتيف: معالجة محلول ممدد من كلوريد أي معدن (كلور الحديد، كلور الذهب، الخ ...) بالدهيد النمل بشروط خاصة، حيث تتحول شاردات المعدن إلى ذرات، لاتبث أن تتجمع لتكون وحدة غروية من المعدن المستعمل.

مثال ٢: على طريقة التجزئة: طحن المادة أو تفتيتها بمطاحن خاصة، أو بالتهضيم أي باستعمال أنزيمات الهضم. أو بتحويلها إلى مستحلبات.

ولذا فإن مزج مقدار من الزيت مع الماء في أنبوب، يؤدي إلى إحداث التجزئة للحصول على مستحلب مؤقت، أو مستحلب دائم عند إضافة مادة مستحلبة، كالصابون (كما سنرى).

- أنواع الجمال الغروية:

نميز من الجمال الغروية نوعين رئيسيين:

١- الجمال الغروية الكارهة للماء أو للمذيب، وتسمى أشباه المعلمات (Hydrophobic)، لا يوجد بين دقائق الطور المنتشر وجزيئات الماء أية ألفة.

٢- الجمال الغروية الولوعة أو المحبة للماء أو للمذيب، وتسمى أشباه المستحلبات (Hydrophilic)، في هذا النوع من المحاليل نلاحظ تعشقاً كبيراً لدقائق المادة المنتشرة مع الماء.

ويرى الكثيرون بإمكانية تقسيمها كما يلي:

آ- إذا كان الطور المنتثر صلباً، ويتكون من مواد نفورة من المذيب (أي كارهة له) سميت الجملة معلقاً، وسميت المادة المنتثرة آنذاك شبه المعلق (Suspensoid sol). وتعد هذه الجملة نوعاً من الحلات.

ب- إذا كان وسط الانتثار غازاً، والمادة المنتثرة صلبة كان الناتج ضبابية صلبة. ومن أمثلتها: الدخان، الذي ينجم عن إحراق المواد الفحمية، والزيوت، والتبغ....الخ.

ج- إذا كان وسط الانتثار غازاً، والمادة المنتثرة سائلاً: كان الناتج ضبابية سائلة، كالسحاب والضباب. ومن أمثلتها: المطهرات، ومزيلات الرائحة، ومبيدات الحشرات و DDT الخ. إذا كان الطور المنتثر سائلاً أو صلباً دقائقه ولوطة بالماء، وكان وسط الانتثار سائلاً، كانت الجملة مستحلباً. ويسمى الطور المنتثر آنئذ شبه مستحلب: مثل هذه الجمل الغروية هي حلات أيضاً.

ملاحظة: يمكن في بعض الحالات الحصول على حلات غروية مباشرة بوضع مادة حيال مذيب مناسب، كما يحدث مع عديد من البروتينيات، والديكستريانات، بل حتى النشا عند وضعها في الماء، فتشكل حلات ولوطة بالماء إذا كان المذيب هو الماء. وقبل التعرف على خواص الجمل الغروية المحبة والكارهة للماء. لا بد من أخذ فكرة عن بعض التعاريف الهامة المتعلقة بالمحاليل الغروية:

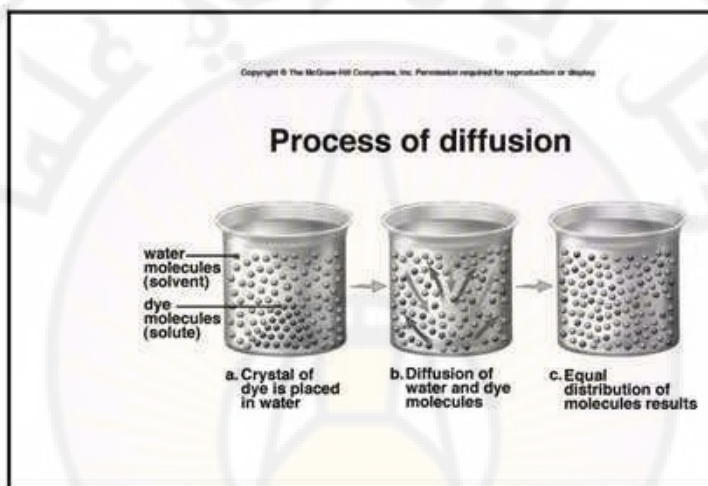
- الحالة (Sol): هي جملة غروية تتصف بالسيولة ويمكن سكبها بسهولة من إناء لآخر، وتظهر للعيان كأنها محلول حقيقي لكن أقطار جزيئاتها أكبر.
- الهلامة (Gel): هي جملة غروية لزجة لا يمكن سكبها من إناء لآخر.
- الإسالة (Solution): هي عملية تحول الهلامة إلى حالة.
- التهلل (Gelation): هي عملية تحول الحالة إلى هلامة.
- اللزوجة (Viscosity): هي خاصية تعبر عن مدى مقاومة محلول أو سائل ما للسيلان.

٤- الانتشار، التشرب والحلول ومفهومي الانتباج والبلزمة

- ظاهرة الانتشار - Diffusion:

تتمتع الجزيئات بقدر من الطاقة الحركية، قل أو كثر. وهذه الطاقة الحركية، هي التي تكسبها خاصة الانتشار أو التقشي من مكان تكون فيه مركزة، إلى مكان أرحب، وأفسح تستطيع فيه

أن تتمتع بقدرتها الحركية هذه إلى حد بعيد، وعلى هذا فإن جميع الجزيئات تنتشر من مكان الذي تكون فيه مركزة إلى مكان الذي تكون فيه أقل تركيزاً شأن ما يحدث حين نضع على يدنا نقطة من العطر، فيفوح شذاها في جميع أرجاء الغرفة، لانتشار الجزيئات العطرة الصغيرة في جميع أرجاء المكان. أو حين نضع قطعة من السكر في كأس شاي، فتحلو الكأس كلها بعد هنيهة، نظراً لتوزع الجزيئات السكرية فيها، من قطعة السكر إلى مختلف أرجاء الكأس (الشكل ٢).



الشكل (٢): توضيح آلية الانتشار.

فالانتشار إذن بالتعريف، هو قابلية الشاردات أو الجزيئات لتوزيع نفسها توزيعاً منتظماً في حيز الانتشار.

تنتشر الجزيئات من المكان الذي تكون فيه مركزة إلى المكان الذي تكون فيه أقل تركيزاً ويكسبها ذلك طاقتها الحركية.

يخضع الانتشار إلى ثلاث علاقات:

العلاقة الأولى: تتناسب سرعة الانتشار عكساً مع حجم الشاردة أو الجزيئة.

العلاقة الثانية: تتناسب سرعة الانتشار عكساً مع الوزن الذري أو الجزيئي.

العلاقة الثالثة: تنتقل الذرات أو الجزيئات أو الشاردات من نقطة في المحلول المركز درجة التركيز فيها مرتفعة إلى نقطة أخرى في رحاب المحلول درجة التركيز أقل: إذن تتناسب سرعة الانتشار طردياً مع تركيز المادة المنتشرة.

-التشرب:

إن ميل الهامة للاحتفاظ بالماء والتشرب به، يعد من الخواص الهامة في أغلب النسيج الحيوانية، والنسج النباتية. ومن الضروري تطبيق ضغط كبير لسحب الماء من الهلامات. وقوة الاحتفاظ بالماء هذه التي تتصف بها المستحلبات تلعب دوراً غاية في الأهمية في الجهد الحلولي، المتعلق ببروتينيات البلازما.

يعد التشرب إحدى خواص انتشار الماء في النبات، وكما هو الحال في الحلولية فإن التشرب يمكن اعتباره نوعاً خاصاً من الانتشار، حيث تكون محصلة تحرك الماء على طول تدرج الانتشار. إلا أنه في حالة التشرب توجد المواد الإدمصاصية. فعند وضع المادة الجافة للنبات في الماء يظهر انتفاخ ملحوظ يأخذ شكل زيادة في الحجم. من أكثر الأمثلة التي توضح خاصية التشرب انتفاخ البذور الجافة وزيادة حجمها بعد نقعها في الماء (الشكل ٣).

من أهم العوامل التي يجب توفرها لحدوث التشرب:

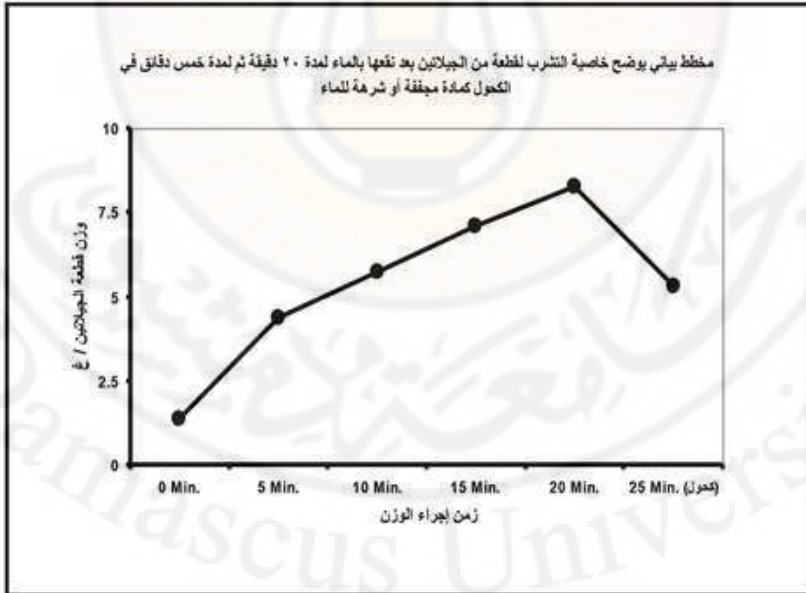
- ١- وقوع تدرج في الجهد المائي بين سطح الإدمصاصية والسائل المتشرب.
- ٢- وجود قابلية معينة بين مكونات المادة الإدمصاصية والمادة المتشربة.

حيث تظهر مواد النبات الجافة سلبية حادة جداً للجهود المائية. على سبيل المثال أظهرت بعض البذور الجافة جهداً مائياً يساوي -90 MPa ، وبالتالي عند وضع هذه المادة في ماء نقي ينشأ انحدار شديد في تدرج الجهد المائي ويتحرك الماء على أسطح المادة الإدمصاصية. وعند استمرار إدمصاص الماء يصبح الجهد المائي أقل سلبية حتى يتساوى ذلك في النهاية مع الماء الخارجي نظرياً، وعند هذه النقطة ينشأ الاتزان ويتوقف التشرب. ويصبح تحرك الماء من المادة الإدمصاصية وإليها متساوياً في الكمية. ولإدمصاص الماء على أسطح الغرويات المحبة للماء أهمية كبيرة لعملية التشرب (بالبر وتينات والبيبتيدات العديدة غرويات محبة للماء، وهذا يعني أن لها جذباً شديداً قوياً للماء. بالإضافة إلى احتواء الخلايا لكمية كبيرة من الكربوهيدرات على صورة سليلوز ونشا والتي يجذب إليها الماء بشدة). فالبذور التي تحتوي على مواد غروية عالية تكون مثلاً جيداً للمادة الإدمصاصية. وفي الحقيقة فإن الماء اللازم لإنبات البذور يتم خلال عملية التشرب. والجهد المائي للنظم الحيوية يكون أكثر سلبية بوجود تلك الغرويات الإدمصاصية أو مواد الارتباط بالماء. ويأخذ جهد

الحشوة (π_m) (الجهود الذي يعطي أقصى ضغط الذي تظهره المادة الإدمصاصية لو غمست في الماء النقي. وهو نظير الجهود الحلولي)، أما بالنسبة لقوى التشرب فلها أهمية كبرى في حساب الجهود المائي للخلايا ذات المحتوى المرتفع من المواد الإدمصاصية. وهكذا يمكن كتابة المعادلة على النحو التالي:

$$\Psi_w = \pi_m + P$$

نتيجة للتشرب يزداد حجم المادة الإدمصاصية. ومع ذلك فإن الحجم الكلي للنظام (حجم الماء + حجم المادة) يصبح أقل بعد عملية التشرب. والسبب في هذا الاختلاف يعود إلى أن جزيئات الماء تدمص على أسطح المادة الغروية الموجودة في المادة الإدمصاصية وتلتصق بها بشدة. وبالتالي فإنهما يلتصقان مع بعضهما بشدة. النتيجة تكون نقصاً في حجم النظام. ونتيجة لضيق إدمصاص جزيئات الماء، فإن بعض الطاقة الكينيتيكية المملوكة لهذه الجزيئات تفقد. هذا الفقد في الطاقة يرى في النظام على هيئة حرارة. وبالتالي يوجد دائماً زيادة في الحرارة نتيجة التشرب.



الشكل (٣): مخطط بياني يوضح خاصية التشرب لقطعة من الجيلاتين.

- تغيرات الحجم والطاقة Valume and energy changes:

نتيجة للتشرب يزداد حجم المادة الادمصاصية ومع ذلك فإن الحجم الكلي للنظام (حجم الماء الذي تُغمس فيه المادة الادمصاصية + حجم المادة الادمصاصية) يكون أقل بعد التشرب عنه قبل التشرب ويمكننا بسهولة ملاحظة هذه الحقيقة والسبب في هذا الاختلاف في الحجم يرجع إلى أن جزيئات الماء تدمص على سطح المادة الغروية الموجودة في المادة الادمصاصية (بذور نبات مثلاً) وتلتصق بها بشدة وهذا الالتصاق الشديد ينقص من حجم النظام، ونتيجة لشدة الادمصاص لجزيئات الماء، فإن بعض الطاقة الكينيتية لهذه الجزيئات تفقد، هذا الفقد في الطاقة يُرى في النظام على هيئة حرارة وبالتالي يوجد دائماً زيادة في الحرارة نتيجة التشرب.

- الماء وخواصه:

التركيب الكيميائي لجزيء الماء وتوزيعه الفراغي أكسبته العديد من الصفات الفيزيائية الخاصة نتيجة لارتباط ذرة الأوكسجين بذرتي الهيدروجين بالرابطة الهيدروجينية أكسبته بعض الخواص التي ميزته عن سائر المركبات منها أن الماء يستطيع أن يمتص كمية كبيرة من الحرارة، يستطيع أن يتحمل كثير من المؤثرات الفيزيائية دون أن تتحلل روابطه، الماء جزيء قطبي وهذا يعنى أن له سطحاً مشحوناً (أي ذو شحنات موجبة وسالبة) والهيدروجين يمثل القطب الموجب أما القطب الآخر فهو السالب نتيجة لخاصية الأوكسجين السالبة التي تستطيع جذب الإلكترونات الموجبة. ولخاصية التوزيع الفراغي غير المتناسق التي تتميز بها جزيئات الماء عن غيره من السوائل أكسبته خاصية ترابط جزيئاته بعضها البعض (أي تتماسك).

الرابطة الهيدروجينية التي ترتبط بها جزيئات الماء مع بعضها (ارتباط ذرة الهيدروجين الموجبة مع ذرة الأوكسجين السالبة في جزيء الماء أو مع جزيء آخر وهذه الرابطة الهيدروجينية تعتبر من أقوى الروابط التي تجمع الجزيئات في عدد غير محدود من الجزيئات.

والرابطة الهيدروجينية تلك للماء تجعل منه جزيئاً قطبياً والتي تجعل منه ذا تركيب شبكي شعري قادر على تجميع العديد من الذرات في حيز صغير مما يعمل على ثبات التركيب الجزيئي للماء.

الرابطة الهيدروجينية مسؤولة عن ارتفاع حرارة الانصهار وارتفاع الحرارة النوعية للماء، وارتفاع حرارة التبخر للماء فالطاقة اللازمة لتفكك الروابط الهيدروجينية حتى يمكن ذوبان الثلج أو تسخين الماء أو تبخره عالية مقارنة بالطاقة اللازمة لفك الرابطة والتغلب على قوى فاندرفالز الموجودة طبيعياً بين جزيئات الايثان، والأثير، والبنزين. والروابط الهيدروجينية مسؤولة أيضاً عن قوى الالتصاق بين الماء والمواد الأخرى مثل الزجاج والسلولز (جدر الخلايا) وحببيات الطين. كما ترجع أيضاً خاصية وجودة في الحالة السائلة عند درجة حرارة الغرفة (٢٥ ° م) إلى الرابطة الهيدروجينية، وهو أقل كثافة عندما يكون في الحالة الصلبة عنه عندما يكون في الحالة السائلة.

وخاصية الماء كمذيب لها أهمية خاصة بالنسبة للخلية وبالنسبة للنبات حيث يكون الماء مع العديد من المركبات ذات الصفات المتباينة محلولاً وخاصية الماء هذه كمذيب تنشأ من قابلية الماء لتكوين روابط هيدروجينية بسبب التوزيع غير المنتظم للشحنات. ففي المحاليل المائية يلاحظ أن المركبات التي تحتوي على ذرات أوكسجين ومجموعات هيدروكسيل OH^- ، ومجموعات أمين NH_2^- يمكنها أن تكون مع جزيئات الماء روابط هيدروجينية.

والماء كمذيب له أهمية كبيرة بالنسبة للنبات بوجه خاص والكائنات الحية بوجه عام، فقدرة الماء كمذيب للعناصر الأساسية اللازمة للنمو والمركبات اللازمة لانتقال وتخزين الطاقة وكذلك المواد المتكونة بالنبات أثناء عملية التمثيل الضوئي تحتاج إلى الماء لتوزيعها وانتشارها على أجزاء النبات المختلفة.

أهمية الماء للنبات ووظائفه:

- الماء سائل عديم اللون والطعم والرائحة.
- يتألف من غازين أحدهما قابل للاشتعال والآخر يساعد على الاشتعال.
- درجة تجمده 0° م ، ودرجة غليانه 100° م .
- كثافة الماء تساوي ١ غم/سم عند درجة 4° م .
- السائل الوحيد الذي يزداد حجمه بالتجمد حيث تكون كثافة الجزء الصلب منه أقل من كثافة السوائل.
- يتحلل الماء كهربائياً إلى غازي الأكسجين والهيدروجين.
- يعد الماء من المذيبات المهمة لكثير من المواد.

- يدخل الماء في كثير من تفاعلات التمثيل الغذائي، كما في عملية التمثيل الضوئي، الذي يصبح الماء فيها المصدر الوحيد للهيدروجين اللازم لاختزال ثاني أكسيد الكربون.
- يدخل الماء كمكون رئيسي لتكوين البروتوبلاسم.
- يعتبر الماء وسطاً لانتقال العناصر الغذائية من المحلول الأرضي إلى أجزاء النبات، والعكس للمواد الممتلة إلى أماكن التخزين المختلفة للنبات.
- الماء وسطاً يتم فيه العديد من التفاعلات.
- يساعد فقد الماء من النبات عن طريق النتح على خفض درجة حرارة النبات.
- وجود الماء في خلايا النبات يجعلها في حالة انتفاخ، وهذا يؤدي بدوره إلى بقاء الخلايا الحارسة بالأوراق مفتوحة.

- الجهد المائي Ψ_w (Water potential):

حركة الماء داخل النبات وخارجه، وبشكل خاص في نظام وسط تربة . نبات . جو " محكومة بالفارق بين الجهود الكيميائية (ترموديناميكية). والجهد الكيميائي أو الترموديناميكي للماء: هو قدرة الماء على العمل. علماً أن قياس الطاقة الحرة المطلقة للخلايا والنسج النباتية صعب جداً. ولكن فارق الجهود الكيميائية بين الماء النقي الحر والماء في الخلايا النباتية والمحاليل يمكن قياسه بطرق عديدة ويطلق عليه تسمية الجهد المائي Ψ_w : ويعبر هذا المؤشر عن الحالة الطاقية للماء الخلوي وعن الحالة المائية للنبات (أشكال الماء وحركيته). ويعادل الجهد المائي الطاقة التي يجب تطبيقها على النسج النباتية لتحرير جزيئة ماء (1 مول ماء)، ويتألف من المركبات التالية:

$$\Psi_w = \pi_s + \pi_m + P$$

حيث إن: (π_s) هو الجهد الحلوي أو الأسموزي لعصارة الفجوة الخلوية، و (π_m) : هو جهد الحشوة، و (P) : هو جهد ضغط الانتباج (ضغط الامتلاء). وبشكل عام من مركبين أساسيين هما الجهد الحلوي (الأسموزي) π_s وجهد ضغط الانتباج P . ويعبر عن الجهد الكيميائي للماء في أي نقطة من النظام (μ_w) وذلك الجهد للماء النقي تحت ظروف مثلى (μ_w°) بالمعادلة التالية:

$$\Psi_w = \mu_w - \mu_w^\circ = RT \ln e/e^\circ$$

حيث إن:

R = ثابت الغاز الكامل (في شروط ثابتة)، و T = درجة الحرارة المطلقة (273 K)، و e الضغط البخاري للمحلول عند الدرجة T ، و e° ضغط البخار للماء النقي عند نفس الدرجة. عندما تكون المعادلة $\Psi_w = RT \ln e/e^\circ$ يمكننا القول إن الماء النقي له جهد يساوي صفراً. إلا أنه في النظم الحيوية تكون (e/e°) بصفة عامة أقل من الصفر مما يجعل $\ln e/e^\circ$ سالبة. وبالتالي فإن الجهد المائي في النظم الحيوية في العادة يعبر عنه بالقيم السالبة، وهكذا فإن الماء النقي له جهد يساوي الصفر، وأي تخفيف من الماء مع المذاب له جهد أقل من الماء النقي ويعبر عنه بالقيم السالبة. وبالإضافة إلى ذلك فإن القيمة السالبة تعبر عن الطاقة الحرة لجبس للفرق بين الماء النقي والمحاليل. ويمكننا التعبير عن كل الجهود المائية والجهود الكيميائية بوحدات الطاقة، إلا أنه من المناسب جداً عندما نتناول النظم الحيوية أن نعبر عن الجهود المائية بوحدات الضغط: بار (Bar)، جو (Atm)، باسكال (Pa)، ميغاباسكال (Mpa)، وقيمتها سالبة دائماً. ويمكننا تحويل وحدات الطاقة إلى وحدات الضغط بقسمة الجهد المائي على الحجم الجزئي المولالي (V_w):

$$\mu_w - \mu_w^\circ / V_w = RT \ln e/e^\circ / V_w \text{ - erg/mole / cm}^3/\text{mole}$$

علماً أن كل 1 Mpa = 10 bar

و 1 جو (atmosphere) = 1.013 بار (bar)

= 0.1013 ميغاباسكال (مغيا - MPa)

تعريف الجهد المائي: يعرف بأنه الجهد الكيماوي للماء داخل النظام أو جزء منه النظام (التربة أو النبات) معبراً عنه بوحدات الضغط ومقارنة بالجهد الكيماوي للماء النقي تحت الضغط الجوي العادي ونفس درجة الارتفاع. الجهد الكيماوي للماء النقي تحت الضغط الجوي يساوي صفراً، لذلك كلما زادت المواد الذائبة كلما قل الجهد المائي.

الماء يتحرك دائماً من المنطقة ذات الجهد العالي إلى المنطقة ذات الجهد المنخفض التركيز. الماء يتحرك من الخلية (أ) إلى الخلية (ب) نتيجة لقوى الجهد المائي والذي يعادل قوة ضغط مقدارها 0.5 ميجا باسكال أو ما يعادل ضغط 5 بار .

العوامل المؤثرة على الجهد المائي:

درجة الحرارة، علاقة طردية .

وجود الأملاح، علاقة عكسية .

الضغط: زيادة الضغط تؤدي إلى زيادة فرق الجهد المائي .

وجود بعض الجزيئات الصلبة: مثل بعض حبيبات الطين والرمل في التربة أو بعض

المواد اللينة والغروية في جدر الخلايا.

الجاذبية أو الارتفاع: وعادة تهمل في حالة النباتات القصيرة وقد يكون لها أهمية في

الأشجار الطويلة.

مكونات الجهد المائي:

الجهد الحشوي + جهد لضغط + جهد الأملاح الاسموزي = الجهد الكلي للماء.

الجهد الكلي للماء = Y_W .

جهد الأملاح = Y_S .

جهد الضغط = Y_P .

الجهد الحشوي = Y_M .

يمكن الجهد الحشوي نظراً لقلة تأثيرها على الجهد المائي في النبات.

في النبات: $Y_W^- = Y_S^- + Y_P^+$.

في التربة: $Y_W = Y_S + Y_M$.

حيث تم إغفال جهد الضغط نظراً لقلة أهميته في التأثير في الجهد المائي للتربة.

وحدات الجهد المائي:

1 atm = 1.013 bars

1 bar = 0.987 atm = 10^6 dynes / cm²

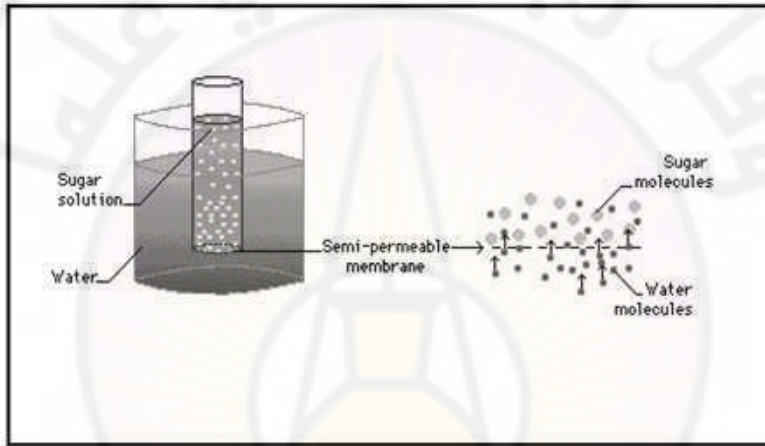
1 pascal (Pa) = 1 newton / m²

1 mpa = 10^6 pa = 10 bars = 9.87 atm

-الحلول ومفهومي الانتباذ والبلزمة

الحلول أو الأسموز (Osmoses - Osmosis) (انتشار الماء عبر الأغشية):

إذا كان هناك محلولان من تركيزين مختلفين، المذيب الماء، مفصولان بغشاء نصف نفوذ (لا يسمح إلا لجزيئات الماء بعبوره)، يحدث فيما بينها مبادلات للماء (الشكل ٤). هذه المبادلات تحدث من المحلول الأقل تركيزاً نحو المحلول الأكثر تركيزاً، حتى يتوازن التركيزان (من المحلول الأقل توتراً (تركيزاً) نحو المحلول الأكثر توتراً (تركيزاً) حتى يحدث التوازن). يحدث ذلك كما لو أن المحلول الأكثر تركيزاً جاذب لجزيئات الماء بوجود قوة هي الجهد المائي، أو الجهد الحلوي (الأسموزي).



الشكل (٤): توضيح عملية الحلول

- الفجوة الخلوية (Vacuol) ومفهومي الإنتاج والبلزمة:

يعد النظام الفجوي الخلوي غالباً نظاماً متطوراً في الخلية النباتية. فكل فجوة خلوية محدودة بغشاء ثنائي الطبقات (فوسفوليبيد)، التونوبلاست محتواه متغير جداً حسب النوع والنسيج النباتي.

تتركب العصارة الفجوية بشكل أساسي من الماء والشوارد والمعدنية والمركبات العضوية الذائبة المختلفة الطبيعية، هذا التركيب يعطيها تركيزاً يعبر عنه بالجهد الحلوي (الأسموزي) - π الذي يعد نظاماً ذا قوى فيزيائية-كيميائية جاذبة (الجهد الكهروكيميائي) والنتائج عن شحنات الشوارد المعدنية والعضوية الموجودة جنباً إلى جنب في الفجوة الخلوية مع جزيئات المذيب (الماء) الموجودة في الوسط الخارجي. يتوقف التبادل المائي بين وسطين على اختلاف تركيزهما (ظاهرة الحلول).

يلعب الغشاء الحيوي المحدد للفجوة الخلوية (التونوبلاست) دوراً وظيفياً هاماً بالنسبة لاختيار الشوارد المعدنية والجزيئات العضوية الموجودة في الوسط الخارجي (اصطفائية) وانتقائها. يعد دور الفجوة الخلوية الوظيفي هاماً جداً في المبادلات المائية والمعدنية والعضوية بين الخلايا من جهة والوسط الخارجي من جهة أخرى. فالفجوات الخلوية هي المكان الأساسي لادخار بعض المركبات المعدنية والعضوية، ولها دور أساسي وهام في المحافظة على جهد حلولي (أسموزي) ثابت داخل كل واحدة من الخلايا. أصل الفجوة الخلوية: تنتج الفجوات الخلوية من حويصلات الشبكة البلاسمية الداخلية (R.E) وجهاز غولجي الذي يوحدتها لتشكل فجوة كبيرة وحيدة.

- ظاهرتا البلزمة والإنتباخ:

أ. تعد عصارة الفجوة الخلوية محلولاً ذا جهد حلولي (أسموزي) معين.
ب. يعد الغشاء الفجوي (التونوبلاست) غشاء نصف نفوذ اصطفائي يفصل عصارة الفجوة الخلوية عن الوسط الخارجي .

- الحالة الأولى: الجهد الأسموزي الداخلي أقل من الجهد الأسموزي الخارجي بالقيمة المطلقة $\pi_e > \pi_i$:

عصارة الفجوة الخلوية أقل تركيزاً (تأثراً) من تركيز محلول الوسط الخارجي (Hypertonic solution) (محلول عالي التأثير) مما يؤدي ذلك لخروج الماء من الفجوة الخلوية إلى الوسط الخارجي، فيؤدي ذلك إلى نقص في حجم الفجوة الخلوية والعصير الفجوي ثم انكماش وتقلص سيتوبلاسم الخلية عن الجدار الهيكلي القاسي. فنقول الخلية في حالة البلزمة (الشكل ٥).

- الحالة الثانية: الجهد الأسموزي الداخلي أكبر من الجهد الأسموزي الخارجي بالقيمة المطلقة $\pi_e < \pi_i$:

عصارة الفجوة الخلوية أكثر تركيزاً (تأثراً) من تركيز محلول الوسط الخارجي (Hypotonic solution) (محلول منخفض التأثير) مما يؤدي ذلك لدخول الماء للفجوة الخلوية من الوسط الخارجي، الماء يعبر من الوسط الخارجي الأقل تأثراً إلى الفجوة الخلوية ذات التأثير العالي. مما يؤدي إلى زيادة في حجم الفجوة، فتضغط على سيتوبلاسم الخلية الذي يلتصق بدوره في الجدار الهيكلي القاسي. فنقول الخلية في حالة إنتباخ.

- الحالة الثالثة: الجهد الأسموزي الداخلي يساوي الجهد الأسموزي الخارجي

$$\pi_e = \pi_i$$

لا يحدث أي تبادل للماء بين الخلية والوسط الخارجي. فنقول الخلية النباتية في حالة توازن ويسمى المحلول الخارجي بالمحلول السوي التركيز (Isotonic solution) (الشكل ٥).



الشكل (٥): توضيح ظاهري البلزمة والانتباج في الخلايا النباتية.

الفصل الثاني

امتصاص وانتقال وفقد الماء في النبات

١- دور الأوبار العاصية في عملية امتصاص الماء

لا تمتلك آلية خاصة لامتصاص الماء

(أ) خلية بشرية متطاولة (أمم، ٢٠٠ - ٢٠٠٠ سم^٢، ١ - ١٤ مليار/ نبات)

(ب) تتميز بجدار بكتوسيللوزي رقيق، وفجوة خلوية ضخمة.

(ت) مسطح تلامس كبير .

(ث) تركيز المحلول في فجوتها العصارية أعلى من تركيز محلول التربة مما يساعد على انتقال الماء من التربة إليها.

(ج) تفرز مادة لزجة تساعد على الانزلاق بين حبيبات التربة.

(ح) الالتصاق بحبيبات التربة فتعمل على تثبيت النبات في التربة.

(خ) حية مؤقتة (أيام - أسابيع: تتجدد باستمرار خلال فصل النمو).

(د) رهيفة - سهلة الكسر .

(ذ) يمكنها الحياة في وسط ذي تركيز مرتفع، وحموضة عالية، وتهوية ضعيفة.

٢- امتصاص الماء ونقل النسغ في النبات

- لا توجد في الرتب الأولى (النباتات البدائية) كالطحالب والفطريات أعضاء خاصة بامتصاص الماء لذلك فهي تحصل على حاجتها من الماء بواسطة بعض أو كل خلاياها المغمورة في الماء.

- في النباتات الحزازية تظهر أعضاء تعرف بأشباه الجذور، تقوم بدور جزئي في امتصاص الماء والأملاح المعدنية.

- أما معظم النباتات الراقية فإنها تتميز بوجود أعضاء خاصة بالامتصاص هي الجذور والشعيرات الجذرية.

- منطقة الشعيرات الجذرية هي المنطقة التي يحدث خلالها معظم الماء الممتص (المنطقة الأكثر نفاذية).

- يتم امتصاص الماء من التربة خلال الشعيرات الجذرية حيث يتحرك الماء خلال أنسجة القشرة ثم إلى البشرة الداخلية ثم إلى البريسكيل وفي النهاية يصل إلى نسيج الخشب حيث ينقل خلاله إلى بقية أجزاء النبات.
- نسيج الخشب للجذور يتصل مباشرة بنسيج الخشب في الساق وبذلك يتحرك الماء من الجذر إلى الساق ثم إلى الأوراق.
- يتم انتقال الماء من التربة إلى الجذور إلى الساق إلى الأوراق بواسطة ما يسمى فرق الجهد المائي.

١- مسار تحرك الماء خلال الجذر:

يمتص الماء بواسطة الشعيرات الجذرية وخلايا البشرة الأخرى القريبة من منطقة الشعيرات الجذرية ثم يتحرك الماء من هذه الخلايا إلى خلايا أنسجة القشرة ثم إلى الاندودرم ثم إلى البريسكيل وفي النهاية إلى الخشب. يتحرك الماء إلى خلايا الاندودرم خلال التدرج الأسموزي إلى البريسكيل ثم إلى الخلايا الموصلة للخشب. ويتصل نسيج خشب الجذر مباشرة بنسيج الخشب في الساق ولذلك يتحرك الماء من الجذر إلى الساق.

تركيب النسيج الناقل في الساق والأوراق: عند فحص قطاع عرضي لساق خشبية يلاحظ وجود منطقتين متميزتين هما:

- القلف وهو على شكل حلقة خارجية تحيط بالساق وتتشقق أحياناً.
- الخشب ويشكل اسطوانة إلى داخل القلف وقد يوجد النخاع pith إلى داخل الخشب. ويوجد بين اسطوانة الخشب أو القلف عدة صفوف من خلايا نشطة تسمى الكمبيوم الوعائي والذي ينقسم مكوناً خلايا جديدة للخشب واللحاء ويحاط القلف من الخارج بالكمبيوم الفليني وهو نسيج مرستيمي تنقسم خلاياه ببطء لذلك فإن الانقسامات السنوية للكمبيوم الوعائي تؤدي إلى زيادة نسبة الخشب إلى القلف.
- ويتكون الخشب من:

١- أوعية Vessels وهي خلايا متتابعة طولياً أسطوانية الشكل تفصل نهايتها مع بعضها البعض لتكون أنابيب طويلة نسبياً.

٢- قصيبات Tracheids وهي خلايا تميل للاستطالة ذات نهايات مدببة فتموت فيها البروتوبلاسم عند النضج وتحتوي بعض القصيبات على حالات نمو بشكل حلزوني، حلقي مكون من السيللوز كما تحتوى جدرانها على نقر تسهل حركة الماء والمواد المذابة من قصيبة لأخرى.

كما تحتوي نسيج الخشب أيضاً على أشعة وعائية تساعد على حركة الماء بصورة أفقية في الساق وبعض الخلايا البرانشيمية التي تخزن الماء والمواد الغذائية والألياف الخشبية وتعمل على دعم الأنسجة الأخرى.

-أما العروق الورقية فإنها عبارة عن حزم وعائية تتصل بمثيلاتها بعنق الورقة وتتركب العروق من خشب مكون من أوعية وقصيبات ولحاء مكوناً أساساً من أنابيب منخلية ويكون الخشب القسم العلوي من العروق أي الى جهة البشرة العلوية بينما يكون اللحاء القسم السفلي.

ب- حركة الماء في الساق

يتحرك الماء الى الأعلى مع بعض المواد الذائبة من أملاح ذائبة وتركيز منخفض من السكريات والممر الرئيسي للحاء هو الخشب وتختلف سرعة صعود الماء الى الأعلى باختلاف النبات، فصل النمو، والظروف البيئية المحيطة

٢- انتقال الماء في الجذور - الامتصاص الجذري

إن الماء يُمتص بواسطة الشعيرات الماصة الجذرية وخلال البشرة "Epidermis" القريبة منهم ثم يتحرك من هذه الخلايا إلى أنسجة القشرة (Cortex) متجهاً إلى البشرة الداخلية Endodermis ثم إلى البيريسيكل Pericycle وفي النهاية إلى الخشب. تتم عملية سريان الماء وتحركه من التربة وداخل أنسجة وخلايا النبات بناءً على ثلاث طرق:

١- بواسطة المكون غير الحي: Apoplast

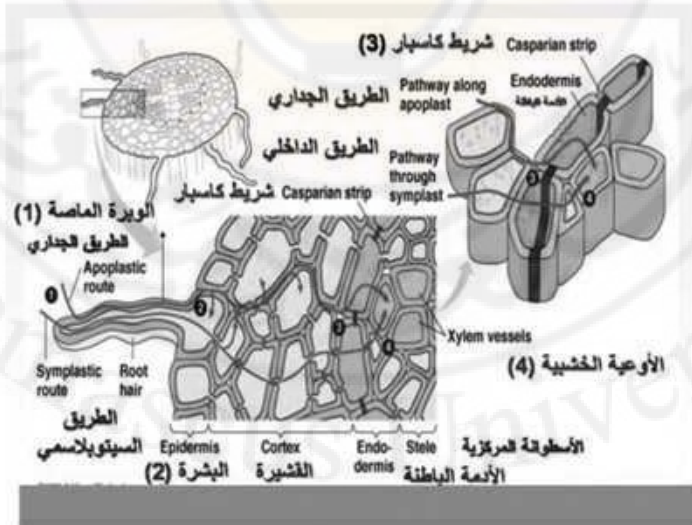
وال Apoplast هو عبارة عن مجموع الاجزاء والخلايا والأنسجة غير الحية وخاصة الجدران الخلوية cell wall والفتحات البنية Meatus وهذا يعني أن انتقال الماء بهذه الطريقة لا يعتمد على الأزموزية نظراً لأن هذه الأخيرة تتطلب وجود مكونات الخلية الحية وخاصة الغشاء الاختياري النفاذية، وعلى هذا الأساس فإن انتقال الماء بهذه الطريقة يتم بواسطة الانتقال أو الانتشار الحر أو السلبي الذي لا يستوجب وجود طاقة أيضية أو بشكل أساسي

بواسطة القوة أو الفعل الشعري Capillary action وهو عبارة عن توتر أو جهد سطحي يعمل على ربط وشد الماء داخل مسافات صغيرة جداً.

ولكن بهذه الطريقة فإن مرور الماء يعاقق بسبب وجود شريط كسبار Casparian strip وهو عبارة عن شريط من مادة Suberein أو Lignin يغطي على شكل حلقة خلايا البشرة الداخلية Endodermis وهاتان المادتان غير نفاذتين وبالتالي فإن الماء مضطر للمرور عبر الغشاء البلازمي والبرتوبلازم لخلايا البشرة الداخلية متجهاً نحو الأوعية الخشبية وهذا ما نسميه بطريقة Symplast.

من فوائد شريط كاسبار:

- يعمل ممراً انتخابياً
- يعمل على منع عودة الماء والأملاح من الاسطوانة الوعائية إلى القشرة.
- يستلزم دخول الماء والأملاح أوعية الخشب والقسيبيات ، نقلها من الممر الخلوي الجماعي إلى الممر خارج خلوي ، ويتم ذلك بعمليتي الانتشار والنقل النشط (الشكل ٦).

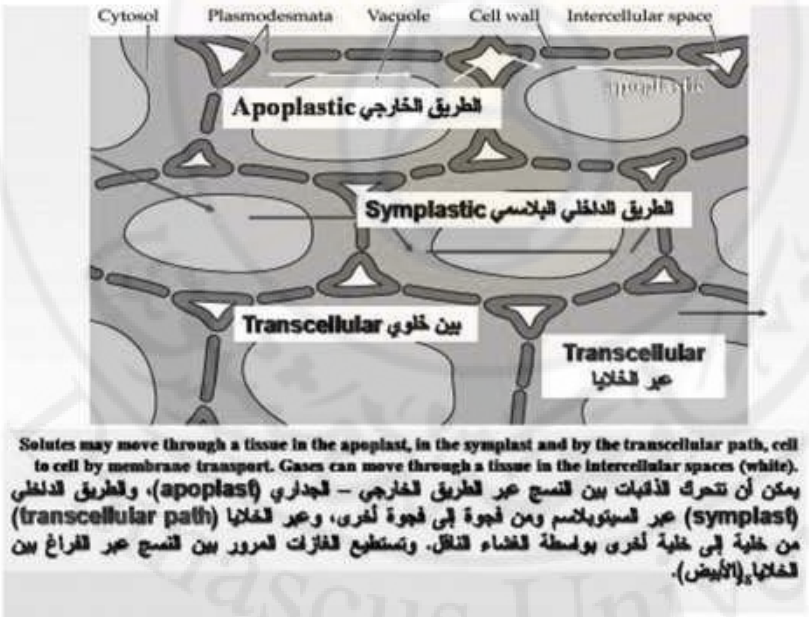


(الشكل ٦): مسار الماء من الخارج للداخل أي من البشرة فخلايا القشرة حتى ال Endodermis حيث تصل لشريط كسبار المغطي لخلايا ال Endodermis

٢- بواسطة المكون الحي: Symplast

ال Symplast هو مجموع الأجزاء الخلوية الحية والتي تتصل ببعضها البعض بواسطة روابط Plasmodesmata عبر السيتوبلازم مروراً بالجدار الخلوي وبناءً على هذه الطريقة فإن الماء والمحاليل تتحرك بناءً على الأزموزية (للماء) والانتشار الحر والامتصاص السلبي للذائبات الذي لا يحتاج لوجود طاقة أيضاً وكذلك الانتشار النشط الذي يحتاج لوجود طاقة أيضاً، خصوصاً عند الاحتياج لأملاح أو لمواد يكون تدرج تركيزها عكسياً.

وفي هذه الحالة فإن الماء ينتقل من التربة ويتحرك خلال النبات عن طريق تزايد سالبية تدرج الجهد الأزموزي والتي تتولد وتزداد بواسطة التركيز النسبي للمذاب (لاحظ المنحنى الشكل ٧).

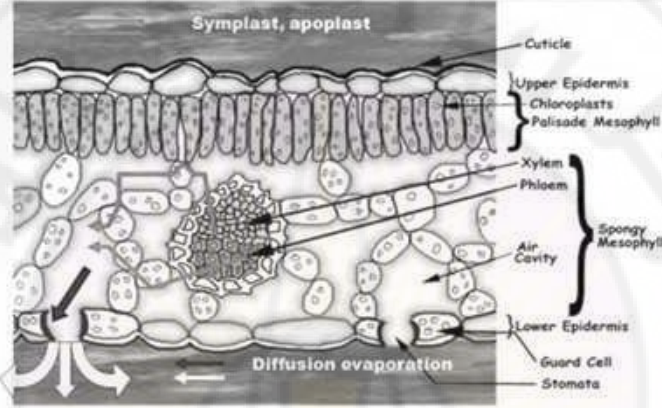


(الشكل ٧): شكل يبين تحرك الماء بين التربة، النبات وما بين الخلايا

٣- بواسطة ال Transallalar (عبر الفجوات)

وهو الانتقال من خلية إلى أخرى مروراً بالجدار الخلوي ثم السنيوبلازم فالفجوة ثم السنيوبلازم وينتقل إلى الخلية الأخرى أي عن طريق ال Apoplast و ال Symplast في آن واحد (الشكل ٨).

الماء ينتشر خارجاً (Water diffuse out)



(الشكل ٨): مخطط تفصيلي يبين مسار الماء داخل الخلايا والأنسجة الجذرية المختلفة بناءً على نظرية التحرك الثلاث ويمكن ملاحظة تحول من ال Apoplast إلى ال Symplast عند وصوله إلى ال Endodermis المغطاة بشريط كسبار الماء من ال Apoplast إلى ال Symplast عند وصوله إلى ال Endodermis المغطاة بشريط كسبار

٣- آليات امتصاص الماء:

أ- التشرب: يدخل الجذر قدر ضئيل نسبياً من الماء بخاصية التشرب؛ حيث الشعيرات الجذرية وخلايا البشرة في منطقة الامتصاص تتشرب جدرها بالماء من التربة حتى تتشبع به وبذلك يتحرك الماء من جدر الشعيرات المشبعة إلى جدر الشعيرات التي تكون أقل تشبعاً وهكذا تستمر حركة الماء خلال جدر الخلايا إلى أعلى في الساق والأوراق وعلى العموم فإن هذه الإلية ليست لها تلك الأهمية في تفسير امتصاص الماء بواسطة الجذور ولكن قد يكون لها أهمية في حالة أنبات البذور حيث يتم امتصاص الماء بواسطة البذور عن طريق آلية التشرب.

ب- الامتصاص المباشر للماء (الامتصاص النشط): حيث ينتقل الماء من التربة إلى الشعيرات الجذرية بآلية الأسموزية . حيث تكون قوة الامتصاص الاسموزية للشعيرات الجذرية أعلى من الضغط الأسموزي لمحلول التربة وبذلك يتحرك الماء من التربة إلى الشعيرات الجذرية وهكذا ينتقل الماء من خلية إلى خلية أخرى مجاورة نتيجة لقوة الامتصاص الاسموزية الناتجة عن زيادة تركيز الأملاح والمواد الذائبة وهكذا حتى يصل الماء في النهاية إلى الأوعية الخشبية.

ت- الامتصاص غير مباشر (الامتصاص السلبي): في هذه الآلية يتم امتصاص الماء ودخوله إلى الشعيرات الجذرية بواسطة قوة الشد الناتجة عن عملية النتج. حيث أن فقد الماء من خلايا النسيج الوسطي في الأوراق نتيجة للنتج يسبب قوة امتصاص أسموزية تسحب الماء من الخلايا المجاورة وهكذا تتم عملية السحب في تيار مستمر إلى أن يصل هذا التأثير إلى الأوعية الخشبية وبالتالي يصبح تيار داخل الأوعية الخشبية تحت شد وسحب إلى أعلى فتزداد قوة الامتصاص فيبدأ الماء بالانتقال من التربة إلى الأوعية الخشبية للشعيرات الجذرية وهكذا يستمر عمود الماء في حركة مستمرة بسبب قوة الشد والسحب إلى أعلى وتعتبر هذه الآلية من أفضل الطرق لتفسير كيفية امتصاص الماء من التربة بواسطة الجذور حيث أن معظم الماء الممتص بواسطة النبات يدخل إلى الجذور بواسطة هذه الآلية .

٤- الماء داخل النبات

الماء ضروري للحياة حيث يشترك في كافة الأفعال الوظيفية والاستقلابية:

في مستوى الخلية:

- يشارك في الحفاظ على بناء الخلية، ويسمح بحدوث التفاعلات الاستقلابية ← يسهم في ترطيب الخلية ← الانتاج.
- يتحكم في عمليات التبادل الغذائي في الخلية (المعدني والعضوي). يشارك في الاستطالة الخلوية (الانقسام، النكاث).
- يعد وسطاً ناقلاً، تنتقل فيه نواتج التركيب الضوئي والأملاح الممتصة.

في مستوى الأعضاء:

- ناقل أساسي للمركبات الغذائية الممتصة والمصنعة (عضوية ومعنوية).
- يعمل كمنظم لدرجة حرارة النبات.
- يعمل كدعامة للنبات عن طريق ضغط الامتلاء.
- انتقال الماء والنسغ الناقص في السوق وآلياته:
- يسلك الماء الممتص بواسطة المجموع الجذري طريقه إلى الساق فالأوراق خلال الأوعية الخشبية الناقلة والتي تكون جزءاً متصلاً داخل النبات .
- ينتقل الماء أو المحلول المخفف من الأملاح المعدنية والمواد العضوية الذائبة والذي يسمى العصارة النباتية خلال الأوعية الخشبية في الساق والأوراق حيث يفقد معظم الماء من الأوراق بعملية النتح.
- جزء يسير من تيار العصارة يتسرب على طول الطريق الذي يسلكه إلى الخلايا الحية المجاورة كي يستخدم في سائر العمليات الحيوية.

- الخاصة الشعرية:

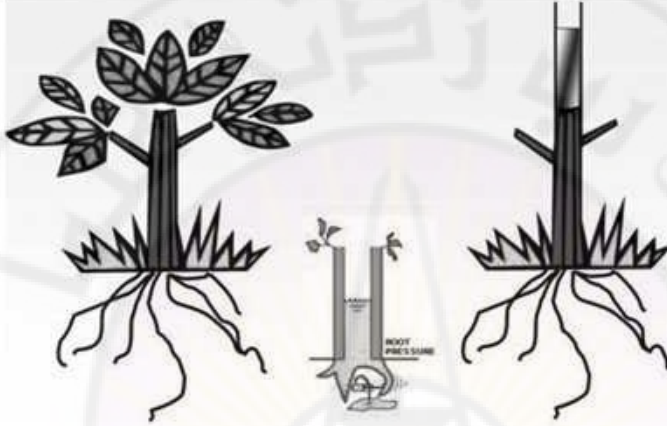
هذه الظاهرة عادةً تحدث في الخلايا المبتلة بالماء وتعتمد على ما يسمى بقوى الالتصاق والتجاذب وتؤدي إلى ارتفاع العصارة إلى مسافات تصل إلى ١٥٠ سم إلا أن كمية الماء التي ترتفع بهذه القوى ضئيلة لذلك لا يمكن الاعتماد عليها في تفسير صعود العصارة إلى ارتفاعات شاهقة.

- الضغط الجذري:

- توجد هذه الظاهرة في كثير من النباتات العشبية وقد تسبب ضغط قد يصل إلى ٥ - ٦ بار يؤدي إلى ارتفاع الماء داخل النبات إلى ارتفاعات بسيطة (الشكل ٩).
- تحدث هذه الظاهرة عندما يكون محتوى التربة من الرطوبة عالياً وكذلك الرطوبة الجوية عالية حيث تكون عملية النتح ضعيفة.
 - يمكن رؤية قطرات من الماء على حواف وقمم الأوراق نتيجة لوجود الضغط الجذري وتسمى هذه الظاهرة بظاهرة الادماع.

- يتوقف الضغط الجذري عند نقص الرطوبة الأرضية وزيادة جفاف الهواء المحيط بالنبات.
- هذه الظاهرة لا يعتمد عليها كثيراً في تفسير حركة العصارة النباتية إلى أعلى.

الضغط الجذري (Root pressure)



(الشكل ٩): مبدأ الضغط الجذري في انتقال الماء في النبات

- العوامل المؤثرة في الضغط الجذري:

- ١- توفر الماء في التربة : الضغط الجذري يكون في أشده عند السعة الحقلية.
- ٢- الجهد الاسموزي لمحلول التربة : يصل الماء إلى الجذر نتيجة فرق الجهد و تزداد كمية الضغط الجذري كلما كان الجهد الاسموزي للخلايا الجذرية قليلاً و الجهد الاسموزي لمحلول كبيراً (أقل سلبية)
- ٣- درجة حرارة التربة : يقل الضغط الجذري في التربة المنخفضة الحرارة وذلك لزيادة لزوجة الماء و مقاومة الجذر وقلة نمو الجذر الرئيسي و ببطء سرعة امتصاص الأيونات .
- ٤- تهوية التربة: تزداد سرعة امتصاص الماء و يزداد الضغط الجذري في التربة جيدة الصرف وقليلة الأملاح .
- ٥- عمر النبات :يقل الضغط الجذري في الجذور القديمة التي تحتوي علي نسبة عالية من اللجنين و السوبرين و يزداد في الجذور النشطة .

٦- ينعدم تأثير الضغط الجذري في النباتات عندما تكون سرعة النتح أعلى من سرعة اندفاع الماء بالضغط الجذري لذلك فان جميع العوامل البيئية تساعد علي سرعة النتح تقلل من أهمية الضغط الجذري للنبات .

٧- يختلف مقدار الضغط الجذري خلال ساعات النهار و باختلاف الفصول بغض النظر عن تأثيره في رفع الماء ويكون في أشده في منتصف النهار و يقل أثناء الليل و يعزى ذلك الي عاملين هما الامتصاص النشط للأيونات و انتقالها الي الساق يكون في أشده خلال ساعات النهار وذلك لتوفير الطاقة اللازمة لفاعلية الجذر خلال هذه الساعات . و زيادة مقاومة الجذر خلال ساعات النهار .

- كيفية حدوث الامتصاص النشط (الضغط الجذري):

لقد عزي الضغط الجذري الي ثلاثة عوامل وهي:

• يحدث الامتصاص نتيجة حدوث فرق في الجهد الاسموزي بين الجذر ومحلول التربة: يتحرك الماء من المناطق التي يكون فيها جهده مرتفعا الي المناطق التي يكون فيها جهده منخفضا. يقل الجهد الاسموزي لخلايا الجذر نتيجة تجمع الأيونات داخل خلايا الجذر والخشب وتجمع هذه الأيونات من قبل الجذر ناتج عن استهلاك طاقة لان تجمع الأيونات يحدث بعكس تركيزهما.

ويحافظ الجذر علي فرق الجهد بين خلاياه ومحلول التربة باستمرار جمع الأيونات حصوله على السكريات من الجزء الخضري. ونتيجة لفرق الجهد يدخل الماء من التربة الي الجذر بعملية الانتشار البسيطة. إذن فعلمية الامتصاص بهذه الطريقة لا تحتاج الي طاقة بصورة مباشرة ولكنها تحدث نتيجة امتصاص الأيونات بالامتصاص النشط وباستهلاك الطاقة. ولقد أمكن في كثير من الحالات تقليل الضغط الجذري باستعمال مواد مثبطة لتنفس الجذر كما أمكن تثبيط الامتصاص النشط بتسخين التربة أو وضع الجذر في محلول الجهد الاسموزي مساويا للجهد الاسموزي فيه خلايا الجذر.

• امتصاص جزيئات الماء امتصاصا نشطا:

قد اقترح ان جزيئات الماء قد تمتص باستهلاك طاقة بصورة مباشرة أي أنها تمتص امتصاصا نشطا كما هو الحال بالنسبة للأيونات ولم تجد هذه النظرية قبولا من أغلب الباحثين

• فرق الجهد الكهربائي الاسموزي:

من المعروف أن الماء يمر من مكان الى آخر عبر الأغشية المنفذة إذا كان هناك فرق في التيار الكهربائي بين الجهتين وتكون حركة الماء في اتجاه القطب الكهربائي الذي يحمل شحنة مشابهة لشحنة الغشاء وبما أن غشاء السيلولوز يكون شحنته سالبة في الماء والقسم الداخلي من الجذر يكون شحنته سالبة أيضا فان الماء يتحرك باتجاه الجذر و قد بينت الأبحاث بان فرق الجهد الكهربائي بين سطح الجذر و داخله تقدر بحوالي مائة مللي فولت و هذا الفرق تبين فيما بعد بأنه غير كافي لحركة الماء.

الامتصاص النشط لا يشكل أهمية كبيرة في امتصاص الماء في معظم النباتات وذلك للأسباب التالية:

- ١- يتكون الضغط الجذري في ظروف معينة من درجة حرارة و رطوبة .
- ٢- أن كمية الماء الناتجة عند قطع الساق و المدفوعة بالجذر قليلة قياسا الى الكميات التي يفقدها النبات بالنتح و هذه الكمية وجد انها لا تتعدى ٥% من الماء المفقود بالنتح في نباتات الطماطم .
- ٣- تمتص النباتات الماء عند وضع جذورها في محاليل يزيد تركيزها عن تركيز محلول الجذر عندما يكون النتح مستمرا و يتوقف دخول الماء عند قطع الساق . ولقد وجد أن النبات يمكنه امتصاص من محاليل يصل جهدها الاسموزي الى سالب ١٤,٦ بار بينما لايمكن الجذر الذي فصل من الجزء الخصري من امتصاص الماء من محاليل جهدها الاسموزي سالب ١,٩ بار.
- ٤- هناك العديد من النباتات لا تكون ضغطاً جذرياً واضحاً مثل الصنوبريات .
- ٥- أن الضغط الذي يكونه الجذر يتراوح من ١-٣ بار و هذا الضغط غير كاف لصعود الماء الى قمم الأشجار المرتفعة .
- ٦- لوحظ أن امتصاص الماء من قبل الجذور يزداد عند موت الجذور في بعض النباتات حتى يستمر النتح من أجزائها الخضرية و يعود سبب ذلك الى قلة المقاومة التي تبديها الجذور الميتة لحركة الماء المسحوبة من الأوراق بالنتح .
- ٧- إذا كان الضغط الجذري كافياً لرفع الماء الى الأعلى فان ضغط الماء داخل خشب الساق يكون موجباً و يندفع نتيجة ذلك الى الخارج عند قطع الساق ولكن الواقع غير ذلك فالماء

داخل النبات واقع تحت شد كبير ويمكن الاستدلال علي ذلك بقطع الساق بأحد النباتات بعد غمره في محلول من صبغة ملونة يلاحظ صعود الماء الي الجزئين العلوي و السفلي للساق مما يدل علي وجود تخلخل في الضغط داخل الساق

٨- لقد ثبت أن المجاميع الخضرية المقطوعة التي أطرافها في الماء تستطيع امتصاص الماء من الجزء المقطوع لفترة طويلة .

٩- تقلص سيقان الأشجار عندما يكون النتج سريعاً يدل علي حدوث ضغط سالب داخل الساق.

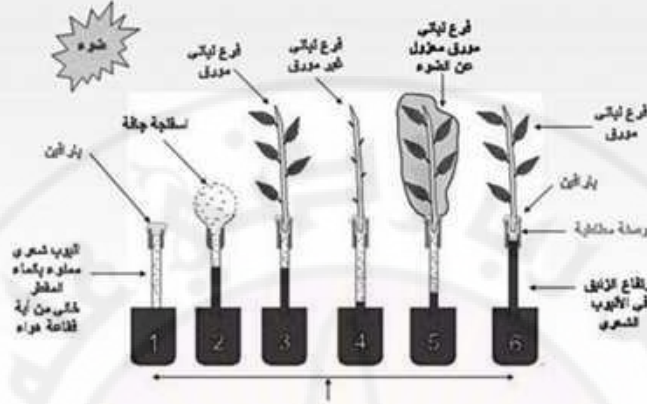
١٠- يزداد امتصاص الماء في جذور الأشجار المسبورة التي حدث فيها تشقق أو جروح التي تكثر فيها العدسات .

كل الأدلة السابقة تشير الي أن القوة المحركة للماء في النبات هي النتج وهنا لا نريد أن نقلل من أهمية الجذر في امتصاص الماء فالجذر يوفر للنبات سطح امتصاص واسع كما أن النموات الجذرية التي تضاف كل يوم تشكل أهمية بالغة في التفتيش عن أماكن جديدة من التربة يكثر فيها الماء والأيونات.

- نظرية ديكسون أو التوتر النتحى أو تماسك والتصاق جزيئات الماء:

ينقل الماء (العصارة النباتية) عبر الأوعية الخشبية إلى ارتفاعات كبيرة عكس الجاذبية الأرضية نتيجة لقوى الشد والجذب الواقعة على عمود الماء المتحرك. حيث أن عملية النتج تساعد على سحب الماء أعلى أيضاً فإن الخواص الطبيعية للماء مثل الروابط الهيدروجينية وكذلك قوى التماسك والتلاصق تزيد من تماسك عمود الماء وتجعله يتحرك إلى أعلى دون انقطاع. هذه الحالة من الشد تستمر خلال عمود الماء المستمر الاتصال من الجذور إلى الأوراق، والجهد المائي في الخلايا الحية يساعد على استمرارية هذه الحركة للماء نتيجة لقوى فرق الجهد بين التربة وجذور النباتات ثم بقية أجزاء النبات حيث يكون هذا الجهد أكثر اتجاهاً إلى أعلى النبات. وتعتبر هذه النظرية من أكثر النظريات قبولاً لتفسير ظاهرة حركة وصعود العصارة النباتية إلى ارتفاعات شاهقة قد تصل إلى ١٠٠ م (الشكل ١٠).

نظرية ديكسون Dixon's theory



(الشكل ١٠): نظرية ديكسون أو التوتر النتحى أو تماسك والتصاق جزيئات الماء

٥- انتقال النسغ الكامل في الأوعية اللحاءية

حركة الغذاء الجاهز:

١- يتحرك السكر في اتجاه الجذر إلى أسفل لاستعماله في الغذاء أو تخزينه على شكل نشاء.

٢- يتحرك إلى أعلى في اتجاه البراعم النامية على قمة الساق أو الأزهار أو الثمار في النباتات التي تسقط أوراقها شتاءً.

اللحاء هو المسار الطبيعي للغذاء في النبات

مما يتركب اللحاء:

- ١- الأنابيب الغربالية: وهي الجزء الرئيسي في اللحاء من خلالها تحمل الخيوط السيتوبلازمية الغذاء الجاهز وتنقله من مكان إلى آخر عبر الأنابيب.
- ٢- الخلية المرافقة: تكون مركب الطاقة (ATP) في أثناء قيامها بعملية التنفس لتزويد الأنوية الغربالية بالطاقة اللازمة لعملية النقل النشط للغذاء الجاهز.

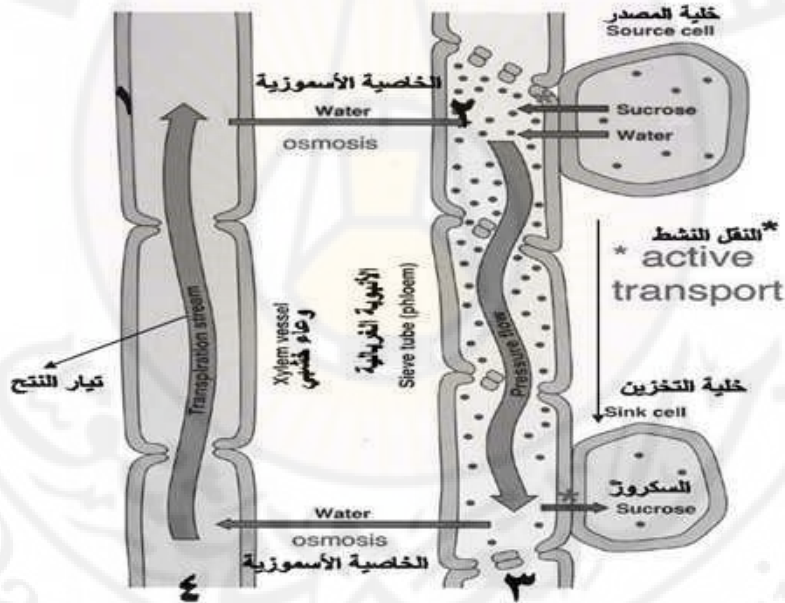
هناك فرضيتان لتفسير آلية نقل الغذاء الجاهز في النبات هما:

١- فرضية تدفق الكتلة الإسموزية:

بسبب الاختلاف في التركيز بين خلايا الورقة (مكان صنع الغذاء) وخلايا الجذر حيث تنشأ قوة تضخ الغذاء الجاهز من خلايا الورقة (عالية التركيز) إلى خلايا الجذر (منخفضة التركيز) خلال اللحاء.

٣- فرضية النقل النشط والحركة السيتوبلازمية.

وهي تفترض أن يتحد السكروز مع مواد ناقلة نشطة وعندما يصلان للحاء يتحلل المركب إلى السكروز ومواد ناقلة حيث يتحرك السكروز في اللحاء حركة دائرية باتجاه حركة الدوران السيتوبلازمية فيه ثم عبر الأنابيب الغربالية محمولاً على الخيوط السيتوبلازمية. وتزود الخلايا المرافقة الأنابيب الغربالية بمركب الطاقة (ATP) للقيام بعملية النقل النشط للمواد السكرية على الخيوط السيتوبلازمية (الشكل ١١).



(الشكل ١١): انتقال النسغ الكامل في الأنوعية اللحاءية

في تجارب مختلفة التي فحصت النقل في اللحاء، حصلوا على المعطيات التالية:
أ. السكريات تتحرك من المصادر إلى المستهلكات أيضاً إلى الأسفل وأيضاً إلى الأعلى. كل مصدر يزود سكريات للمستهلك القريب إليه.

ب. السكريات تتحرك في ألواح غربالية التي تتصل مع أنابيب غربالية. الحركة هي عن طريق سيتوبلازمية الخلايا. حجم السيتوبلازمية في الألواح الغربالية أقل من السيتوبلازمية في معظم خلايا النبتة.

ت. لحركة السكريات في اللحاء مطلوب طاقة. الطاقة مطلوبة لنقل فعال للسكريات عن طريق أغشية الأنابيب الغربالية.

ث. في نباتات عديدة، المذاب الأساسي الذي ينتقل في اللحاء هو سكر السكروز. بالإضافة الى السكريات، ينتقل في اللحاء أيضاً بروتينات، عناصر أملاح مختلفة، مركبات نيتروجينية، منظمات للنمو (هورمونات نباتية) وأحماض نووية.

ج. سرعة النقل في اللحاء هي ٠,١ - ٦ متر في الساعة (في معظم الحالات - ٠,٢ - ٢ متر في الساعة). الحركة في اللحاء سريعة أكثر من الحركة في الانتشار العادي.

٦- طرق فقد الماء من النبات:

فقد الماء من النبات يعتمد على الخواص التشريحية للنبات خاصة الأوراق (عدد وحجم الثغور - سطح الأوراق).

الظواهر المسؤولة عن فقد الماء من النبات تضم:

النتح Transpiration

الإدماع Guttation

الإدماع Bleeding

الإفراز Secretion

- الإفراز: هو فقد الماء السائل على صورة محاليل من الغدد النباتية ومن الغدد الرحيقية في الأزهار.

- الإدماع: هو فقد الماء من النبات على شكل محلول ممدد من الماء والأملاح الهمدنية والعضوية عن طريق (مواد صمغية).

- الإدماع: هو عملية فقدان النبات للماء على شكل سائل، عن طريق فتحات خاصة تسمى فتحات الإدماع (تسمى أحياناً الثغر المائي).

توجد على حواف الأوراق في نهاية العرق الوسطي وتفرعاته (الشكل ١٢).

هنالك عوامل مهمة لحدوث هذه الظاهرة:

- ١- الضغط الجذري العالي
- ٢- الامتصاص العالي للماء
- ٣- انخفاض أو انعدام النتج
- ٤- انخفاض درجة الحرارة ليلاً

تتم عملية الإدماع ليلاً . لماذا؟؟

- ١- لأن الثغور تكون مغلقة .
- ٢- نتيجة لذلك يستمر تراكم الأملاح في الجذر مما يزيد ضغطه الجذري .
- ٣- يندفع للأعلى كميات من الماء أكبر من التي يفقدها عن طريق النتج .
- ٤- هذه الكمية تجبر الماء والأملاح على المرور في فتحات الإدماع التي تعمل صمامات أمان عند النبات.



(الشكل ١٢): شكل يوضح الإدماع في النبات

٧- النتج وأنواعه:

من المعروف أن الماء ضروري لحياة النبات ويعتبر ضرورياً للإبقاء على التوازن المناسب بين فقده وامتصاصه ، كما يعتبر ضرورياً للنمو والتكوين . ويتم فقد النبات للماء في صورة مائية هو من خلال عملية الإدماع ويسمى فقد الماء من المجموع الخضري للنباتات الحبة في صورة أبخرة بالنتج.

ويمثل النتح الطريق الرئيسي لفقد الماء من النبات. والنتح أساساً عملية بخر إلا أنه يختلف عنه بعض المظاهر الطبيعية وذلك ناتج عن تركيب النبات وسلوك الثغر. ويتم النتح عامة في المرحلتين الآتيتين:

تبخر الماء من جدر الخلايا الرطبة في المسافات البينية، انتشارها من المسافات البينية إلى الجو الخارجي .

ويفقد معظم الماء المتبخر خلال الثغر ولكن بعض منها ينتشر للخارج من خلال خلايا البشرة والكيوتيكول. كما ويتم خروج بخار الماء من العديسات وذلك في النباتات الخشبية . هنالك ثلاثة أنواع من النتح:

١. النتح العديسي Lenticular transpiration

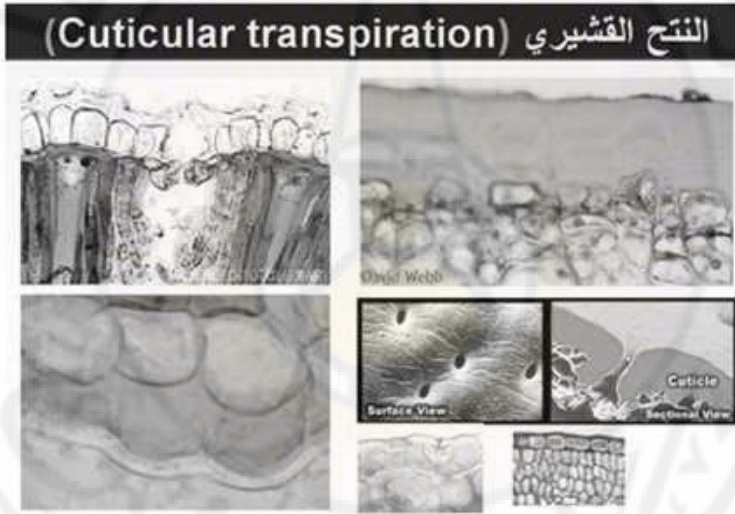
فقدان بخار الماء عن طريق العديسات lenticels التي توجد على الأنسجة الفلينية التي تغطي السيقان والأفرع والثمار. هذا النتح قد يؤدي إلى جفاف الأشجار متساقطة الأوراق، ونسبته ٠,١% من النتح (الشكل ١٣).



(الشكل ١٣): النتح العديسي

٢. النتح القشيري:

هو فقد الماء على صورة بخار ماء من أسطح الأوراق والسيقان العشبية خلال طبقة الأدمة (الكوتكل). معدل فقدان الماء بهذه الطريقة يعتمد أساساً على سمك طبقة الأدمة. النباتات التي تعيش تحت الشمس في البيئات الجافة لها طبقة سميكة من الأدمة وبالتالي فقد الماء يكون ضئيلاً بخلاف ما يتم في النباتات الظلية ونباتات البيئات الرطبة التي تحتوى على طبقة خفيفة أو لا تحتوى بتاتاً وبالتالي تعاني من فقد الماء العالي عندما تسود الظروف المحفزة للنتح. ونسبته ٣ - ١٠ % من النتح الكلي. ويعد عاملاً محدداً للتوزيع الجغرافي للنباتات (الشكل ١٣).

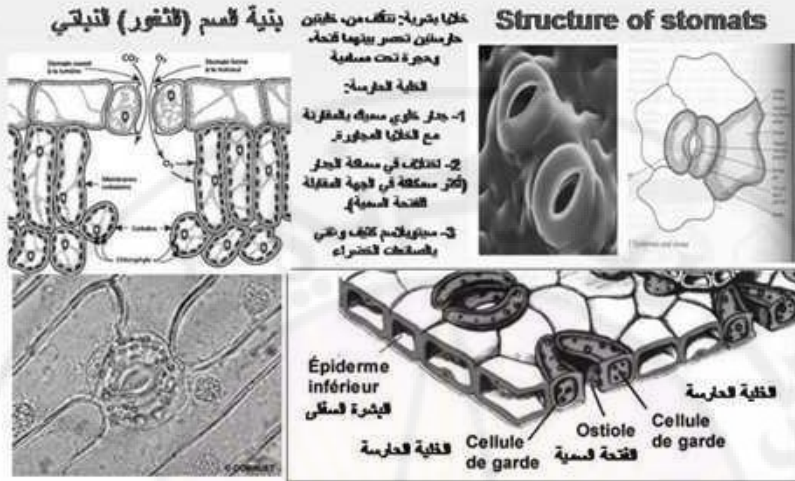


(الشكل ١٣): النتح القشيري

٢. النتح المسامي: Stomatal transpiration

هو فقد الماء عن طريق فتحات الثغور الموجودة على جانبي الورقة. ٩٠% من فقد الماء يتم عبر النتح المسامي. يتم التدفق النتحي لوجود الطور المتصل للماء، نظرية الشد المتماثل برهننت على كمية ومعدل الماء المفقود عن طريق عملية النتح (الشكل ١٤).

النتح المسامي Stomatal Transpiration — بنية للمسامات



(الشكل ١٤): النتح المسامي

- حركة الماء في الورقة

تمثل الأوراق المرحلة النهائية لحركة الماء في النبات .يتصل نصل كل ورقة بالساق في عقدة الساق وفي العقدة يبرز النسيج الناقل الذي يغذي الورقة بالماء ويتوزع النسيج الناقل في كل ورقة باختلاف النبات .ففي أوراق معظم النباتات ذات الفتحة الواحدة تكون العروق موازية للعرق الرئيسي وتتفرع من هذه العروق فروع صغيرة ليصل الماء الى كل منطقة في الورقة وفي نباتات ذات الفلقتين يختلف توزيع العروق في أوراقها فبعضها ذات عروق راحية حيث تتصل العروق الثانوية في الورقة بالعرق الرئيسي عند قاعدة الورقة .وفي البعض الآخر تكون العروق ريشية حيث يمتد العرق الوسطى الى حافة الورقة وتتصل بها الأفرع من الجانبين.

٨- المسامات النباتية - بنيتها:

والثغور عبارة عن فتحات بالبشرة محاطة بزواج من خلايا البشرة تعرف بالخلايا الحارسة وهي التي تتحكم في حجم فتحاتها.

ويتراوح عدد الثغور من ١٠٠٠ إلى ٢٠٠٠ لكل سم ٢ في النجيليات ولأكثر من ١٠٠,٠٠٠ لكل/سم ٢ وهذه الثغور عند تمام انفتاحها تشغل ١ - ٢% من سطح الورقة الكلي

عادة ما تكون عدد الثغور أكثر في أوراق النباتات المشمسة الجافة عن تلك النامية في الأماكن الظليلة الرطبة. وتوجد الثغور على السطح السفلي فقط للأوراق في العديد من أنواع مثل النباتات الخشبية ولكن في أنواع كثيرة أخرى توجد على كلا السطحين.

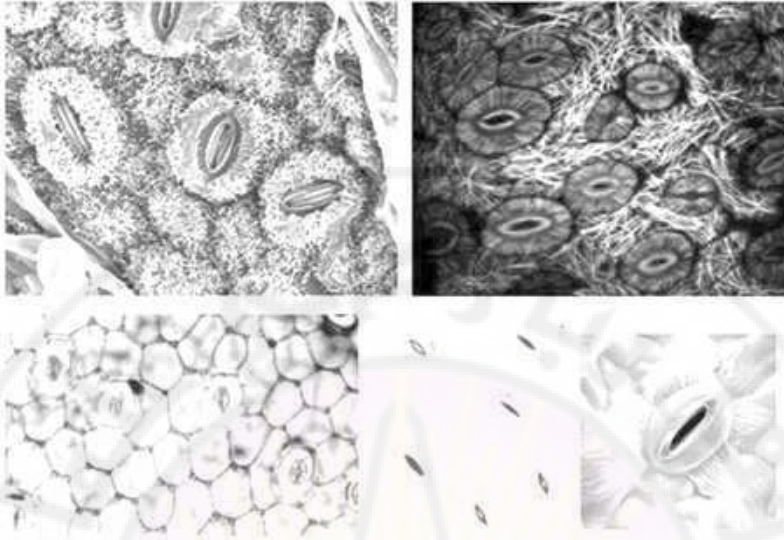
قد أوضح العلماء أن التعدد الثغري يتوقف على رطوبة البيئة فتصاحب الظروف الجافة تعدد كبير في عدد الثغور. أما في الظروف الرطبة فيصاحبها انخفاض في تعدد الثغور. كما لاحظ العلماء أن فتحة الثغر الكلية في وحدة مساحة سطح الورقة تكون كبيرة في ظروف الجفاف عنها في الظروف الرطبة بالرغم من المساحة الكبيرة التي يبلغها الثغر في الظروف الرطبة.

- الثغور هي فتحات ميكروسكوبية دقيقة توجد في بشرة الأوراق والسوق ويفقد النبات حوالي ٩٥% من الماء عن طريقها (بالنتح).
- من أهم الصفات الفسيولوجية للنباتات هي تبادل الغازات بين الأوراق والجو المحيط. ومن أهم الغازات التي يتم تبادلها هي الأوكسجين وثنائي أكسيد الكربون وأيضا من هذه الصفات فقد الماء في صورة بخار عن طريق الثغور إلى خارج النبات في عملية النتح لكي يحدث الاتزان المائي داخل النبات.
- الثغور ثقب صغيرة في الأوراق والسوق الحديثة تسمى (stomata) ثغور ومفردها ثغر (stoma) تقوم بدور بارز جداً في فسيولوجيا النبات حيث تعمل على تنظيم عملية تبادل الغازات:
- وجودها: توجد في جميع نباتات المملكة النباتية عدا الطحالب والفطريات وتوجد في جميع أجزاء النبات عدا الجذور.
- عدد وتوزيع الثغور: يختلف عدد الثغور باختلاف النبات ونوعه والبيئة التي يعيش فيها.
- يتكون الجهاز الثغري من

١- خليتين حارستين Guard cells

٢- غرفة تحت الثغر substomatal chamber

٣- فتحة الثغر (Stomatal aperture) تحاط بالخليتين الحارستين (الشكل ١٥).



(الشكل ١٥): المسامات النباتية وبنيتها

٩-آلية انفتاح وانغلاق المسامات

للخلايا الحارسة جدار داخلي والمواجه للفتحة الثغرية سميك، مقارنة مع الجدران المقابلة لها أي الخارجية ذات الجدر المرنة. يزداد الضغط الانتفاخي للخلايا الحارسة بدخول الماء إليها من الخلايا المجاورة. بانتفاخ الخلايا الحارسة تتأثر جدرانها الخارجية وهي الأرق بشكل أكبر من تأثر الجدران السميكة أي الداخلية، ولذلك تتمدد إلى داخل خلايا البشرة المحيطة. ويؤدي التغير الحاصل في شكل الخلايا الحارسة إلى زيادة مساحة فتحة الثغر. أما نقصان الانتفاخ في الخلايا الحارسة فيحدث بسبب فقدان الماء، ومن ثم يسمح بتقلص الحجم بأن تستعيد الجدران الداخلية المرنة شكلها الأولي مما يسبب في انغلاق الثغر.

وتتم ميكانيكية الفتح والغلق على النحو التالي:

النظرية الأولى: هذه النظرية هي نظرية العالم سكارث Scarth والتي يطلق عليها اسم The starch-sugar hypothesis

وقد تم اعتماد هذه النظرية بعد ان لوحظ ان نسبة النشا تكون مرتفعة في الخلايا الحارسة في الظلام وتكون منخفضة في وجود الضوء في النهار. كما ان ذلك يقترن مع

ارتفاع الـ pH عندما تكون الثغور مفتوحة حيث يصل الى 6-7 بينما تنخفض هذه النسبة عند غلق الثغور الى 4-5. من هذه الملاحظات تم الاستنتاج ان فتح الثغور في الضوء ناتج من ارتفاع في الـ pH الذي ينشط انزيمات تحويل النشا الى سكر خافضا جهد الخلايا الحارسة. ارتفاع الـ pH في الضوء ناتج عن خفض نسبة ثاني اكسيد الكربون الذي يستعمل او يمتص في عملية التمثيل الضوئي خلال النهار او خلال وجود الضوء مما يؤدي الى نقص في تكوين الاحماض. اما في الليل فيحدث العكس حيث يتم اطلاق كميات كبيرة من ثاني اكسيد الكربون الذي يؤدي الى خفض الـ pH أي زيادة الحموضة وهذا ما يعمل على تحول السكر الى نشاء عن طريق تنشيط انزيمات مثل Phosphorylase.

الثغور (stoma) التي توجد بشكل اساسي على السطح السفلي للورقة وللسيقان الغضة يكون مفتوحا بشكل بسيط.

كل ثغر محاط بخليتين حارستين تحتويان على كمية كبيرة من الكلوروبلاست. الجدار الداخلي المواجه للفتحة لكل خلية يكون اكبر سمكا من طرفه البعيد عن الفتحة. اذا الثغور له تركيب مناسب حيث انه يستطيع التحطم في عمية النتح، فعندما يكون مغلقا لا يوجد نتح وعندما يفتح يتم النتح.

عمليتا الفتح والغلق يتم التحكم بهما بواسطة التغير في الضغط داخل الخلايا الحارسة:

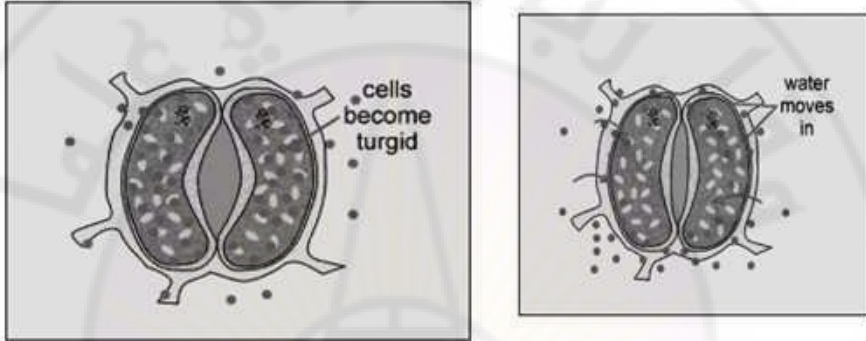
خلال النهار:

يقوم النبات بعملية التمثيل الضوئي في البلاستيدات الخضراء للخلايا الحارسة، حيث يتم تكوين السكر خلال النهار، وهذا السكر المتكون يعمل على خفض الضغط في الخلايا الحارسة ونسبة ثاني اكسيد الكربون تنخفض نتيجة لامتصاص واستخدامه في عملية التمثيل الضوئي وهذا الانخفاض يعمل على انخفاض حموضة الخلايا الحارسة او ارتفاع الـ pH أي يصبح وسط الخلايا الحارثة اكثر قاعدية.

هذا الوسط القاعدي يشجع تحول النشاء الى سكر عن طريق تنشيط انزيم الـ Phosphorylase، هذا الانزيم حساس جدا لعملية التغير في الـ pH .

إذا زيادة السكر من عملية التمثيل الضوئي مباشرة رغم قلة كميتها وكذلك تحول النشاء الى سكر عن طريق خفض CO_2 وزيادة الـ pH يعمل على نقص في تركيز الماء داخل الخلية،

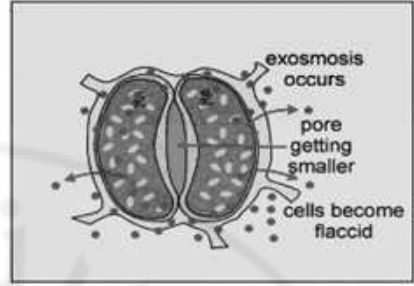
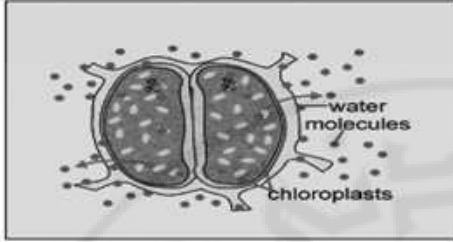
وهذا النقص في تركيز الماء يعمل على انخفاض في الجهد المائي للخلايا الحارسة مما يعمل على اندفاع الماء للداخل عن طريق امتصاصها للماء من خلايا البشرة المحيطة بها. امتلاء الخلايا الحارسة يعمل على انتفاخها وزيادة ضغط الامتلاء وتصبح الخلايا صلبة. إذا هذا الامتلاء يعمل على تقوس الجدار الرقيق البعيد عن الفتحة للخارج جاذبا معه الغشاء السميك المواجه للشعر حيث ينحني للداخل وهذا ما يسبب فتح الشجر.



(الشكل ١٦): انفتاح المسام

خلال الليل:

التمثيل الضوئي يتوقف وبالتالي سحب ثاني اكسيد الكربون يتوقف ويستمر التنفس الخلوي وبالتالي نسبة ثاني اكسيد الكربون تزداد في محيط الخلايا الحارسة. هذه الزيادة تسبب انخفاض ال pH أي ان الوسط يصبح أكثر حموضة وهذا مايسبب تحول السكر الى نشاء في الخلايا الحارسة وبما أن النشاء لا يذوب في الماء فسيسبب هذا ارتفاع الجهد المائي للخلايا الحارسة مقارنة مع جهد الخلايا المساعدة او خلايا البشرة المحيطة وهذا الارتفاع يدفع بالماء خارج الخلايا الحارسة فينخفض الضغط على الجدار الخلوي فيعود الى مكانة فيغلق الشجر. ويجب الإشارة هنا إلى أن العوامل البيئية وبعض المركبات لها تأثير مباشر على عملية انفتاح وإغلاق الشجر.



(الشكل ١٧): انغلاق المسام

على الرغم من بساطة هذه النظرية إلا أنها تعتبر غير كافية لتفسير فتح وغلق معظم الثغور وذلك نظراً للآتي:-

- ١- الخلايا الحارسة في البصل لا تحتوي على نشاء مطلقاً والثغور تفتح وتغلق أيضاً. إن التغير في تركيز CO_2 يجعل حساسية له في حدود ٠,٠١-٠,٠٣% وهذا التركيز ليس كافياً لإحداث تغير في درجة الحموضة للخلايا الحارسة ولا يتناسب مع التغير الفعلي في درجة الحموضة من ٥-٧ والذي أمكن قياسه في أثناء انتفاخ الخلايا الحارسة.
- ٢- إن التحول الداخلي للنشاء إلى سكر يعتبر بطيئاً جداً مقارنة مع سرعة استجابة الثغور وعملية الفتح.

- ٣- لا توجد في هذه النظرية أي دلالة على تأثير الضوء الأزرق في فتح الثغور والذي ثبت انه يلعب دوراً رئيسياً في عملية الفتح والغلق.

النظرية الحديثة:

يتعلق بمفهوم النظرية الأولى ولكن تعتمد أساساً على أيونات البوتاسيوم K^+ والكلوريد Cl^- والهيدروجين H^+ وكذلك الأحماض العضوية:-

الموجات الضوئية الزرقاء تمتص بواسطة صبغة الزياكسانثين zeaxanthin وهي عبارة عن (a carotenoid pigment) هذا يؤدي إلى تنشيط مضخة البروتونات في أغشية الخلايا الحارسة مما يعمل على ضخ البروتونات خارج سيتوبلازم الخلايا الحارسة مولدا حركة نشطة للبروتونات (proton motive force) أي تدرج كهروكيميائي عبر الغشاء مما يعمل تغيرات كبيرة في ال pH منتجا توترا عبر الاغشية تصل احيانا الى ١٢٠ فولت هذا ما يؤدي

الى فتح القنوات البروتينية التي تسمح بالتدفق السلبي لأيونات البوتاسيوم الموجبة الى داخل الخلايا الحارسة لكي يعادل خروج البروتونات. يتم ايضا دخول ايونات الكلوريد السالبة عن طريق تزاوجها (coupled) مع بعض البروتونات العائدة عبر القنوات (Cl/H symport) (حتى يتم معادلة واتزان الشحنات الكهربائية). هذا التراكم الايوني يعمل على خفض الجهد داخل الخلايا الحارسة مؤديا الى انتفاخ الخلايا الحارسة وبالتالي فتح الثغور.

هذا التراكم الايوني وانخفاض الجهد داخل الخلايا الحارسة يزداد مع تقدم النهار عن طريق تكوين السكر الناتج من بدء نشاط عملية التمثيل الضوئي وكذلك ايضا فإن الضوء الازرق يعمل على تحلل النشا إلى سكر.

خلال عملية تحلل النشا يتم تكوين حمض الفسفواينول بيروفيك (PEP) الذي يتحد مع CO_2 مكونا حمض الاكزالو استك الذي يتحول بدورة الى حمض الماليك ويعتقد ان البروتونات H^+ المستعملة في عملية الضخ البروتوني ناتجة عن حمض الماليك.

- هناك بعض الاستثناءات الأخرى بالنسبة للضوء فعلى سبيل المثال:
- نباتات مثل البطاطا، البصل، الكرنب تغلق بعد 3 ساعات من غروب الشمس ويمكن أن تغلق في النهار إن عرضت للذبول في حين أن نبات ذيل الحصان *Equisetum asvense* تظل مفتوحة حتى لو تعرضت للذبول.

- ثغور بعض النجيليات تفتح ساعة أو اثنتين خلال النهار وبعضها لا يفتح إطلاقاً.
- الحرارة أيضاً تلعب دوراً مهماً في عملية فتح وغلق الثغور ويرتبط هذا العامل مع عوامل أخرى مثل الضوء فدرجة حرارة أقل من (0) حتى في الضوء فإن بعض النباتات تبقى ثغورها مغلقة وعند رفع درجة الحرارة فإن الثغور تفتح وهذا حال نبات، القطن والكاميلياء. ولكن في درجة حرارة عالية (30° فما فوق) فإن فتح الثغور يقل وهذا ناتج عن أن درجات الحرارة العالية تؤثر على تركيز CO_2 حيث يرتفع تركيزه في المسافات البينية وهذا ناتج عن زيادة معدل التنفس.

ويعتقد ان التغيرات في الفتح والغلق والمخالفة للتنظيم البيولوجي الطبيعي للنباتات تنتج بفعل تأثير هرمونات الفتح والغلق اي السيوكيين وحمض الابسيسيك بالترتيب حيث ان الثغور تبدو تحت تأثير آلية تشمل الفعل المتعارض لهذين الهرمونين ويتم تشجيع الثغور على الانفتاح وذلك على تراكيز من السيوكيين، تتراوح بين $0.01-0.05 \mu \text{molar}$ بينما يؤدي

حمض الابسبسبك إلى إغلاق الثغور على نفس التراكيز، وهذان الأنزيمان يعملان على تنظيم فتح وغلق الثغور بناء على تأثيرهم على التدفق الأيوني.

١٠-العوامل المؤثرة في انفتاح وانغلاق المسامات

• تغيرات معدل النتح والعوامل المؤثرة فيه

أولاً . عوامل داخلية : Plant Factors

تتأثر سرعة النتح ببعض العوامل الداخلية التي ترجع إلى النبات وطبيعة تكوينه، وأهم هذه العوامل: شكل الورقة وتركيبها. Leaf State and Structure ووضعتها بالنسبة لمحور الساق فالأوراق ذات الوضع الأفقي المتعامد مع الساق والتي تعترض كمية أكبر من أشعة الشمس والضوء بحيث ترتفع درجة حرارة الورقة والتي تؤدي إلى زيادة معدل النتح ، كما أن لسمك الأوراق تأثيراً على معدل النتح ، فزيادة سمك الأوراق تقلل من عملية النتح .

١. المساحة الورقية . Leaf Area

يزداد النتح بزيادة مساحة سطح الورقة ، كما وجد أن زيادة دليل مساحة الأوراق يؤدي إلى زيادة معدل النتح والبخر إلى أن يصل دليل مساحة الأوراق إلى القيمة التي عندها يمكن اعتراض ٨٠ % من الأشعة الساقطة على النباتات ، ولا تحدث زيادة في معدل النتح عن هذه القيمة .

٢. وجود أغشية شمعية تغطي سطح الأوراق وربما أجزاء أخرى من النبات كما هو الحال في التريتكال وهذه الطبقة تمكن النباتات من الاحتفاظ بالماء وتقليل نسبة فقد الماء وفي نباتات فول الصويا تعمل النباتات على تقليل فقد الماء عن طريق انثناء الأوراق من الخارج إلى الداخل مما يعمل على تعريض السطح السفلي للورقة والذي يحتوي على شعيرات شفافة لامعة للشمس وهذه الشعيرات يمكنها أن تعكس كمية من الضوء ، وبالتالي تقليل معدل النتح .

٣. نسبة المجموع الجذري إلى المجموع الخضري Root/Shoot Ratio: حيث يزداد النتح كلما زادت هذه النسبة نتيجة لزيادة معدل الامتصاص . أما في حالة الظروف التي يقل فيها معدل امتصاص الماء مقارنة بكمية الماء التي تفقد عن طريق النتح بالتالي سوف

يعاني النبات من نقص الماء داخله. ولقد وجد ان السورجم ذات معدل نتح أعلى من الذرة الشامية الا ان الجنور الثانوية فى السورجم تكون أكثر نمواً و تطوراً عن الذرة الشامية، وقد يكون هذا السبب هو قدرة نباتات السورجم على تحمل الظروف القاسية (الجفاف) لقدرة المجموع الجذرى للسورجم على ان يمد النبات بأحتياجاته تحت الظروف غير الملائمة عما يقدمه المجموع الجذرى للذرة الشامية.

ثانياً . عوامل خارجية : Environmental Factors

أ- شدة الضوء . Light

ب- درجة حرارة الهواء . Air Temperature

ت- الرطوبة النسبية . Relative Humidity

ث- الرياح . Winds

ج- سرعة امتصاص الماء من التربة . Availability of Soil Water Absorption

■ شدة الضوء : الضوء من أهم العوامل البيئية المؤثرة على سرعة النتح فالشعور تفتح في الضوء وتغلق في الظلام . وعندما تفتح الشعور يزداد النتح بسرعة لأن الشعور تمثل المنفذ الرئيسي لخروج الماء . أيضاً فإن الضوء يزيد من حرارة الأوراق وهذا يؤدي إلى سرعة النتح وذلك لأن الحرارة تزيد من حركة جزيئات الماء .

■ درجة حرارة الهواء : تزيد درجة حرارة الهواء من قدرة التشبع البخاري للهواء أي أن درجة الحرارة تزيد من قدرة الهواء على حمل كميات أكبر من بخار الماء كذلك فإن زيادة درجة حرارة الهواء تؤدي إلى زيادة فرق الجهد بين الهواء الخارجي والداخلي للورقة وهذا يؤدي إلى سرعة النتح كما أن درجة حرارة الهواء تؤثر على حرارة الورقة حيث أن ارتفاع حرارة الورقة يسبب زيادة حركة جزيئات الماء والتأثير على حركة الشعور .

■ الرطوبة النسبية: وهي النسبة بين كمية بخار الماء الفعلية في الهواء في درجة حرارة معينة إلى أقصى كمية يمكن أن يحملها الهواء عندما يكون مشبعاً عند نفس الدرجة ويختلف بخار الماء اللازم للإشباع باختلاف درجات الحرارة . وعلى العموم كلما زادت الرطوبة النسبية للهواء المحيط بالنبات أدى ذلك إلى تقليل معدل النتح والعكس صحيح .

■ الرياح: تأثير الرياح في سرعة النتج يتداخل مع عوامل أخرى وعموماً تؤدي الرياح إلى زيادة النتج حيث يزيد الهواء الرطب المحيط بالورقة و تبدله بهواء أقل رطوبة أي أقل جهداً وبالتالي زيادة الفرق في الضغط البخاري بين نسيج الورقة والهواء المحيط و.. زيادة النتج .

والواقع فإن زيادة سرعة الرياح عن الحدود المعقولة يؤدي إلى فقدان الماء بسرعة من الأوراق وهذه بدوره يسبب غلق الثغور مما يقلل من سرعة النتج .

■ سرعة امتصاص الماء من التربة : تتأثر سرعة النتج بسرعة تزويد الماء إلى أجزاء النبات الخضرية فإن كان امتصاص الماء سريعاً يتحكم بالنتج العوامل البيئية المحيطة بالجزء الخضري أما إذا كانت سرعة الامتصاص محدودة تحكمت بالنتج ظروف التربة وتتأثر سرعة الامتصاص بالعوامل الآتية :

١. توفر ماء التربة .

٢. حرارة التربة .

٣. تهوية التربة .

٤. تركيز محلول التربة أو جهدها الأسموزي .

جميع عوامل التربة الأخرى تؤثر في سرعة النتج بصورة غير مباشرة .

● دور عملية النتج وفوائدها

للنتج فوائد عديدة نذكر منها ما يلى :

أ- تبريد الأوراق: Effect of leaf Cooling خاصة عند ارتفاع درجة حرارة النبات.

ب- امتصاص العناصر الغذائية وانتقالها : Absorption and Translocation of Minerals حيث تساهم حركة الماء في نقل الأيونات من الجذور إلى أعلى النبات . وزيادة النتج يسرع في حركة الماء وبالتالي زيادة امتصاص وانتقال العناصر الغذائية .

ت- يساعد على صعود العصارة النباتية Availability of Essential Elements من: الجذر إلى أعلى النبات وذلك للتعويض عن النقص الحاصل في الأجزاء الخضرية نتيجة للتبخر .

ث- أهميته في نمو النبات Effect on Growth and Development : تؤدي زيادة النتح الى زيادة امتصاص الماء من التربة وبالتالي تحسين الحالة المائية للنبات مما يزيد من النمو الخضري والزهري (عند توفر المياه بكميات كافية).

• تنظيم عملية النتح، والتوازن المائي.

في مناخ حار وجاف تفقد النباتات الزراعية بالنتح كمية مياه أكبر من كمية المياه المستوعبة. في هذه الحالات يحدث نقص بالماء في أنسجة النبات، وهذا يؤثر بشكل سلبي على عملية البناء الضوئي وعلى تبادل المواد. نمو النبات يتضرر، المنتوج يتضرر وأحياناً النبات يموت. الوسيلة الأساسية التي يقوم به المزارعون للمحافظة على توازن ماء سليم في النبات هو ري النباتات. وسيلة أخرى للمحافظة على توازن الماء، هو تقليل النتح. ممكن تقليل النتح بواسطة زيادة تركيز CO_2 في الهواء. ارتفاع تركيز CO_2 في الهواء يؤدي الى تقليل في فتح الثغور وتقليل النتح، وفي نفس الوقت يزيد وتيرة البناء الضوئي. هذه الوسيلة ناجعة وممكنة فقط في بيوت نمو مغلقة (وليس في حقل مفتوح).

الامكانية لتقليل النتح بدون الضرر بعملية البناء الضوئي قادت الباحثين الى بذل مجهود كبير في البحث حول مواد معيقة للنتح. يرشون هذه المواد على اوراق نباتات زراعية لتقليل المياه المفقودة بعملية النتح. هذه المواد تعمل عن طريق منع فتح الثغور، أو عن طريق بناء طبقة دقيقة تعيق خروج بخار الماء. حتى الان لا يوجد نتائج عملية من استعمال معيقات النتح، ولذلك معظم الجهود تبذل في تطوير طرق ري ناجعة.

١١- دور عملية النتح وفوائدها:

Significance of Transpiration : فوائد النتح

للنتح فوائد عديدة نذكر منها ما يأتي:

- تبريد الأوراق: Effect of leaf Cooling خاصة عند ارتفاع درجة حرارة النبات.
- امتصاص العناصر الغذائية وانتقالها : Absorption and Translocation of Minerals حيث تساهم حركة الماء في نقل الأيونات من الجذور إلى أعلى النبات. وزيادة النتح يسرع في حركة الماء وبالتالي زيادة امتصاص وانتقال العناصر الغذائية .

- يساعد على صعود العصارة النباتية Availability of Essential Elements : من الجذر إلى أعلى النبات وذلك للتعويض عن النقص الحاصل في الأجزاء الخضرية نتيجة للتبخر .

- أهميته في نمو النبات Effect on Growth and Development : تؤدي زيادة النتج الى زيادة امتصاص الماء من التربة وبالتالي تحسين الحالة المائية للنبات مما يزيد من النمو الخضري والزهري (عند توفر المياه بكميات كافية) .

مضار النتج : Debenefits of Transpiration

يعتبر النتج العالي هو السبب الرئيسي لحدوث الإجهاد المائي للنبات وخاصة تحت ظروف المناطق الجافة وشبه الجافة التي يقل فيها محتوى الرطوبة في التربة حيث أن معظم الماء الممتص يفقد بعملية البخر والنتج (٩٥ - ٩٨ %) مما يسبب قلة الإنتاج وزيادة الاستهلاك المائي تحت هذه الظروف .

طرق قياس النتج : Measurement of Transpiration

يمكن استخدام عدة طرق لقياس النتج وتعتمد هذه الطرق على قياس الماء الممتص أو بخار الماء المفقود . ومن أهم هذه الطرق :

١. الطريقة الوزنية . Weighing Methods

٢. طريقة تقدير الماء الممتص . Measurement of Water Absorption

٣. تقدير كمية بخار الماء المفقود . Measurement of Water Vapor

٤. طريقة البوتوميتر Potometer

- الطريقة الوزنية:

حيث تستعمل نباتات مزروعة في أصص صغيرة حيث يتم تغطية سطح التربة بمادة عازلة لمنع التبخر ثم يوزن الأصيص وتترك فترة زمنية كافية للنمو حيث يتم أخذ الوزن على فترات فيحسب الفرق في الوزن بين فترة وأخرى ويعزي هذا الفرق في الوزن لكمية الماء المفقودة بواسطة النتج.

ومن الطرق الوزنية أيضاً طريقة قياس فقدان الوزن من الأوراق والأغصان المقطوعة. حيث تقطع ورقة أو غصن ثم توزن مباشرة بعد القطع بميزان حساس ثم تترك فترة زمنية قصيرة ثم توزن مرة أخرى فيكون الفرق في الوزنين بين الفترتين هو كمية الماء المفقودة بالنتج.

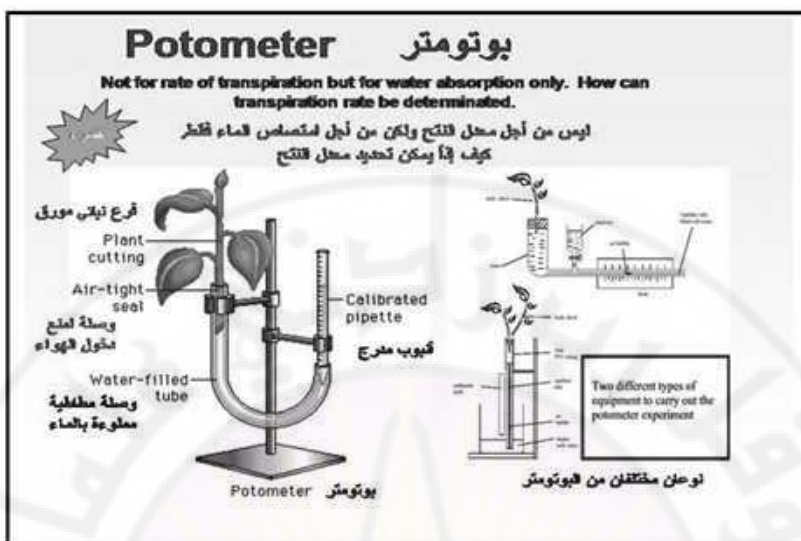
- تقدير كمية بخار الماء المفقود:

تعتمد هذه الطريقة على تغير لون ورقة الترشيح المشبعة بمحلول من كلوريد الكوبليت ٣ %، حيث يتحول لون الورقة من اللون الأزرق عندما تكون جافة إلى اللون الوردي عندما تتعرض لبخار الماء الخارجي من العينة النباتية المدروسة وتعتمد درجة التلوين على كمية بخار الماء الممتص. تستعمل هذه الطريقة لمقارنة سرعة النتح للنباتات ولا يمكن الاعتماد عليها من الناحية الكمية.

وهناك طريقة أخرى لتقدير كمية بخار الماء المفقود حيث يوضع النبات أو الورقة في حيز زجاجي مغلق يسمح بنفاذ الضوء تتصل به أنبوتان أحدهما لدخول الهواء والأخرى لخروجه ويمكن حساب كمية بخار الماء الخارجة بالنتح من حساب بخار الماء في الهواء الداخل والخارج ويستخدم لذلك مداد ممتصة للرطوبة مثل كلوريد الكالسيوم حيث يحسب التغير في وزن المادة الممتصة. لإجراء القياس يمر الهواء عبر الحيز المغلق أولاً لفترة زمنية معلومة ثم يحسب التغير في وزن المادة .. ثم يوضع النبات ويمر الهواء بسرعة معلومة ولمدة معلومة ويقاس التغير في وزن المادة الممتصة ومن الفرق بين الوزن الأول والوزن الثاني يمكن حساب سرعة النتح.

- طريقة قياس الماء الممتص (الطريقة الحجمية) (البوتوميتر): Potometer

تستخدم هذه الطرق أو الأجهزة لقياس معدل النتح وزناً، والبوتومترات متعددة الأشكال لا مجال لحصرها على أن الأساس فيها واحد لذا فذكر مثال لها كما في الشكل (١٨) يكفي، حيث يوضع فرع مورق من النبات ويثبت في قطعة من الفلين أو سدادة مطاطية لجعل هذا الجزء على اتصال بمستودع الماء، والماء المفقود على هيئة بخار يستعاض عنه بكمية مساوية من السائل في مستودع البوتوميتر، ويمكن الاستدلال بفقاعة الهواء في الأنبوبة الشعرية ذات الوضع الأفقي والمتصلة بمستودع الماء على كمية ما يفقد من الماء في زمن معين ومنه يمكن تقدير معدل النتح بمعرفة حجم الماء ومساحة سطح الورقة أو الأوراق في ذلك الفرع.



الشكل (١٨): بعض أنواع البوتومات المستخدمة في قياس معدل النتح حجماً.

ويمكن معرفة كمية الماء المفقود بالنتح من حساب الزمن والمسافة التي قطعتها الفقاعات على الانبوبة الشعرية المدرجة وقطر الأنبوب. وطريقة البوتوميتر مثالية لدراسة وملاحظة تأثيرات الظروف البيئية المختلفة على سرعة ومعدل النتح (الحرارة، الضوء، حركة الهواء) إلا أن درجة أو حدود الثقة في هذه الطريقة غير كاملة حيث أنها تقيس امتصاص الماء وليس النتح وتحت ظروف معينة يمكن أن تختلف من وقت إلى آخر ومن مكان إلى آخر.

الفصل الثالث

التغذية المعدنية

١- المتطلبات الغذائية المعدنية:

لكي يقال إن هذا العنصر الغذائي ضروري يجب إن يتوفر فيه واحد من هذه الشروط أو جميعها وهذه الشروط هي :

- ١- يدخل بصورة مباشرة في تركيب مادة النبات أو احد أعضائه.
 - ٢- بدون هذا العنصر لايمكن للنبات من إكمال دورة حياته .
 - ٣- نقص العنصر الغذائي يؤدي إلى ظهور أعراض نقص خاصة بهذا العنصر .
 - ٤- إن مظاهر نقص هذا العنصر لا تنزل إلا بإضافة العنصر المفقود .
 - ٥- لا يمكن إن نعوض العنصر الغذائي عن أي عنصر آخر في جميع وظائفه .
 - ٦- له دور مفيد في التفاعلات الحيوية التي تحدث في النبات أو انه يزيل الأثر الضار الناجم عن التفاعلات الحيوية التي يقوم بها النبات .
- يؤدي عدم اتزان العناصر الغذائية سواء بالنقص أو بالزيادة إلى الإضرار بنمو النبات. ويعد تشخيص الحالات الناتجة عن نقص أو زيادة العناصر الغذائية عملية في غاية التعقيد إذ إن وجود هذه العناصر في التربة يعتمد على عديد من العوامل وهي:
- أ - العوامل الطبيعية للتربة (الجدول ٢).
 - ب- محتوى التربة من المادة العضوية.
 - ج- نشاط الأحياء الدقيقة في التربة.
 - د- درجة الحرارة.
 - هـ- نوع النبات.
 - و- حدوث أمراض تعيق امتصاص النبات للمغذيات.

جدول (٢): معدل غسيل بعض المغذيات النباتية من قطاعات الأراضي مختلفة القوام.

معدل غسيل بعض المغذيات النباتية من قطاعات الأراضي مختلفة القوام						
كغ/هكتار / سنة (Kg/Ha/Yr)					المحتوى من	التربة
K	Na	Ca	Mg	N	الطين	
7-17	9-59	110-300	17-34	12-25	< 3 %	رملية
0-14	1-69	0-242	0-37	0-27	16 %	رملية لومية
3-8	11-45	21-176	9-61	9-44	28 %	لومية
3-8	9-42	72-341	10-54	5-44	39 %	طينية

يضاف إلى ما سبق أن هناك عدداً من العوامل تحد أحياناً من إمكانية الاعتماد على الأعراض المرئية في تشخيص نقص العناصر وهي:

أ- تختلف أعراض نقص عنصر ما باختلاف النوع النباتي (الجدول ٣). فقد تكون أعراض ما دليل على نقص عنصر ما في أحد الأنواع النباتية ولكنه لا يدل على نقص نفس العنصر في نوع آخر.

ب - هناك أعراض متشابهة قد تنتج عن نقص عناصر مختلفة.

ج- قد يكون النبات متأثر بالفعل بصورة كبيرة قبل ظهور الأعراض.

د- قد تكون الأعراض ناتجة عن نقص أكثر من عنصر أو عن زيادة عناصر أخرى.

جدول (٣): يوضح ظروف الأراضي حيث يوجد أعراض نقص العناصر الصغرى.

ظروف الأراضي حيث يوجد أعراض نقص العناصر الصغرى		
العناصر الصغرى	ظروف التربة المسببة لنقص العناصر	المحاصيل الحساسة
Boron (B)	أراض حامضية - فقيرة في المادة العضوية	برسيم حجازي - برسيم مصري - فول سوداني - قطن - بنجر سكر - كرنب
Copper (Cu)	أراض عضوية - أراض قلوية	ذرة - بصل - حبوب صغيرة - بطيخ
Iron (Fe)	أراض رملية مغسولة - فقيرة في المواد العضوية - أراض قلوية - أراض غنية بالفوسفور	موالح - برسيم مصري - فول صويا
Manganese (Mn)	أراض مغسولة - متعادلة - أو قلوية غنية بالمواد العضوية	برسيم حجازي - حبوب صغيرة - فول صويا - بنجر سكر
Zinc (Zn)	أراض رملية مغسولة فقيرة في المادة العضوية - أراض متعادلة أو قلوية أو غنية بالفوسفور	ذرة - فول - الذرة البيضاء

لذا فإن تشخيص حالات نقص العناصر يحتاج إلى مزيد من الدراية والخبرة. وعلى ذلك فإن التشخيص بناءً على الأعراض المرئية (الصورة البصرية) قد لا يكون دقيقاً إلا في حالة اكتساب الشخص خبرة بنوع ما أو أنواع نباتية محددة. وغالباً ما يحتاج تشخيص أعراض نقص العناصر إلى إجراء تحليل للأنسجة. بالإضافة إلى متابعة حالة النبات بعد إمداده بالعنصر أو العناصر التي أشار التشخيص إلى نقصها.

وقد يكون التأثير السام مباشراً أو يكون غير مباشر نتيجة تأثيره في تيسر عنصر آخر أو بتداخله مع بعض العمليات الفيزيولوجية العادية داخل النبات (الجدول ٤).

جدول (٤): التأثير السام المباشر أو غير المباشر لبعض العناصر المعدنية داخل النبات.

السمية المباشرة	البورون (B) يقلل من معدلات نمو النباتات حال زيادة تركيزه خاصة إذا أضيف إلى محاصيل تحتاجه بمعدلات عالية. المنجنيز يصبح ساماً عندما ينخفض رقم الحموضة (pH) في الأراضي المعدنية وتظهر أعراضه على الأوراق و الثمار في صوره حراشيف أو أشواك سوداء (Speks) و يعرف بظاهرة (Measles)
السمية غير المباشرة	الزنك (Zn) إذا زاد تركيزه يتداخل مع الحديد في عمليات الهضم و تظهر أعراض نقص الحديد. الكلور (Cl) والذي يوجد في صوره أيونية في محلول التربة ونتيجة وجود كلوريد الصوديوم مما يؤثر في امتصاص الماء و المغذيات نتيجة انخفاض الجهد الحلولي (الأسموزي) للمحلول وازدياد ملوحته (Salinity) و تعد أكبر مشاكل المناطق الجافة وشبه الجافة وهي زيادة ملوحة مياه الري أو زيادة ملوحة محلول التربة.

ومن العناصر غير الأساسية السامة الألمنيوم خاصة في الأراضي الحامضية وتظهر أعراض سمية الألمنيوم في صورة تقزم النباتات وعدم تطور نمو جذوره كما تظهر آثار نقص الفوسفور حيث يتداخل الألمنيوم مع امتصاص الفوسفور.

٢- العوامل المؤثرة في محتوى النبات من العناصر المعدنية:

١- العامل الوراثي :

للعامل الوراثي دور مهم في تحديد محتوى النبات من العناصر المعدنية وبصورة عامة فإن مادة النباتات الخضراء تحتوي من عنصري النتروجين والبوتاسيوم ما يعادل عشرة أضعاف ما يحتويه من عنصري الفسفور والمغنيسيوم أما من ناحية نوع النباتات نلاحظ إن محتوى البقوليات من عناصر النتروجين والكالسيوم والفسفور أعلى مما موجود في النجيليات وإن الحمضيات تحتوي عادة على كميات عالية من الكالسيوم أما محاصيل البطاطا والبنجر السكري وقصب السكر فتكون عالية المحتوى من البوتاسيوم ويلاحظ أن السبانخ والكرفس ذو

محتوى عالي من الحديد أما بالنسبة لنباتات القرنابيط والبصل والثوم فتكون ذات محتوى عالي من الكبريت .

٢- جاهزية العنصر الغذائي :

كلما زاد تركيز العناصر الغذائية في النبات يكون انعكاسا لزيادة هذه التراكيز في وسط النمو .

٣- اختلاف العضو النباتي :

يختلف محتوى مادة النبات من المغذيات باختلاف الجزء النباتي المدروس (أوراق - جذور - ثمار - بذور --- الخ) بصورة عامة يلاحظ إن محتوى أنسجة النبات من المغنيسيوم يكون عادة متركزاً في قشر الحبوب أكثر من البذور وهذه العلاقة تكون صحيحة بالنسبة للنتروجين - البوتاسيوم - الفسفور - الكالسيوم) .

٤- اختلاف عمر النبات :

يلاحظ أن محتوى النباتات الحديثة السن من النتروجين والفسفور والبوتاسيوم يكون عالياً بينما النباتات المسنة (القديمة) نلاحظ أن محتواها من الكالسيوم والمنغنيز والحديد واليورون يكون عالياً .

٥- الجزء العضوي:

ويمثل الجزء الأكبر من المادة الجافة ويتكون أساساً من عناصر الكربون والأكسجين والهيدروجين ويشكل ٩٠% منها وقد يدخل في تركيب الجزء العضوي عناصر مثل النتروجين والفسفور والكبريت كذلك بعض العناصر التي تميل إلى تكوين مركبات مخليبية مع المادة العضوية مثل المغنيسيوم في تكوين الكلوروفيل والكوبلت في تكوين فيتامين B12 (مهم في تكوين العقد البكتيرية على جذور النباتات البقولية) .

يمكن تقسيم الجزء العضوي إلى ما يلي :

أ- مركبات عضوية يدخل النتروجين في تركيبها :

١- الأحماض الأمينية التي تدخل في تكوين البروتينات .

٢- الكلوروفيل

٣- الأمينات والأميدات والقواعد النتروجينية .

٤- القلويدات العضوية مثل (النيكوتين والمورفين والكافئين)

٥- الانزيمات، مساعدات الانزيمات، الهرمونات النباتية، الفيتامينات، الأحماض النووية).

ب - مركبات عضوية لا يدخل النتروجين في تركيبها :

١- المواد الكربوهيدراتية ومشتقاتها مثل السليلوز - الهميسليلوز - السكريات الثنائية - النشا.

٢- الأحماض العضوية مثل المالك - اللاكتيك - الستريك .

٣- الزيوت والدهون .

٦-أوساط النمو النباتية المختلفة :

وسط النمو: هو عبارة عن المكان أو البيئة التي يتواجد فيها النبات ويحصل منها على المواد الغذائية البسيطة والهواء والماء والعناصر الضرورية لنموه.

أولا : التربة كوسط لنمو النبات :

التربة عبارة عن نظام غير متجانس معقد التركيب مقارنة بالأوساط المائية يتكون من ثلاثة أطوار:

١- الطور الصلب: الذي يمثل الصخور والمعادن والمادة العضوية.

ب- الطور السائل: الذي يمثل محلول التربة ويشمل الماء والأملاح الذائبة فيه.

ج- الطور الغازي: يمثل هواء التربة الذي يحتل المسافات البينية بين شقوق دقائق التربة والخلالية من الماء.

ثانيا: محلول التربة: من أهم مصادر المغذيات بالنسبة لجذور النباتات وهو عبارة عن محلول مخفف سرعان ما تسحب جذور النباتات ايونات العناصر الغذائية فإنها تعوض من الجزء الصلب الذي تتحرر منه ايونات العنصر المسحوب أي هناك حالة اتزان بين الطور الصلب ومحلول التربة.

إن ميكانيكية المحافظة على التوازن بين محلول التربة والجزء الصلب تتم من خلال الطرائق التالية

١- ذوبان المعادن.

٢- ذوبان الأملاح.

٣- معدنة المادة العضوية بواسطة أحياء التربة وعودة عناصرها الأولية إلى محلول التربة.

٥- التبادل الأيوني .

٣- العوامل التي تؤثر في توفر العناصر الغذائية في التربة وامتصاصها من قبل النبات :

١- درجة تفاعل التربة (PH) :

يعتبر PH التربة من أهم العوامل المؤثرة على جاهزية العناصر الغذائية في التربة، فعنصر الفسفور يترسب تحت الظروف الحامضية على هيئة فوسفات الحديد والألمنيوم بهيئة ($FePO_4 - AlPO_4$) وهذه الصور قليلة الذوبان وغير جاهزة ولا يستفيد منها النبات .

أما تحت الظروف القاعدية وخاصة الجيرية (الحاوية على $CaCO_3$ بكميات عالية) والتي يرتفع فيها PH إلى أكثر من ٧ (أكثر من ٨,٢) مما يؤدي إلى ترسيب الفسفور بهيئة فوسفات الكالسيوم الثلاثية $Ca_3(PO_4)_2$ وهي أيضا صور معقدة التركيب وغير جاهزة للنبات.

في حين نجد أن الفسفور أكثر جاهزية عند PH المعتدل أو المتعادل (بحدود $PH=7$) .

كما نلاحظ أن النترات تمتص بسهولة في الظروف الحامضية لقلة تواجد ايونات OH^- في حين NH_4^+ يمتص بكفاءة أعلى تحت الظروف القاعدية لقلة المنافسة مع ايونات H^+ وعند PH بحدود ٧ تتساوى الصورتان وهكذا.

وبناء على ذلك نجد انه في الظروف العراقية التي تميل إلى القاعدية يفضل استخدام سماد (DCP) $CaHPO_4 \cdot 2H_2O$ ، كما يفضل إضافة الأسمدة النتروجينية بصورة الامونيوم وليست النترات فاستخدام كبريتات الامونيوم او سماد اليوريا الذي ينتج عنه عند التحلل ايون الامونيوم .

أما بالنسبة للترب الحامضية فيستحسن إضافة (MCP) Mono calcium phosphate $Ca(H_2PO_4)_2 \cdot H_2O$.

كما يفضل الترب العراقية إضافة الأسمدة النتروجينية الحاوية على النتروجين بصورة الامونيوم في حين في الترب الحامضية يفضل إضافة الأسمدة النتروجينية على صورة النترات .

من الناحية التطبيقية المعروف أن الترب العراقية هي ترب تميل إلى القاعدية بسبب احتوائها على نسبة من الكالسيوم لذا عند إضافة الأسمدة يجب أن تضاف الأسمدة النتروجينية الحاوية على الامونيوم هذا من ناحية أو من ناحية أخرى لتقليل صورة النتروجين الموجود بشكل نترات لان النترات من العناصر المتحركة فتغسل بعيدا عن التربة بالإضافة إلى عملية عكس

النتيجة أي فقدان النتروجين على شكل غازات متطايرة لذا يلاحظ في زراعة الرز نظيف النتروجين على شكل أمونيا .

١٠-٤٠ % من السماد المضاف يفقد على شكل غاز بعملية عكس النتيجة لذا يفضل إضافة الأسمدة النتروجينية بصورة امونيوم وليس بصورة نترات لان النترات تفقد بالغسل ثم تتعرض إلى عملية عكس النتيجة .

أما بالنسبة للعناصر الصغرى (Fe-Cu-Mn-Bo--) فتزداد جاهزيتها بانخفاض درجة الحموضة (PH) وهي بصورة عامة أكثر جاهزية حول نقطة التعادل .
كما إن امتصاص Al من قبل معادن الطين يقل في الظروف الحامضية مما يزيد من تركيزه الى حد السمية للنباتات كما قد تحدث سمية بالمغنيز Mn في حين يحصل نقص في الحديد والذي قد يحدث كذلك في الترب ذات المحتوى العالي من الكلس مسببا اصفرارا وشحوبا للنبات .

كما ان محتوى الخلايا من ال K قد يعمل على انخفاض PH اقل من ٤ بسبب ضعف خلايا الأغشية النباتية وخروج ال K حيث إن :

$$\text{Rate of K-absorption} = \text{K-influx} - \text{K-efflux}$$

محصلة امتصاص البوتاسيوم = البوتاسيوم الداخل _ البوتاسيوم الخارج

٢-المادة العضوية : Organic matter

إن للمادة العضوية تأثيرا مباشرا على درجة تفاعل التربة فالأحماض العضوية عند تحليلها تؤدي إلى خفض PH ، إضافة إلى إنها مصدر جيد للعديد من العناصر الغذائية مثل (S,P,N) .

كما إن للمادة العضوية تميل إلى تكوين مركبات مخلبية (Chelate compound) مع كاتيونات العناصر بما له الأثر الكبير على خفض هذه العناصر خاصة العناصر الغذائية الصغرى .

إن المركبات المخلبية: عبارة عن مركبات عضوية تمسك العنصر وتمسكه بأكثر من جهة وتمنع انفراذه إلى محلول التربة ومن أمثلة ذلك المركبات المخلبية للعديد المخلبي (Fe- EDTA) .

كما إن للمادة العضوية مشاركة مع (Ca^{++}) في تكوين البناء الحبيبي للتربة الذي يحسن خواص التربة الفيزيائية والبيولوجية والذي ينعكس إيجاباً على خواص الترب الرملية والطينية).
ان ميل المادة العضوية لتكوين مركبات مخلبية مع كل من الـ $Al-Ca$ من فرصة تكوين مركبات معقدة مع الفوسفات مما يزيد من جاهزيتها في التربة .

١- كربونات الكالسيوم $CaCO_3$:

تؤثر كربونات الكالسيوم مباشرة على PH التربة كما إنها مصدر مهم للـ Ca الذي يشارك المادة العضوية في عمليات بناء التربة .
وله تأثيرات سلبية عديدة في التربة الكلسية منها إن وفرة كربونات الكالسيوم تؤدي الى ترسيب الفسفور بصيغة $Ca_3(PO_4)_2$ غير الجاهزة .
أضف لذلك فان الكالسيوم يميل إلى الاتحاد مع المواد المخلبية مما يؤدي خروج الحديد حراً إلى المحلول والذي سرعان ما يتحول إلى هيدروكسيد الحديد $Fe(OH)_3$ غير الصالح لتغذية النبات والذي يسمى بالشحوب اليخضوري الكلسي والناجم من نقص عنصري الحديد والفسفور وخاصة الحديد .

٤- نوع التربة :

يتحكم نوع التربة الى حد كبير بمحتواها من العناصر الغذائية وبجاهزية هذه العناصر .
وذلك بسبب تركيب هذه التربة ونسجتها فالتربة الناعمة ذات المحتوى العالي من الطين تعاني في الغالب من الظروف اللاهوائية (الغدقة) وتسود فيها ظاهرة الاختزال مما يؤدي الى تواجده الحديد بصورة Fe^{+2} والـ Mn^{+2} المختزل (الصورة الثنائية) وهي الصورة الجاهزة والقابلة للامتصاص بواسطة جذور النبات لذلك فقد تصل الى حد السمية .
كما ان فقد النتروجين يزداد بعملية (Denitrification) كما يحدث في حقول الرز .
أما في الظروف الهوائية فيكون العكس حيث الحديد في الصورة الثلاثية والمنغيز بالصورة الرباعية أو سداسية التكافؤ وهما صور غير جاهزة في حين تتحول صور النتروجين الى الامونيا الى النترات بعملية Nitrification بواسطة بكتريا نيتروسوموناز Nitrosomonas والـ Nitrobacter النتروباكتري .

ومن الصفات الأخرى المتأثرة بنوع التربة هو محتواها من الماء حيث إن الترب الطينية ذات محتوى عالي من الماء وإن سعتها الأيونية التبادلية (CEC) أعلى من الترب الرملية أي أن الترب الرملية ذات محتوى أقل من الـ Ca^{++} , Mg^{++} , K^{+} , Na^{+} .

٥-أحياء التربة:

إن لأحياء التربة دورا هاما في توفير وجاهزية العناصر الغذائية من خلال الـ Nitrification والـ Denitrification كما أن المايكورايزا لها دور في زيادة العقد البكتيرية في النباتات البقولية وفي زيادة امتصاص العناصر الغذائية بسبب تكوين الهايفات وكذلك دورها في تهدم وانحلال المادة العضوية بعملية المعدنة وتحرير العناصر الغذائية الجاهزة للامتصاص الى محلول التربة.

كما أن هناك بكتريا الكبريت المسؤولة عن أكسدة الكبريت المعدني الى صورة الكبريتات التي تمتص من قبل جذور النبات على هذه الصورة .

٦-الأكاسيد نصف السداسية:

وهي عبارة عن أكاسيد الألمنيوم والحديد (Al_2O_3 , FeO_3) إن زيادتها في التربة تؤدي الى تقليل جاهزية عنصر الفسفور بسبب تكوين فوسفات الألمنيوم والحديد غير الجاهزة للنبات.

٧-النبات :

حيث أن النباتات التي لها قدرة أكبر على التغلغل العميق تكون لها قدرة أكبر على امتصاص العناصر الغذائية وكذلك فإن هناك محاصيل مجهزة للتربة مثل القطن والذرة والبنجر بينما المحاصيل البقولية تكون مفيدة للتربة لما تخلفه من مادة عضوية غنية بعنصر النتروجين، كما نلاحظ أن مخلفات النجيليات عند إضافتها الى التربة تؤدي الى استنزاف النتروجين من التربة .

كما نلاحظ أن النباتات البقولية ذات قدرة أعلى على إفراز ايونات الهيدروجين والتي تستطيع أن تهاجم صور العناصر الغذائية المعقدة التركيب وإذابتها وجعلها بصورة جاهزة للامتصاص كما في حال صور الفوسفات المرسبة.

٨- عوامل أخرى:

أ- تجوية مادة الأصل : حيث ان التجوية بكل أنواعها الكيميائية والفيزيائية والبيولوجية تؤدي الى تفتت الحبيبات وانفراد العناصر الغذائية الى محلول التربة ثم الى النبات .

ب- التعرية : حيث انها بجميع أنواعها تؤدي الى تتخر وانجراف وتقلل من خصوبة التربة ومن جاهزية العناصر .

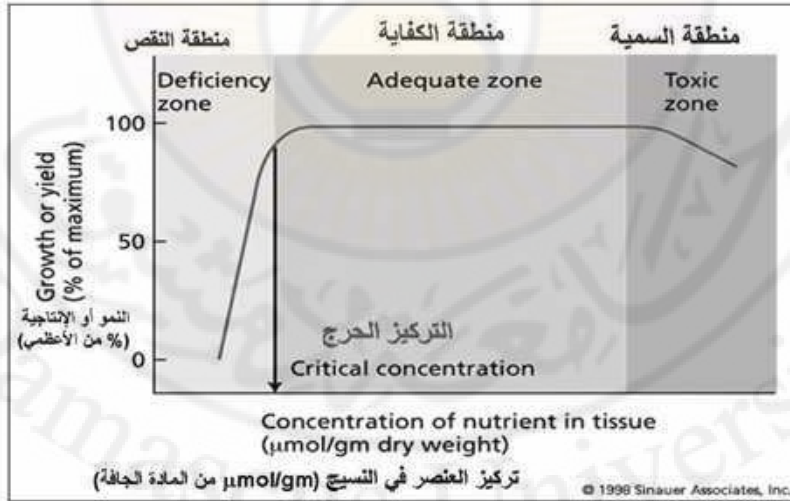
ت- درجة الحرارة

٩- عوامل أخرى: وهذه لا تؤثر في الجاهزية قدر تأثيرها بعملية الامتصاص:

التنافس والتضاد والتداخل، درجة الحرارة، الرطوبة النسبية، الضوء، التكافؤ.

٤- مفهوم معدل العنصر ومعنى النقص والزيادة

أ- النقص (Deficient): عندما يكون تركيز العنصر الأساسي منخفضاً جداً يؤدي ذلك إلى انخفاض كبير جداً في نمو النبات ومردوبيته، وظهور أعراض نقص أقل أو أكثر وضوحاً. النقص الشديد جداً يؤدي إلى موت النبات (الشكل ١٩).



09/11/2007 23:21

معدل العنصر
Dr. Souheil HADDAD

16

الشكل (١٩): معدل تركيز العنصر المعدني في نسيج النبات وعلاقته بالنمو.

ب- عدم الكافية (Insufficient): عندما يكون مستوى عنصر أساسي مغذٍ للنبات أقل من متطلبات النمو المثالية أو عندما يكون في حالة عدم توازن مع عناصر أخرى. والأعراض في هذه الحالة نادراً ما تكون واضحة.

ت- السمية (Toxic): عندما يؤدي ارتفاع تركيز عنصر ما أو عناصر أخرى إلى انخفاض كبير جداً في نمو النبات ومردوبيته. تؤدي السمية الشديدة إلى موت النبات.

ث- الزيادة (Excessive): عندما يكون مستوى عنصر أساسي مغذٍ للنبات أكبر من متطلبات النمو المثالية أو عندما يكون في حالة عدم توازن مع عناصر أخرى. والأعراض في هذه الحالة نادراً ما تكون واضحة.

٥- أنواع نقص العناصر الغذائية:

آ- النقص الكامن (الخفي): لا تظهر أعراض منظورة على النباتات ولكن يلاحظ تأخر في النمو وانخفاض الغلة ولا تشير التحاليل النباتية إلى هذه الحالة الخطيرة.

ب- النقص الحاد: تظهر أعراض مرضية واضحة مثل اختفاء اللون، تأخر النمو، موت جزء أو أجزاء من النبات، وانخفاض الإنتاج، كما تظهر التحاليل نسباً غير طبيعية للعناصر الغذائية في أنسجة النبات (الجدول ٥).

جدول (٥): يوضح أنواع وحدود نقص العناصر الغذائية في النبات.

أنواع وحدود نقص العناصر الغذائية في النبات ويمكن توضيح الحالات المذكورة كما يلي:			
مستوى التجهيز الحدود للإنتاج الحدود للسمية		والحدود المتعلقة (الحد الأدنى لمستوى) (الحد الأعلى لمستوى)	بالنمو السليم (التجهيز الكافي)
النقص الحاد	النقص الكامن	التجهيز الجيد	أعراض سمية
أعراض منظورة للنقص (شذوذ في النمو واللون وموت جزئي للنبات)	لا توجد أعراض نقص مثالية (تأخر في النمو والنشاط يؤدي إلى قلة في الإنتاج والنوعية)	النباتات تنمو بشكل طبيعي مع قدرة في الإنتاج يمكن تقديرها بوضوح	يتأثر النبات كثيراً وتظهر أعراض سمية واضحة مع قلة الإنتاج ورياءة النوعية وحدوث حالة التضاد (عدم الاستفادة من العناصر الغذائية الأخرى)

يمكن تحسين الإنتاج والنوعية بإضافة الأسمدة الأرضية (النقص المطلق) أو الورقية (النقص غير المباشر)	كفاية لمستوى التجهيز ويستعمل سماد عند الضرورة لتعويض الفقد في العناصر المغذية	عدم إضافة العناصر الغذائية بأية طريقة كانت ومن أي مصدر
--	---	--

ت- النقص المطلق: يحدث في الأراضي الضعيفة الخصوبة، أو التي فقدت عناصرها بعد أن غسلتها مياه الأمطار، أو تكونت من مواد فقيرة بالعناصر الغذائية، أو أن الزراعات المتعاقبة في هذه الأراضي قد استهلكت عناصرها الغذائية.

ث- النقص المفتعل: تحتوي غالبية الأتربة الزراعية على عناصر غذائية بكميات كافية لإنتاج زراعات طبيعية، ولكن قد يظهر ما يسمى بالنقص المفتعل لأسباب كثيرة تجعل النبات غير قادر على أخذ حاجته منها، مثل تركيب التربة السائد الذي يحول دون توفير العناصر الغذائية للنبات وغيرها. يعد هذا النقص خطيراً لأنه يحدث وقتياً ونادراً، ومن الصعب كشفه بالتحاليل المخبرية، وإنما يمكن تحديده بالنبات خلال فترة ظهور أعراض حقيقية للنقص.

٨- الأسباب المؤدية لحدوث النقص المفتعل:

أ- تركيب التربة:

عوامل التربة الرئيسية (Major Soil Factors): يختلف امتصاص العناصر المعدنية حسب تركيب التربة الفيزيائي والكيميائي (الجدول ٦)، وتغيرات تركيز الوسط من عنصر ما أو عدة عناصر وقابليتها للامتصاص، وبدرجة حموضة الوسط pH.

- درجة تفاعل (pH) التربة: إن درجة حموضة (قيمة pH) المحيط الذي ينمو فيه النبات لها تأثير مباشر في جاهزية بعض العناصر الغذائية، حيث وجد أن النباتات تحصل على العناصر الغذائية وخاصة الصغرى منها بشكل أكبر في حالة كون المحيط الذي تنمو فيه النباتات يميل إلى الحامضية، وتنخفض جاهزيتها تدريجياً مع ارتفاع قيمة pH، هناك بعض العناصر مثل عنصر المولبيدين يكون تجهيزه للنبات بشكل أفضل في التربة متعادلة التفاعل وينخفض التجهيز بانخفاض قيمة pH (التربة التي تميل نحو الحامضية)، لذلك فالأسمدة التي يكون تفاعلها النهائي في التربة حامضياً يكون تأثيرها أفضل ويفضل إضافتها

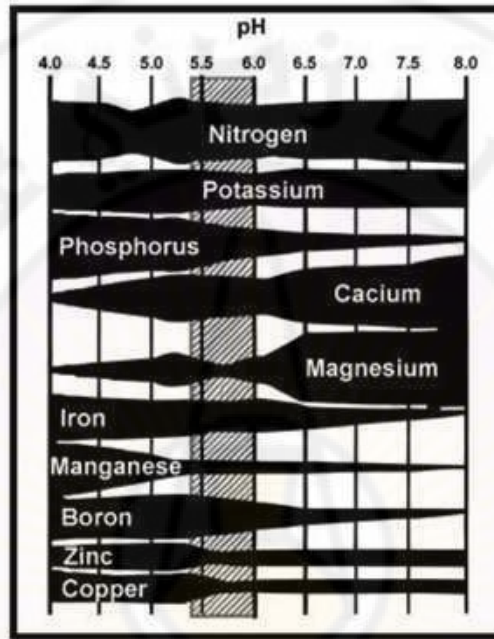
للتربة الكلسية لكون الأخيرة لها القابلية على تثبيت المغذيات وخاصة عندما يميل تفاعلها نحو القاعدية.

جدول (٦): امتصاص العناصر المعدنية حسب تركيب التربة الفيزيائي والكيميائي.

Soil Solution محلول التربة	soil moisture, stress رطوبة التربة، الإجهادات
pH درجة الحموضة	5.5–7.0 pH
Soil Reserves مدخرات التربة	natural fertility الخصوبة الطبيعية
CEC سعة التبادل الكاتيوني	base and H saturation H القواعد وإشباعها
Compaction التراص	aeration, root growth التهوية ونمو الجذور
Soil Temperature درجة حرارة التربة	ion mobility at low temperature حركية الشوارد في درجات الحرارة المنخفضة
Oxygen الأوكسجين	soil aeration, water logging تهوية التربة و إعاقة الماء

في الترب الحامضية يحصل النبات بسهولة على عناصر البور، الحديد، المنغنيز، الزنك، والنحاس، وقد يزداد امتصاصها عن المستوى المثالي وتظهر أعراض سميتها على النباتات. في حين ارتفاع رقم pH التربة بسبب الكالسيوم والصوديوم يرسب بعض العناصر الغذائية مثل الحديد، والزنك، والأمونيوم، والفوسفور وتصبح غير متاحة للامتصاص تظهر أعراض نقصها على النبات (الشكل ٢٠).

كما أن إضافة بعض العناصر الغذائية مثل سلفات الأمونيوم يحدث تفاعلاً حامضياً في التربة، حيث يتبادل شوارد الهيدروجين مع الجذر. ويساهم بوجود جذور النبات والرطوبة الكافية في تحرير العناصر الغذائية وزيادة قابليتها للامتصاص واستفادة النبات منها.



الشكل (٢٠): تأثير درجة حموضة التربة pH في قابلية امتصاص العناصر المعدنية المغذية.

- **التعارض (التضاد)، والتثبيث، والتآزر (التساند):** إن وجود عنصر ما في التربة قد يساعد على زيادة إتاحة عنصر آخر (تساند) أو يعاكس ذلك (تضاد). يقصد بالتضاد، وجود عنصر مغذ في التربة قد يساعد على توفير عنصر مغذ آخر أو بالعكس لذا فعند إضافة عنصر مغذ على شكل سماد كيميائي قد يغير ميزان محلول التربة، ويتبع ذلك توفير عناصر غذائية أو بالعكس من ذلك، على سبيل المثال كما أشارت نتائج بعض الدراسات إلى أن زيادة التسميد بالأسمدة الفوسفاتية قد أدى إلى زيادة الإنتاجية وبنفس الوقت إلى خفض جاهزية عنصر الزنك في الأراضي الفقيرة بهذا العنصر، بالإضافة إلى ذلك فالفوسفات عند إضافتها للتربة فإنها قد تكون مع الحديد والزنك والمنغنيز مركبات غير قابلة للذوبان مما يؤدي إلى ظهور علامات نقص هذه العناصر على النبات.

ومن أهم الأمثلة على ظاهرة التضاد: ($Ca^{2+} / Fe^{3+}, Na^+, Mg^{2+}$)، وظاهرة التآزر ($I^-/K^+, Mg^{2+}/PO_4^{3-}, Cl^-/K^+$).

- السعة التبادلية للكاتيونات:

ومن العوامل التي لها علاقة بامتصاص المغذيات هي السعة التبادلية للكاتيونات للجذور، حيث لهذه الصفة تأثير واضح على امتصاص المغذيات، على سبيل المثال إن السعة التبادلية لجذور نباتات ذوات الفلقتين هي أكبر من تلك لذوات الفلقة الواحدة لذلك فالجذور ذات السعة التبادلية العالية تمتص الأيونات الموجبة الثنائية مثل الكالسيوم بشكل أكبر من الموجبة الأحادية مثل البوتاسيوم، وعلى العكس من ذلك فإن الجذور ذات السعة التبادلية المنخفضة تمتص أيونات موجبة ثنائية التكافؤ أقل وأيونات موجبة أحادية أكثر.

حركة السماد: إن الأسمدة المعدنية بشكل عام تعد أملاحاً وتأثيرها بوصفها ملحاً يختلف حسب نوع السماد ودرجة ذوبانه، وإن حركتها في التربة تتأثر بطبيعة السماد نفسه وصفات التربة، فالفسفور مثلاً يتحرك بشكل بطيء جداً من منطقة إضافته لكونه عنصراً غير متحرك في التربة، لذلك فحركة الفوسفات لا تعد مهمة من حيث تأثيرها باعتبارها ملحاً. أما الأسمدة الأزوتية فإنها تتحرك خلال التربة حسب حركة ماء التربة، فالنترات مثلاً تتحرك بسهولة أكثر بالمقارنة بالأيونات الأخرى لكونها غير مرتبطة بدقائق التربة بينما الأمونيوم يمتص من قبل غرويات التربة لذا تكون حركتها أبطأ. فتأثير السماد باعتباره ملحاً يظهر أحياناً على النبات من خلال حرق أو جفاف بعض أجزاء النبات بسبب خروج الماء من النبات عندما يكون تركيز الملح مرتفعاً في محيط المنطقة الجذرية وهذه تدعى بعملية البلزمة. فالعناصر السمادية لها تأثيرات ملحية حسب درجة ذوبان السماد وحركته وإمكانية تجمعه على سطح التربة من خلال حركة الماء نحو الأعلى.

ومن خلال نتائج البحوث وجد أن المركبات الحاملة للأزوت تكون أضرارها أكثر وضوحاً وخاصة بالنسبة للبذور، وإن الأمونيا الحرة لها تأثير سام ولها القابلية على الحركة بحرية خلال جدار الخلية بينما أيون الأمونيوم لا يستطيع ذلك. كما وإن اليوريا وهيدروكسيد وكاربونات الأمونيوم قد تسبب أضراراً أكثر بالمقارنة مع فوسفات الأمونيوم الأحادية وكبريتات ونترات الأمونيوم، وإن وضعها بجانب أو تحت البذور تكون أقل تأثيراً على البادرات.

- **رطوبة التربة:** تعد رطوبة التربة من العوامل المهمة التي تحدد جاهزية العناصر الغذائية التي يمتصها النبات من التربة وكميتها، فزيادة الرطوبة لحد معين (بحدود السعة التشبعية) قد تسهم في زيادة ذوبان بعض مركبات العناصر الغذائية، ولكن عند ارتفاع نسبة الرطوبة إلى مستوى أكثر مما تحتفظ به التربة فإن قسماً كبيراً من العناصر الغذائية قد تفقد من التربة، وتصبح بعيدة عن المنطقة الجذرية، أو أن تصبح التربة بحالة تغدق تؤثر سلباً في امتصاص العناصر الغذائية كما يحصل لعنصر الزنك، حيث وجد أنه كلما زاد الجهد الرطوبي قلت نسبة العناصر الغذائية في النبات مثل الآزوت والفسفور والبوتاسيوم كما لوحظ ذلك في نبات البندورة.

ب- **العوامل المناخية:** انخفاض درجات الحرارة وارتفاعها، رطوبة التربة، مياه الري والتهوية لذا يلاحظ ازدياد امتصاص العناصر الغذائية عند حصول الجذور على كميات وافرة من الأوكسجين. في حين أن زيادة الرطوبة تعيق امتصاص عنصر الحديد.

إن الظروف المناخية كارتفاع درجات الحرارة وانخفاضها عن الحدود التي يتطلبها النبات قد تسهم في خفض قابلية النبات على امتصاص العناصر الغذائية وهذا ربما يعود إلى عدم انتظام العمليات الفيزيولوجية في النبات نتيجة التغيرات التي تحصل في درجات حرارة الجو ومحيط التربة، أو تأثير غير مباشر من خلال تعرض التربة لدرجات حرارة عالية أو منخفضة جداً. حيث أشارت بعض نتائج البحوث بأن انخفاض درجات الحرارة تحد من امتصاص عنصر الزنك والمغنيزيوم، وكذلك وجد أنه كلما انخفضت الحرارة كانت نسبة العناصر الغذائية مثل الآزوت والفسفور والبوتاسيوم أقل في النبات.

- **ملوحة التربة (محلل التربة):** إن زيادة ملوحة محلل التربة تؤدي إلى انخفاض الجهد الحولي لمحلل التربة وبالتالي عدم إمكانية النبات من امتصاص العناصر الغذائية، بل ويميل إلى أخذ العناصر المسببة للملوحة ذات التركيز الأكثر في محلل التربة ولهذا فالملوحة عامل غير مباشر في خفض جاهزية العناصر الغذائية النباتية وإذا ما استمرت الحالة هكذا دون معالجة فإنها قد تؤدي إلى موت النبات أو خفض الإنتاجية إلى نسبة كبيرة، كما أشارت إلى ذلك كثير من نتائج البحوث والدراسات في هذا المجال.

ج- **النوع النباتي:** تحتاج بعض أنواع النباتات لكميات أكبر من عنصر معين أو أكثر من النباتات الأخرى.

- العوامل المتعلقة بالنبات نفسه:

- ١- عمر النبات وحجم المجموع الجذري.
 - ٢- طور النمو وقوته والأصناف المزروعة.
 - ٣- نشاط المجموعة الجذرية.
- تحتاج بعض أنواع النباتات لكميات أكبر من عنصر معين أو أكثر من النباتات الأخرى.

إن حاجة النبات للعناصر الغذائية تختلف حسب نوع النبات أو المحصول فهناك نباتات في طبيعتها ذات مجموع جذري كبير مثل هذه النباتات تكون احتياجاتها للعناصر الغذائية أكثر من تلك التي يكون حجم مجموعها الجذري أقل، قسم من النبات تكون شجرة بالنسبة لعناصر غذائية معينة وقليلة الحاجة لعناصر غذائية أخرى، وهكذا تختلف بالنسبة لحاجتها للعناصر الغذائية حتى ضمن النوع الواحد، على سبيل المثال البقوليات تحتاج إلى عنصر البوتاسيوم بكمية أكبر بينما تحتاج إلى الفوسفور والأزوت بكميات أقل كأن تكون النسبة ٣:١:١، بينما محاصيل الحبوب تكون حاجتها إلى العناصر الغذائية الرئيسية بنسب متساوية تقريباً (النسبة ١:١:١ أو ٣:٣:٢) وهذه النسب تعتمد على محتوى التربة من العناصر وعلى تاريخ المزرعة.

- تختلف شدة الامتصاص حسب شكل العضو النباتي وطبيعته (الجدول ٧) وعمره والخلايا والنوع النباتي: البادرات غنية بالعناصر المعدنية بالمقارنة مع النباتات المعمرة. القمم النامية والبادرات والنباتات الفتية غنية (S, P, NO₃, K) بينما الخلايا الهرمة والنباتات المعمرة غنية (Ca²⁺ والأحماض الأمينية)، وثمار الموز (K)، البذور (غنية P (٧٠,٧%) ٧٥% فيتين سداسي فوسفات اينوزيتول، فقيرة K (٣,٠٠%). تتفرغ الأوراق من عناصر النمو وبشكل خاص من K+ وتذخر Ca²⁺ والأحماض الأمينية بتقديمها بالعمر.

مفهوم عامل التمديد: $r = \frac{\text{كتلة العنصر (m)}}{\text{كتلة النسيج (M)}}$

$$r = m / M$$

إضافة العنصر إلى تربة في حالة العوز يؤدي لزيادة النمو بينما ينخفض محتوى هذا العنصر في النسيج.

جدول (٧): المستويات المطلوبة من العناصر الكبرى والصغرى في أوراق شجرة الأجاص.

العنصر	المستوي المطلوب
الآزوت	٢,٤ - ٢,٦ %
الفوسفور	٠,١٣ - ٠,٣٣ %
البوتاسيوم	١,٣٥ - ١,٨٥ %
الكالسيوم	١,٣ - ٢,٠ %
المغنيزيوم	٠,٣٥ - ٠,٥ %
البورون	٣٥ - ٥٠ (ppm)
الزنك	٣٥ - ٥٠ (ppm)
النحاس	٧ - ١٢ (ppm)
المغنيز	٥٠ - ١٥٠ (ppm)
الحديد	٥٠ فأكثر (ppm)

د- الحالة الفيزيولوجية للنبات والعوامل التي تتحكم بها: ارتباط قوي بين الاستقلاب والامتصاص وخاصة بين التنفس والامتصاص: غياب O_2 ، ووجود مثبطات التنفس ومثبطات مضخات الإلكترونات (KCN, CO).

هـ- تأثير العوامل الخارجية: تؤثر درجة الحرارة بشكل غير مباشر على التنفس وتفاعلات النشاط الأنزيمي في الحدود الفيزيولوجية (٠°م وحتى $٣٥ - ٤٥^\circ\text{م}$)، لا يتأثر امتصاص الكالسيوم (Ca^{2+}) بدرجة الحرارة لأن امتصاصه لا يتطلب آلية استقلابية فعالة (فهو يمتص بآلية الانتشار - ترموديناميكية).

٦- أعراض نقص العناصر المعدنية وزيادتها على النباتات

هناك كثير من الأعراض تتشابه لكن هناك دقائق بسيطة جداً لا يعرفها إلا الدارسون لها. فمثلاً اصفرار الأوراق: هناك أسباب كثيرة جداً لاصفرار الأوراق لكنها تختلف حسب العوامل البيئية كما هو الحال قبل دخول الأشجار المتساقطة الأوراق طور السكون (الشكل ٢١) والتي

يجب تمييزها عن نقص في عناصر غذائية. فالاصفرار الذي ينتج عن نقص العناصر المعدنية والذي يبدأ من أعلى النبات يختلف مسببه عما لو حدث هناك أعراض مرئية لنقص العناصر أو سميتها وقد تظهر أو لا تظهر هذه الأعراض ولكن في الغالب ما يبطيء نقص العناصر تطور النبات وعندما تظهر أعراض النقص يمكن توظيفها في تشخيص مصدر العجز في المغذيات (الشكل ٢٢).



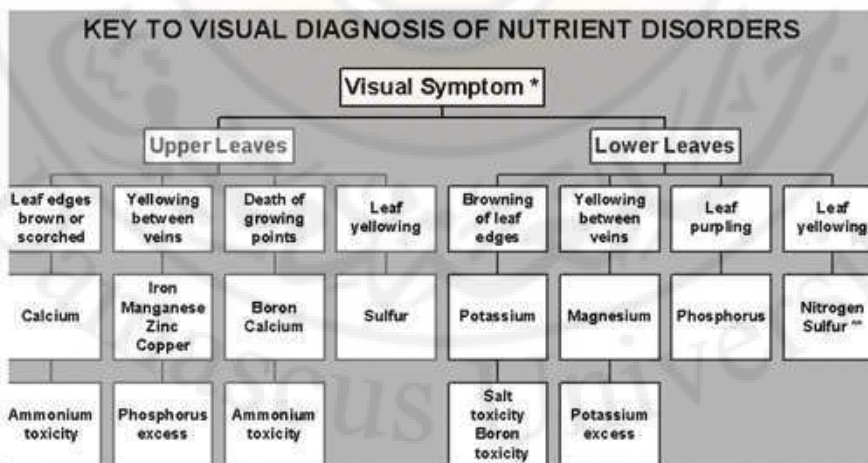
أوراق تفاح في فصل الخريف
(لا يوجد أية أعراض نقص عناصر)

09/11/2007 19:40

Dr. Souheil HADDAD

13

الشكل (٢١): أعراض اصفرار طبيعي على الأوراق يظهر قبل تساقطها في الخريف.



الشكل (٢٢): مفتاح للتشخيص المرئي لاضطرابات التغذية المعدنية.

٧- الأعراض العامة لنقص العناصر الغذائية على النباتات:

أولاً: أعراض نقص تظهر على النبات كله:

أ- إذا كان المجموع الخضري أخضر فاتحاً في الأوراق العليا وبالنزول نجد الأوراق صفراء، أما الأوراق السفلية فنجد بها بنية اللون. وعلى الأرض نجد أوراقاً ميتة ومتساقطة على الأرض. فيكون ذلك نقصاً في عنصر الآزوت. يرجع الاصفرار إلى هدم اليخضور وقد تظهر الألوان الأرجوانية على الأعناق بعد اختفاء اليخضور فتظهر لون صبغات الأنثوسيانين.

ب- إذا كان المجموع الخضري ذا لون أخضر داكن مع وجود نقط حمراء في الأوراق العلوية وعند النزول على النبات نجد الأوراق ذات لون بني مخضر وبالنزول أكثر نجد الأوراق لونها أسود. أما الأوراق المسنة فتموت وتقع على الأرض فتكون هذه أعراض نقص الفوسفور (الشكل ٢٣).

Nutrient Deficiencies أعراض نقص العناصر المعدنية المغذية



Nitrogen الآزوت



Potassium البوتاسيوم



Phosphorus الفوسفور

الأوراق السفلية تتأثر أولاً

Lower Leaves Affected First

09/11/2007 19:40

Dr. Souheil HADDAD

11

الشكل (٢٣): أعراض نقص العناصر المعدنية الكبرى على النباتات.

ثانياً: أعراض نقص تظهر على الأوراق السفلية وتظل الأوراق العلوية سليمة:

أ - الأوراق العلوية سليمة والسفلية صفراء وعليها بقع من أنسجة ميتة بنية. فيكون نقص العنصر متوقفاً على مكان البقع الميتة:

- إذا كانت البقع الميتة البنية على حواف الورقة يكون النقص هو البوتاسيوم.

- إذا كانت البقع الميتة البنية بين العروق بنصل الورقة يكون النقص هو الزنك.

ب - إذا كانت الأوراق السفلية صفراء دون بقع ونصل الورقة ملتقاً على بعضها وتأخذ شكل الطبق، يكون أعراض النقص هو المغنيزيوم.

ثالثاً: أعراض نقص تظهر على الأوراق العلوية وتظل الأوراق السفلية سليمة:

أ - تظهر الأعراض على الأوراق العلوية والبرعم الطرفي يظل حياً:

- الأوراق خضراء داكنة مع ذبول الأوراق العلوية دون اصفرار والنصل منحنى فتكون هذه أعراض نقص النحاس.

- الأوراق صفراء مع تواجد بقع متحللة بوضع منتظم في شطري الورقة. فيدل ذلك على نقص المنغنيز (الشكل ٢٤).

- الأوراق صفراء ودون بقع والعرق الوسطي أخضر فاتح فيكون نقص الكبريت.

- الأوراق صفراء ودون بقع والعرق الوسطي أخضر داكن فيكون نقص الحديد.

ب - تظهر الأعراض على الأوراق العلوية والبرعم الطرفي ميت.

الأوراق الطرفية تأخذ شكل خطاف مع تفصيل النصل فتكون الأعراض لنقص الكالسيوم. الأوراق الطرفية سليمة أما قاعدة نصل الورقة تأخذ اللون الأخضر الغامق وعليها نقط حمراء نتيجة ظهور صبغة الأنثوسيانين نتيجة ضعف عمليات التمثيل الكربوهيدراتي فيكون ذلك أعراض نقص البورون.

Nutrient Deficiencies

أعراض نقص العناصر المعدنية المغذية



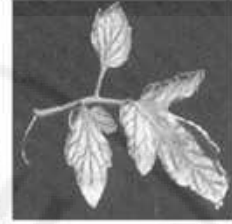
حديد Iron

غير حركي Immobile



منغنيز Manganese

غير حركي Immobile



مغنيزيوم Magnesium

حركي Mobile

09/11/2007 19:40

Dr. Souheil HADDAD

12

الشكل (٢٤): التمييز ما بين أعراض نقص العناصر المعدنية على النباتات حسب حركية العنصر.

أ- أعراض نقص العناصر المعدنية:

- ١- تقزم النبات ويبقى لون أوراقه خضراء أو يحدث اصفرار في بعض الأوراق الحديثة.
- ٢- اصفرار الأوراق بين العروق أو كلها (الأوراق المسنة - الأوراق الحديثة) نتيجة نقص اليخضور.
- ٣- موت موضعي وتخرش للنسج (necrosis).
- ٤- تقزم الأطراف أو توقف نموها.
- ٥- احمرار أو تحول الأوراق إلى اللون القرمزي الأرجواني خاصة الجزء السفلي للأوراق المسنة نتيجة تراكم صبغة الأنثوسيانين.

ب- أعراض سمية العناصر المعدنية:

١- غير مباشرة:

- زيادة البوتاسيوم تظهر في صورة نقص المغنيزيوم (Mg) أو الكالسيوم (Ca).
- زيادة الفوسفور تظهر في نقص الزنك (Zn) أو الحديد (Fe).

الزنك Zn إذا زاد تركيزه يتداخل مع الحديد في عمليات الهضم وتظهر أعراض نقص الحديد (Fe).

- الكلور يوجد في صورته أيونية (Cl^-) في محلول التربة ونتيجة وجود كلور الصوديوم (NaCl) مما يؤثر في امتصاص الماء والمغذيات نتيجة انخفاض الجهد الحلولي للمحلول نتيجة ارتفاع الملوحة (Salinity) وتعد أكبر مشاكل المناطق الجافة وشبه الجافة وهي زيادة ملوحة مياه الري أو زيادة ملوحة محلول التربة.

٢- مباشرة:

- النحاس (Cu)، الكلور (Cl)، البورون (B)، المنغنيز (Mn).
- أعراض على تطور النبات والجذور والوظائف مثل النحاس (Cu) أو الألمنيوم (Al).

- البورون (B) يقلل من معدلات نمو محصول الذرة حال زيادة تركيزه خاصة إذا أضيف إلى محاصيل تحتاجه بمعدلات عالية مثل الفول السوداني أو القطن .
- المنغنيز يصبح ساماً عندما ينخفض pH في الأراضي المعدنية وتظهر أعراضه على الأوراق و الثمار في صورته حراشيف أو أشواك سوداء (Speks) ويعرف باسم (Measles).

ج- أعراض نقص غير ظاهرة أو مخفية (Hidden Hunger).

أعراض لا تظهر سوى في التحاليل المخبرية للأنسجة أو الأوراق وقد تؤثر في الناتج النهائي مثل قلة محصول الثمار - انخفاض نوعية وجودة ثمار الفاكهة (التقلبات في ثمار التفاح) والخضار مثل عفن الطرف الزهري أو التشوهات الداخلية أو الرقاد (نقص البوتاسيوم في الذرة).

د- الإجهاد الفيزيولوجي نتيجة الظروف المناخية غير الملائمة.

٨- أهم طرائق تشخيص نقص العناصر:

١- تحليل التربة:

يفيد عادة تحليل التربة ومعرفة محتواها من العناصر الغذائية لمعرفة نقص العناصر الكبرى التي ظهرت على النبات أو التي قد تظهر بعد فترة من حياة النبات (الشكل ٢٥). ذلك

أن الحد الحرج والشكل الذي يوجد به كل عنصر منها أصبح معروفاً كذلك التداخلات بين هذه العناصر وتأثير بقية العوامل فيها. أما بالنسبة للعناصر الصغرى فإن هذه الطريقة لا يمكن الاعتماد عليها كلياً لمعرفة نقص العناصر نظراً لعدم معرفة الحد الحرج والشكل الذي يوجد به العنصر بشكل صالح للامتصاص في التربة كذلك كل التأثيرات الأخرى فيها بشكل كامل وقد ظهرت أعراض نقص بعض العناصر على نباتات نامية في تربة تحتوي كميات من هذه العناصر أكبر بكثير من تربة أخرى لم تظهر في مزرعتها أي أعراض.



Dr. Souheil HADDAD
Mineral Nutrition

الشكل (٢٥): تشخيص أعراض النقص وزيادة العناصر المعدنية في النبات.

ولأجل استخدام نتائج اختبار التربة للتنبؤ عن حاجة النبات للمغذي يجب ربط هذه النتائج بالمرودية وتحديد العلاقة بينهما.

ويمكن اختصار فوائد اختبارات التربة بما يلي:

- المحافظة على الحالة الخصوبية للتربة.

- تحديد الاستجابة بالنسبة لتجهيز المغذيات للتربة المختلفة.

فكلما كان تجهيز المغذيات من قبل التربة أكبر كانت متطلبات الإضافة من الأسمدة

أقل، لذلك حتى نحصل على تقدير جيد للمغذي يجب أن تكون عينة التربة ممثلة للحقل

بشكل جيد، من المعروف أنه ليس هناك حقل متجانس في تربيته مما ينعكس على مستوى التجهيز، لذلك يجب التأكد من أن كمية عينات التربة تكون متساوية وتتخذ بنفس الطريقة، وكلما كان عدد العينات أكثر كلما كانت النتائج أقرب للواقع، ويفضل أخذ العينة بالمتقاب (Auger).

هذا وفي كل الأحوال يجب الأخذ بعين الاعتبار ما تحتويه التربة من مغذيات جاهزة للامتصاص من قبل المحصول وكذلك الأسمدة العضوية المضافة. إن طبيعة نمو النبات تختلف من نبات لآخر، فالجزء الخضري بوصفه حجماً يختلف من نبات لآخر وحتى ضمن النوع الواحد حسب الظروف المحيطة، فالاختلاف في النمو الخضري يترتب عليه اختلاف في طبيعة نمو المجموع الجذري وحجمه، وبما أن الجذور هي جزء رئيسي في النبات تعمل على امتصاص المغذيات من التربة، لذا فإن معرفة سلوك المجموع الجذري وتطوره يعد عاملاً مساعداً في تحديد عمليات التسميد لذلك صنفت الجذور كونها ليفية أو وتدية وفترة نموها هل هي سنوية، حوليه أم معمرة فهذه أيضاً من الصفات التي تدخل في تحديد عمليات التسميد.

إضافة لما تقدم فإن معرفة طبيعة التجذير في النبات إن كان مبكراً أو متأخراً، على سبيل المثال إذا كان الجذر مبكراً ونشطاً ومن النوع الوددي فيفضل وضع السماد مباشرة تحت البذرة، أما إذا كان الجذر مبكراً متفرعاً جانبياً في هذه الحالة يفضل وضع السماد جانبياً، لذلك معرفة طبيعة نمو الجذور ونوعيتها تسهم في تحديد الوضع الملائم والأكثر فعالية للسماد المضاف.

إذا نسبة امتصاص المغذيات تختلف من نبات لآخر حسب طبيعة نمو المجموع الجذري وحجمه.

٢- تحليل النبات:

حتى اليوم لا يمكن الاعتماد على هذه الطريقة بشكل كامل لتشخيص أعراض نقص العناصر وخاصة الصغرى منها وذلك لأن الحد الحرج من كل عنصر ضمن النبات لا يزال غير معروف بشكل كامل كما أن الشكل الذي يوجد به العنصر في النبات ونسبة كل عنصر إلى غيره مازال يكتنفه الكثير من الغموض فقد تظهر كميات من عنصر ما في أوراق مصابة أكبر من الكميات الموجودة في أوراق سليمة. إضافة إلى أن المتطلبات النباتية لأي من هذه

العناصر مختلف من نبات لآخر ومن فترة لأخرى ضمن النبات الواحد خلال فترة حياته (الجدول ٨).

جدول (٨): يوضح مراحل أخذ العينة والجزء الذي يؤخذ لتقدير العناصر الغذائية.

النبات	وقت أخذ العينة	الجزء الذي يؤخذ للتحليل	حجم العينة
البندورة	بداية التزهير	الأوراق من القمة النامية	لا تقل عن ٥٠ ورقة
البطاطا	بداية تكوين الدرنه	الأوراق من القمة النامية	لا تقل عن ٥٠ ورقة
الفاصولياء	بداية التزهير	الأوراق من القمة النامية	لا تقل عن ٦٠ ورقة
الملفوف، الزهرة	قبل تكوين الرؤوس	أوراق كاملة النمو من المركز	لا تقل عن ٣٠ ورقة
الخيار، الكوسا	بداية التزهير	أوراق كاملة النمو قرب القمة	لا تقل عن ٦٠ ورقة
الفريز	منتصف موسم النمو	أوراق حديثة كاملة النمو	لا تقل عن ٤٠ ورقة
الحمضيات	الأفرع الثمرية	الأوراق من نهاية الأفرع	لا تقل عن ١٠٠ ورقة

هذا وبما أن مرحلة النضج لها أهمية كبيرة في اختبار النسيج، لذلك حدد اختيار النسيج بشكل عام عند التزهير وحتى مرحلة الإثمار المبكر، حيث يكون استخدام المغذيات في هذه الفترة بأعلى مستوى، وبما أن الوقت خلال النهار له تأثير في تركيز بعض المغذيات في النبات كما هو الحال بالنسبة للنترات حيث تكون أعلى في الصباح وبعد الظهر، لذلك فالاختبارات لا تؤخذ مبكرة في الصباح أو متأخرة بعد الظهر.

هناك أيضاً بعض الأمور يجب أخذها بعين الاعتبار مثل:

- تتبع امتصاص المغذيات خلال النمو من خلال اختبار النسيج في الحقل وذلك من ٥-٦ مرات، حيث يلاحظ بأن تركيز المغذيات يكون أعلى في بداية الفصل عندما يكون النبات بحالة طبيعية.

- تكون أكبر كمية للمغذيات في النبات عندما يبدأ النبات بتكوين البذور (مرحلة الإزهار).
- أن تختبر نباتات من المساحات التي يظهر عليها نقص وتُقارن مع النباتات من مساحات ذات نمو طبيعي.
- بما أن النباتات قد تختلف فيما بينها في النمو لذلك يفضل أن يختبر عدد من النباتات (١٠ - ١٥ نبات) ويعتمد معدل نتائج التحليل.
- إن الهدف من اختبار النسيج وتحليل النبات هو كما يلي:
- تقييم حالة التربة بالنسبة لتجهيز العناصر.
- تشخيص أعراض النقص قبل أن تظهر على النبات.
- تقدير تأثير الأسمدة المضافة على تجهيز العناصر الغذائية للنبات وهذا قد يكون مؤشراً جيداً.
- لتأثير الأسمدة المضافة خلال فترات نمو النبات.
- لتوضيح العلاقة بين حالة المغذي ونمو النبات.
- تحديد البرنامج التسميدي الملائم لنوع التربة.
- إضافة إلى ما تقدم فالشخص الذي يقوم باختبار النبات يفضل أن يكون لديه إلمام جيد بالظروف المحيطة بالنبات مثل:
- حالة النبات النامي كطبيعة نموه ونشاطه ومقاومته لبعض المؤثرات.
- مستوى المغذيات الأخرى في النبات غير العنصر تحت الدراسة.
- الإصابة بالأمراض أو الحشرات.
- ظروف التربة (التهوية، الملوحة، نوع التربة، رطوبة التربة .. الخ).
- الظروف المناخية وتأثيرها في النبات.
- علاقة الإنتاج بمحتوى المغذي.

٣- المظاهر الخارجية:

رغم التطور الكبير بأجهزة التحليل المخبري إلا أن هذه الطريقة والتي تسمى باللقطة المصورة البصرية والتي تعتمد على تغيرات في المظهر الخارجي للعضو النباتي (تغير اللون، تشوه) تعد من أهم الطرق لتشخيص نقص العناصر الغذائية على النباتات وذلك أن لكل

عنصر تأثيراً معيناً ومميزاً في نمو وتطور النبات أو مجموعة من التأثيرات في كل نبات وعند غياب هذا العنصر أو انخفاض أو زيادة مستواه عن الحد الحرج لعدم توافره أو زيادته في التربة أو بسبب التداخلات مع عناصر أخرى فإنه تظهر على النبات علامات نقص أو سمية خاصة به متميزة في كثير من الأحيان عن الأعراض التي يسببها عنصر آخر. وقد تختلط الأمور في بعض الأحيان وخاصة في المراحل الأولى لظهور الأعراض كالاصفرار مثلاً الذي يلاحظ أحياناً في بداية النمو قد يكون سببه أكثر من عنصر إلا أنه لا يلبث أن يُمَاز بعد فترة وجيزة وهذه الطريقة تحتاج إلى معرفة وتدريب جيدين وخبرة وممارسة طويلتين.



الفصل الرابع

التغذية المعدنية

١- دور العناصر المعدنية الكبرى والصغرى وأهميتها في نمو وتطور النبات

تختلف الأراضي بدرجة خصوبتها حسب عوامل عديدة، والتغذية الجيدة تعتمد أساساً على التوازن ما بين العناصر الغذائية التي يحتاج إليها النبات سواء أكانت هذه العناصر متوفرة أصلاً في التربة أم مضافة على شكل أسمدة. وكلما اقتربت درجة التوازن ما بين هذه العناصر الغذائية بالكم والكيف من الحد الأمثل لحاجة النبات حصلنا على إنتاج أفضل في حال توافر العوامل اللازمة الأخرى. وعند نقص كمية أحد هذه العناصر الغذائية فإن تأثيره يكون واضحاً في النبات سواء بمظاهر خارجية مرئية في النبات أو بشكل غير مباشر بتأثيره في الإنتاج.

وقد حاولنا بهذه الفصل إلقاء الضوء على كل من العناصر اللازمة للنبات التي يحصل عليها عن طريق المجموع الجذري مبينين فكرة بسيطة عن كل عنصر ثم تعداد لأهم الوظائف التي يقوم بها هذا العنصر في النبات ثم تعداد لأهم الأعراض البصرية المورفولوجية على النبات في حال النقص أو الزيادة مع بعض الصور الملونة لأعراض نقص هذا العنصر أو زيادته على عدد من الأنواع النباتية بالإضافة إلى ملحق (٣) يضم مجموعة كبيرة من الصور أعراض نقص أو سمية العناصر المعدنية على أعضاء مختلفة من بعض أشجار الفاكهة المثمرة. ثم ذكرنا بعبارة طرق علاج نقص هذا العنصر، آمليين في ذلك أن نكون قد قدمنا جزءاً من المعرفة في مجال اضطرابات تغذية النبات المعدنية.

آ- العناصر الكبرى:

وهي ضرورية جداً لحياة النبات ويحتاجها بكميات كبيرة.

١- الآزوت:

عنصر متحرك والنبات هو عنصر النمو الخضري، وحتى نحصل على نمو خضري جيد لابد من توافر كميات مناسبة منه في التربة إنما يجب أن لا نبالغ بإضافة الأزوت إلى التربة حتى لا يزداد النمو الخضري على حساب النمو الثمري ولأنه عنصر يفقد من التربة

خلال فترة قصيرة إما بالغسل أو بالتطهير كما أن الكميات الكبيرة منه تقلل من مقاومة النبات للأمراض.

يوجد الآزوت في التربة على شكلين:

- أ- الشكل المعدني أمونيوم أو نترات وهو الجزء الصالح للامتصاص.
 - ب- الشكل العضوي ولا يستفيد منه النبات إلا بعد تحلله وتحوله إلى الشكل المعدني.
- يكون ١,٥ % - ٦,٠ % من المادة الجافة للنبات. النسب الكافية ١,٨ % - ٢,٢ % إلى ٢,٥ % - ٣,٥ %.

- أهم وظائف الآزوت في النبات:

- 1- يدخل في بناء المواد البروتينية.
- 2- يعد أهم مكونات البروتوبلازم.
- 3- يدخل في تركيب اليخضور.
- 4- يدخل في تركيب أكثر مكونات الأزهار والثمار.
- 5- يتحكم في قدرة النبات على امتصاص الفوسفور والبوتاسيوم.

- أعراض نقص الآزوت:

- ١- ضعف النمو وتوقفه في حالات النقص الشديد. ببطء نمو القمم النامية والجذور.
- ٢- نقص في حجم الأوراق.
- ٣- يكون لون الأوراق أصفر شاحباً، تقوس الأوراق لأعلى ثم تتحول إلى اللون البني وتموت، ببطء النمو وتقرم النبات (الشكل ٢٦).
- ٤- تبدأ أعراض النقص على الأوراق القاعدية ثم تنتقل إلى الأوراق في القمة. تساقط مبكر للأوراق السفلية.
- ٥- تشكل أعناق الأوراق زاوية حادة مع الساق.
- ٦- قصر الفروع حيث تتجه نحو النمو العمودي والمغزلي وقلة التفرع بشكل عام. وتكون الفروع متخشبة ورفيعة وصغيرة ولونها أحمر أو بني.
- ٧- في حالات النقص الشديد تكون الثمار صغيرة وتتضج قبل وقتها وتساقط وقد لا يتكون ثمار إطلاقاً.
- ٨- النضج المبكر مع ثمار صغيرة أو دون ثمارهاثياً.

٩- قلة الأزهار وصغر حجم الثمار وصلابتها.



الفجل

البندورة

الشكل (٢٦): أعراض نقص عنصر الأزوت على بعض النباتات.

- معالجة نقص الأزوت:

يعالج النقص بالأسمدة المتوافرة وهي يوريا ٤٦% كالنترو ٢٦% نترات الأمونيوم ٣٠% وهي أسمدة منتجة محلياً.

- أعراض زيادة الأزوت أو سميته:

- ١- أوراق ذات لون أخضر داكن وتدهور الكربوهيدرات.
- ٢- معدلات نمو منخفضة وتقوس الأوراق الأسفل.
- ٣- قابلية شديدة للإصابة بالأمراض والحشرات.
- ٤- تدهور الأنسجة الموصلة عند قواعد الأوراق.
- ٥- ذبول النبات (الإجهاد و العطش) -رقاد-عدم العقد-عفن الطرف الزهري.

٢- الفوسفور:

عنصر متحرك ضمن النبات قليل الحركة في التربة وهو من العناصر الغذائية الأساسية جداً في تغذية النبات ويأتي بالمرتبة الثانية بعد الأزوت من حيث كميته في الأنسجة النباتية، يثبت جزء كبير من الفوسفور في التربة على شكل فوسفات ثلاثي الكالسيوم، وهذا

المركب غير قابل للإفادة علماً أن النباتات تستطيع الاستفادة من فوسفات أحادي وثنائي الكالسيوم في وجود المادة العضوية. يخزن الفوسفور في جذور الأشجار المثمرة عند عدم الحاجة إليه وكذلك ينتقل جزء من الأوراق في نهاية فصل النمو ويخزن بالجذور، وتعد البذور أغنى أجزاء النبات به، يوجد الفوسفور في التربة على شكل عضوي أو معدني، تزداد كمية الفوسفور العضوي بزيادة كمية الأزوت العضوي في التربة وتعمل أحياء التربة الدقيقة على تحول الفوسفور العضوي إلى فوسفور غير عضوي والطبيعة المميزة للفوسفور، قلة ذوبانه في الماء أو المحلول الأرضي ويوجد مدمصاً على غرويات التربة ويكثر وجوده على الحبيبات الدقيقة من التربة، ويقل على الحبيبات الخشنة، وتختلف درجة استفادة النبات من الفوسفور حسب عوامل عديدة أهمها:

أ- نوع معدن الطين حيث يثبت في الأراضي الطينية أكثر من الخفيفة.
ب- درجة الحموضة في التربة حيث تصل أعلى درجة صلاحية للاستفادة منه عند pH من ٦,٥ - ٧.

ج- المادة العضوية حيث يكون لغاز CO_2 المنطلق من تحلل المادة العضوية دور كبير في زيادة قابلية الفوسفور للإفادة.
تحتوي النباتات على ٠,١٥ - ١,٠ % من المادة الجافة. الكميات الكافية ٠,٢٠ - ٠,٤٠ % في الأوراق الحديثة. حدود النقص ٠,٢٠ % (يتمص في صورة $H_2PO_4 - HPO_4$).

- أهم وظائف الفوسفور:

- ١- يدخل في تركيب بروتين النواة.
- ٢- عنصر مهم في عمليات التنفس.
- ٣- له دور في عمليات تحول الكربوهيدرات داخل النبات مثل تحول النشا إلى سكر.
- ٤- له دور في تمثيل الدهون.
- ٥- يسرع في عمليات نضج الثمار.

- أعراض نقص الفوسفور:

- ١- يصبح لون الأوراق أكثر اخضراراً من اللون الطبيعي (الشكل ٢٧).

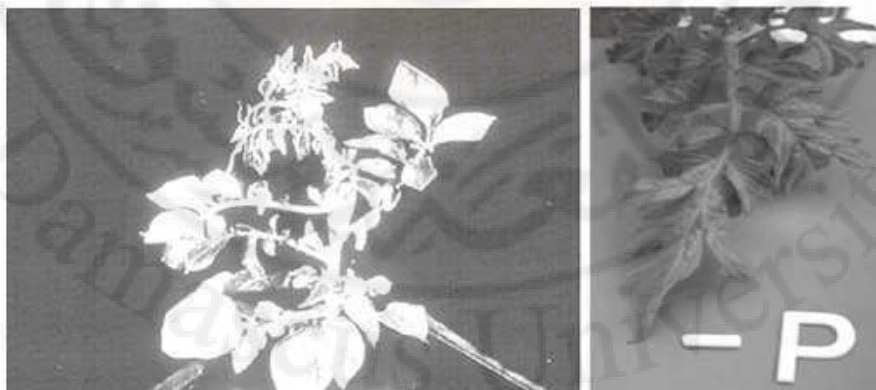
- ٢- تبقى الأوراق صغيرة وتظهر النموات الحديثة بلون أرجواني أو أحمر بسبب تراكم مادة الأنثوسيانين. وتقرم النبات
- ٣- سمك نمو الخشب يكون قليل التفرع محدوداً وتشكل الفروع زوايا حادة.
- ٤- عروق الأوراق السفلى وكذلك أعناقها يظهر عليها اللون الأرجواني.
- ٥- ينقص تكوين البراعم الثمرية.
- ٦- في حالات النقص الشديد تصبح الأوراق الكبيرة مبرقشة باللون الأصفر الفاتح والأخضر الغامق أو الوردي، وهذه الأوراق تسقط سريعاً.
- ٧- نقص إنتاجية المحصول بدرجة واضحة. وتتميز الثمار ببقاء لونها الأخضر وعدم تلونها وصلابة اللب.
- ٨- ويؤثر سلباً في نمو المجموع الجذري وتطوره (الشكل ٢٨).

- معالجة نقص الفوسفور:

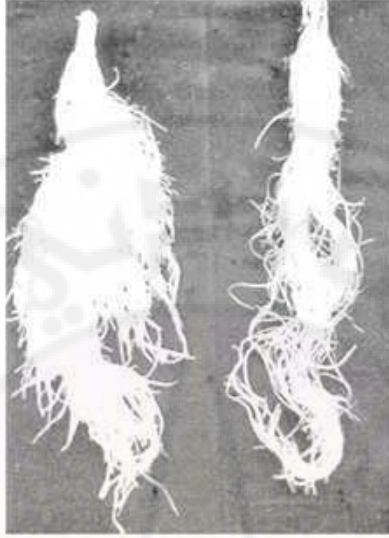
يعالج النقص بالأسمدة الفوسفاتية المتوافرة على شكل سوپر فوسفات ٤٦ % وهو سماد منتج محلياً.

- أعراض زيادة الفوسفور:

لا يوجد تأثير مباشر في النبات ولكن قد يُظهر النبات آثار نقص الزنك، والحديد، والمنغنيز، والكبريت.



الشكل (٢٧): أعراض نقص عنصر الفوسفور على أوراق البندورة (على اليمين) وأوراق البطاطا (على اليسار).



الشكل (٢٨): أعراض نقص عنصر الفوسفور على الجذور (على اليسار).

٣ - البوتاسيوم:

عنصر متحرك داخل النبات قليل الحركة في التربة، لا يدخل في تركيب مواد مهمة داخل الأنسجة النباتية، ويوجد بها على شكل ملح ذائب غير عضوي يكثر في الخلايا المريستيمية ويرتبط مباشرة بالبناء البروتيني يعد من العناصر الغذائية الأساسية ويسمى هذا العنصر بعنصر النوعية. نقصه يسبب تراكماً وعدم تحول الأحماض الأمينية إلى بروتين، يكون امتصاص هذا العنصر على أشده خلال فترة آذار إلى تشرين الثاني وفي نهاية فصل النمو يعود جزء من البوتاسيوم الموجود في الأوراق إلى الأنسجة الخشبية داخل النبات حيث يخزن بها ويلاحظ الجزء الأكبر من هذا العنصر في الطبقات السطحية من التربة، يعد البوتاسيوم المتبادل المصدر الأول للبوتاس القابل للامتصاص من قبل النبات ولا يمثل النوع عادة إلا مقداراً بسيطاً من البوتاسيوم الكلي في التربة.

تحتوي النباتات على ١% - ٥,٠٠% من المادة الجافة. النسب الكافية ١,٥٠% - ٣,٠٠% في الأوراق الحديثة. تظهر أعراض النقص عندما يكون أقل من ١,٥٠% ويمتص في صورة (K^+) .

- أهم وظائف البوتاسيوم ضمن النبات:

- ١- عنصر مهم في إنتاج السكريات في النبات وانتقالها.
- ٢- يساعد على اختزال السكريات وتحولها إلى نشاء.
- ٣- وجوده أساسي لعمليات التمثيل الضوئي.
- ٤- يساعد في امتصاص الأزوت من التربة.
- ٥- يزيد في مقاومة النبات لبعض الأمراض.
- ٦- يقلل من عمليات النتج للنبات وبالتالي يزيد من مقاومته للجفاف.
- ٧- يكسب السيقان والأوراق متانة.

- أعراض نقص البوتاسيوم:

- ١- اصفرار في الأوراق عند الحواف وباتجاه الداخل (الشكل ٢٩).
- ٢- التقاف الأوراق على شكل ميزاب.
- ٣- يتحول لون الأوراق الأصفر إلى أسمر أو بني محروق. تظهر أعراضه على لأوراق المسنة في صورة احتراق الحواف (Scorch) (الشكل ٣٠).
- ٤- يسبق الاحتراق عادة لون أرجواني غامق تسبقه بلزمة لخلايا الأوراق.
- ٥- حجم الأوراق يبقى صغيراً.
- ٦- إذا كان النقص قليلاً يتشكل محصول إنما قليل الكم والنوع.
- ٧- في حالات النقص الشديد تموت الأوراق ولا سيما في منتصف الفروع.
- ٨- يلاحظ ضعف تكوين البراعم الثمرية في الأشجار المثمرة.
- ٩- بشكل عام تكون مواصفات الثمار الناتجة سيئة.
- ١٠- يسبب ظاهرة الرقاد
- ١١- زيادة القابلية للإصابة بالأمراض
- ١٢- ضعف إنتاج الثمار، البذور ذات جودة فقيرة وخاصة الزيتية منها (انخفاض معدل الزيت)، الثمار ذات جودة منخفضة (الشكل ٣١).
- ١٣- النمو المتبقع أو المتلطيخ في ثمار البندورة.

- معالجة نقص البوتاسيوم:

يعالج نقص البوتاسيوم بالأسمدة المتوافرة في القطر على شكل سلفات البوتاسيوم ٥٠ %.



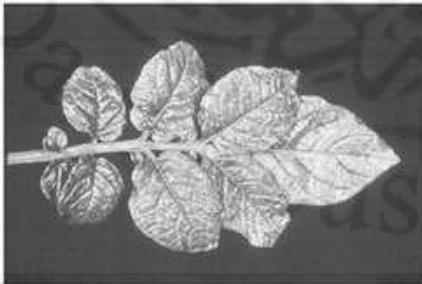
الشكل (٢٩): أعراض نقص عنصر البوتاسيوم على أوراق نبات البندورة (لاحظ التفاف وانحناء الأوراق) (على اليمين)، وعلى أوراق الكرمة (على اليسار).



الفليفلة



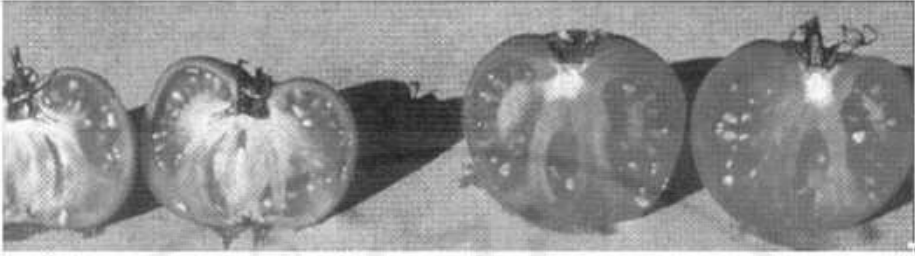
السبانخ



البطاطا



الشكل (٣٠): أعراض نقص عنصر البوتاسيوم على أوراق بعض النباتات.



الشكل (٣١): أعراض نقص عنصر البوتاسيوم على ثمار البندورة (ثمار طبيعية على اليمين، مصابة على اليسار).

٤- الكالسيوم:

يمتص على صورة Ca^{++} وذلك إما في المحلول الأرضي أو من الكالسيوم المتبادل مباشرة والنباتات البقولية تمتص كميات أكبر من النباتات النجيلية وهو عنصر غير متحرك ضمن النباتات لذلك تظهر أعراض نقصه على الأوراق الحديثة النمو أولاً.

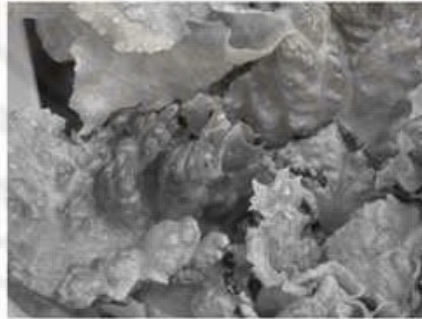
- أهم وظائف الكالسيوم:

- 1- معادلة الأحماض التي تنتج من الخلايا خصوصاً أثناء تكوين البروتين وتحولاته.
- 2- يدخل في تركيب الصفيحة الوسيطة للخلايا على صورة بكتات الكالسيوم.
- 3- يعمل على تنشيط الأنسجة المريستيمية في القمم النامية.
- 4- ضروري في تكوين الأزهار.
- 5- يؤثر في حركة انتقال الكربوهيدرات في النبات.

- أعراض نقص الكالسيوم:

- 1- احتراق قمم الأوراق (الشكل ٣٢)، والشعيرات الجذرية وموتها، جفاف القمم النامية للفروع والجذور.
- 2- حواف الأوراق تبدو بالية، الأوراق الجديدة متلاصقة. في حالة النقص الشديد قد لاتنمو أوراق جديدة، وتظهر بقع ميتة على الأوراق.
- 3- جفاف أطراف الأوراق حديثة النمو بعد أن تلتوي ثم تتقصف (الشكل ٣٣).
- 4- يلاحظ على الثمار بقع فلينية تؤدي لانخفاض نوعيتها وقدرتها التخزينية.

- ٥- تكون الجذور قصيرة وملتوية وتموت معظم الجذور من القمة الأعلى.
- ٦- جودة الثمار فقيرة وتزيد حساسيتها للإصابة بأمراض عفن طرف الزهري (Blossom and Rot) وخاصة في ثمار الفصيلة الباذنجانية: البندورة، الفليفلة، والقرعيات: البطيخ والكوسا.
- ٧- تحلل الأوعية الناقلة في الأجزاء السفلي من السيقان وعدم تحمل النبات للذبول.
- ٨- تزداد حساسية النباتات للإصابة بالأمراض الفطرية والبكتيرية والإصابات الحشرية.



الشكل (٣٢): أعراض نقص عنصر الكالسيوم على أوراق البندورة (في الأعلى) وأوراق الخس (في الأسفل) (تشوه وتجعد الأوراق).



الشكل (٣٣): تشوه أنصال أوراق الموز الناتج من نقص عنصر الكالسيوم.

- أعراض زيادة الكالسيوم:

تظهر على شكل ذبول حواف الأوراق واحتراقها وتقزم النبات، وأعراض نقص المغنيزيوم أو نقص البوتاسيوم أو الحديد (كلوروز الحديد المميزة لزيادة الكالسيوم في محلول التربة - انظر الشكل ٣٤).



الشكل (٣٤): احتراق حواف أوراق الموز عند الزراعة في تربة كلسية (جيرية).

- معالجة نقص الكالسيوم:

يعالج بإضافة مركبات الكالسيوم (كربونات الكالسيوم، الجير، الجبس، نترات الكالسيوم، كلور الكالسيوم) كما يتم بطريقة غير مباشرة عند استخدام السوبر فوسفات أو الكالنترو.

٥- المغنيزيوم:

عنصر متحرك ضمن النبات يوجد بالتربة بكميات كافية كما أن وجود الكالسيوم يخفف من تأثيره السام، يمتص على شكل أيونات المغنيزيوم وتظهر أعراض النقص غالباً في الأراضي الخفيفة، يكثر وجوده في البذور مرتبطاً مع الفوسفور، وعلى اعتبار أنه عنصر متحرك فإن أعراض نقصه تظهر على الأوراق المعمرة السفلية من الفروع أولاً. تحتوي النباتات على ٠,١٥ - ١,٠٠ % من المادة الجافة للأوراق تتباين الحدود الدنيا بدرجة كبيرة.

- دور ووظائف المغنيزيوم:

- 1- يدخل في تركيب اليخضور.
- 2- له علاقة بتكوين الزيوت داخل أنسجة النبات.
- 3- يساعد في تحرك الفوسفور والكربوهيدرات داخل النبات.
- 4- ضروري لتنشيط عدد من الأنزيمات.

- أعراض نقص المغنيزيوم:

- تحلل اليخضور وزوال اللون الأخضر فيما بين العروق مع بقاء العروق خضراء تتأثر الأوراق الكبيرة أولاً، وفي حالات الإصابة الشديدة تسقط الأوراق وتظهر الأشجار شبه عارية.

- الأوراق الكبيرة تظهر اصفراراً بين العروق مع بعض الاحمرار أو ظهور بعض التلونات نتيجة ظهور الأصبغة الأنثوسيانية كما هو الحال في أوراق الكرمة (الشكل ٣٥).

- بطء في النمو مما يشجع على إصابة ثمار البندورة والفليلة والقرعيات بأمراض عفن الطرف الزهري (Blossom and Rot).



الشكل (٣٥): أعراض نقص عنصر المغنيزيوم على بعض النباتات البندورة، الكرفس، الفليفلة، الكرمة (لاحظ ظهور الأصبغة الأنطوسيانية على الأوراق).

- علاج نقص المغنيزيوم:

يعالج بإضافة كبريتات المغنيزيوم أو رشها على الأوراق في حال الإصابة الخفيفة كما يتم العلاج بطريقة غير مباشرة عند استخدام الكالنترو الذي يحوي على كربونات المغنيزيوم بنسبة ٠,٥ %.

٦- الكبريت:

عنصر متوسط إلى بطيء الحركة يمتص على صورة كبريتات SO_4^{++} ثم يختزل في النبات إلى كبريت أو سلفوهيدروكسيل إذا زادت كميته عن حد معين يخفض رقم pH التربة كما تنقص كمية النترات الصالحة للامتصاص لأن البكتريا التي تؤكسد الكبريت تحتاج إلى أوكسجين النترات في عملية الأكسدة .

يكثر وجود الكبريت في الطبقة السطحية من التربة أول ما تظهر أعراض نقصه على الأوراق حديثة التكوين.

تحتوي النباتات على ٠,١٥ - ٥٠,٠ % من المادة الجافة للأوراق.

- وظائف الكبريت:

- ١- يدخل في تركيب الأحماض الأمينية والهرمونات النباتية.
- ٢- له دور مهم في عملية التنفس.
- ٣- يدخل في تركيب الزيوت الطيارة كما في البصل والثوم.
- ٤- يساعد في تكوين اليخضور.

- أعراض نقص الكبريت في النبات:

- ١- ظهور اللون الأصفر الشاحب على الأوراق الفتية. ويصبح لون الأوراق المسنة أخضر باهتاً إلى أصفر بزيادة النقص (الشكلين ٣٦ و ٣٧).
- ٢- جفاف الفروع في الأشجار المثمرة.
- ٣- بطء في النمو. وتقرم مع تأخر نضج النبات والثمار.

- معالجة نقص الكبريت:

يعالج بإضافة كبريتات الأمونيوم أو كبريتات الكالسيوم وتستخدم كبريتات الكالسيوم في التربة غير الكلسية كما يتم العلاج بطريقة غير مباشرة باستخدام السوبر فوسفات أو سلفات البوتاسيوم مثلاً حيث يستفيد النبات من الكبريت المتوافر بهذه الأسمدة.

- أعراض زيادة الكبريت:

تؤدي إلى دخول الأوراق في شيخوخة مبكرة.



الشكل (٣٦): أعراض نقص عنصر الكبريت على أوراق نبات البندورة.



الخص



البندورة

الشكل (٣٧): نباتات تظهر عليها أعراض نقص عنصر الكبريت (يسار) وأخرى سليمة (يمين).

ب- العناصر الصغرى:

وهي ضرورية لحياة النبات مثل العناصر الكبرى لكن النبات يحتاجها بكميات صغيرة. ويؤدي نقصها أو زيادتها إلى اضطرابات وتشوهات في النبات وأعضائه المختلفة. وتضم بشكل رئيسي: الحديد، والنحاس، والمنغنيز، والزنك، والكلور، والبورون، والموليبدين. ويضاف إليها بعض العناصر التي تتواجد في ترب معينة والعناصر النادرة والثقيلة مثل: الألمنيوم، واليود، والرصاص، والزرنيخ..إلخ.

ويبين الجدول (٩) مدى الكفاية والنقص والزيادة من العناصر الصغرى في أنسجة الأوراق البالغة لبعض الأنواع النباتية.

وتختلف حساسية المحاصيل لنقص العناصر الصغرى وزيادتها من نوع نباتي لآخر حسب تركيز العنصر ونوعه (الجدول ١٠).

جدول (٩): تركيز العناصر الصغرى في أنسجة الأوراق الناضجة لبعض الأنواع النباتية.

العناصر الصغرى	ناقص	كافي	زائد أو سام
	ppm		
Boron (B)	5 – 30	10 – 200	50 – 200
Chlorine (Cl)	<100	100 – 500	500 – 1000
Copper (Cu)	2 – 5	5 – 30	20 – 100
Iron (Fe)	< 50	100 – 500	> 500
Manganese (Mn)	15 – 25	20 – 300	300 – 500
Molybdenum (Mo)	0.03 – 0.15	0.1 – 2.0	> 100
Zinc (Zn)	1 – 20	27 – 100	100 – 400

جدول (١٠): المحاصيل الحساسة لنقص العناصر الصغرى أو زيادتها.

العنصر	المحاصيل الحساسة للنقص	المحاصيل الحساسة للزيادة
B	البقول - الكرب - الشوندر - الكرسي - العنب - أشجار الفاكهة	الحبوب - البطاطا - البندورة - الخيار -
Cl	الكرسي - البطاطا - الشوندر السكري - الخس - الجزر - الكرب	الفريز - أشجار الفاكهة - البصل
Cu	السيانخ - البصل - البطيخ	البقول - السيانخ - الحمضيات
Fe	أشجار الفاكهة (الحمضيات) - العنب - التفاح	الأرز - التبغ
Mn	الحبوب - البقول - أشجار الفاكهة (التفاح - الكرز - الحمضيات	الحبوب - البقول - الفاصولياء الخضراء - البطاطا
Mo	الكرب والقرنبيط - البقول	الحبوب - البازلاء - فاصولياء خضراء
Zn	الحبوب (ذرة) - البقول - العنب - الحمضيات - فول الصويا - الفول البلدي -	الحبوب - السيانخ

١- الحديد:

عنصر قليل الحركة ضمن النبات يمتص على صورة ثنائي Fe^{++} يتدخل باعتباره وسيطاً في اصطناع اليخضور كما أنه يدخل في تركيب السيتوكروم وله علاقة بتكوين أنزيم البيروكسيداز. نلاحظ الآن أعراض نقص الحديد على الأشجار المثمرة بشكل كبير في القطر العربي السوري وإن ظهور أعراض نقص هذا العنصر لا يعني بالضرورة عدم توفره بالتربة بل بالعكس تبين أن بعض الأشجار التي تعاني من نقصه تنتشر في أراض غنية بالحديد كمنطقة الزيداني مثلاً، إلا أنه يكون على صورة غير قابلة للامتصاص.

محتوى الأوراق يتراوح بين ١٠ - ١٠٠٠ جزء في المليون. المدى الكافي ٥٠ - ٧٥ جزء في المليون.

- وظائف الحديد في النبات:

- ١- له دور وسيط وأساسي في تكوين اليخضور ولا يدخل في تركيبه.
- ٢- يدخل في تركيب السيتوكروم، لذا فهو ذو دور أساسي في عملية التنفس والأكسدة والإرجاع.
- ٣- له دور أساسي في تحويل الآزوت الذائب في الأوراق إلى بروتين، هذا البروتين له دور كبير في حماية اليخضور من أشعة الشمس الشديدة.

- أعراض نقص الحديد:

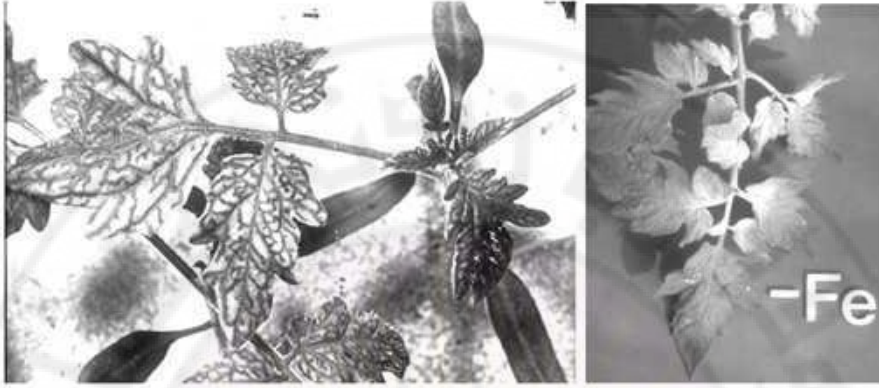
- ١- اصفرار الأوراق حديثة النمو بين العروق، الأوراق الجديدة باهته اللون، النبات كله يبدو شاحباً ذا لون أخضر باهت (الشكل ٣٨).
- ٢- تتحول كامل الأوراق إلى اللون الأصفر، وقد تصبح شبه بيضاء وخاصة في النموات الحديثة.
- ٣- تحترق أطراف الأوراق وتصبح بنية اللون، في حالات النقص الشديد تحترق كامل الورقة وخاصة في النموات الحديثة.
- ٤- بطء في نمو بعض النباتات وضعف الإنتاج أو عدمه.

- معالجة أعراض نقص الحديد:

يعالج بإضافة الحديد إلى التربة والمتوافر بالأسواق على شكل شيلات، وتباع تحت أسماء تجارية مختلفة.

- أعراض زيادة الحديد:

يكون نادر الحدوث ويظهر لون برونزي للأوراق، ووجود بقع بنية دقيقة على الأوراق.



الشكل (٣٨): أعراض نقص عنصر الحديد على بعض النباتات (اصفرار مع بقاء العروق خضراء).

٢- الزنك:

يمتص من التربة على شكل أيونات Zn^{++} يكون تركيزه في الطبقات السطحية عالياً ويقل مع العمق. يرتبط ذوبان الزنك في التربة بدرجة الحموضة، نلاحظ أعراض نقص الزنك حالياً مترافقة مع أعراض نقص الحديد على الحمضيات في الساحل السوري بكثرة.

- وظائف الزنك في النبات:

- 1- له دور في تشكيل الهرمونات النباتية.
- 2- له دور أساسي في تشكيل التريبتيوفان المركب النباتي الذي ينتج منه الأكسين.
- 3- يدخل في تركيب بعض الخمائر وحده أو بالاشتراك مع بعض العناصر الأخرى كالنحاس (Cu).

- أعراض نقص الزنك:

- 1- بقع صفراء بين عروق الأوراق الحديثة مع بقايا أجزاء خضراء حول العروق الخضراء (الشكل ٣٩).
- 2- ذبول الأوراق الجديدة التي تتميز بقصرها وصغرها وتكون متطاولة في مجموعات وريدية تخرج من زر واحد بدلاً من فروع (ظاهرة التورد).
- 3- تقزم السلاميات والطرود القمية التي تتجمع إلى بعضها معطية ما يسمى ظاهرة مكنسة الساحرة وتقزم قمم النبات معطية ظاهرة التورد.
- 4- موت أطراف أغصان الحمضيات.
- 5- يلاحظ وجود بقع زيتية في أوراق الحمضيات وصغر في حجم الثمار وسماك قشرتها.
- 6- تضعف قدرة الأشجار على تكوين البراعم الثمرية وكذلك الثمار.
- 7- في اللوزيات تكون الأوراق الوريدية جالسة على الأفرع بدون أعناق.



أوراق الحمضيات



أوراق البندورة



(ظهور مساحات طويلة ضيقة بطول العروق الثانوية)
الشكل (٣٩): أعراض نقص عنصر الزنك في بعض الأنواع النباتية.

- معالجة نقص الزنك:

يعالج بالرش بكبريتات الزنك في حال الإصابة الخفيفة أما في حالات الإصابة الشديدة فتستخدم شيلات الزنك.

- أعراض زيادة الزنك:

نفس أعراض نقص الحديد. تقزم و موت النبات.

٣- النحاس:

يحتاجه النبات بكميات ضئيلة ونادراً ما تظهر أعراض نقصه ويوجد في التربة بكميات قليلة خاصة في الطبقات السطحية أكثر ما تظهر أعراض نقصه في الأراضي العضوية يتأثر ذوبانه بدرجة الحموضة في التربة إذا كلما انخفض رقم pH ازداد الجزء الذائب منه. المدى المناسب من ٣ - ٧ جزء في المليون في المادة الجافة. المدى السام ٢٠ - ٣٠ جزء في المليون.

- وظائف النحاس في النبات:

- 1- عامل مساعد في تكوين أنزيمات التنفس وتكوين اليخضور.
- 2- تلعب دوراً في تفاعل الأزوت داخل النبات.
- 3- يزيد في مقاومة النبات للأمراض الفطرية.

- أعراض نقص النحاس:

- ١- اصفرار الأوراق وموت البراعم. تشوه الأوراق الجديدة. الأوراق المسنة تتدهور (الشكل ٤٠).
- 2- قصر في المسافات بين عقد الأغصان. بطء في النمو وتقزم النبات.
- 3- تقل كمية العصير داخل ثمار الحمضيات وخاصة الليمون الحامض.



الشكل (٤٠): أعراض نقص عنصر النحاس على أوراق البطاطا (يمين) والبصل (يسار).

- معالجة أعراض نقص النحاس:

يعالج بالرش بكبريتات النحاس أو أي من المركبات النحاسية كما يمكن الاستفادة من المركبات النحاسية المستخدمة لمعالجة الفطور.

- أعراض زيادة النحاس:

- ١- تظهر أعراض نقص الحديد.
- ٢- بطء شديد في النمو.
- ٣- تقزم نمو الجذور وموت في الشعيرات الجذرية.

٤- المنغنيز:

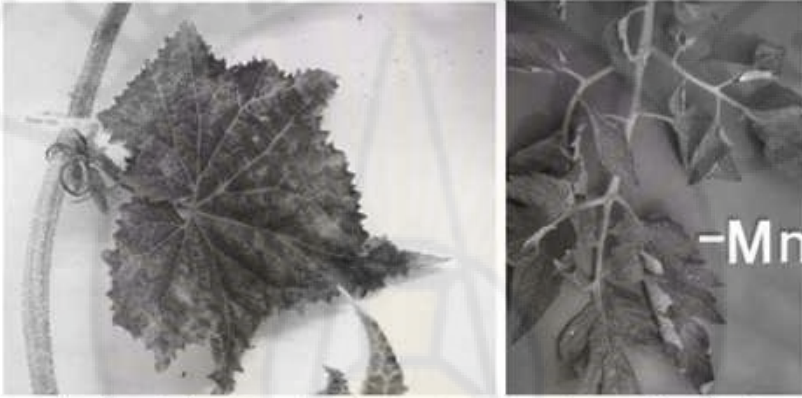
عنصر قليل الحركة في النبات يمتص على صورة ثنائي التكافؤ Mn^{++} تكون الأوراق الغنية بالكالسيوم فقيرة بالمنغنيز تلاحظ أعراض نقصه في الأراضي القلوية حيث يتم أكسدة المنغنيز الثنائي القابل للامتصاص إلى منغنيز ثلاثي غير قابل للامتصاص.

- وظائف المنغنيز في النبات:

- ١- لا يمكن أن يحصل تمثيل للنترات داخل النبات بدونه.
 - ٢- تضعف قدرة التنفس إذا كانت نسبة Mn/Fe أقل أو أكبر.
 - ٣- له علاقة بتكوين اليخضور وبعض الأحماض العضوية وعمليات الأكسدة والإرجاع داخل النبات.
- المدى الكافي في الأوراق ١٠ - ٥٠ جزء في المليون. ولكن قد تبلغ في الأنسجة الأخرى ٢٠٠ جزء في المليون.

- أعراض نقص المنغنيز:

- 1- اصفرار بين عروق الأوراق الجديدة وتبقى العروق حتى الدقيقة منها خضراء اللون. ظهور خطوط بيضاء طولية على الأوراق مع بطء في النمو.
- 2- تظهر بقع بنية محروقة على الأوراق. فتأخذ مظهراً برونزياً مشابهاً تقريباً للإصابة بالعناكب الحمراء (الشكل ٤١).
- 3- في حالات النقص الشديد قد تتساقط الأزهار والأوراق.



الشكل (٤١): أعراض نقص عنصر المنغنيز على أوراق البندورة (يمين) والخيار (يسار).

- معالجة نقص المنغنيز:

تعالج أعراض نقص المنغنيز بالرش الورقي بسلفات المنغنيز.

- أعراض زيادة المنغنيز:

- ١- الأوراق المسنة تظهر بها بقع بنية محاطة باصفرار (الشكل ٤٢).
- 2- ظهور اشواك سوداء على السيقان.
- 3- تبرقش يشبه الإصابات الفيروسية.



الشكل (٤٢): أعراض سمية عنصر المنغيز على أوراق الحمضيات.

٥- البورون:

يوجد البورون بكميات قليلة في التربة تسبب الكميات الكبيرة منه تسمم النبات، تعد زيادة الكالسيوم أحد أهم أسباب نقص البورون، كذلك ارتفاع مستوى الماء الأرضي وسوء التهوية، يمتص على صورة بورات BO_3 . المدى المناسب في الأوراق ١ - ٦ جزء في المليون. المدى الذي يوجد في النبات من ٥ - ١٠٠ جزء في المليون.

- وظائف البورون في النبات:

- ١- يتحكم بنسبة الماء داخل النبات وحركيته كذلك في امتصاص الماء من التربة.
- ٢- له علاقة بحركة السكريات إلى أماكن تخزينها.
- ٣- مهم لعمليات التلقيح داخل الزهرة.
- ٤- يؤثر في امتصاص بعض العناصر مثل الآزوت والبوتاسيوم والكالسيوم.
- ٥- ضروري لتكوين الهرمونات في النبات.
- ٦- له دور هام في عملية اصطناع البروتينات في النبات.
- ٧- ضروري لتكوين الحمض الأميني تريثوفان.

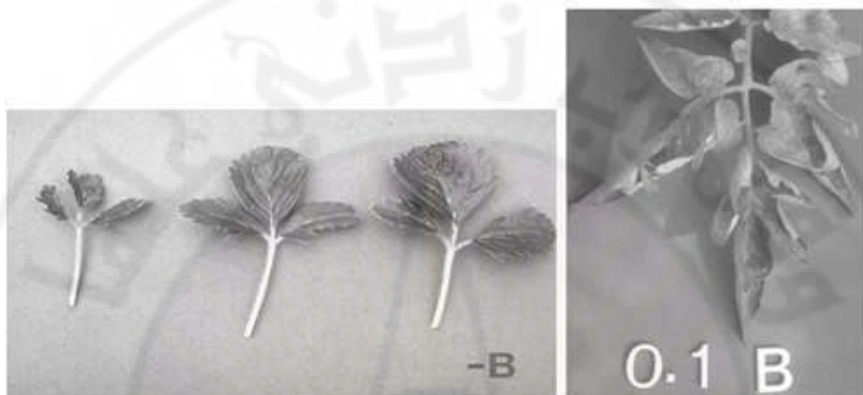
- أعراض نقص البورون:

- ١- ازدياد سمك الأوراق وميلها للالتفاف مع جفافها، وقد يظهر ابيضاض في بعض الحالات (الشكل ٤٣).
- ٢- موت البراعم والقمم النامية وموت أطراف الجذور وتكسر الأغصان والأوراق بسهولة.

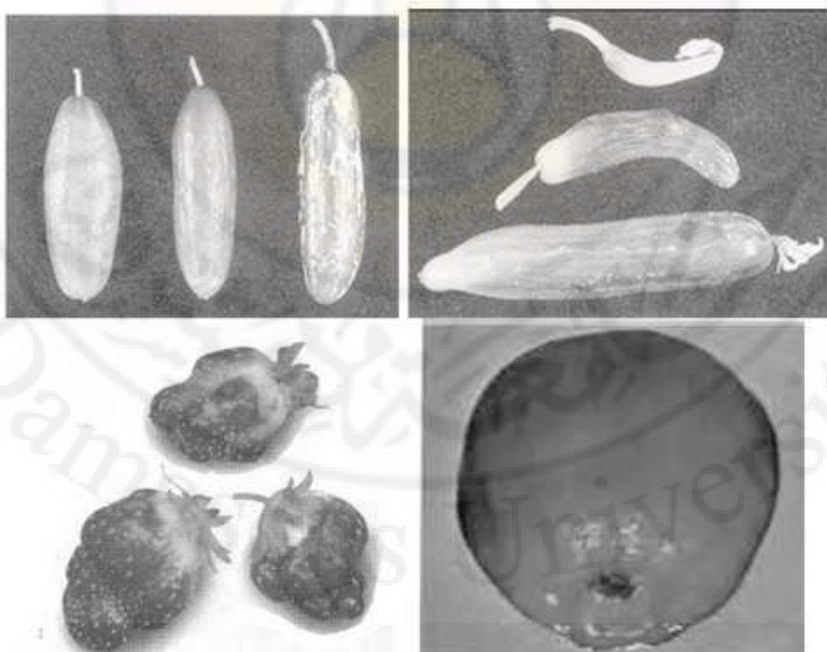
٣- تشوه في تطور الأنسجة الميرستيمية وتقرزم القمم النامية وتقرزم السلاميات (ظاهرة التورد القصير).

٤- تساقط الأزهار والثمار وتشوه شكلها (الشكل ٤٤) ونقص في إخصاب الأزهار.

٥- انخفاض في الإنتاجية ودرجة جودة المحصول والثمار.



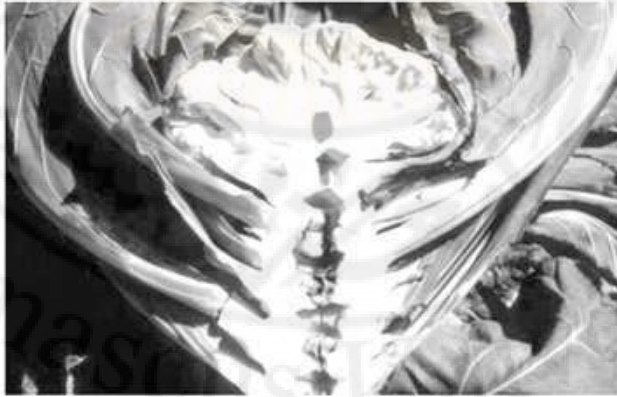
الشكل (٤٣): أعراض نقص عنصر البورون على الأوراق.



الشكل (٤٤): أعراض نقص عنصر البورون على الثمار (لاحظ تشوه الثمار).

وهناك أعراض نقص خاصة تختلف باختلاف المحصول أهمها:

- ١- في اللوزيات لا تتفتح البراعم.
- ٢- في الشعير لا يتكون الحب في السنابل.
- ٣- في الحمضيات تظهر على الأوراق بقع مائية ثم تصبح شفافة ثم تسقط، ويتعري الفرع من القمة إلى الأسفل وفي الثمار يظهر على الألبيدو بقع بنية ويزداد سمك القشرة ولا تتكون البذور، وتكون الثمار جافة وجامدة والعصير قليل وكذلك نسبة السكر.
- ٤- في الشوندر يلاحظ القلب الأجوف الذي يظهر أسود اللون.
- ٥- في القرنبيط يصبح الساق أجوف لونه بني (الشكل ٤٥).
- ٦- في التفاح يتشكل بقع فلينية على سطح الثمار.
- ٧- في القطن في حالات النقص الشديد تأخذ شجيرات القطن شكل دغل متشابك بسبب قصر المسافات بين العقد ويموت النسيج المرستيمي وتصبح الأوراق سميكة قابلة للكسر كما تسقط البراعم الزهرية كما يلاحظ انتفاخ حلقي داكن مزود بشعيرات كثيفة على أعناق الأوراق.



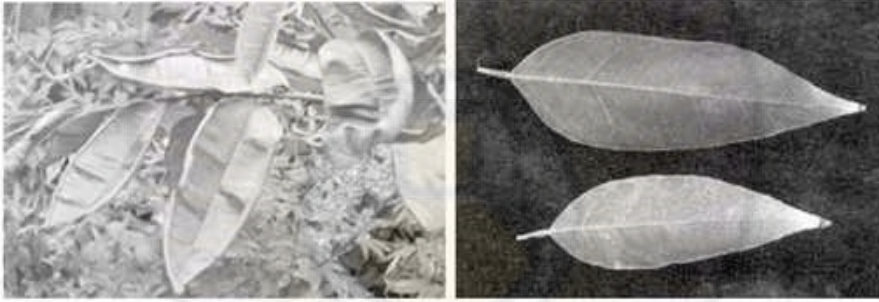
الشكل (٤٥): أعراض نقص عنصر البورون على القرنبيط (القلب الأجوف أو التفلن الداخلي).

- معالجة نقص البورون:

نعالج الأعراض بإضافة البورات إلى التربة أو الرش الورقي في حال الإصابة الخفيفة.

- أعراض زيادة وسمية البورون:

تظهر السمية بعنصر البورون في المناطق الجافة وشبه الجافة وعند عدام توفر كميات كافية من مياه الري كما تظهر في المواقع التي تسمد بكميات كبيرة من أسمدة البورون ولفترات طويلة، لذلك يجب التعامل مع أسمدة هذا العنصر بمنتهى الحذر خوفاً من الوصول إلى مرحلة السمية والتي تظهر فيها على النباتات أعراض مماثلة لأعراض النقص علماً أن الحد الفاصل ما بين نقص العنصر والسمية به صغير جداً. ومن أهم أعراض سمية البورون احتراق حواف الأوراق و موتها، وتقزم النبات وموته (الشكل ٤٦).



الشكل (٤٦): أعراض سمية عنصر البورون على أوراق الحمضيات.

٦- الكلور:

للكلور دور هام في عمليات التمثيل الضوئي وكذلك العلاقات المائية في النبات، يتدخل في تنشيط الأوكسجين في عمليات الاصطناع الضوئي، وتنظيم الجهد الحولي داخل الخلية، وآلية عمل المسامات.

- أعراض نقص الكلور:

- اصفرار الأوراق (الشكل ٤٧) وسرعة الذبول.



الشكل (٤٧): أعراض نقص الكلور على أوراق البندورة.

- أعراض زيادة الكلور:

اصفرار الحواف للأوراق القاعدية واحتراق الحواف - الذبول.

- ٧- الموليبدن:

يمتصه النبات بكميات قليلة جداً، نادراً ما تظهر أعراض نقصه، ذوبانه في التربة مرتبط بدرجة الحموضة حيث يثبت في الأراضي الحامضية ويكون أكثر ذوبانه في الأراضي القلوية. محتوى الأوراق من ١٥ - ٥٠ جزء في المليون من المادة الجافة.

- وظائف الموليبدن:

- 1- ضروري لاختزال النترات في النبات إلى أمين ومن ثم تكوين البروتينات.
- 2- ضروري لتكوين حمض الأسكوربيك.
- 3- ضروري لبكتيريا الأزوتوبكتريا والتي تقوم بتثبيت الأزوت الجوي.

- أعراض نقص الموليبدن:

- 1- يشبه نقص الأزوت اصفرار الأوراق الوسطية واصفرار الأوراق الطرفية ثم ظهور بقع بنية فاحتراق الحواف (الشكل ٤٨).
- 2- تجعد الأوراق، والتفاف حوافها.
- 3- يعيق النمو الزهري.



الشكل (٤٨): أعراض نقص عنصر الموليبدين على أوراق البندورة (على اليمين) و القرنبيط (على اليسار).

- معالجة نقص الموليبدين:

يعالج بإضافة الصوديوم أو مركبات المولبيدات الأخرى القابلة للذوبان بالماء.

- أعراض سمية الموليبدين:

قد لا يسبب مشاكل للنبات ولكن يسبب سمية للحيوانات التي تتغذى على النباتات التي تحتوي على نسب عالية منه (أكثر من ٥ جزء في المليون).



الفصل الخامس

التغذية المعدنية

١- آليات امتصاص وانتقال العناصر المعدنية:

تمتص النباتات العناصر الغذائية عادة من خلال جذورها، ولكنها تستطيع أيضاً امتصاص كميات صغيرة منها من خلال المجموع الخضري (الأوراق) عند رشها بمحلول مغذي. وتدخل العناصر الغذائية في جذور النباتات على صورة أيونية. والأيونات هي دقائق صغيرة الحجم والكتلة وتحمل شحنة كهربائية، وتسمى الأيونات التي تحمل شحنة موجبة بالكاتيونات (Cations) مثل البوتاسيوم، والكالسيوم، والمغنيزيوم، والأمونيوم. وأما الأيونات التي تحمل شحنة سالبة فتسمى بالأنيونات (Anions) مثل الكلور، والنترات، والكبريتات، والفوسفات، وقد يمتص العنصر في صورة مخلبية (شيلات).

يمتص معظم الماء والعناصر الغذائية بواسطة الجذور من خلال المناطق الدقيقة الأمامية للجذور الشعرية (الأوبار الماصة) والتي تسمى بالقمم النامية للجذور ونظراً لكثافة التفرعات الجذرية فإنه من المتوقع وجود ملايين من هذه القمم النامية في النظام الجذري للنبات. وتحدد كميتها مدى فاعلية النبات للاستفادة من الماء والعناصر الغذائية الموجودة في محلول التربة. ويعرف الماء في التربة بما فيه من عناصر غذائية ذائبة بمحلول التربة.

ويوجد محلول التربة إما بين حبيبات التربة أو مغلفاً للحبيبات. أما محلول التربة المتواجد في المسامات البينية لحبيبات التربة فيتغير تركيبه بشكل كبير من تربة لأخرى حسب طبيعة مادة الأصل التي نشأت منها ونوع النباتات النامية. ومحلول التربة المغلف للحبيبات هو غشاء شعري من الماء يحيط بالدقائق الغروية للتربة والمرتبطة بقوة مناسبة ويستطيع النبات الاستفادة منه.

وفي الحقيقة أن كمية العناصر الغذائية الذائبة في محلول التربة قد لا تكفي حاجة النبات في فترة زمنية معينة قبل الإضافات السمادية وبالتالي لابد وأن يكون للجزء من العناصر الغذائية المرتبطة على المادة الصلبة دورٌ في إعادة التوازن الغذائي للجزء الذائب في

محلول التربة. وبناءً على ذلك يمكن حصر خطوات حصول النباتات على العناصر الغذائية من التربة فيما يلي:

١- انتقال العنصر من المادة الصلبة إلى محلول التربة: ويتم هذا الانتقال بواحد أو أكثر من الطرق التالية: تتحول العناصر الغذائية من صورتها الصلبة سواء كانت على معدن الطين أو مضافة عند التسميد في صورة سماد ملحي إلى الصورة السائلة بثلاث آليات هي:

أ- الذوبان: وهي تعبر عن تأثير الماء على انطلاق العنصر من الصورة الصلبة إلى الصورة السائلة. وتزداد درجة الذوبان بارتفاع درجة حرارة الوسط كذلك يلعب ثاني أكسيد الكربون دوراً هاماً في زيادة درجة ذوبان بعض الأملاح عبر تحوله إلى حمض الكربون المانح للهيدروجين المتشرد الذي يساعد الأملاح التي لا تذوب إلا في الوسط الحمضي.

ب- التبادل الأيوني: حيث تتبادل الأيونات المدمصة على أسطح الغرويات سواء كانت معادن الطين الغروية أو المادة الدبالية بالتربة مع الأيونات المذابة في محلول التربة مثل أيونات الهيدروجين الناتجة من حمض الكربون المتكون نتيجة عملية التنفس لتتبادل بدورها مع أيونات الهيدروجين الموجودة على أغشية خلايا الجذر والناتجة من مضخة السيوتوكروم لتتمكن الأيونات من الدخول للجذر.

ج- الخلب: وفي هذه الحالة تفرز الجذور بعض المركبات العضوية الذائبة حيث تتحرك في اتجاه المواد غير الذائبة المحيطة بالجذور ثم ترتبط مع العنصر بقوة أكبر من قوة ارتباطه على الجزء الصلب لتتزعجه وتتحرك به مرة أخرى في اتجاه المحلول. والتخليب هو اتحاد أنيون عضوي مع كاتيون معدني فييسر امتصاصه دون التعرض للتثبيط أو الادمصاص على أسطح الغرويات فلا يتأثر بظروف الأكسدة والإرجاع بالتربة مثل اتحاد أنيون الحديدي المتيسر Fe^{++} مع أنيون الطرطريك فيصبح الحديدي في صورة مخيلية ولا يتحول إلى الحديد Fe^{+++} غير المتيسر للامتصاص.

وعموماً يعبر عن كفاءة العمليات السابقة في تحول العنصر من الحالة الصلبة إلى الحالة السائلة بالقدرة الامدادية للتربة أو الوسط فكلما زادت القدرة الامدادية للوسط من العناصر الغذائية كلما زادت الخصوبة مع إمكانية إضافة الجرعات السمادية على فترات متباعدة.

٢- انتقال العناصر من محلول التربة أو المحلول المغذي إلى منطقة امتصاص الجذور. حيث تتحرك العناصر في هذه الحالة في صورة أيونية من منطقة ما في محلول التربة إلى

المنطقة التي تسمح بامتصاصها على الجذور وعادة ما يتم ذلك بواحد أو أكثر من الطرق التالية:

أ - الانتقال الكتلي: وفيه تنتقل الأيونات في اتجاه الجذر ذائبة في الماء وفي هذه الحالة ترتبط حركة الأيونات باتجاه حركة تيار الماء ويعتبر تيار النتج هو القوة الدافعة لحركة الماء بما يحمله من أيونات في اتجاه الجذر.

ب- الانتشار: حيث تنتقل الأيونات في اتجاه الجذر تبعاً لتدرج التركيز فهي تنتقل من مناطق التركيز المرتفع إلى مناطق التركيز المنخفض.

ج- الاعتراض الجذري: حيث تنمو الجذور وتمتد حتى مواقع وجود العناصر الغذائية.

د - التبادل بالتلامس: حيث يفترض أن لكل أيون مجال نشاط معين على سطح الجذر والحببيات الغروية فإذا ما تداخل المجالان أمكن تبادل الأيونات بين الأسطح المختلفة ليحل كل منها محل الآخر.

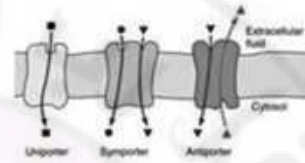
٢- انتقال الأيونات من منطقة امتصاص الجذر إلى داخل الجذر:

إن تفاصيل العملية أو العمليات التي بواسطتها تحصل النباتات على العناصر الغذائية من التربة لا تزال موضع حوار وجدل بين الباحثين في مجال تغذية النبات ولكنها تزداد وضوحاً وفهماً يوماً بعد الآخر. وعلى أية حال فإن امتصاص الأيونات بواسطة الجذور يمكن وصفه بأنه سلبي أو غير نشط (سبيبي) ويحدث هذا النوع من الامتصاص عند انتقال العناصر الغذائية من مناطق التركيز المرتفع إلى مناطق التركيز المنخفض دون أن يبذل النبات أي طاقة. غير أن أيونات العناصر الغذائية يمكن أن تنتقل ضد تدرج التركيز أي من مناطق التركيز المنخفض (محلول التربة) إلى مناطق التركيز المرتفع (داخل النبات) ويحدث ذلك بواسطة عملية حيوية فعالة أو إيجابية تحتاج إلى صرف طاقة (وهذا ما نسميه بالنقل الفعّال). وفي الحقيقة إن هذه العملية لا تزال غير مفهومة تماماً ولكنها تتضمن استخدام النبات لمركبات كيميائية (حوامل أو نواقل للأيونات) ترتبط بالأيونات بطريقة معينة تسمح بالمرور بها خلال الأغشية الخلوية (راجع كتاب فيزيولوجيا النبات - فصل التغذية المعدنية). ويعتقد أن هناك عدداً من المركبات الحاملة أو الناقلة تكون متخصصة لنقل أيون معين أو أكثر وهي التي تصف النفاذية الاختيارية للأغشية النباتية الحية.

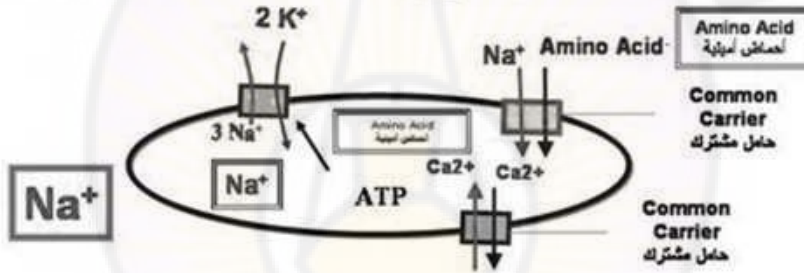
ويلاحظ أن إمداد التربة بالأوكسجين يعتبر ضرورياً للامتصاص الفعال أو الحيوي حيث إن نقص الأوكسجين في التربة يعيق إنتاج الطاقة بواسطة الجذور وهذا يقلل من كفاءة الامتصاص الحيوي. ويحدث ذلك تحت ظروف زيادة الرطوبة الأرضية. كذلك يؤدي انخفاض درجة حرارة التربة إلى خفض كفاءة الامتصاص الفعال (الشكل ٤٩).

النقل الفعال Active Transport

Na⁺/K⁺ Pump as a Model
substantial gradient
selective
ATP required
antiporter - solutes move in opposite
directions
rheogenic - transmembrane electric current
inhibited by blocking agents
Coupled transport - symporters



Coupled transport - symporters
Coupled transport - antiporters



الشكل (٤٩): النقل الفعال للعناصر المعدنية

٣- نظريات الامتصاص Absorption Theories

بعد هذا الشرح المبسط لتركيب الجذر والخلية النباتية يجدر بنا الانتقال وإلقاء الضوء على كيفية امتصاص العنصر الغذائي والذي يعبر عنه بعدة مصطلحات مثل Absorption: أو Intake أو Uptake وهي لا تعني إلا طريقة أو ميكانيكية محددة لامتصاص الأيونات ، وإنما تشير كلها إلى معنى واحد وهو دخول الأيونات إلى داخل جذر النبات. كذلك يوجد اصطلاح تراكم Accumulation والتي تشير إلى تحرك الأيونات ضد تدرج التركيز وهي عملية حيوية.

وعندما يصل عنصر ما في صورته الأيونية إلى أسطح جذور النبات فإن هناك ثلاثة احتمالات يمكن أن تحدث له وهي:

- إدمصاصه على أسطح خلايا الجذر نتيجة لتوفر الشحنة الكهربائية على هذه الأسطح.
اختراقه خلايا الجذر عن طريق الحركة الحرة Passive movement ، وذلك خلال الجزء من الخلية المسمى بالفراغ الحر .

- تراكمه Accumulation داخل الخلايا عن طريق ما يسمى بالامتصاص النشط Active uptake أو الامتصاص الحيوي Metabolic uptake

أي أن عملية الامتصاص للعناصر الغذائية إما أن تكون خلال وسيلة انتقال حر ، أي لا تحتاج إلى طاقة أو ميكانيكية انتقال حيوي.

ويجب الأخذ في الاعتبار أن يوجد تعارض شديد بين تركيز العناصر في المحلول الأرضي من جهة، ومدى احتياجات النباتات لتلك العناصر . علاوة على ذلك نجد أن تركيز بعض العناصر يتضاعف عدة مئات المرات في الأنسجة النباتية عنه في المحلول الأرضي، وفي معظم الأحيان يكون التركيز داخل الأنسجة النباتية أكبر بكثير من احتياجات النباتات لهذه العناصر، وفي نفس الوقت نجد أن تركيز البعض الآخر من العناصر يكون أعلى في المحلول الأرضي عنه في الأنسجة النباتية . وعلى ذلك يمكن القول بأن عملية الامتصاص عملية اختيارية .

يعتبر العالم الأمريكي هوجلاند (Hoagland) ومعاونيه سنة ١٩٤٨ أول من أشاروا إلى ظاهرة التجمع والاختيارية في الامتصاص، حيث قام ببعض التجارب التي أوضحت الكثير من جوانب عملية الامتصاص للأيونات بواسطة النبات. حيث استعمل في دراسته طحالب ذات خلايا كبيرة الحجم حتى يتمكن من فصل مكونات العصارة الخلوية لها، ثم تقدير محتواها من الأيونات المختلفة . ففي تجربة عن امتصاص العناصر بواسطة طحلب النيتلا Nitella الذي ينمو في المياه العذبة وطحلب الفالونيا Valonia الذي ينمو في مياه البحار، ظهر أن تركيز الأيونات في الفجوة العصارية لهذه الطحالب لا يتماشى مع تركيز الأيونات في المياه التي تعيش فيها، حيث يتواجد في الفجوة العصارية لطحلب النيتلا العديد من العناصر بتركيز مرتفع جداً عن تركيزاتها في الماء الذي تنمو فيه، فمثلاً البوتاسيوم يتضاعف تركيزه

١٠٨٠ ضعفاً، الصوديوم ٤٥ ضعفاً، الكالسيوم ١٣ ضعفاً، والكلوريد ٩٨ ضعفاً. وعكس ذلك بالنسبة لطحلب الفالونيا الذي يعيش في مياه البحار عالية الملوحة، فنجد أن تركيز كل من الصوديوم والكالسيوم قد انخفض في العصير الخلوي فيما عدا البوتاسيوم الذي زاد تركيزه كثيراً في الفجوة العصارية عن تركيزه في ماء البحر ويمكن تلخيص نتائج هوجلاند ومساعدوه فيما يلي:

- النبات يمتص الأيونات اختياريًا. ويتضح ذلك مع عنصر البوتاسيوم القليل التركيز جداً في مياه المستنقع بالمقارنة بباقي الأيونات الأخرى، حيث يُعتبر من أكثر الأيونات تجمعاً في الفجوة العصارية لطحلب النيتلا. وعكس ذلك عنصر الصوديوم يظل تركيزه منخفضاً في فجوة الفالونيا عن تركيزه المرتفع جداً في ماء البحر. أي أن خلايا النبات يمكن أن تمتص أيونات من وسط النمو وتنقلها إلى داخلها، بينما تستبعد أيونات أخرى. وتسمى هذه الظاهرة الامتصاص الاختياري Selective ion uptake

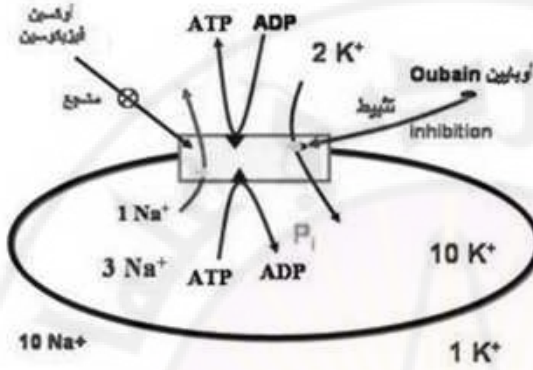
٤. مضخة الصوديوم والبوتاسيوم مضخة $Na^+ - K^+ - ATPases$

هي بروتين غشائي ضمنى يخترق طبقتي الفوسفوليبيد للغشاء الهولي ذو وظيفة إنزيمية مستهلكة للطاقة الناتجة عن إمالة جزيئة ATP إلى $ADP + Pi$ لتعمل على نقل أيونات البوتاسيوم والصوديوم عكس تدرج التركيز. لها دور كبير في ثبات التركيز الأيوني على جانبي غشاء الخلية العصبية و العضلية. تسمح هذه المضخة بإدخال أيوني بوتاسيوم مقابل إخراج ٣ أيونات صوديوم. هذه المضخة هي المسؤولة عن ظاهرة عودة الاستقطاب للخلايا العصبية بعد ظهور جهد الفعل.

من أجل الحفاظ على جهد الخلية، تحافظ الخلايا على تركيز منخفض من أيونات الصوديوم ومستويات عالية من أيونات البوتاسيوم داخل الخلية. تخرج مضخة الصوديوم والبوتاسيوم ٣ أيونات صوديوم إلى الخارج وتدخل أيوني بوتاسيوم إلى داخل الخلية. من هنا، بالمجموع، تزيل المضخة أيوناً واحداً موجباً من داخل الخلية (الشكل ٥٠).

ATPases - K⁺ - Na⁺ مضخة - نقل فعال

-- تساهم في طرد شوارد Na⁺ من الخلية
وإدخال شوارد K⁺ في الفجوة الخلوية بفضل
الطاقة المزودة من ATP



1- تنشيط أنزيمات ATPases بواسطة
شوارد Na⁺ حيث يساهم في إنباتة ATP
مما يؤدي لتشكل معقد شاردى أنزيمى
Na.E - P

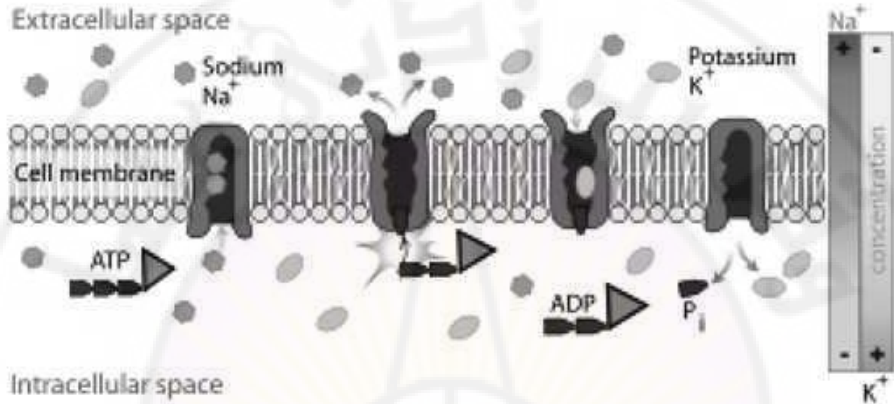
2- يتفكك المعقد تحت تأثير شوارد K⁺
الخراجية الموجودة على الطرف الأخر من
القناة، محرراً شوارد Na⁺ في الطرف
الأخر للقناة 3- يتم تشكل ارتباط K.E.P_i
يساهم في دخول البوتاسيوم K⁺ و P_i.
ويصبح أنزيم ATPases حراً من جديد
وجاهزاً للقيام بدورة جديدة.

الشكل (٥٠): مضخة الصوديوم والبوتاسيوم مضخة Na⁺ - K⁺

آلية العمل:

- المضخة، وهي مرتبطة بثلاثي فسفات الأدينوزين (ATP) ، ثلاثة أيونات صوديوم من داخل الخلية.
- تتم عملية حلمة ثلاثي فسفات الأدينوزين (ATP) مما يؤدي إلى فسفرة المضخة وإطلاق ثنائي فسفات الأدينوزين (ADP) .
- تغيير هيئتي في المضخة يكشف أيونات الصوديوم لخارج الخلية. الصيغة المفسفرة للمضخة هي ذات ألفة ضعيفة للصوديوم ولذلك يتم إطلاق ثلاث أيونات الصوديوم لخارج الخلية.
- تربط المضخة أيونين من البوتاسيوم من خارج الخلية، مما يؤدي إلى نزع فسفات المضخة، ولذلك إعادتها للهيئة الأولى، مما يؤدي إلى كشف البوتاسيوم للسائل داخل الخلوي.

- الصيغة غير المفسرة للمضخة هي ذات ألفة أقوى للصوديوم من البوتاسيوم، لذلك يتم إطلاق أيوني البوتاسيوم داخل الخلية. وتربط المضخة ثلاثي فسفات الأدينوزين (ATP)، وتعود العملية للعمل من جديد (الشكل ٥١).



الشكل (٥١): مخطط توضيحي لآلية عمل مضخة البوتاسيوم/الصوديوم

٥. إختلاف الجهود الكهروكيميائية بين الأغشية - إتزان دونان:

وفيه يحدث حالة من الاتزان على جانبي غشاء ما بدون تساوى تركيز الأيون الواحد . ويحدث ذلك عندما يسمح غشاء يفصل بين محلولين لأيون واحد من زوج من الأيونات بالمرور خلاله ولا يسمح بمرور الأيون الآخر، وهنا يتم الاتزان بفرض أن الأيونات الداخلة فى النظام أحادية التكافؤ إذا كان حاصل ضرب التركيز الجزيئى Molar Concentration للكاتيونات والأنيونات على جانب من الغشاء يتساوى مع حاصل ضرب تلك الأيونات على الجانب الآخر من الغشاء. وقد وجد أن هذا الاتزان لا يحدث غالباً كما شرحه Donnan فى خلايا النباتات الحية . حيث وجد بعد ذلك أن جذور النباتات الراقية لها القدرة على أن تمتص الأيونات ضد تدرج التركيز بالرغم من أن اتزان دونان لا يحدث فى كثير منها، مما يدل على أن البروتوبلازم له قدرة اختيارية على امتصاص العناصر . مما سبق يمكن إيجاز خصائص الامتصاص البسيط فيما يلى

- لا يحتاج إلى طاقة أي لا يعتمد على النشاط الحيوي للخلية (حيث إن عملية الانتشار والامتصاص يمكن أن تتم في أنسجة النبات الحية أو الميتة) .
- الامتصاص يتم بطريقة عكسية.
- الامتصاص هنا ليس اختيارياً.
- الانتشار البسيط عملية بطيئة جداً ولا تفسر كيفية امتصاص النباتات للأيونات والعناصر الغذائية ضد تدرج التركيز ، كما أنها لا تتميز بالسرعة اللازمة لحياة النبات ونموه.
- وعلى ذلك يمكن القول بأن الانتشار البسيط وازتان دونان يعجزان عن تفسير الطريقة التي يمتص بها النبات العناصر الغذائية ويجمعها ضد تدرج التركيز.

٦- نظرية لوندغارد - التنفس الملحي - تنفس الأنيونات

تعرف أيضاً بنظرية التنفس الأنيوني Anion respiration أو نظرية مضخة السيوكروم Cytochrome pump ، وتفترض هذه النظرية أن عملية الامتصاص تخضع للأسس الآتية:

- هناك انفصال تام بين كل من عمليتي امتصاص الأنيونات والكاتيونات.
- امتصاص الكاتيونات عملية طبيعية بحتة وتتم على خطوتين: الأولى فيها يتحرك من خارج الخلية إلى داخل السيتوبلازم، وهنا تعتبر على أنها عملية تبادل أيوني بين الكاتيون والأيدروجين المتأين من بعض المركبات العضوية في البروتوبلازم. والثانية يتم فيها انتقال الكاتيون من سيتوبلازم الخلية إلى داخل الفجوة العصارية ويطلق على هذه الخطوة عملية التجمع أو التراكم Accumulation، كذلك عملية امتصاص الكاتيون عملية عكسية بمعنى أن الكاتيون يمكن أن يتحرك بحرية خلال السيتوبلازم في اتجاه الداخل أو الخارج نحو جدار الخلية.
- امتصاص الأنيونات عملية كيميائية بحتة تتم عن طريق جزيئات حاملة من السيوكروم، كما أنها عملية غير عكسية ، وتتم عملية امتصاص الأنيونات ضد تدرج التركيز وكذلك ضد تشابه الشحنة.

- يكون التنفس الأنيوني مسؤولاً عن كمية الطاقة اللازمة لعملية امتصاص الأنيونات ضد تدرج التركيز وضد تشابه الشحنة. وقد تمكن لونداجارد من تثبيط هذا النوع من التنفس بإضافة أول أكسيد الكربون أو السيانيد، حيث تعمل هذه المواد على إيقاف عمل إنزيم Cytochrome oxidase، وكان ذلك أحد الأدلة التي اعتمد عليها في إثبات أن نظام السيتوكروم هو المسئول عن عملية امتصاص الأنيونات وقيامها بعمل المادة الحاملة لها.

٦. هناك علاقة بين التنفس وامتصاص الأنيونات

٧. أن الأنيونات تمتص امتصاصاً نشطاً.

٨. أي تثبيط للتنفس الملحي يسبقه تثبيط لامتصاص الأيونات.

٩. امتصاص الأيونات يتم بواسطة السيتوكروم أو الأكسيداز لذلك أفترض أن السيتوكروم من الحوامل الأنيونية.

تفسير نظرية لونداجارد-

يتحرك e^- والكاتيون F^+ وطبقاً لنظرية لاند جار يتفاعل أنزيم الديهيدروجيناز على السطح الداخلي بإنتاج بروتون الإلكترون إلى الخارج عن طريقي سلسلة السيتوكرومات بينما يتحرك البروتون إلى الداخل . وعلى السطح الخارجي للغشاء يتم أكسدة الحديد الذي كان قد اختزل بالسيتوكروم فيفقد الكترون ويتكون أنيون يتحد الإلكترون المتحرر مع بروتون والأكسجين مكوناً جزئ ماء وعلى السطح الداخلي يصبح الحديد المؤكسد بالسيتوكروم مختزلاً بإضافة الإلكترون الناتج من تفاعل الديهيدروجيناز ويتحرر البروتون إلى الداخل أثر هذا التفاعل . أما الكاتيونات فإنها تمتص امتصاصاً سلبياً لموازنة فرق الجهد الناتج عن تراكم الأنيونات على السطح الداخلي.

الاعتراضات على نظرية لونداجارد:

يوجد عدة اعتراضات لهذه النظرية ذكرها صادق وآخرون سنة ١٩٩٧ عن الباحث Sutcliffe سنة ١٩٦٢ وتتمثل:

- في حالة وجود حامل واحد للأنيونات فيكون من المتوقع وجود تنافس بين الأنيونات على هذا الحامل، وهذا لم يثبت إلا بين Br^- ، Cl^- دون NO_3^- ، $H_2PO_4^-$ ، كذلك لم يحدث

تنافس بين الهاليدات (F^- , Cl^- , Br^-) والكبريتات $SO_4^{=}$ مما يؤكد وجود أكثر من حامل.

- في بعض الحالات يكون امتصاص الملح مرتبط مع الأسكوربيك أو أكسيديز بدلاً من السيتوكروم أو أكسيديز، حيث ثبت أن السيتوكروم أو أكسيديز غير موجود أصلاً في الغشاء.
- وجد أن بعض الكاتيونات مثل Na^+ و K^+ لها القدرة على أن تحفز التنفس، وبالتالي فإن ظاهرة التنفس الملحي ليست مقصورة على الأنيونات فقط، ولكن قد تكون مرتبطة بالكاتيونات أيضاً.

- وجد أن مركب DNP وهو مثبط للأكسدة الفوسفورية قد شجع التنفس إلى أقصاه، ولكن قلل امتصاص KCl ، وهنا يجب أن نتوقف عملية الامتصاص في حالة صحة افتراض لونداجارد.

- وجد أن تحت الظروف المناسبة أكثر من أربعة إلكترونات يمكن أن تنتقل إلى خارج الخلية لكل جزيء O_2 يُستهلك، وهذا عكس افتراض لونداجارد والذي يحدد أن أقصى عدد للأنيونات يمكن انتقاله مع استهلاك جزيء O_2 هو أربعة فقط. وبالتالي فإن مبدأ انتقال الأيون معتمداً على الارتباط المباشر مع الإلكترون ومضخة الاختزال يعتبر غير صحيح.
- عجزت هذه النظرية في تفسير الاختيارية لامتصاص الأيونات، ووضح ذلك مع كثير من النباتات.

ومن هنا نجد أن أهم ما أضافته نظرية لونداجارد هو لفت الانتباه إلى دور الطاقة في عملية الامتصاص الحيوي.

٧. مضخة الأيونات: Ion pumps:

التبادل الأيوني عبر الأغشية الخلوية النباتية يصبح ممكناً بوجود بروتينات غشائية مندمجة مخترقة للغشاء Transmembrane proteins والتي تنصرف كقنوات يتم عبرها انتقال الأيونات المختلفة.

معظم القنوات البروتينية تكون متخصصة جداً لواحد أو لعند محدد من الأيونات وبالتالي فإن عملية الامتصاص تكون غالباً محددة جداً وهذا مايفسر عدم امتصاص النبات كلوريد الصوديوم رغم تواجده الكثيف في التربة بل ان النبات يطرد هذه الأيونات للخارج.

القنوات البروتينية تفتح وتغلق حسب الاحتياج الخلوي لذلك، وهناك العديد من العوامل التي تؤثر سلبيا او ايجابيا على عملية الفتح والغلق ومن هذه العوامل الضوء والشحنات الكهربائية التي تحملها الايونات وكذلك بعض الهرمونات.

بما ان الايونات هي عناصر متحركة وتحمل شحنة فإن حركتهم عبر الغشاء تسبب تياراً كهربائياً عبر الغشاء وقد تصل هذه التغيرات الى مايقرب من 10^{12} ampere تياراً كهربائياً عبر الغشاء وقد تصل هذه التغيرات الى مايقرب من 10^{12} ampere عملية انتقال المحاليل غير المشحونة كالسكر مثلاً هي عملية واضحة حيث تعتمد كما ذكرنا سابقاً على عمليات فرق الجهد على جانبي الغشاء البلازمي.

بالنسبة للمحاليل المشحونة كمعظم الاملاح المعدنية والمركبات المختلفة فإن عملية امتصاصها لا تعتمد على الاختلافات التركيبية فقط وذلك لانها تحمل شحنة كهربائية وعلى هذا فانها ستتشتت بناء على الاختلافات في الشحنة خارج الخلية وداخلها وبين الخارج والداخل (بين الخلايا) بالإضافة الى الاختلافات التركيبية او اختلافات الجهد بين الخلايا، ومثال على ذلك فإن ايون البوتاسيوم الموجب الشحنة سينجذب الى منطقة تحمل شحنة سالبة والنتيجة هي ان حركة الايون المشحون تُحدد بواسطة تدرج ذي شقين، الاول تركيزي والثاني كهربائي وبمعنى إصطلاحي فإنها تتحرك بتدرج كهروكيميائي **Electrochemical gradient**

لكي تمتص الخلية مثل هذه الايونات المشحونة يجب ان تولد تدرجا في الشحنات والتركيز بين طرفي الغشاء البلازمي ولذلك تستخدم الطاقة لتنشط مايسمى بمضخة الايونات او مضخة الكاتيونات **Pump Cations** وخصوصا كاثيون الهيدروجين H^+ والكالسيوم Ca^{+2} والصوديوم Na^+ .

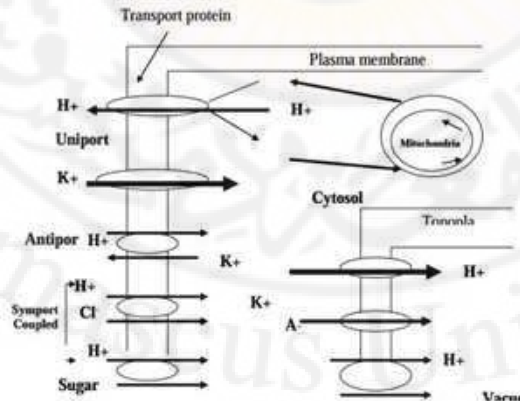
إذاً لكي تتم عملية الامتصاص الملحي عكس منحني التدرج الكيميائي يجب وجود طاقة، تأتي هذه الطاقة عن طريق عملية هدرجة الـ ATP بواسطة أنزيم ATP ase، وهذا مايفسر الارتباط الشديد بين عملية التنفس والامتصاص الملحي حيث ان عملية التنفس الهدمية تطلق طاقة لاعادة تكوين الـ ATP المزود الاساسي للطاقة في عملية الامتصاص. وبالتالي فإن نتيجة تولد هذه الطاقة مايلى:

تقوم الخلية وباستخدام الطاقة الاتية من هدرجة الـ ATP بعملية ضخ ايونات الهيدروجين (البروتونات) خارج الخلية مما يولد أيضاً تدرجاً في الشحنة والـ pH خلال الغشاء

حيث تصبح داخل الخلية الشحنة السالبة أكبر و القاعدية أعلى، بالإضافة لذلك فإن خروج البروتونات أي أيونات الهيدروجين الموجبة الشحنة خارج الخلية سيولد تدرجاً في تركيزها الكيميائي هذا التدرج هو ما نسميه بالتدرج الكهروكيميائي Electrochemical gradient (كهرو = شحنة و كيميائي = تركيز).
يمكننا إذا اختصار هذه النظرية بالآتي:-

الطاقة المتولدة من هدرجة الـ ATP بواسطة ATP ase تقوم بعملية ضخ للبروتونات H^+ عبر الغشاء لخارج الخلية، هذا الضخ سيولد تدرجاً في الـ pH وكذلك تدرجاً في الشحنات الكهربائية حيث تزداد الشحنة السالبة داخل الخلية مقارنة مع الخارج وذلك نتيجة كون البروتونات تحمل شحنة موجبة، هذا الخلل الذي تولد في الشحنات والتركيز يستلزم حدوث توازن كهربائي تركيزي وذلك بإدخال أيونات البوتاسيوم الموجبة K^+ داخل الخلية لتعادل الشحنات السالبة المتزايدة بسبب خروج البروتونات

بروتون (H) واحد منقول من الداخل للخارج يولد اختلاف في الـ pH يعادل 1.5 إلى 2 وحدة pH ومن المعروف أن كل وحدة pH تعادل 60 MV في درجة حرارة 25، وبالتالي فإن تغير يساوي 1.5 وحدة pH سيولد شحنة تساوي $60 \times 1.5 = 90$ MV و 2 وحدة pH ستولد شحنة تعادل 120 MV. (الشكل ٥٢).



(الشكل ٥٢): التبادل الأيوني عبر الأغشية الخلوية النباتية بوجود بروتينات غشائية مندمجة مخترقة للغشاء

إن هذه العملية هي عملية قابلة للانعكاس (Reversible) أي ان الطاقة ممكن ان تستخدم في اعادة التوازن بين طرفي الغشاء أي اعادة ال H^+ الى الداخل.

باختصار هناك أربع طرق مختلفة لامتناس أو لإدخال الأملاح يمكن أن ترافق حدوث تدرج كهروكيميائي عبر الغشاء: (لاحظ المخطط السابق)

١- أن عملية الضخ كهربيّة أو تولد كهرياء (Electrogenic) فهي ستسبب انتقالاً سلبياً للكاثيونات مثل البوتاسيوم خلال قنوات خاصة وذلك لتوازن الشحنات ويتم انتقال أيون واحد عن طريق بروتينات ال Uniport (ما ذكر سابقاً).

٢- عودة البروتونات إلى الخلية وتوليد تدرج الكهروكيميائي سيصاحبه خروج لجزيء آخر من نفس الشحنة يمكن ان يكون بعض البوتاسيوم أو أي جزيء آخر وهو ما نسميه بروتينات أو طريقة ال Antiport

٣- من الممكن أيضاً أن يتم النقل عن طريق بروتينات ال Symport حيث يصاحب (Coupled) عودة البروتون للداخل دخول إما:

- جزيء غير مشحون مثلاً سكر.

- أيون ذي شحنة مختلفة (سالبة) مثلاً CO_3^{2-} أو Cl^-

وفي الحالات الثلاث السابقة لانتقال الأيونات، البروتون الداخل مصاحباً بخروج كاثيون آخر سيكون الدخول والخروج عن طريق نفس الحامل البروتيني، وأيضاً البروتون الداخل مصاحباً بدخول جزيء غير مشحون أو أنيون سيكون الدخول عن طريق نفس الحامل البروتيني.

إذاً لابد من توفير الطاقة كي تقوم الخلية بتجميع الأملاح ويسمى هذا النوع من النقل بالنقل النشط Active transport.

الفصل السادس

الاستقلاب في النبات

مقدمة :

ينفرد النبات الأخضر بالطريقة التي يبني بها غذاءه فهو يحصل من البيئة المحيطة به على مواد بسيطة التركيب ومن تلك المواد يبني المركبات العضوية المعقدة الغنية بالطاقة. واهم ما يبنيه النبات من المركبات المعقدة المواد الكربوهيدراتية والبروتينية والدهنية التي تكون غذاءه الأساسي وتؤدي وظيفتين هامتين هما:

١. مصدر للطاقة اللازمة لسائر العمليات الحيوية

٢. تستخدم في بناء البروتوبلازم وغيرها من المركبات الخلوية .

وتعرف العمليات التي تؤدي إلى بناء المركبات المعقدة الغنية بالطاقة من المواد الأولية بعمليات الأيض البنائي (الاستقلاب) واهم عمليات الاستقلاب التي تتم في النبات الأخضر هي تلك التي تستخدم فيها الطاقة الشمسية وتتكون اثنائها المواد الكربوهيدراتية وتعرف بالبناء الضوئي Photosynthesis .

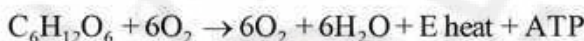
وفي جانب عمليات البناء يحدث ما يسمى بعمليات الهدم حيث تتفكك المركبات المعقدة إلى مركبات بسيطة وتتطلق نتيجة لذلك الطاقة ومن أهم عمليات الهدم هي عملية التنفس Respiration والتي تعتبر أحد خصائص الخلايا الحية.

١ - التنفس Respiration:

هو عملية حيوية تحدث نتيجة لانطلاق الطاقة أثناء تفكك وتحلل المواد المعقدة التركيب الموجودة بداخل الخلايا الى مواد بسيطة يسهل للنبات استخدامها في شتى وظائفه الحيوية. ويصاحب هذه العملية عادة امتصاص الاكسجين وانطلاق ثاني اكسيد الكربون . والتنفس يشمل جميع العمليات التي تؤدي الى انطلاق الطاقة سواء كان نتيجة للتبادل الغازي بين الكائن والبيئة او ناتج في بعض الاحيان عن تفاعلات لا تشمل على تبادل غازات . والنوع الشائع من التنفس يتم فيه انطلاق الطاقة وذلك نتيجة لأكسدة المواد العضوية مثل المواد الكربوهيدراتية والدهنية والبروتينية ويتطلب ذلك استعمال الاكسجين الجوي لذلك يعرف هذا النوع من التنفس بالتنفس الهوائي حيث هو الوسيلة العادية لتنفس النباتات .

هذا النوع من التنفس يتطلب امتصاص الاكسجين وخروج ثاني اكسيد الكربون . هذا وقد تنطلق الطاقة من عمليات اخري غير النوع السابق ومن اهمها تلك التي التنفس اللاهوائي هو تتفكك في المواد الكربوهيدراتية الى كحول و CO_2 دون استخدام الاكسجين الجوي وتعرف هذه العملية بالتنفس اللاهوائي .

عادة الكائنات الاولى مثل البكتيريا تقوم بهذا النوع من التنفس كذلك الخمائر .



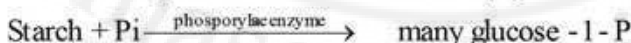
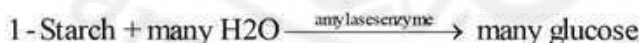
هو مجموعة العمليات التي تحدث داخل الخلية والتي بموجبها يتم تحويل المواد الغذائية المعقدة الى مركبات اقل تعقيدا الى التراكيب مع تحرير الطاقة الكامنة الى تلك المواد على دفعات، والمواد الغذائية التي تستخدم في التنفس هي النشا والسكريوز والجلوكوز وغيرها من السكر وكذلك المواد الدهنية والاحماض العضوية.

والطاقة المنطلقة جزء يتحول الى طاقة حرارية غالباً ما ينتقل الى الجو المحيط بالإشعاع او التوصيل وقد تسبب على بعض الإضاءة ورفع درجة حرارة النبات او النسيج. أما الجزء الاخر من الطاقة الذي يستفيد منه النبات فيتحول الى طاقة كيميائية تخزن في بعض المركبات علي صورة روابط فوسفاتية غنية بالطاقة ومن هما (ادينوزين ثلاثي الفوسفات) الذي له المقدرة على استلام او استقبال الطاقة من التفاعلات ونقل هذه الطاقة لتسير تفاعلاً اخر وبناء مكونات خلوية .

عملية التنفس هذه هي عملية اكسدة المواد الغذائية واختزال الاكسجين لتكون الماء

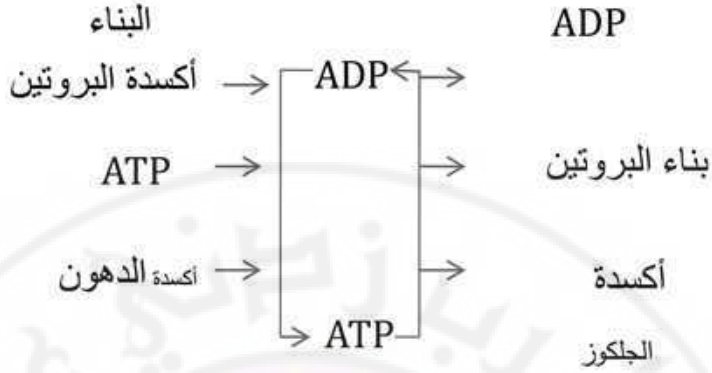
التفاعلات التمهيدية:

حيث تتحول السكريات المعقدة الى سكريات بسيطة (جلوكوز)



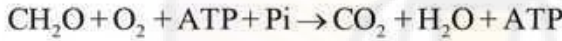
*قبل دخول السكريات التحلل السكري لابد ان يمر بتلك التفاعلات التمهيدية والتي تحول

السكريات العديدة والثنائية الى سكريات أبسط ليتم تحليلها مثل



(الشكل ٥٣): دورة جزيء ATP كمركب وسيط لنقل الطاقة
ATP = أدينوزين ثلاثي فوسفات

ADP = أدينو ثنائي الفوسفات
Pi = فوسفور غير عضوي



٢- أنواع التنفس:

١- التنفس الهوائي:

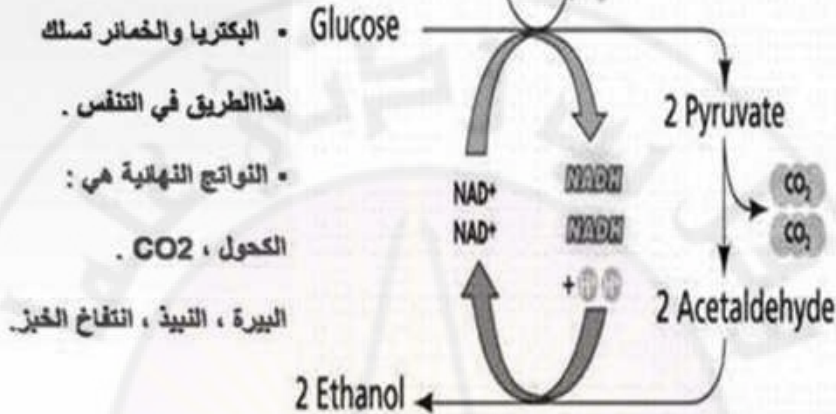
تحدث عملية التنفس الهوائي في الهوائيات، التنفس الهوائي (aerobic respiration) يحتاج إلى أكسجين لتوليد الطاقة (أدينوسين ثلاثي الفوسفات)، في عملية التنفس الهوائي تتعطل البايروفات) مركب كيميائي صيغته CH_3COCOOH عن العمل عن طريق تحليل السكر ويستنفد هنا بعضاً من أدينوسين ثلاثي الفوسفات لإنتاج بايروفات جديدة، بعد ذلك تذهب البايروفات إلى الميتوكوندريا) حيث تحدث للبايروفات عملية الأكسدة وهو ما يعرف بدورة كريبس، بعد انتقال البايروفات إلى الميتوكوندريا تتولد بعض الطاقة من تحلل السكر على شكل أدينوسين ثلاثي الفوسفات عن طريق عملية الفسفرة) إضافة الفوسفور إلى أدينوسين ثنائي الفوسفات مع ملاحظة بلا تأكسدها) ومركب ثنائي نيكليوتيد الأدينين وأميد النيكوتينك (FAD - ناتج من FADH_2 ومركب ثنائي نوكلينوتيد الأدينين والنيكوتيناميد. (NADH_2) .

٢ - التنفس اللاهوائي أو التخمر الكحولي:

يستطيع البايروفات الدخول بالتفاعلات الأيضية السابقة دون وجود الأكسجين.. لكنها تمر في عملية تسمى التخمر، في التنفس اللاهوائي البايروفات لا تنتقل إلى الميتوكوندريا بل تبقى في السيتوبلازم، تتعرض البايروفات لمجموعة من التحولات تؤدي إلى تغيير تركيبها وتحويلها إلى فضلات تتخلص منها الخلية فيما بعد، ان عملية تحويل البايروفات إلى فضلات مفيد للخلايا حيث أنه يسرع عملية استغلال جلوكوز آخر فيزيد من سرعة الحصول على طاقة (أدينوسين ثلاثي الفوسفات)، حيث تتحول البايروفات إلى حمض اللاكتيك وكما يسمى تخمرها تخمر حمض اللاكتيك، في الخميرة (نوع من الفطريات (تتحول البايروفات إلى فضلات من الايثانول وثاني أكسيد الكربون ويسمى تخمرها تخمر الايثانول، ان طريقة جلب أدينوسين ثلاثي الفوسفات الوحيدة في التخمر هي عن طريق سلسلة طويلة من العمليات تسمى (ركيزة الفسفة) وهي (تحدث أيضاً في التنفس الهوائي)، حيث لا تحتاج ركيزة الفسفة إلى أكسجين، الطريقة الوحيدة التي بإمكان التنفس اللاهوائي إنتاج ATP هي فقط عملية سلسلة نقل الكترول، أي أنها تستنفد ٢ ATP لتحلل الجلوكوز وتنتج ٤ ATP خلال عملية سلسلة نقل الكترول.

ان كفاءة التنفس اللاهوائي أقل بكثير من التنفس الهوائي حيث أن التنفس اللاهوائي ينتج فقط ٢ ATP مقارنةً بـ ٣٨ ATP في التنفس الهوائي، يحدث هذا بسبب إنتاج التنفس اللاهوائي لفضلات تحمل بعض الطاقة لكنها لا تستغلها، الايثانول مثلاً يمكن انتاج منه صورة من صور الطاقة تسمى محلول الجازولين، فيما يخص الخلايا بدائية النواة عندما تنتقل هذه الخلايا من وسط هوائي إلى وسط لاهوائي تبدأ هذه الخلايا بالتنفس اللاهوائي (الشكل ٥٤).

التخمير الكحولي :



(الشكل ٥٤): التنفس اللاهوائي أو التخمير الكحولي

٣- حلقة حمض الليمون أو دورة كريبس:

دورة حمض الستريك المعروفة بدورة كريبس Krebs Cycle أو حلقة حمض الليمون تعرف أيضاً بدورة الأحماض ثلاثية الكربوكسيل TCA هي سلسلة من التفاعلات الكيميائية محفزة بالانزيمات لها دور مركزي هام في جميع الخلايا الحية التي تستخدم الأكسجين في التنفس الخلوي . وتمثل دورة حمض الستريك في الكائنات الحيوانية جزء من المسلك الاستقلابي المكتشف في التحويل الكيميائي للكربوهيدرات والدهون و البروتين الى ثاني أكسيد الكربون و الماء ليولد الطاقة الممكن للجسم استخدامها، و تلك الدورة هي المسلك الثالث من أربعة مسالك مكتشفة في تقويض الكربوهيدرات و تصنيع الأدينوزين ثلاثي الفوسفات ، والمسالك الثلاثة الأخريات هن : تحلل السكر و تأكسد البيروفات و السلسلة التنفسية ، ولهذه الدورة أهمية شديدة حتى في الخلايا التي تقوم بعملية التخمير حيث أنها تعطي طلائع لعدة مركبات مثل الأحماض الأمينية.

١- في المرحلة الاولى يتحول سكر الجلوكوز الى احماض الباريك. ولا يتم امتصاص الاكسجين وانطلاق CO_2

٢- في المرحلة الثانية ينطلق CO_2 نتيجة لتفكك الاحماض الباريك جميع CO_2 المطلق المتحرر يأتي من دورة كريس.

- في المرحلة الاخيرة (نقل الالكترونات) فنتج الطاقة Energy حيث $3/2$ هذه الطاقة يفقد على شكل حرارة Heat و $3/1$ فقط من هذه الطاقة يمسك على شكل ATP (مركب فوسفور كامل للطاقة).

- قبل دخول السكريات في المرحلة الاولى (التحلل السكري) لابد ان تكون السكريات العديدة والثنائية (النشا)-السكروز قد حدث لها تحلل بواسطة بعض الانزيمات الخاصة لتحويل الى سكريات أحادية ليتم تحللها. تسمى هذه المرحلة بالتفاعلات التمهيدية (الشكل ٥٥).

حلقة حمض الليمون:

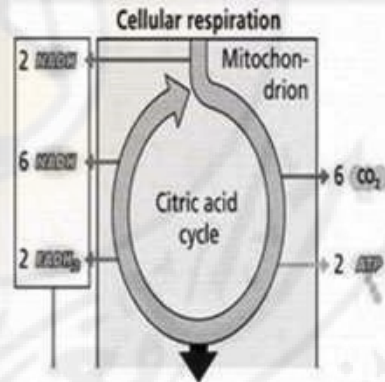
• جزيئات الكربون تتحد وتتفكك

هذا ينتج الكترونات حرة تحول

$NADH$ إلى NAD^+

و

$FADH$ إلى FAD



لماذا لا تتطلب دورة كريس وجود أوكسجين:

لأن كل الإلكترونات التي تزال في أكسدة ذرات الكربون أثناء التفاعلات تستقبل بواسطة كل من NAD^+ و FAD .

(الشكل ٥٥): حلقة حمض الليمون أو دورة كريس

٤- وظائف التنفس:

١- إنتاج ATP .

٢- يكون العديد من المركبات التي تدخل في بناء أنسجة النبات.

٥- قياس معدل التنفس ومعامل التنفس :

تتضمن أغلب الطرق المستخدمة لقياس معدل التنفس التقديرات الكمية لغاز CO_2 المنبعث أو O_2 المستهلك وإحدى الطرق البسيطة والسريعة هي إمرار CO_2 المتصاعد في محلول من هيدروكسيد الباريوم ، ثم نحصل على وزن كربونات الباريوم المتكونة ويوجد تحول لهذه الطريقة هو امتصاص CO_2 المنبعث في محلول من أيروكسيد الصوديوم، وتقدر كمية CO_2 الممتصة بالمعايرة وعموماً فإن أغلب تقديرات معدلات التنفس قد أنجزت عن طريق القياس المباشر للأكسجين باستخدام قطب كرهائي (الكتروود). ويعرف التركيز غير المستعمل في التنفس عن طريق محلل للأوكسجين يعطي قراءات القياس المباشر بعد العويض التلقائي (الأوتوماتيكي) لتأثيرات الحرارة على زوبانية الأوكسجين ونفاذية الأغشية.

ونظراً لوجود اختلافات في التصميمات الخاصة بأجهزة محلات الأوكسجين والكتروداته فلن نتعرض لوصف شمل هذه الاجهزة .

وتوجد طريقة أخرى بنيت على تحليل وقياس CO_2 عن طريق قياس أطيايف الأشعة دون الحمراء. ويقاس التنفس بملاحظة التغيرات التي تحدث على التبادل الغازي وهذا يدل على النشاط التنفسي. وقد استعمل العلماء في الماضي أجهزة المانوميترات المتصلة بدورق مخروطي لقياس التغيرات في ضغط الغاز نتيجة لتنفس المواد الحية، وتوضع المواد الحية في الدورق مثل الأنسجة المستنبئة والأنسجة الحية فيحدث التبادل الغازي، ولم تعد تستعمل مثل هذه الأجهزة الآن بدرجة كبيرة، وعندما نقيس التنفس فمن المستحسن أن نقيس كلاً من O_2 المستهلك و CO_2 المنبعث وتسمى النسبة بين CO_2 المنطلق و O_2 المستهلك بمعامل التنفس (RG) Respiratory Quotien .

فإذا استعملت المواد الكربوهيدراتية في التنفس فإن معامل التنفس يساوي الوحدة ويختلف معامل التنفس تبعاً لاختلاف مواد التنفس كبيراً (بروتينات، دهون، كربوهيدرات).
فمثلاً إذا استعملت المواد التي على درجة عالية من الأكسدة مثل أحماض دورة كريس فإن معامل التنفس يكون أكبر من الوحدة، كذلك فإن المواد المختزلة مثل الدهون

تعطي معاملاً تنفسياً أقل من الواحد، وبصفة عامة إذا استعملت الخلية المادة الكربوهيدراتية في التنفس فإن جزيئاً واحداً من O_2 يستهلك نظير جزيئاً واحداً من CO_2 ينبعث أو يتصاعد. أما المنتجات الوسيطة لدورة كريس فتكون مؤكسدة بدرجة كبيرة بالمقارنة بالمواد الكربوهيدراتية ويترتب على ذلك إنها تحتاج إلى كمية أقل من O_2 لأكسبتها إلى CO_2 والماء، فمثلاً أكسدة حمض المالك إلى CO_2 , H_2O يعطي معامل تنفسياً قدره ١,٣٣ .

والدهون تعتبر مواد مختزلة بالنسبة للمواد الكربوهيدراتية لذلك تحتاج إلى كمية من O_2 أكبر من المواد الكربوهيدراتية لتتأكسد في التنفس ومعامل تنفسها يكون في حدود ٠,٧ . ويعطي معامل التنفس معلومات قيمة للباحث ومنه ممكن أن نستطيع استنتاج دليلاً مبدئياً على طبيعة المادة المستخدمة في التنفس، ويجب ألا ننسى أن التحقق الدقيق لنوع مادة التنفس، عن طريق معامل التنفس يعتبر مستحيلاً. فإذا استخدمت عدة مواد في آن واحد في التنفس في معامل التنفس المتحصل عليه يكون عبارة عن متوسط لقيمة معامل التنفس لكل مادة، وكما هو متوقع فإن معامل تنفس معظم الأعضاء النباتية المكتملة النمو والتي تحتوي على إمداد كاف من الكربوهيدرات تكون قيمته من ٠,٩٧ . ١,١٧ .

ومما تقدم نستنتج أن مادة التنفس المستعملة بكثرة تحت الظروف الطبيعية هي المواد الكربوهيدراتية، أما النباتات التي تحت ظروف الجوع فإن معامل تنفسها يكون باستمرار أقل من الوحدة .

وقد ذكر جامس أمثلة لمثل هذه الحالة وهي الأوراق الخضراء المسنة والأوراق الموضوعة في الظلام والأجنة المفصولة ويحدث هذا الانخفاض في معامل التنفس نتيجة لاستخدام المواد المختزلة (مثل الأحماض الدهنية والبروتينات) في التنفس. فمثلاً قد لاحظ ييم معامل تنفسياً في حدود ٠,٨٥ أو أقل للأوراق الخضراء الموضوعة في الظلام. هذا وتعتبر البذور المستتبة من أحسن المواد لدراسة التوافق بين معامل التنفس ومادة التنفس، وكما هو معروف فإن المواد البروتينية تنكسر في الأعضاء المختزلة ثم تخلق مرة ثانية في الجنين أثناء (إنبات البذور) .

وفي البذور عادة تخزن المواد الدهنية بالإضافة إلى الكربوهيدرات وفي حالات كثيرة تشكل المواد الدهنية الغالبية العظمى من الغذاء المخزن في البذرة، وفي هذه الحالة فإننا نجد معامل التنفس أثناء إنبات مثل هذه البذور يكون أقل من الوحدة بكثير، أما البذور التي تشكل

المواد الكربوهيدراتية فيها الغذاء الرئيسي المخزن فإننا نجد أن معامل التنفس يكون قريباً من الوحدة .

٦- العوامل المؤثرة في عملية التنفس:

١- درجة الحرارة :

مثل كل التفاعلات الكيميائية للتنفس تكون حساسة للتغير في درجة الحرارة ، وبما أن تفاعلات التنفس تحفزها الإنزيمات لذا نجد أن مجال التنفس الحراري ضيق ، فعلى درجات الحرارة القريبة من الصفر المئوي نجد أن معدل التنفس منخفض جداً ويرفع درجة الحرارة فإن معدل التنفس يزداد حتى تصل إلى درجة حرارة تحطم الإنزيمات، وعادة نحصل على معدل التنفس الأعظم أو الأقصى في مجال حراري يقع بين ٣٥ - ٤٥° م ، ويجب عند دراستنا لأثر الحرارة في التنفس أن نأخذ بعين الاعتبار مدة الوقت أو طول الوقت الذي عرض له العضو النباتي أو النبات .

فمثلاً في بادرات البسلة التي تبلغ عمرها أربع أيام نجد أن معدل التنفس يزداد برفع درجة الحرارة من ٢٥° م . ٤٥° م . فإذا تركت البادرات لأي فترة زمنية على هذه الدرجة المرتفعة من الحرارة (٤٥° م) فإن معدل التنفس ينخفض ، وبكلمات أخرى يجب أن ندخل في الاعتبار عامل الوقت عند دراستنا لأثر الحرارة في التنفس .

ومن الواضح أنه على درجات الحرارة المرتفعة عن ٣٠° م فإن العوامل المؤدية إلى تغير طبيعة الإنزيمات تبدي أو تظهر أثرها السيء في معدل التنفس، وحيث أن أثر الحرارة المغير لطبيعة الإنزيمات لا يحدث فوراً ، بل يحتاج لبعض الوقت، لذا نجد ارتفاعاً مبدئياً لمعدل التنفس. قبل أن يظهر الأثر السيء لدرجة الحرارة وينخفض المعدل، وعموماً كلما كانت درجة الحرارة مرتفعة قصر الوقت الذي يمر قبل أن ينخفض معدل التنفس .

٢- الأكسجين:

لا بد من توفر O_2 حتى تحدث تفاعلات دورة كريس ويعتبر O_2 هو المستقبل النهائي أو الختامي للإلكترونات في نظام نقل الإلكترون، لذا فإن معدل التنفس يكون حساساً للتغيرات في تركيز O_2 وبصفة عامة. فعلى تركيز O_2 المنخفض فإن كلا من التنفس الهوائي واللاهوائي يحدث في النبات ويكون معدل التنفس أكبر من الوحدة، في الحقيقة قد تصل قيمته

إلى مالا نهاية عند وصول تركيز O_2 إلى لاصفر. أي أنه تحدث الظروف اللاهوائية الكاملة يكون CO_2 المنتج نتيجة لحدوث لاتنفس اللاهوائي أو التخمر كلية، ويرفع تركيز O_2 فإن كمية CO_2 الناتجة عن التنفس اللاهوائي تنخفض بسرعة ويزداد التنفس الهوائي ويصل معامل التنفس إلى قيمة الوحدة، وتسمى النقطة التي يصل عندها معامل التنفس إلى قيمة الوحدة عند تركيز محدد ومعين من O_2 بنقطة الانتهاء وعندها يتوقف التنفس اللاهوائي.

وعند دراسة معدل التنفس على مجال واسع من تراكيزات O_2 فمن المرغوب فيه أن نقيس كلاً من إنتاج CO_2 واستهلاك O_2 ، واستهلاك O_2 يعطي مقياساً للتنفس الهوائي. كما يعطي إنتاج CO_2 تحت نقطة الانتهاء، وعموماً فإن إنتاج CO_2 تحت نقطة الانتهاء يكون نتيجة التنفس الهوائي واللاهوائي، واستهلاك O_2 تحت نقطة الانتهاء يمثل مقياساً دقيقاً للتنفس الهوائي، لذلك فإن تقدير مشاركة كل الغازين على مجال واسع على التراكيزات O_2 يتيح لنا مقياساً لكل من التنفس الهوائي واللاهوائي. ودلت الدراسات العديدة على معدل التنفس للعديد من النباتات على قاعدة عامة وهي عند زيادة تركيز O_2 عن الصفر يزداد معدل التنفس الهوائي، وفي معظم النباتات تكون هذه الزيادة على هيئة خط هذلولي بمعنى أن معدل الزيادة ينخفض بزيادة تركيز O_2 .

وفي بعض النباتات تكون الزيادة في معدل التنفس ذات علاقة خطية مع معدل زيادة تركيز O_2 . وقد وجد تايلور هذه الظاهرة في حالة إنبات حبوب الأرز، وتفسير هذه الظاهرة (العلاقة الخطية) هو أن استهلاك O_2 يكون محدوداً بوجود حاجز يمنع انتشار O_2 . مثل أغشية حبوب الأرز. ولقد أشار جيمس أن استهلاك O_2 في هذه الحالة يكون متناسباً تناسباً طردياً مع كمية المنتشرة عبر الحاجز. وليس مع كمية O_2 المستهلكة في التنفس.

٣- ثاني أكسيد الكربون :

لقد أثبتت دراسات كدس أن زيادة تركيز CO_2 لها تأثير مثبط واضح في تنفس بذور الخردل الأبيض المستتبة. وعلى الرغم من أن دراسات عديدة على تنفس الأوراق قد أثبتت تأثير CO_2 المثبط على التنفس، لكن توجد أدلة تشير إلى أن هذا الاثر المثبط لغاز CO_2 على التنفس يكون بطريقة غير مباشرة ولو بصورة جزئية وقد أثبت هيث أن CO_2 يسبب غلق الثغور وبذلك يحد من التبادل الغازي وهذا الغلق للثغور ربما يرفع التركيز الداخلي لغاز CO_2 بدرجة كبيرة، وبذلك يحد من التنفس.

٤- الأملح غير العضوية :

لاحظ لوندجاردوبور ستروم أن معدل التنفس يزيد إذا نقل النبات أو النسيج النباتي من الماء إلى محلول ملحي ، وكمية الزيادة في معدل التنفس في هذه الحالة يسمى بالتنفس الملحي.

٥- الضرر الميكانيكي :

أثبت أودس في سلسلة من الدراسات أن معدل تنفس الأوراق ويزداد بمسك هذه الأوراق باليد أو خبطها أو ثنيها، وفي أوراق النبات الغار تبلغ الزيادة في معدل التنفس نتيجة لمسك الأوراق باليد حوالي ١٨,٣%. أما إذا كررت هذه المعاملة لمدة من الوقت فإن الزيادة في معدل التنفس لا تكون بنفس المعدل السابق (أي تقل الاستجابة) .

٦- الجروح :

لقد عرف العلماء منذ سنوات عديدة أن جرح أحد أعضاء النبات يزيد من تنفس هذا العضو، وبصفة عامة فإن الجروح يترتب عليها حدوث النشاط المرستيمي في منطقة الجرح، وتكون النتيجة هو تكوين الكالوس الجرح، ونستطيع الآن أن نتخيل العلاقة بين التنفس والجروح (زيادة معدل النشاط المرستيمي وتكون الكالوس يحتاج إلى معدل أكبر من التنفس) ودلت دراسات هوبكنز على وجود زيادة كبيرة في كمية السكر نتيجة لقطع درنات البطاطا، وربما تكون الزيادة في معدل التنفس بعد إحداث الجروح نتيجة وفرة مادة التنفس وهي السكر في هذه الأحوال .

٧- تأثير المواد الكيميائية:

- لقد ثبت أن لبعض المواد الكيميائية تأثيرات مثبطة على أنزيمات الأكسدة مثل CO.
- المواد المخدرة مثل الأيتير والكلوروفورم إذا استخدمت بتركيز مرتفعة تخفض من شدة التنفس.
- بعض الأيونات المعدنية تحرض التنفس.

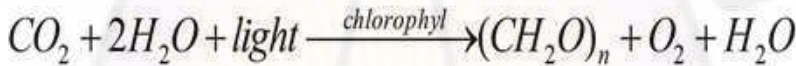


الفصل السابع

(الاصطناع الضوئي)

١ - تعريف الاصطناع الضوئي Photosynthesis:

تشمل هذه العملية والتي تتميز بها النباتات الخضراء دون غيرها من الكائنات الحية على امتصاص الطاقة الضوئية بواسطة الصبغة الخضراء (الكلوروفيل) وتحويلها إلى طاقة كيميائية تستغلها في بناء المواد الكربوهيدراتية حيث يقوم النبات بامتصاص الماء وثاني أكسيد الكربون وينطلق الأكسجين في هذه العملية. ويحصل النبات على الماء من التربة أما CO_2 فيأخذه من الهواء الجوي. وفي النباتات الراقية تتم غالبية البناء الضوئي في الأوراق الخضراء



- كربوهيدرات

- سكريات احادية (سكروز)

- سكريات ثنائية (فراكتوز)

- سكريات متعددة (نشا)

تعتبر هذه العملية من أهم العمليات الفسيولوجية في تكوين الكربوهيدرات حيث ان هذه المواد الكربوهيدراتية تكوّن نسبة كبيرة من جسم النبات ٨٥-٩٠% من الوزن الجاف حسب نوع النبات (الجدول ١١).

مثال على ذلك نبات الذرة CORN

الجدول (١١): النسبة من الوزن الجاف في نبات الذرة

العنصر	النسبة من الوزن الجاف
الكربون C	٤٣,٦%
الأكسجين O_2	٤٤,٤%
الهيدروجين H_2	٦,٢%
بقية العناصر الاخرى	٥,٨%

أظهرت نتائج التحليل الكيميائي أن عناصر معينة تدخل في تركيب المركبات التي يتكون منها جسم النبات وهذه العناصر هي: الكربون، الأكسجين، الهيدروجين، النيتروجين، الكبريت، البورون، المنجنيز، الزنك والنحاس وغيرها من العناصر المعدنية، وجميعها لازمة لغذاء النبات واكتمال نموه.

٢. مراحل التمثيل الضوئي اليخضوري والعوامل الضرورية لحدوثه:

اولا- ثاني اكسيد الكربون :

- يعتبر من العوامل البيئية الهامة حيث هو المصدر الرئيسي لبناء المواد الكربوهيدراتية لجسم النبات.
- يحتوي الهواء الجوي على نسبة بسيطة من CO_2 تقدر بحوالي ٠,٠٣% (٣٠٠-٣٦٠ جزء بالمليون)

عملية البناء الضوئي تستهلك CO_2 لذلك فإن هذه العملية تحافظ على تركيزه بالأنسجة النباتية بكميات قليلة وهذا يساعده على سرعة امتصاصه من الهواء الجوي المحيط بالأوراق عن طريق الثغور

- عن طريق الثغور يتم تبادل الغازات بين الورقة والهواء المحيط حيث يمتص CO_2 وينتشر الى داخل النسيج الورقي بينما يفقد الماء عن طريق ما يسمى بعملية النتح.
- زيادة تركيز CO_2 الى درجة عالية نسبيا قد يؤدي الى انخفاض سرعة البناء الضوئي وهذا يختلف باختلاف نوع النبات ودرجة نموه وبعبارة أخرى هذا التأثير للتراكيز العالية الى مفعوله السام في البروتوبلازم كذلك الى كونه يسبب انغلاقاً للثغور.

العوامل التي تؤثر على فتح وغلق الثغور هي:

- ١- زيادة تركيز الاملاح وخاصة البوتاسيوم (K) يساعد على فتح الثغور
- ٢- زيادة الضوء يساعد على فتح الثغور.
- ٣- زيادة تركيز CO_2 داخل النسيج الورقي يسبب غلق الثغور.
- ٤- ارتفاع درجة الحرارة تسبب غلق الثغور.
- ٥- زيادة تركيز بعض الهرمونات مثل ABA (Abscetic acid) تسبب غلق الثغور.

ثانيا - الماء Water (H₂O):

يستهلك النبات في عملية البناء الضوئي أقل من ١% مما يمتصه من الماء لذلك فليس من المحتمل ان يؤدي نقص كمية الماء إلى ان يكون عاملا محددا الا ان تأثيره غير المباشر حيث يؤدي انخفاض الماء الى انغلاق الثغور جزئيا أو كليا يسبب انخفاض دخول CO₂ الى داخل الورقة مما يسبب انخفاض في عملية البناء الضوئي.

ثالثا - الضوء: Light

تمتص اوراق النبات الطاقة الضوئية والتي مصدرها الاساسي الشمس ثم تحولها الى طاقة كيميائية ينتج عنها تكون المواد الكربوهيدراتية.

- يعتبر الضوء المرئي visible Light هو المصدر الاهم للطاقة الضوئية التي يستفيد منه النبات في عملية البناء الضوئي.

$$1 \mu m = 10^{-7} cm$$

- يقع هذا الضوء المرئي في اطوال موجات ٤٠٠-٧٠٠ ملميكرون
- (μm) في نطاق الموجات الكهرومغناطيسية لذلك فإن هذا الضوء المرئي هو مجال الطاقة النشطة في عملية البناء الضوئي .
- عادة يقاس الضوء المنظور والمحصور بين ٤٠٠-٧٠٠ ملميكرون بالوحدة الاتية : ميكرو مول / م² / ث: وهي كمية الفوتونات الضوئية الساقطة على مساحة متر مربع واحد في وحدة زمنية واحدة.
- وهنا كوحدات اخرى مثل شمعة/قدم ؛ شمعة/م².....الخ.
- والطاقة الضوئية الواصلة الى الارض تقاس على اساس:
- ١- الاشعاع الكلي الساقط.
- ٢- صافي الاشعاع الشمسي.
- ٣- الضوء المنظور .
- ٤- الفترة الضوئية (ساعة / يوم).

وصافي الإشعاع الشمسي يمثل الفرق بين الإشعاع الكلي الساقط وذلك المنعكس الى الأعلى ويتم استهلاك صافي الإشعاع الشمسي على النحو التالي:

$$R_n = ET + H + G + P_s$$

R_n = صافي الإشعاع الشمسي

ET = الطاقة المستخدمة في عملية البخر نتح (الطاقة الكامنة للتبخير)

H = الطاقة المستخدمة في عملية تبادل الحرارة بين النبات والهواء المحيط به (التيارات المحملة).

G = الطاقة المستخدمة في تسخين التربة

P_s = الطاقة المستخدمة في عملية البناء الضوئي

رابعاً- اليخضور (الكلوروفيل) **Chlorophyll**:

يعتبر اليخضور أو الكلوروفيل عاملاً أساسياً في عملية البناء الضوئي فهو يمتص الطاقة الضوئية مما يدفع الخلايا الحية إلى بناء المواد الكربوهيدراتية ويوجد الكلوروفيل في الخلية محمولا على أجسام البلاستيدات الخضراء ويمكن استخلاص الكلوروفيل من الأوراق الخضراء بأحد المذيبات العضوية كالأستون أو N,N -DIMETHYLFORMAMIDE (CH₂)₂N₂ لان الكلوروفيل لا يذوب بالماء ويمكن ان يستخلص الكلوروفيل من الأوراق بغليها في كحول الأيثيلين.

وتحتوى البلاستيدات الخضراء على نوعين من الكلوروفيل أ ب وذلك بنسبة 1:3 ويعتبر الكلوروفيل وخاصة أ هو مادة الامتصاص الرئيسية للضوء والذي يبدأ بتفاعلات البناء الضوئي.

وهناك صبغتان صفراء و أرجونيه وهي الكاروتين والزانثوفيل قد يكون لها دور وخاصة صبغة الكاروتين التي لها دور في امتصاص الضوء ونقله الى الكلوروفيل و تقوم بحمايته من الأكسدة الضوئية، مركز التفاعلات الضوئية (غشاء الثايلاكود ماء + املاح ذائبة $Ph=5$) يحتوى على صبغة كلوروفيل أ ب .

- البلاستيدة الخضراء تحتوي على 3 اجزاء رئيسيه وهي:-

١- غلاف محيط يتكون من غشائين خارجي وداخلي

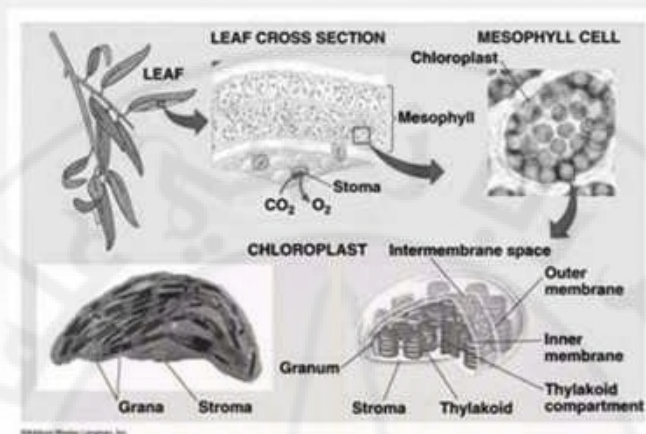
٢- مادة سائله تسمى الحشوة stroma محاطه بالغشائين السابقين

٣- اقراص طافيه مترصه فوق بعضها البعض تسمى بالثايلاكويد Thylakoids (الثايلاكويدات)

تتم عملة البناء الضوئي داخل البلاستيدات الخضراء على مرحلتين تحتوي على نوعين من التفاعلات يعتمدان بعضهما على بعض حيث ان نواتج التفاعلات الضوئية تستخدم في تفاعلات الظلام (الشكل ٥٦).

Chloroplasts are the Site of Photosynthesis

الصانعات الخضراء هي مكان عملية الاصطناع الضوئي



(الشكل ٥٦): البلاستيدة الخضراء، بنيتها وتركيبها

٣- تفاعلات التمثيل الضوئي

١- تفاعلات الضوء Lightreactions (تفاعلات H I)

حيث تحدث في أقراص الثايلاكويد وتعتمد على وجود الضوء تحتاج الضوء لإنتاج الطاقة (ATP) والأكسجين (النظام الضوئي الأول والنظام الضوئي الثاني).

٢- تفاعلات الظلام dark reaction (دورة كالفن)

وتحدث في الاستروما (الحشوة) وهذه التفاعلات لا تحتاج الى الضوء مباشرة على الرغم من حدوثها خلال النهار وخلال هذه التفاعلات يتم تثبيت CO_2 وإنتاج المواد الكربوهيدراتية وذلك اعتمادا على مصدر الطاقة (ATP) الناتج من التفاعلات الضوئية (دورة كالفن)

١- تفاعلات الضوء Light reaction

- تحدث في أقراص الثايلاكويد (في الغشاء الثايلاكويدي) داخل البلاستيدة الخضراء وتعتمد على وجود الضوء حيث تحتاج الى الضوء.
- لا تتأثر بدرجات الحرارة
- تؤدي إلى تكوين مركبات معينة هي:

المساعدات الانزيمية :

١- ثلاثي فوسفات الادينوزين ATP

٢- فوسفات ثنائي نكليدات الادينينوالنيكوثياميد NADPH

٣- غاز الأكسجين O_2 كناتج ثانوي

- تعتبر المساعدات الإنزيمية ATP-NADPH هي المواد الضرورية أو القوة المؤكسدة في تفاعلات الظلام

تفاعل الضوء:



1. يعتمد على طاقة الشمس لتفعيل التفاعل.
2. امتصاص الضوء يهيج الإلكترونات في اليخضور.
3. الإلكترونات تسلك سلسلة من النواقل.
4. يصطنع ATP.
5. يتفكك الماء معطياً O_2 .

تفاعل الظلام:



1. لا يتطلب طاقة ضوئية.
2. الطاقة الناتجة من تفاعل الضوء تستخدم لتحويل CO_2 في سلسلة من السكريات والناتج النهائي يكون الجلوكوز.

(الشكل ٥٧): العمليات المختلفة التي تتم في تفاعلات الضوء والظلمة في عملية الاصطناع الضوئي

- يوجد موقعان لاستقبال الطاقة الضوئية (الفوتونات) وقد سمي هذان النظامان باسم
 - النظام الضوئي الأول PSI/Photosystem
 - النظام الضوئي الثاني PSII/Photosystem

وهذه المواقع (مراكز تفاعل الطاقة الضوئية) تمثل تجمع الصفات النباتية المميزة ، حيث يشترك كل من كلوروفيل (أ) و(ب) في تكوينها ، أيضا يحويان مجموعة من الصبغات النباتية الأخرى مثل الكاروتينويدات.

* التفاعلات الضوئية تكون نواتجها متداخلة بينما عندما تكون الإضاءة متتالية لا تفصلهما إلا فترة زمنية بسيطة (عدة ثوان) مما يدل على ارتباط النظامين وان التفاعلات في الموقعين تتم على التوالي (الجدول ١٢).

الجدول (١٢): تفاعل الطاقة الضوئية في النظامين الضوئيين الأول والثاني

PSII 680 الثاني	PSI 700 الاول
- قمة امتصاص الطاقة الضوئية لهذا النظام تكون عند طول موجي ٦٨٠ نانومتر (مليمكرون)	- قمة امتصاص الطاقة الضوئية لهذا النظام تكون عند طول موجي ٧٠٠ نانومتر (مليمكرون)
- نسبة كلوروفيل A اقل	- نسبة كلوروفيل A اكبر
- الكاروتينات اقل	- الكاروتينات اعلى
- الزانثوفيل اعلى	- الزانثوفيل اقل

- تعمل هذه الصبغات (الكلوروفيل ،الكاروتين ،البروتين) على المساعدة على امتصاص الطاقة الضوئية (الفوتونات) وإمرارها إلى مركز التفاعل (كلوروفيل A) نظرا لان كلوروفيل A في كلا النظامين هو المستقبل النهائي للطاقة الضوئية حيث تسبب هذه الطاقة تهيج جزيء كلوروفيل A وبالتالي فقد احد الكتروناته ليدخل هذا الإلكترون في سلسلة نقل الإلكترونات في البلاستيدة

- Red light 620 -700nm

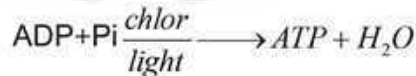
- الأكسدة : فقدان الكترون

- الاختزال كسب الكترون (ويعبر عنها بإضافة H⁺)

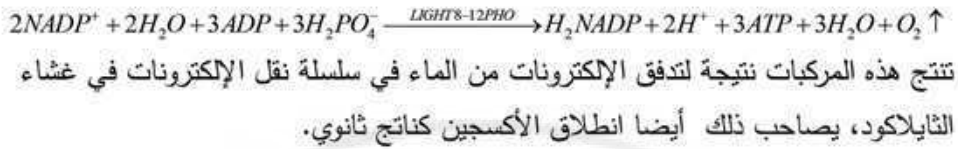
- وظيفتين هامة للضوء:

1. To drive electron for H₂O to reduce NADP⁺ to NADPH.

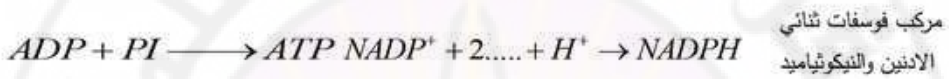
2. To form ATP from ADP+Pi (الفسفرة الضوئية)



- المعادلة العامة للتفاعلات الضوئية :



- إن انتقال الإلكترونات من الماء إلى المستقبل النهائي مركب NADPH لا بد من توفر الطاقة الضوئية لإتمام هذه العملية ولا يمكن أن تحدث في الظلام



١- كل جزيء CO_2 يثبت ويختزل في عملية البناء الضوئي يلزمه 3 جزيئات من ATP وجزيئين من NADPH يتكون من التفاعلات الكيميائية الضوئية (تفاعلات الضوء)

٢ - فسفرة مركب ADP الى ATP في الفسفرة الضوئية



٣- المصدر الاساسي لغاز O_2 المتصاعد عند عملية البناء الضوئي هو الماء NADPH ، مرافق انزيمي نشط في عملية البناء الضوئي ATP -NADPH - هما مصدر الطاقة والقوة الاختزالية لتثبيت واختزال CO_2

١- تفاعلات الظلام : Dark reaction :

- تحدث سواء في الظلام او الضوء إلا ان الضوء لا يلعب دورا هاما في التفاعلات كما في حالة تفاعلات الظلام
- تعتمد هذه التفاعلات اعتمادا أساسيا على نواتج التفاعلات الضوئية مثل المركب الناقل للطاقة ATP والمساعد الانزيمي مركب NADPH
- تسمى هذه التفاعلات عدة تسميات أهمها :

١. تفاعلات الظلام : لأنها لا تحتاج إلى ضوء

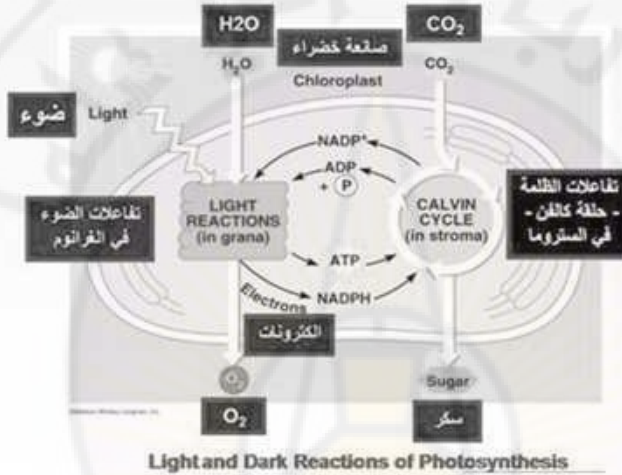
٢. دورة ثلاثية الكربون : لان الناتج الأول هو مركب ثلاثي ذرات الكربون

٣. دورة اختزال الكربون : لأنه يتم اختزال CO_2 في هذه التفاعلات

٤. دوره كالفن : نسبة للعالم كالفن الذي اكتشف هذه الدورة ١٩٤٦-١٩٥٢م

- تحدث هذه التفاعلات في الحشوة stroma داخل البلاسيده الخضراء
- هذه التفاعلات عبارة عن تفاعلات كيميائية حرارية Thermochemical reactions

تفاعلات الضوء والظلمة في عملية الاصطناع الضوئي



(الشكل ٥٨): شكل يوضح مخطط تفصيلي لتفاعلات الضوء والظلمة في عملية الاصطناع

٢- أنماط المثيل الضوئي

- تنقسم النباتات حسب دورة تثبيت CO₂ إلى :

١- نباتات ثلاثية الكربون - C₃ PLANT

حيث الناتج الأول في عملية البناء الضوئي هو عبارة عن حمض ذي ثلاث ذرات من الكربون يسمى (3PGA فوسفات حمض الجليسرين) ومن أمثلتها القمح، الارز وفول الصويا.

٢- نباتات رباعية الكربون - $PLANTSC_4$:

حيث الناتج الأول في عملية البناء الضوئي (تثبيت CO_2) هو عبارة عن حمض ذي أربع ذرات من الكربون مثل حمض الماليت Malate ومن أمثلة هذه النباتات الذرة وقصب السكر .

٣- النباتات العصارية Crassulacean Acid METABOLISM (CAM):

وهي تلك النباتات المتأقلمة لظروف الجفاف حيث تقفل ثغورها في النهار وتفتح بالليل حيث يتم امتصاص CO_2 خلال الليل وتخزينه على شكل أحماض وعند حلول النهار تتم عملية البناء الضوئي حيث يثبت CO_2 ويتحول إلى مواد كربوهيدراتية ومن أمثلة هذه النباتات الصبار والتين الشوكي حيث تتميز هذه النباتات بأوراق سميكة عصيرية .

- دورة الكربون في النباتات الثلاثية الكربون (دورة كالفن Calvin cycle)

تشمل هذه الدورة على عدة تفاعلات أساسية تحدث داخل البلاستيدات الخضراء وتوجد في جميع النباتات الخضراء . وقد تم الكشف عن هذه التفاعلات أولا في طحلب كلوريللا في عدة أبحاث قام بها العالم كالفن وغيره حيث منح جائزة نوبل في الكيمياء عام ١٩٦١م تقديرا لجهوده في توضيح مسار الكربون في البناء الضوئي .

حيث قام باستخدام الكربون المشع لتوضيح هذه الدورة

تتلخص هذه الدورة (كالفن) في ثلاث مراحل من التفاعلات وهي:

١- المرحلة الأولى:

عبارة عن تكوين حمض وإدخال CO_2 فيتم اختزال CO_2 وإضافة إلى السكر الخماسي (RUBP) ليتكون الناتج الثابت وهو ٢ جزيئات من فوسفات حمض الجليسرين (PGA^3) وتسمى هذه المرحلة (الكربكسلة) (تفاعلات إضافة CO_2) (Carboxylation reactions) (الناتج الثابت في البناء الضوئي) $3CO_2 + 3RUBP + 3H_2O \xrightarrow{RUBISCO(MG^{2+})} Six3 - PGA$ وتعتبر هذه المرحلة أكثر المراحل تعقيدا من حيث التفاعلات التي تتم فيها .

١- يتم فسفرة حامض جليسريل PGA بتحفيز من إنزيم الفسفوجلوسرين كميدينو منشط لتفاعل جزيء ATP فيتكون جزيء حامض ٣-١ فسفوجلوسريل

1,3diphosphoglyceric acid

- ٢- يختزل جزي حامض ١-٣ فسفوجليسريل جزيء الـ $NADPH^+$ ويحفيز من إنزيم جليسرالدهيد روجينز ويتكون من جزيء فسفوجليسرالدهيد
- ٣- يتم تكثيف بعض من جزيئات الفسفو جليسرالدهيد (PGAL) بتحفيز من إنزيم الالدوليز وتتكون مركبات كربوهيدراتية منها سكر الجلوكوز
- ٤- يتم تحويل بعض من جزيئات (PGAL) من السكر الخماسي RUBP وينشط التفاعل جزيء ATP وهكذا تتكرر دورة كالفن

٢- المرحلة الثانية:

Reduction reaction هي تفاعلات الاختزال

حيث يتم تحويل فوسفات حمض الجليسرين إلى فوسفات الجليسرالدهيد



٣- المرحلة الثالثة:

Regeneration Reactions : هي تفاعلات التوليد

حيث يتم توليد المركب الاساسي RUBP (السكر الخماسي) وذلك لاستقبال CO_2 مرة أخرى وبذا تستمر الدورة (سكر خماسي الكربون) RUBP=Ribulose diphosphate



ملخص المعادلة العامة لتكوين جزيء واحد من السكر



لتكوين جزيء واحد من السكر $C_6H_{12}O_6$ نحتاج ٦ جزيئات من CO_2

- ملخص حلقة كالفن:

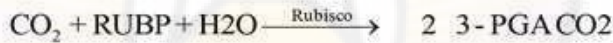
لقد عرفنا حتى الآن ان التفاعلات الضوئية أنتجت لنا جزيئات عالية الطاقة هي ATP و $NADPH$ والتي سوف تستعملها الخلية في عملية بناء مركبات عضوية سكرية من غاز

CO₂ خلال تفاعلات الظلام .وحيث ان تفاعلات الظلام تعتبر عملية معقدة وتتم في العديد من الخطوات والتي تحفزها إنزيمات عديدة لهذا يمكن تلخيص تفاعلات الظلام في الخطوات التالية وذلك لتسهيل فهمها :

تتطلب ضرورة تثبيت CO₂ وهذا يحتاج إلى جزيء هو عبارة عن سكر خماسي الكربون يسمى ريبولوز ثنائي الفوسفات (RUBP) حيث يرتبط CO₂ بالسكر الخماسي بتحفيز من إنزيم ثنائي الفوسفات الكربوكسيلاز RUBP Carboxylase فيكون مركب وسطي سداسي الكربون غير مستقر سرعان ما يتجزأ إلى جزيئين من حامض الفسفوجلوسرين PGA ثلاثي الكربون تتلخص حلقة كالفن في ثلاث مراحل من التفاعلات هي (الشكل ٥٩):

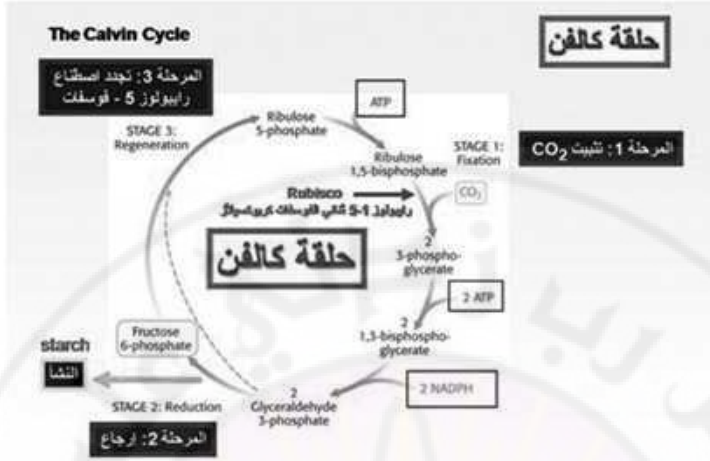
١- المرحلة الاولى وتسمى الكريكسله (تفاعلات اضافة CO₂)

حيث في هذه المرحلة اختزال Co₂ و اضافته الى السكر الخماسي RUBP ليتكون الناتج الثابت وهو فوسفات حمض الجلوسرين (3-PGA) وهو سكر ثلاثي وتعتبر هذه المرحلة من اكثر المراحل تعقداً من حيث التفاعلات



٢- المرحلة الثانية هي تفاعلات الاختزال

حيث يتم تحويل فوسفات حمض الجلوسر الدهيد 3-PG aldehyds بعد ذلك يتم تكثيف بعض من جزيئاته بتحفيز من انزيم الالدولينز وتتكون مركبات كربوهيدراتية مثل سكر الجلوكوز .



(الشكل ٥٩): شكل يوضح حلقة كالفن في تفاعلات الظلمة في عملية الاصطناع الضوئي

- التمثيل الضوئي رباعي الكربون (C_4 Carbon fixation):

هو إحدى طرائق تثبيت ثنائي أكسيد الكربون خلال عملية التمثيل الضوئي في النبات . توجد هذه الطريقة بشكل رئيسي لدى بعض النباتات العشبية التي تعيش عموماً في مناطق حارة وتسمى نباتات C_4 تغطي نباتات الـ C_4 حوالي ٢٠ مليون كم مربع من مساحة الأرض وتعتبر مسكناً لخمس المجتمع الإنساني، وتستغل أعشاب C_4 بكثافة في الزراعة الاستوائية . يوجد هذا النمط من التمثيل الضوئي لدى ما يفوق ٨٠٠٠ نوع نباتي من مغطاة البذور موزعة على (١٨ فصيلة مختلفة، ولكنها لا تمثل سوى أقل من (١%) من أنواع النباتات الأرضية. تنتمي كثير من نباتات C_4 إلى طائفة أحادييات الفلقة وخاصة الفصيلة النجيلية مثل الذرة والذرة البيضاء وقصب السكر والتمام العصوي والحشيشة الفضية ومن ثنائيات الفلقة تتبع معظم نباتات أسرة السرمقوات نمط C_4 .

سميت بهذا الاسم لأن ثنائي أكسيد الكربون أول ما يندمج في مركب رباعي، ويلاحظ عند هذه النباتات أن ثغورها تبقى مفتوحة خلال النهار وتستخدم أنزيم PEP لامتصاص

ثنائي أكسيد الكربون حيث يسمح بامتصاصه بشكل سريع وتسليمه مباشرة إلى أنزيم روبيسكو *Rubisco* من أجل التمثيل الضوئي في الخلايا الداخلية.

طورت نباتات C4 تأقلاً لتقليل من الخسائر التي يسببها التنفس الضوئي، وتستخدم كل هذه النباتات طريقة إضافية لامتصاص ثنائي أكسيد الكربون والتي تشكل جزيئة رباعية الكربون بدلاً من جزيئة ثلاثية الكربون كحلقة ولذلك سميت هذه النباتات بـ **C4**.

بالمقابل، تسمى النباتات التي لديها حلقة كالفن فقط نباتات **C3**. تمتلك نباتات C4 آليات تشريحية وكيميائية حيوية لزيادة تركيز ثنائي أكسيد الكربون الداخلي في موقع التثبيت وهذا ما يقلل وأحياناً يلغي فقد الكربون بعملية التنفس الضوئي. نباتات C4 التي تعيش في البيئات الجافة والحارة لديها كفاءة استعمال عالية جداً للماء لذلك تستطيع أن تزيد حتى مقدار الضعف عملية التمثيل الضوئي لكل غرام من الماء كما في نباتات ك³، لكن الاستقلاب لنباتات ك⁴ غير فعال في البيئات الباردة أو المظلمة. تدعى بعض نباتات C4 بنباتات CAM ، وهذه النباتات تفصل بين حلقتي C4 و C3 في الزمان وليس في المكان.

وتمتلك بعض نباتات C4 تغيرات بنوية في تشريح أوراقها بحيث يكون مسار C3 و C4 منفصلين في أجزاء مختلفة من الورقة ويكون أنزيم روبيسكو *Rubisco* معزولاً حيث يكون مستوى ثنائي أكسيد الكربون عالياً ومستوى الأكسجين منخفضاً.

- البنية التشريحية لورقة نباتات C4:

تملك نباتات ك⁴ بنية تشريحية ورقية خاصة ومميزة. تحاط حزمها الوعائية بحلقتين من الخلايا تدعى الحلقة الداخلية خلايا غمد الأوعية والتي تحوي صانعات يخضورية غنية بالنشاء وفقيرة بـ *granum* وبذلك تختلف عن تلك التي في خلايا الميزوفيل والموجودة في الحلقة الخارجية. لهذا السبب تدعى الكلوروبلاست بأنها مزدوجة الهيئة أو التركيب. هذه البنية التشريحية المميزة تدعى تشريح كرانز. الوظيفة الأولية لهذه الخلايا هي أن تؤمن موقعاً حتى يستطيع ثنائي أكسيد الكربون أن يتركز حول روبيسكو *Rubisco* وبهذا يقل التنفس الضوئي. من أجل تسهيل المحافظة على تركيز أعلى وهام من ثنائي أكسيد الكربون في خلايا غمد الأوعية مقارنة مع الميزوفيل، فإن الطبقة المحيطة بتشريح كرانز تمتلك ناقلية منخفضة لثنائي

أكسيد الكربون ،هذه الخاصية يمكن أن تحسن بوجود السوبرين(مادة شمعية). على الرغم من أن معظم نباتات **C4** تبدي البنية التشريحية لكرانز يوجد عدد من الأنواع التي تشغل أوتدير حلقة C4 محدودة من دون أي نسيج متمايز من خلايا غمد الأوعية. باللاتينية : *(Bienertia.sinuspersici)* *(Suaeda.aralocapica)* وكل نباتات الفصيلة الزمرامية : *(Chenopodiaceae)* هي نباتات برية أو أرضية تعيش في أماكن جافة وذات إجهاد ملحي في صحارى جنوب شرق آسيا. أظهرت هذه النباتات أنها تدير آليات تجميع لغاز ثنائي أكسيد الكربون باستخدام خلية مفردة. على الرغم من أن السيتولوجيا (علم الخلايا) عند كلا النوعين يختلف بشكل بسيط فإن القاعدة الأساسية هي وجود حويصلات مملوءة بمادة سائلة وظيفتها تقسيم الخلية إلى مناطق منفصلة وبذلك يمكن أن تبقى الأنزيمات التي تقوم بعملية الكربة (إضافة الكربون) في السيتوسول منفصلة عن أنزيمات الذي كاربوكسيلاز والروبيسكو في الصانعات اليخضورية وكذلك موانع أو فواصل مكثفة منتشرة في كل الاتجاهات يمكن أن تُنشأ بين الصانعات اليخضورية (التي تحتوي على الروبيسكو) وبين السيتوسول. هذا يُمكن نموذج خلايا غمد الأوعية ونموذج الميزوفيل من أن يُؤسس داخل خلية مفردة على الرغم من أن هذا العمل يسمح بتشغيل حلقة ك³ محدودة وتكون نسبياً غير فعالة (ليست ذات كفاءة) عندما يحدث طرح كبير لثنائي أكسيد الكربون من حول الروبيسكو.

الجدول (١٣): مقارنة بين النباتات C3 و C4 و CAM

نباتات CAM	نباتات C4	نباتات C3	أوجه المقارنة
لا	لا	نعم	التنفس الضوئي
منخفضة	منخفضة	عالية	نقطة التعويض *
عالية	عالية	منخفضة	درجات الحرارة الملائمة
عالية	تتحمل الحرارة العالية	لا تتحمل الحرارة العالية	١ - عملية التمثيل الضوئي
موجود	موجود	حرارة منخفضة	٢ - انزيم الروبيسكو
عالي	يتحمل الحرارة	لا يوجد	٣ - انزيم PEPcase
ثابت	ثابت	متغيرة	طاقة الضوء
منخفض	منخفض	عالي	النتج
لا تنسج	لا تنسج	عالي	التنسج بالضوء
PEP case	PEPcase	الروبيسكو	الانزيم الاول
فوسفو اينول بايروفات (PEP)	فوسفو اينول بايروفات (PEP)	ريبولوز ١،٥ ثنائي الفوسفات	المستقبل الاول
OAA	OAA	3-PGA	المنتج الاول
الصبار والتين الشوكي	الذرة وقصب السكر	القمح، الارز وفول الصويا	مثالها

٥- العوامل المؤثرة في سرعة البناء الضوئي:

أ- عوامل خارجيه وتشمل:

١. تركيز CO_2
٢. تركيز O_2
٣. شدة الإضاءة
٤. درجات الحرارة
٥. الماء

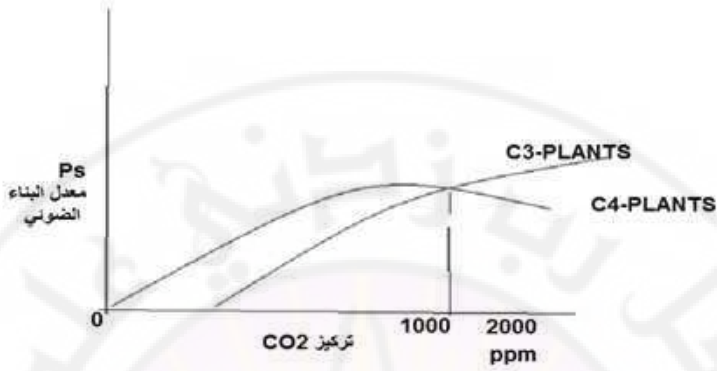
ب- عوامل داخلية وتشمل.

١. نوع النبات
٢. عمر الورقة وحالتها الغذائية
٣. الكلوروفيل
٤. تراكم نواتج البناء الضوئي

اولا العوامل الخارجية

١- تركيز CO_2

زيادة تركيز CO_2 يؤدي الى زيادة سرعة البناء الضوئي ولكن الزيادة عند حد التشبع قد يسبب انخفاضاً في عملية البناء الضوئي حيث ان زيادة تراكم CO_2 في الانسجة النباتية قد يسبب سمية للبروتوبلازم وكذلك قد يؤدي الى غلق الثغور مما يسبب توقف تبادل الغازات بين النبات والجو المحيط به وعلى العموم فان هذا التأثير يختلف باختلاف نوع النبات ودرجة نموه وكذلك فترة التعرض لزيادة التركيز.



(الشكل ٦٠): دور غاز ثاني أكسيد الكربون في عملية الاصطناع الضوئي

٢-تركيز O_2 : ينتج الأكسجين من التفاعلات الضوئية التي تتم داخل أقراص الثايلاكويد هذا الأكسجين ناتج من انشطار جزيء الماء لذلك فإن له تأثيراً على عملية البناء الضوئي فزيادة تركيز الأكسجين داخل البلاستيدات الخضراء يسبب تنافس مع CO_2 وخاصة في نباتات الثلاثة الكربون مما يؤدي إلى فقد في عملية البناء الضوئي نتيجة لتثبيت O_2 وفقد CO_2 وتسمى هذه الظاهرة بالتنفس الضوئي Photorespiration وهي ظاهرة غير مرغوب فيها لأنها تسبب فقد في الإنتاجية الزراعية وخاصة في نباتات ثلاثية الكربون.

3-شدة الإضاءة: بما أن الضوء هو المصدر الوحيد للطاقة اللازمة لعملية البناء الضوئي لذلك فإن شدة الإضاءة ومدة تعرض النبات للضوء لها تأثير على سرعة عملية البناء الضوئي وتحت الظروف الطبيعية تعتبر شدة الإضاءة من العوامل المحددة للنمو.

وتختلف النباتات في احتياجاتها الضوئية حسب نوع النبات وكذلك البيئة التي ينمو فيها هذا النبات وكذلك فإن النباتات الرباعية تتأقلم وتحمل ظروف ضوئية أكبر من النباتات الثلاثة . وعلى العموم فإن عملية البناء الضوئي تتناسب تناسباً طردياً مع شدة الإضاءة حتى تصل لدرجة التشبع بعدها فإن أي زياده عن هذه النقطة قد يسبب انخفاضاً في عملية البناء الضوئي حيث تسبب الإضاءة العالية ما يسمى بالأكسدة الضوئية photo oxidation

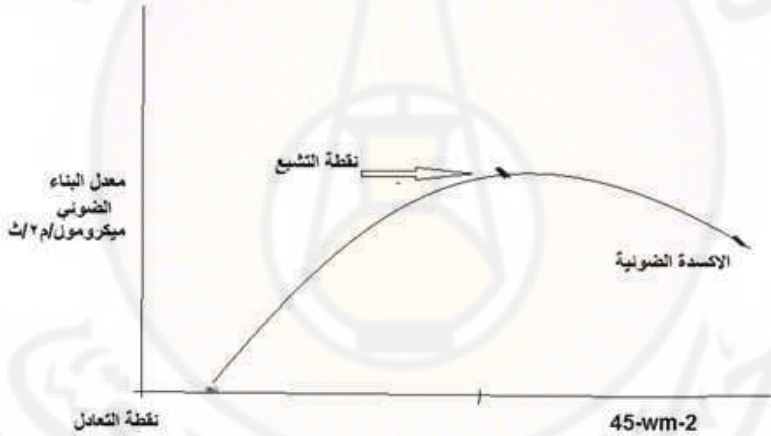
حيث ان زيادة شدة الإضاءة الساقطة على الاوراق تسبب ارتفاع درجة حرارة النبات وبالتالي قد تسبب ضرراً لمادة الكلوروفيل حيث تفقد الاوراق لونها الاخضر وتتحول الى اللون البني

نقطة التعادل الضوئية light compensation

هي شدة الاضاءة التي تتساوى فيها سرعة التنفس مع سرعة البناء الضوئي

نقطة التشبع light saturation

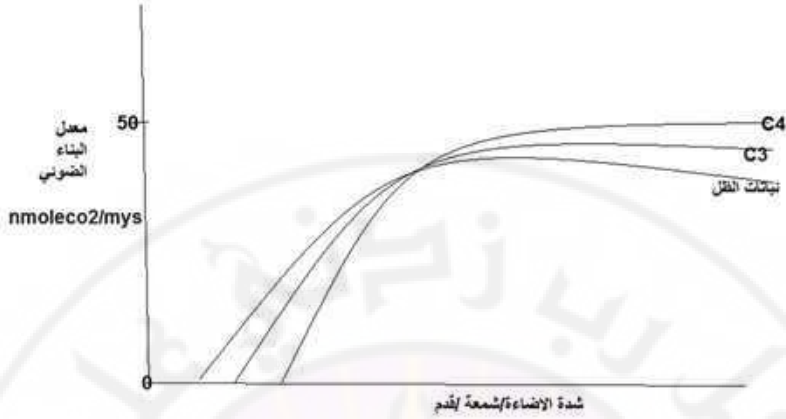
هي شدة الاضاءة اللازمة لكي تصل فيها سرعة البناء الضوئي حده الأقصى تحت ظروف معينه، حيث بعد هذ النقط تقل كفاءة الورقة في تحويل الطاقة الضوئية الى طاقه كيميائية.



(الشكل ٦١): نقطة التعادل أو التشبع الضوئية ودورها في عملية الاصطناع الضوئي

- الأكسدة الضوئية photo oxidation :

هي الظاهرة التي تحدث عندما تزداد الاشعة الساقطة على النبات عن حد معين (نقطة التشبع) حيث تزداد درجة حرارة الورقة مسببة تأكسد الكلوروفيل وبالتالي فقد الورقة اللون الاخضر ما يؤثر على عملية البناء الضوئي.



(الشكل ٦٢): تأثير شدة الإضاءة في عملية الاصطناع الضوئي

٤-درجات الحرارة:

للحرارة تأثير على عملية البناء الضوئي حيث ارتفاع الحرارة عن حد معين يؤثر على بعض الانزيمات الداخلة في عملية البناء الضوئي وخاصة في تفاعلات الظلام التي يتم فيها تثبيت CO_2 وتحويله الى مواد كربوهيدراتية . وعموما فان النباتات تختلف حسب احتياجاتها الحرارية فمثلا ثلاثية الكربون الحرارة المثلى لها (١٥-٢٥م) بينما رباعية الكربون يزداد هذا المعدل الى (٣٠-٤٠م).

٥-الماء Water

يستهلك النبات في عملية البناء الضوئي كمية بسيطة من الماء لا تتجاوز ١% من النسبة الكلية التي يمتصه النبات من الماء لذلك فان تأثير الماء على هذه العملية قد لا تكون مباشرة حيث ان قلة الماء قد تسبب انخفاض معدل البناء الضوئي وذلك بسبب ما يسببه نقص الماء من التأثير على انغلاق الثغور وبالتالي تبادل الغازات وخاصة CO_2 مما يسبب انخفاضاً في معدل البناء الضوئي.

ثانيا العوامل الداخلية:

١-نوع النبات species

تختلف سرعة البناء الضوئي باختلاف النبات وايضا الصنف تحت النوع الواحد

الجدول (١٤): اختلاف معدل الاصطناع الضوئي باختلاف النباتات

النوع	اعلى معدل للبناء الضوئي $\mu\text{molCO}_2/\text{m}^2/\text{g}$
C3-PLANTS	١٠-٢٠
C4-PLANTS	٢٠-٤٠
CAM-PLANTS	٠,٦-٢,٤

٢- عمر الورقة والحالة الغذائية.

يؤثر عمر الورقة على عملية البناء الضوئي حيث يتقدم العمر يزداد تساقط الاوراق وموتها وبالتالي فان المساحة الورقية تقل مما يقلل من عملية البناء الضوئي . كذلك فان الحالة الغذائية للأوراق أي مدى توفر العناصر الغذائية بها تعتبر عاملاً مهماً في استمراره الورقة في نشاطها البنائي .

٣- الكلوروفيل (اليخضور)

يعتبر عاملاً أساسياً في عملية البناء الضوئي وترجع أهميته في البناء الضوئي الى قدرته في امتصاص الطاقة الضوئية اللازمة لدفع هذه العملية . ونظراً لتوفر هذا العنصر فانه يندر ان يكون عاملاً محدداً وخاصة تحت الظروف البيئية الاخرى الملثمة مثل توفر الضوء و CO_2 .

٤- تراكم نواتج البناء الضوئي

اذا كان تراكم نواتج البناء الضوئي في الأنسجة النباتية الخضراء اسرع من انتقالها الى الأنسجة الاخرى فان ذلك قد يؤدي الى ابطاء سرعة البناء الضوئي او توقفها وخاصة في النباتات التي تكون النشاء في اوراقها كمعظم النباتات ذوات الفلقة الواحدة . اما حين تتحول المادة السكرية المتكونة في الورقة الى نشاء فان هذا التراكم للنشاء لا يكون له اثر في عملة البناء الضوئي.

٥- المادة البروتوبلازميه (العامل البروتوبلازمي):

دلت بعض الابحاث على ان نشاط عملية البناء الضوئي في بارادات بعض النباتات (دوار الشمس ، القرع) تبدأ بمجرد تكون المادة الخضراء وفي بارادات بعض النباتات الاخرى كالفاصوليا والخروع والذرة يتأخر البناء الضوئي بعض الوقت رغم احتواء البادرات على كميه كبيره من الكلوروفيل لذلك يظهر ان هناك عاملا داخليا اخر غير الكلوروفيل لا يتوفر وجوده في الاطوار الاولى للإنبات وعندما تبلغ هذ البادرات عمرا معيناً يكون هذا العامل الداخلي قد توفر وجوده وبالتالي تبدأ هذ البادرات بعملية البناء الضوئي واطلق على هذا العامل اسم العامل البروتوبلازمي ويبدو انه ذو طبيعة انزيميه .

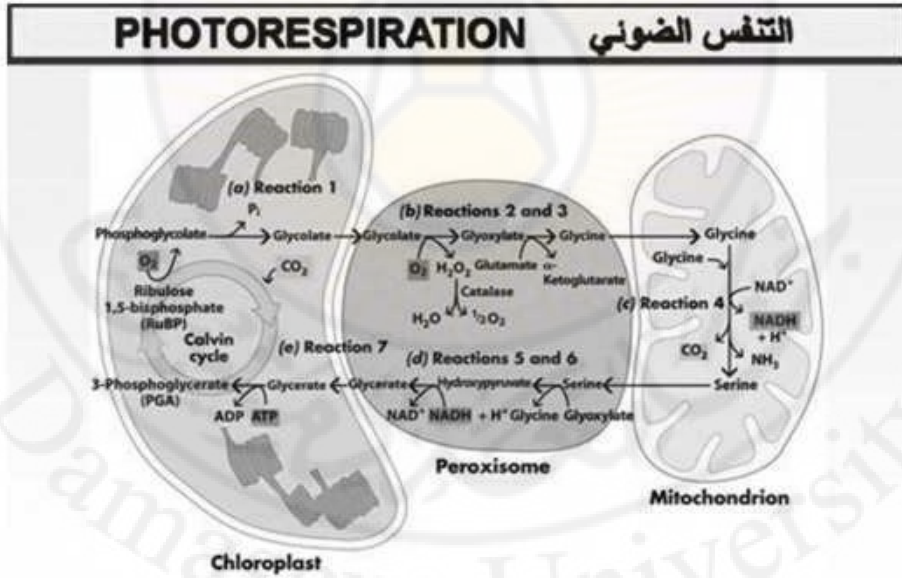
الجدول (١٥): مقارنة بين التمثيل الضوئي والتنفس

الموضوع	التمثيل الضوئي	التنفس
الفسفرة	الفسفرة الضوئية تستعمل الطاقة الضوئية	الفسفرة التأكسدية تستعمل الطاقة الكيميائية
اختزال النيكليتيڨ	يتكون NADPH بالطاقة الضوئية ويستعمل لاختزال CO ₂	يتكون NADH بأكسدة C لاختزال O ₂
CO ₂	مادة تفاعل	ناتج
الماء	مادة تفاعل	ناتج
O ₂	ناتج	مادة تفاعل
المركبات العضوية	ناتج	مادة تفاعل

٦. التنفس الضوئي Photorespiration:

يحدث هذا النوع من التنفس بوجود الضوء وتفاعلاته تكتمل في ثلاث تراكيب خلوية هي البلاستيدات الخضراء والبيروكسيسوم والميتوكوندريا ويبدأ اول تفاعل في البلاستيدات الخضراء عندما يتحد الاوكسجين مع المركب (Ribulose diphosphate) بوجود الانزيم (Ribulose diphosphate carboxylase) فيكون مركب الكلاوليت و (3-PGA) 3-phosphglyceric acid يغادر كل من المركبين الكلاوليت و (3-PGA)

البلاستيدات الخضراء الى البيروكسيسوم ليكون المركب الاول الكلايكوسيليت Glyoxylate ثم الحامض الاميني الكلايسين Glycine في حين يتحول الثاني الى حامض الكليسريك الذي يتحول الى المركب Hydroxy pyruvate ثم الى الحامض الاميني السيرين Serine بعد ذلك يغادر السيرين البيروكسيسوم الى المايكوندريا وفي المايكوندريا يتحول السيرين الى الكلايسين بعد انتزاع جزيئة CO_2 منه ومن فوائد هذه العملية هو بناء الحامضيين الامينيين السيرين والكلايسين اللذين يدخلان في بناء البروتينات الانزيم Ribulose diphosphate carboxylase يعد هذا الانزيم اهم الانزيمات على وجه الحياة يتكون من ١٦ وحدة بروتينية ثنائية ووزنه الجزيئي ٥٥٠٠٠٠ والفته لغاز CO_2 قليلة الا ان كميته كبيرة اذ يشكل حوالي ١٦% من بروتين البلاستيدات الخضراء ولهذا الانزيم مادتا اساس يمكن العمل عليها وهي غاز CO_2 والاكسجين وكما بينا سابقا ولذلك يطلق عليه بـ Allosteric enzyme.



(الشكل ٦٣): التنفس الضوئي Photorespiration



الفصل الثامن

منظمات النمو والهرمونات النباتية

١ - مقدمة:

إن التعرف على الهرمونات ومنظمات النمو وطبيعة عملها ودراسة تأثيرها على الأعضاء المختلفة للنبات ثم أهم التطبيقات العملية في هذا المجال من الأمور الهامة لدارس فزيولوجيا النبات وسوف نبدأ بتعريف الهرمون فالفيتوهرمون مادة عضوية أساسا تنتج في الأنسجة النباتية النشطة وتعمل تركيزاتها القليلة جداً على التحكم والتأثير في عمليات فزيولوجية معينة كما أنها غالباً تنتقل من مكان بنائها إلى مكان تأثيرها، ولا يمكن أن نطلق لفظ فيتوهرمون على المواد اللازمة للنمو مثل السكر أو الأحماض الأمينية فعلى الرغم من انتقالها فإنها ليست ذات تأثير فزيولوجي معين ولا يمكنها العمل بالصورة الهرمونية ويتحكم الفيتوهرمون في نمو وتطور الأعضاء النباتية المختلفة ولا يقتصر تأثيرها على عمليات التمثيل الغذائي بل يتعداه لكثير من العمليات الفزيولوجية المتخصصة وتتبعاً لطبيعة التأثير ينقسم الفيتوهرمون إلى مجموعتين:

أ - مواد منشطة للنمو Growth Regulators

ب - مواد مثبطة للنمو Growth Inhibitors

ولا يمكن أن نضع تعريفاً محدداً لهما وذلك لان التأثير المنشط أو المثبط يعتمد على التركيز المستعمل، كذلك تختلف استجابة الأعضاء النباتية المختلفة لتأثير هرمون واحد بعينه فبينما ينشط نمو الفرع الخصري من تأثير الفيتوهرمون المعروف بالأكسين يثبط نفس التركيز نمو الجذور وعليه تختلف الأطوار المختلفة بالنبات لاستجابة الفيتوهرمون فبينما ينشط فيتوهرمون ما الأزهار في نباتات النهار الطويل نجد انه يمنع الأزهار بنباتات النهار القصير وبالرغم من ذلك يستعمل الاصطلاحين (منشطات ومثبطات) على أن لكل منهما حدوداً يعمل في إطارها ودليل يساعد على تحديدها ودليلنا المستعمل هنا هو نشاط الخلية من حيث الانقسام والاستطالة والإطار الذي يشمل هاتين المجموعتين هو تنشيط نمو النباتات العليا في مدى معين من التركيز وتثبيط النمو للمواد المثبطة في مدى معين من التركيز على شرط أن يكون التأثير ناتجاً من الفيتوهرمون بمفرده وليس بصحبة غيره من المواد.

٢- تعريف

- تعريف منظم النمو plant Regulators :

يطلق منظم النمو على المواد المخلقة صناعياً والتي تسبب تأثيراً مشابهاً لتأثيرات الفيتوهرمونات بأسم منظمات النمو وهي مركبات عضوية غير المواد الغذائية ولها القدرة على التأثير على النمو بتركيزات ضئيلة (مواد مشجعة - مواد مثبطة) وهذا التأثير يشمل تعديل أو تحويل عملية فسيولوجية في النبات. ويلعب التركيب البنائي دوراً هاماً في تصنيعها. فإذا تشابه تركيبها الكيميائي مع ذلك الخاص بإحدى مركبات الفيتوهرمون وضعت هذه المادة مباشرة في مجموعة هذا الفيتوهرمون منشطاً كان أو مثبطاً ويختبر تأثير هذه المادة على استطالة وانقسام الخلية كدليلان للنمو، لقد تأخر اكتشاف الفيتوهرمون كثيراً وذلك لأنها كما سبق الذكر تحدث تأثيراتها في الأعضاء النباتية بتركيزات منخفضة.

- تعريف التركيز الفسيولوجي Physiological Concentration

يقصد به ذلك التركيز من المادة المنشطة أو المثبطة الذي يحدث تأثير ما على الخلية النباتية وللكشف عن هذا التركيز ومعرفته يجرى ما يعرف بالاختبارات الحيوية (Bioassay) وقد يصل تركيز الأوكسين في النبات إلى ١٠ - ١٢٠ ملجم / جم مادة جافة وهي كمية ضئيلة ليست بقيمة فسيولوجية لأنها أقل من التركيز الفسيولوجي الذي يكون أعلى من ذلك بكثير أي أنها لا تعطى أي نتيجة مع أي من الاختبارات الحيوية. لذا فإن الاختبارات الحيوية الحد الفاصل لمعرفة تأثير التركيزات الموجودة بالنبات.

الاختبار الحيوي هو عبارة عن قياس التأثير الفسيولوجي للهرمون تحت مستويات مختلفة منه وقياس هذا التأثير عن طريق الاستجابة الحيوية مثال تأثير الأوكسين على استطالة قطعة من السويقة الجينية للشوفان وتقاس في صورة انحناء السويقة الجينية لنبات Pea .

٣- الأوكسينات:

- توزيع الأوكسين في النبات :

توجد أعلى تركيزات الأوكسين في القمة النامية للنبات ، وهذا يعني أن أعلى التركيزات توجد في قمة غمد الريشة ، وفي البراعم وفي القمم النامية للسيقان والأوراق الحديثة النامية والجذور . كما وجد أيضاً أن الأوكسين ينتشر باتساع خلال النبات النامية والجذور . كما

وجد أيضاً أن الأوكسين ينتشر ويتوزع بانتساع خلال النبات وبدون شك من خلال انتقاله من المناطق المريستيمية كما هو مبين بواسطة ثيمان . وفي تقديره لمحتوى الأوكسين في المناطق المختلفة لبادرة الشوفان فإن تركيز الأوكسين يتناقص باستمرار من القمة إلى قاعدة غمد الريشة كلما ابتعدنا عن القمة في اتجاه القاعدة ، وأعلى محتوى يوجد في القمة وأقل كمية توجد عند القاعدة ، ثم تستمر من قاعدة غمد الريشة على طول الجذر . فقد وجدنا زيادة مطردة في المحتوى الأوكسيني حتى تصل إلى ذروتها عند قمة الجذر . وتركيز الأوكسين الذي توجد عند قمة الجذر بالرغم من ذلك يقترب من التركيز الموجود في قمة غمد الريشة . ومنذ الأبحاث المبكرة لثيمان فقد أجريت عديد من الدراسات على توزيع الأوكسين قد أثبتت وجود انتشار الأوكسين الواسع في النبات .

- الأوكسين الحر ونقيضه المرتبط :

يوجد نوعان عامان من الأوكسينات في النباتات، الحرة والمرتبطة. تتضمن الأوكسينات الحرة تلك الأوكسينات القابلة للانتشار، والتي تتحرك خارجة من النسيج في الحال (على سبيل المثال الأوكسينات التي تنتشر خارجة من قمة غمد الريشة على الأحار) ، وتلك الأوكسينات التي يمكن استخلاصها في المذيبات المختلفة (على سبيل المثال داي إيثيل إيثر عند درجة صفر إلى ٥° م . وعلى النقيض الأوكسينات المرتبطة هي تلك الأوكسينات التي تتحرر (تتطلق) من الأنسجة النباتية بعد تعرضها إما للتحلل المائي أو بالتحلل الذاتي أو التحلل الإنزيمي . على سبيل المثال تسخين أوراق السبانخ في محلول قلوي ضعيف أو معاملتها بالإنزيمات المحللة مائياً للبروتين (حيث يمكن أن يترابط الأوكسين) تعطي كمية أكبر من الأوكسين عن تلك التي توجد فقط بالاستخلاص المباشر عند اتباع الطريقة العادية.

- المركبات الأندولية الحرة خلاف ال IAA :

أكثر المركبات الأندولية الحرة السائدة خلاف ال IAA التي توجد في مختلف النباتات هي أندول . ٣ . أسيتالدهيد وأدول . ٣ . حمض البيروفيك، وأندول . ٣ . أسيتونيتريل، وأندول . ٣ . إيثانول، والتركيب الكيميائي لهذه المركبات موضح فيما يلي :

وبالرغم من أن الباحثين قد عزلوا جميع هذه المركبات من النبات، إلا معظم الدراسات تؤكد فكرة أن جميعها تتحول إلى IAA وجميعها غير ذي نشاط حيوي. على سبيل

المثال إنزيم الدهيد دي هيدروجينيز هذا الإنزيم الذي يحفز تحول IAALD إلى IAA نشط في الأنسجة والتي وجد فيها الباحثون IAALD . وبالمثل فقد وجد IAN في كلا من العائلة الصليبية والعائلة النجيلية والتي يصاحبه فيهما إنزيم نيتريلاز والذي يشترك في تحويل الـ IAN إلى IAA ، وبالتالي فإن هذه الحالات المتماثلة في مدى من النباتات يدل على أن الـ IAA هو الأكسين الحر النشط الأعظم في النباتات، وفوق ذلك فإن الصور الحرة للأوكسين تستخدم بواسطة النبات في عملية النمو. بعض الأوكسينات الصناعية (كيميائية لا توجد طبيعياً) النشطة ظاهرياً على ما يبدو تظل على الأقل جزئياً حرة عندما تمتص بواسطة النباتات . وربما مع ذلك تصبح مرتبطة أو تصبح غير سامة .

- الأوكسينات المرتبطة :

بعض الأوكسينات ترتبط مع مركبات الخلية والتي لا تسمح بسهولة استخلاص الأوكسين. والأوكسينات المرتبطة تمثل أقل صور احتياطية أو مخزونة أو صور غير سامة . والمنتجات غير السامة غير نشطة بالتالي . وهي عادة ما تتكون من الـ IAA الزائد أو من المستويات العالية من الأوكسينات الصناعية والتي ربما تضاف إلى الأنسجة النباتية . واسترات جلوكوسيل الأوكسين السائدة في البذور هي من الامثلة الأولية للأوكسينات المرتبطة غير النشطة وحتى يتم انطلاق الـ IAA بالإنزيمات .

معقدات الأوكسين حمض أميني أو معقداته البروتينية والأسكروجين والجلوكويراسيسين والتي وجدت في نباتات العائلة الصليبية (العائلة الخردلية) ربما تكون منتجات موقوفة السمية (لسمية لها) . وبالمثل بعض الأوكسينات الصناعية ربما ترتبط كمعقدات مع الاحماض الأمينية (والشائع الارتباط مع حمض الأسبرتك والجلوتاميك) واسترات الجليكوسيل . وأكثر السكريات الشائعة ارتباطاً تتضمن الجلوكوز والأرابينوز (وأيضاً الإينوزيتول وكحولات سكرية أخرى ربما تكون معقدات مع مختلف الأوكسينات.

- التمثيل الحيوي لأندول حمض الخل IAA:

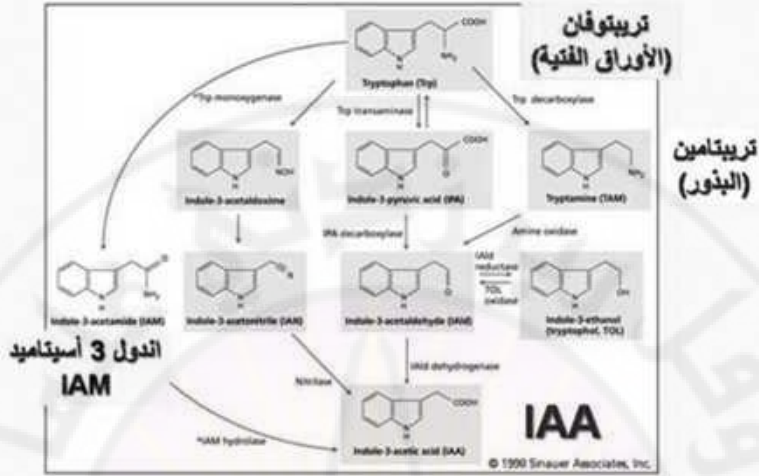
في السنوات الأولى من دراسة الأوكسين، وجد بونر أن غفن فطر الريزوبس، والذي كان في هذا الوقت من أفضل مصادر الحصول على الأوكسين الطبيعي، يزيد من خروج الأوكسين الطبيعي لو نُمي في بيئة تحتوي على البيتون. هذه الزيادة في الإمداد بالأوكسين بدون أدنى شك تحدث خلال أكسدة الأحماض الأمينية للبيتون. وبعد ثلاث سنوات، وجد

ثيمان أن هذا العفن يمكن أن يحول الحمض الأميني تريتوفان إلى IAA . وحتى اليوم يعتبر التريتوفان المنشئ الأولي للـ IAA في النبات .

وتمثيل الأوكسين خلال طرق الفصل الطويلة يعتبر مصدراً للخطأ في الأبحاث الأولى للـ IAA . فقد وجد الباحثون أن غليان العينات النباتية أو الاستخلاص تحت درجات الحرارة المنخفضة لها تأثير محدد في اصطناع الـ IAA . وهذه الاكتشافات أعطيت تأييداً لافتراض الذي نادى بهسكوج وثمان أن إنتاج الأوكسين ما هو إلا عملية إنزيمية . وفي النهاية قد استخلص نظام إنزيمي يستطيع تحويل التريتوفان إلى IAA بواسطة ويلدمان وفيري ويونر من أوراق السبانخ . والإنزيمات المصاحبة لتحويل التريتوفان إلى IAA في غمد ريشة الشوفان لها نفس توزيع الـ IAA . فهذه الإنزيمات لها كميات كبرى عند القمة ثم يتناقص تركيزها باطراد في اتجاه القاعدة .

يوضح الشكل (٦٤) سلسلة الاصطناع الحيوي والتي فيها يتحول التريتوفان إلى IAA . وجد جوردون ونيفا لو أن أقراص الورقة أو المستخلص الخام لأوراق الأناناس خُصنت مع التريتوفان أو التريتامين أو أندول حمض البيروفيك فيتكون الـ IAA . وقد اقترحا أن الـ IAA يمكن أن يتكون من التريتوفان خلال طريقين مختلفين : أولهما من خلال نزع مجموعة الأمين من التريتوفان حيث يتكون أندول حمض البيروفيك حيث يتبع ذلك نزع مجموعة الكربوكسيل من أندول حمض البيروفيك حيث يتكون أنول أسيتالدهيد . أما الطريق لاثاني فيبدأ أولاً بنزع مجموعة الكربوكسيل من التريتوفان حيث يتكون التريتامين ثم يتبع ذلك نزع مجموعة الأمين من التريتامين حيث يتكون أندول أسيتالدهيد . في كلا الطريقين يكون الناتج النهائي لهذه الخطوات هو أندول أسيتالدهيد، وبالتالي لابد أن يعتبر هذا المركب هو المركب الوسيط المولد للـ IAA في النباتات. إحدى أو كلا الطريقين قد اكتشفا في عديد من المادة النباتية . سجل شيرون في بادرات الخيار وجود إنزيم نزع الكربوكسيل التريتوفاني، ذلك الإنزيم الذي يساعد على تحويل التريتوفان إلى التريتامين في هذه النباتات، وبالإضافة إلى ذلك فقد أكتشف نشاط إنزيم نقل الأمين التريتوفاني في عديد من الأنواع النباتية بواسطة ترويلسن . يعتقد أن أندول حمض البيروفيك ينش من التريتوفان عن طريق نقل الأمين . ثم يتأكسد أندول أسيتالدهيد في الحال لتكوين الـ IAA . هذا وقد اتضحت أبحاث الباحثين التي استخدم فيها تحضيرات إنزيمية خام من مصادر نباتية مختلفة حدوث هذه التحولات المختلفة.

الاصطناع الحيوي للأوكسين IAA



الشكل (٦٤): الاصطناع الحيوي لانندول حمض الخل IAA

- انتقال الأوكسين :

التجارب التي أجراها كلاً من دارون وبويزن جنسن والتي وضحت تحرك المحفز (الأوكسين) من قمة غمد الريشة إلى قاعدتها، أدت إلى افتراض الباحثين الآخرين بأن انتقال هذا المحفز يكون قطبياً. والتجارب المبكرة التي قام بها كلا من وينت وبايير أكدت هذه الخاصية ولقد استمر الاعتقاد لعدة سنوات تالية أن انتقال الأوكسين في النبات قطبي مطلق. وقد اعتقد الباحثون أن هذا الانتقال قاعدي الطراز وهذا يعني أن انتقال الأوكسين يتم من القمة المورفولوجية إلى القاعدة المورفولوجية وقد دلت الأبحاث الأولى على الحركة في النبات (الانتحاءات) أيضاً على وجود التحرك الجانبي .

وبالرغم من أن الحركة القاعدية تبدو سائدة في غمد الريشة وبعض السيقان إلا أن جاكوبس وجد في قطاعات ساق الكوليوس أن نسبة الانتقال القاعدي إلى الانتقال القمي (من القاعدة المورفولوجية إلى القمة المورفولوجية) لانتقال الأوكسين هي ٣ : ١ على التوالي . بالرغم من أن الانتقال إلى القمة هو فقط ثلث نظيره للانتقال القاعدي إلا أن هذا الانتقال حقيقة ومؤثراً .

انتقال الأوكسين في المجموع الجذري أيضاً قطبي. إلا أن الانتقال في الجذور لا يشبه ذلك في المجموع الخضري، فهو أساساً انتقال قمى. أظهرت أبحاث سكوت ملاحظات مرضية عن سيادة الحركة القمية للأوكسين في الجذور، تلك الظاهرة التي بدون أدنى شك لها تأثير فعال في ميكانيكية نقل الأوكسين في الانتحاء الأرضي للجذور وأيضاً بعض الأوكسين الذي ينتج في الأوراق ينتقل عبر أنسجة اللحاء إلى الأجزاء الأخرى للنبات، هذا الطراز من الانتقال بالتأكيد غير قطبي. في النهاية وفي عدد من الدراسات أوضح جولد سميث جلياً أن حركة الأوكسين قمية كما أنها أيضاً قاعدية، إلا أن الحركة القاعدية من المرجح أنها الطراز السائد. يحدث انتقال الأوكسين في أنسجة النبات بمعدلات عالية لدرجة استبعاد الإنتشار كميكانيكية رئيسية لهذا الانتقال، كما أن هناك سبباً آخر لاستبعاد الإنتشار هي تلك الحقيقة في أن الأوكسين في النبات يمكن أن يتحرك ضد تدرج التركيز. سرعة انتقال الأوكسين تختلف باختلاف طرز النباتات المدروسة والظروف التي تقع تحتها ظروف التجارب. لاحظ الباحثون معدلات سرعة تتراوح بين ٦,٤ مم / ساعة إلى ٢٦ مم / ساعة. في حالة الإضافة الخارجية للأوكسينات إلى لحاء وخشب النباتات فإن سرعات الانتقال تكون عالية لتصل من ٤٠ إلى ٦٠ مم/ ساعة حيث يكون الانتقال في هذه الحالة لا قطبياً .

الانتقال القطبي للأوكسين يبدو أنه يحتاج إلى الطاقة الأيضية . فالظروف اللاهوائية أو المثبطات الأيضية في العادة تثبط انتقال الأوكسين. وكما هو متوقع من الظواهر التي يحكمها الأيض، فإن الانتقال القطبي يحتاج إلى الأوكسجين، وهو حساس للحرارة ويمكن أن يأخذ طريقه ضد تدرج التركيز. معظم الأوكسين الموجود في قطاعات غمد ريشة الشوفان يبدو أنه يأخذ طريقه في واحد من طريقين، الطريق الأول يعتمد على الطاقة الأيضية والطريق الآخر خلال الانتشار.

- هدم وإتلاف الأوكسين :

بمجرد إنتاج الأوكسين فإن الجزء المستخدم (حر مرتبط) والانتقال والاستخدام للأوكسين غاية في الأهمية لنمو النبات ، وعدم تنشيط أو فعالية الأوكسين تتساوى بالتأكد مع تنظيم وتعديل التشكل الخارجي للنبات ، والأوكسين هام في وجوده أو عدم وجوده لحالات النمو الخضري والنمو التكاثري كما يغير صفات الأنسجة النباتية .

أجريت أبحاث عديدة على ميكانيكيات تثبيط نشاط الأوكسين ، ويوجد أسلوبان لإتلاف الـ IAA في النباتات والتي تبدو أنها سائدة وهما (١) الأكسدة الأنزيمية ، (٢) الأكسدة الضوئية .

الأكسدة الأنزيمية:

أكسدة الـ IAA في السويقات الجنينية العليا للبصلة أنها تحفز بالبيري أكسيديز والذي فيه يستهلك مول واحد من O_2 (وبالتالي أستمد الاسم أوكسيديز وحيث ينطلق CO_2 لكل مول الـ IAA الذي يتم إبطال نشاطه ، والبروتين الفلافيني المتلائم الارتباط بالبيري أكسيديز يظهر أنه لازم لتوليد فوق أكسيد الهيدروجين اللازم للتفاعل. والفرق الأساسي بين نشاط البيروكسيديز والأكسيديز هو أن تفاعل البيروكسيديز لا يحتاج إلى أوكسجين مضاف. إلا أنه في تكسير الـ IAA فإن الإنزيم الذي يظهر نشاط البيروكسيديز يعمل أيضاً كالأوكسيديز ويستهلك الأوكسجين في التفاعل. والنواتج النهائية الرئيسية لإتلاف الأوكسين هي ٣ ميثيلين أوكسي أندول أو أندول الدهيد ، والإنتاج النسبي لكل منهما ربما يختلف من نظام لآخر. وتفاعل بعض النظم يحتاج لأيونات Mn^{+2} وعامل فينولي مثل ٢ - ٤ - داي كلوروفينيل .

مغزى أهمية أكسيديز الـ IAA للنمو:

في عام ١٩٥٤ قاس جالستون ودالبرج نشاط إنزيم أكسدة الـ IAA واستجابة النمو لبادرات بسلة عمرها من ٧ إلى ٨ أيام ذات شحوب ظلامي استطالي، وقد قيس محتوى إنزيم أكسدة الـ IAA لمختلف أجزاء النبات داخل المادة الحية وخارج المادة الحية. وطريقه داخل المادة الحية فقد حضنت قطاعات من البادات أخذت من أسفل القمة في مخلوط تفاعل قياسي من إنزيم الـ IAA أكسيديز. أما الطريقة العملية (خارج النبات) فقد بينت على أساس استخلاص إنزيم الـ IAA أكسيديز، وتحضين المستخلص في مخلوط تفاعل قياس، وقد قيس الـ IAA المتبقي بالنسبة لنشاط إنزيم الـ IAA أكسيديز وقد وجد جالستون ودالبرج أن قابلية قطاعات الساق للنمو تتناقص بوضوح من القطاعات القمية إلى القطاعات القاعدية حيث أن كلاً من تجريبي الـ IAA أكسيديز قد أوضحت الوضع العكسي لوجود الإنزيم، حيث يزداد النشاط الأنزيمي من القمة إلى أسفل . وعلى ذلك فإن نشاط الـ IAA أكسيديز يبدو أنه منخفض في المناطق ذات المحتوى الأوكسيني العالي (ذات النمو العالي) وعالي في المناطق ذات محتوى الـ IAA المنخفض (منخفضة النمو) . وقد أوضحت النتائج أن

مستويات الـ IAA أكسيديز في مناطق معينة للنبات تنظم مستويات الأوكسين وبالتالي نمو النبات .

وهذان الباحثان قد لاحظا تجريبياً شيخوخة الأنسجة تحت القيمة التي تفقد حساسيتها لإضافة الأوكسين . وقد أظهرت أيضاً الأنسجة زيادة في نشاط إنزيم IAA أكسيديز ، هذه النتائج قد أوضحت تغير عملية صفات النمو مع تغير منطقة الـ IAA والإنزيم الـ IAA أكسيديز مصاحب له .

الأكسدة الضوئية :

قد عرف منذ زمن بعيد أن الـ IAA يمكن تثبيط نشاطه بواسطة التأين الإشعاعي، وأوضح سكوج أن سرعة تثبيط فعالية ونشاط الـ IAA النقي يأخذ طريقه عندما يعرض إلى أشعة إكس وأشعة جاما، وقد أوضح أيضاً قليلاً من تثبيط النشاط يأخذ طريقه في نتروجين الهواء الجوي، مما أدى إلى اقتراح بأن تثبيط النشاط يرجع إلى الأكسدة بفوق الأوكسيد المتكون خلال التشعيع . وتدل بعض الملاحظات أن كمية قليلة من الـ IAA يثبط نشاطها أو تتأكسد بهذه الكيفية ، معظم هذا التأثير الضار لهذا اللون من التشعيع على الـ IAA يكون ذا طبيعة غير مباشرة ، على سبيل المثال أوضح جوردين أن التأثير الأعظم للتأين الإشعاعي على أيض أوكسين ربما يوجد في التأثير الإتلافي للتشعيع على النظام الإنزيمي المحول للتريوفان إلى الـ IAA .

الأشعة فوق البنفسجية أيضاً تسبب تثبيط نشاط وفعالية الـ IAA هذه الظاهرة لا بد أن تكون متوقعة وذلك لأن التركيب الحلقي لجزئ الـ IAA يمتص الأشعة فوق البنفسجية (أقصى امتصاص عند حوالي ٢٨٠ نانومتر)، وهنا يكون التأثير مباشراً على جزئ الـ IAA والذي يرجع إلى امتصاص الأشعة فوق البنفسجية. تقدير محتوى الأوكسين قبل وبعد التشعيع بالأشعة فوق البنفسجية قد بين أن هذا اللون من التشعيع يقلل مستويات الأوكسين في النبات.

- التأثيرات الفسيولوجية وآليات عمل الأوكسين:

منذ اكتشاف الـ IAA والتعرف على خصائصه كهرمون نباتي ، فقد تم نشر عديد من الدراسات والتي أظهرت معلومات هائلة عن التأثيرات الفسيولوجية للأوكسين في النبات والعديد من هذه التأثيرات الفسيولوجية ذات أهمية علمية وتطبيقية معاً . والمواد الكيميائية ذات

النشاك الاوكسيني مثل مبيدات الحشائش قد أسهمت إسهاماً معنوياً في تقدم الزراعة . والمعلومات المتداولة عن فعل الأوكسين تُبنى على أساس دراسة التركيب الكيماوي للأوكسين وعلاقته بالنشاط الاوكسيني ، وتأثير الأوكسين على جذر الخلايا واستطالتها وطبيعة مكان الاستقبال في الخلية . وكما هو الحال في جميع المواد الكيميائية المحفزة للاستجابات الحيوية فإن المستقبل ذا أهمية خاصة في إظهار ترجمة كيميائية الأوكسين إلى استجابة فسيولوجية . وهناك حقائق معينة قد استنتجت بناء على تجارب فعل الأوكسين، ومثل هذه الهرمونات النباتية، وعلى رأسها الـ IAA، ويمكنها التأثير بكميات ضئيلة جداً ولا بد من أن يستمر وجودها وأن تكون ميسرة في أماكن التأثير لاستمرار حدوث النمو (الاستطالة وكبر الخلايا). والعديد من التغيرات الكيميائية وبعض الحالات الفسيولوجية التي يمكن ملاحظتها وإدراكها بسهولة والتي تعزا إلى فعل الأوكسين تحدث بعد فترة وجيزة من المعالجة بالأوكسين، ومثل هذه الاستجابات يطلق عليها الاستجابات السريعة وهناك أمثلة واضحة وجليّة عن هذه الاستجابات السريعة للأوكسين مثل استطالة وتغير جذر خلايا غمد الريشة وقطاعات السيقان والتي تحدث خلال عشر دقائق بعد إضافة الأوكسين . بالإضافة إلى ذلك فإن الأوكسينات تنشط وتساعد عملية تمثيل حمض الريبونوكليك الرسولي والبروتين لتتكون الإنزيمات التي تحفز وتنشط إنتاج مواد الجذر الخلوية ، والسكريات وبعض المركبات الخلوية الأخرى . والعديد من الأوكسينات تنشط تفاعلات ذات استجابة طويلة المدى، وكل من الاستجابات السريعة والطويلة المدى تمتد النبات بميكانيكيات تؤقلمه على التغيرات البيئية خلال فترة نموه التركيب تشكلي .

وفيما يلي تلك التأثيرات الأكثر معرفة لفعل الأوكسينات، استطالة الخلوية، الانتحاء الضوئي، الانتحاء الأرضي، السيادة القمية، إنشائية الجذور، تكوين الثمار اللابذرية ، التساقط، التنفس، وأخيراً تكوين الكالوس .

يعتمد التأثير الفيزيولوجي لفعل الهرمون النباتي على عدة حقائق من بينها :

الحالة الفسيولوجية للخلايا المستقبلة للهرمون والعمر الزمني والفسيولوجي للخلايا وكذلك في بعض الأحيان العوامل الأخرى غير معلومة وتكون تلك العوامل مجتمعة ذات أهمية في هذا الشأن، ففي بعض الأنسجة الحساسة للأوكسين والهرمونات النباتية الأخرى

يمكننا ملاحظة أن هناك خصائص معينة يمكن التنبؤ بها للاستجابة ومنحنى هذه الاستجابات يعتمد ويرتكز على مستوى وتركيز الهرمون.

ومنحنى علاقة التركيز بالاستجابة هذا ما هو إلا تشخيص لوجود الهرمون فالتركيزات المنخفضة نسبياً من الهرمونات النباتية تنشط أو تشجع استجابة معينة ما، وبزيادة تركيز الهرمون فإن معدلات الاستجابة هذه تزداد حتى تصل إلى الاستجابة المثلى أو الذروة، وعند المستويات الأعلى عن هذا الحد فإن تزايد تركيز الهرمون يسبب تناقصاً في معدلات الاستجابة. وهذا التناقص في منحنى الاستجابة لايغني دائماً موت الخلايا ولكنه عادة يكون نتيجة التثبيط الهرموني. وهذا التثبيط يبدو أنه يرجع إلى الخواص الكيميائية المتشابهة للتأثير والتي تشجع معدل الاستجابة عند المستوى الهرموني المنخفض، وعلى ذلك فإن الأسلوب التنظيمي لاستجابة النبات للهرمونات النباتية إما أن يكون عملية تنشيط (أي محلول إلى الزيادة) أو يكون عملية تثبيط (أي المحلول الأقل) للاستجابة النباتية .

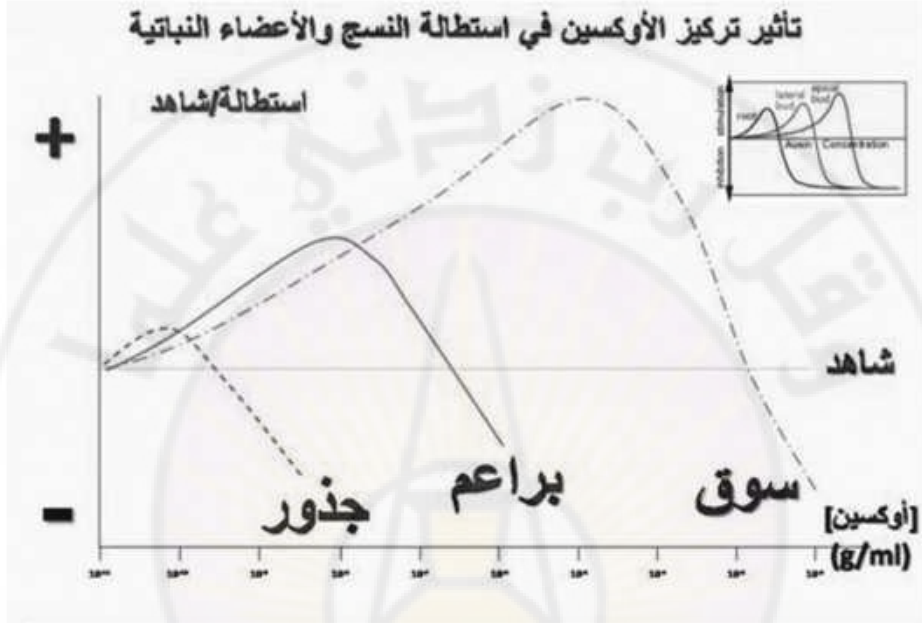
- التأثيرات الفيزيولوجية للأوكسينات:

الاستطالة الخلوية :

تعتبر الاستطالة الخلوية محصلة أساسية للعديد من الاستجابات التي تتأثر بالأوكسينات، ومعظم الدراسات التي أجريت في هذا الشأن كانت على الأجزاء النباتية المقطوعة (مثل قطاعات غمد ريشة الشوفان، أو قطاعات جذرية مفصولة)، وتلك الأجزاء إما أنها تحتوي على كميات ضئيلة جداً ولاحتوي بالمرّة على أي إمداد داخلي للأوكسين، تلك المادة النباتية الخالية من الأوكسين تعتبر نموذجية ومثالية لقياس تأثير الأوكسين في الاستطالة الخلوية وذلك بسبب أن الإضافة الخارجية للأوكسين يمكن قياسها دون أي تدخل لأي كمية من الأوكسين الداخلي. واستجابة غمد الريشة للتركيزات المثالية من الـ IAA تكون أكبر بعشرة أضعاف استجابتها عند غياب IAA .

منذ عدة سنوات اقترحت عدة نظريات لتفسير فعل وعمل الأوكسين على استطالة الخلية، فقد اقترح العلماء بأن الأوكسين بطريقة ما يزيد الجهد الأزموزي للخلية، ويزيد نفاذية الخلية للماء، ويحفز اصطناع البروتين (الإنزيمات) التي تعمل على تكوين مكونات الجدار الخلوي، ويسبب نقص في الضغط الجداري، وحديثاً تجمعت الملاحظات التي تدل على أن الأوكسينات ربما تعمل على المستوى الجيني وذلك يؤثر مباشرة في نقص الضغط الجداري

والذي يأخذ طريقه كنتيجة لتحفيز تغير طبيعة الجدار (فقد أو تغير التركيب الجداري) وهذا هو الفعل الأولي الابتدائي والذي بواسطته تعمل الأوكسينات على تحفيز استطالة الخلية .



الشكل (٦٥): تأثير الأوكسين في الاستطالة الخلوية

- الانتحاء الضوئي :

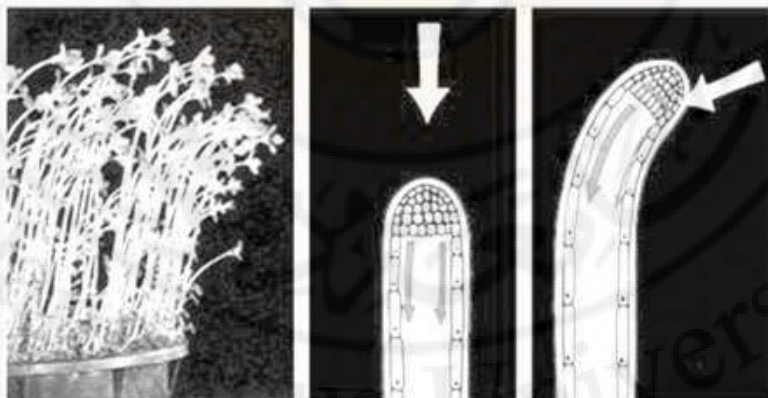
عندما يتعرض النبات النامي للضوء من جانب واحد فإنه ينتحي جهة الضوء ، وانتحاء النبات ينتج بسبب استطالة الخلايا التي توجد بالجانب المظلم أو المظلل بمعدل أكبر من الخلايا بالجانب المضاء وهذا الاختلاف في الاستجابة لمعدل النمو للنبات بسبب الضوء يسمى الانتحاء الضوئي. وهو ناتج عن التوزيع غير المنتظم للأوكسين ، حيث أن التركيز الأعلى لهرمون النمو يوجد في الجانب المظلل.

ودراسة نظام انتحاء النبات للضوء هي عملية معقدة، وذلك لأن الاستجابة تختلف باختلاف كثافة الضوء. ووجد دوباي ونيورنبرج أن الاستجابة الانتحاء ضوئية لغمد ريشة الشوفان لكثافات مختلفة من الضوء من جانب واحد ينتج عنه انتحاء سالب واحد وثلاثة

انتحاءات موجبة. وإذا استعملت الكثافة الضوئية فإن غمد ريشة الشوفان تنتحي فعلاً بعيداً عن مصدر الضوء (انتحاء سالب)، وسنحصر أنفسنا في مناقشتنا في النوع الأول من الانتحاء الموجب حيث أن معظم الأبحاث في هذا المقام عن الانتحاء الضوئي قد عرفت تماماً (الشكل ٦٦).

وتقول نظرية كولودني . ونت أن هناك تركيزات أعلى من الأوكسين في الجانب المظلم عن الجانب المضيء لغمد الريشة المعرضة للإضاءة من جانب واحد ، وهذا التوزيع غير المنتظم للأوكسين يمكن أن يكون نتيجة لأن الضوء يحفز عدم نشاط الأوكسين في الجانب المضاء أو أن الضوء يعمل على انتقال الأوكسين جانبياً من الجانب المضاء إلى الجانب المظلم أو تثبيط الانتقال القاعدي للأوكسين ، والملاحظات المتداولة لا تميل إلى التفسير بأن الضوء يعمل على عدم نشاط الأوكسين ، إلا أن الضوء إما أن يعمل على انتقال الأوكسين من الجانب المضاء إلى الجانب المظلم أو أن يعمل على تثبيط الانتقال القاعدي ، ويعتبر ذلك أكثر قبولاً كأساس لميكانيكية توزيع الأوكسين في السيقان أو الأغصان .

Phototropism الانجذاب أو الانتحاء الضوئي



Auxin-mediated response to a light source
توسط الأوكسين في الاستجابة لمصدر الضوء

الشكل (٦٦): تأثير الأوكسين في ظاهرة الانجذاب أو الانتحاء الضوئي

- الانتحاء الأرضي:

إذا أضعنا بادرة كاملة في وضع أفقي فإنها سوف تستجيب لتأثير حقل الجاذبية الأرضية بنظام نمو خاص، والسيقان تحت هذه الظروف سوف تتحني إلى أعلى حتى تصبح رأسية مرة أخرى وكذلك فإن الجذور سوف تتحني إلى أسفل لكي تصبح رأسية كذلك، لذلك فإننا نطلق على الساق أنه عضو ذو انتحاء أرضي سالب بينما نطلق على الجذر أنه ذو انتحاء أرضي موجب وبالتالي فإن إدراك أو إحساس الجزء النباتي للجاذبية الأرضية ربما تنتج عنه اتجاهات أو انحناءات مختلفة كاستجابة لتأثير الجاذبية الأرضية. والجذور والسيقان الابتدائية تكون موجبة وسالبة للجاذبية الأرضية على التوالي أما الجذور والسيقان الثانوية فإنها غريبة أو شاذة في انحنائها الأرضي حيث أنها تنمو إلى وضع يعمل زاوية منفرجة مع الجاذبية الأرضية. والريزومات يمكن أن يطلق عليها محايدة للانتحاء الأرضي لأنها تنمو أفقياً (الشكل ٦٧).

نظرية كولودني. ونت والانتحاء الأرضي:

تعتبر نظرية كولودني. ونت منطقية في تفسير الانتحاء الأرضي والانتحاء الضوئي حيث افترض كولودني ووينت أن الاختلاف في معدل النمو الناتج عن وضع الساق أو الجذر في وضع أفقي راجع إلى تراكم أو تجمع الأوكسين على السطح السفلي وتراكم الأوكسين هذا على الجانب السفلي لساق الموضوعة أفقياً يسرع من النمو على هذا الجانب السفلي وينتج عن ذلك انحناء الساق إلى أعلى (انحناء أرضي سالب). وهذه الظاهرة التي تفسر انتحاء الساق يبدو أنها مازالت صحيحة. وعلى العكس فإن الجذر الموضوع أفقياً يظهر انتحاء موجباً للجاذبية الأرضية عندما يتركز الأوكسين على الجانب السفلي للجذر.

وتبعاً لنظرية كولودني. ونت فإن الجذور تكون أكثر حساسية للـ IAA عن السيقان وأن تركيز IAA الذي يشجع استطالة خلايا الساق يكون في نفس الوقت مثبطاً لاستطالة خلايا الجذور. وعملية تراكم الأوكسين على الجانب السفلي للجذر الموضوع أفقياً يعمل على تثبيط استطالة خلايا هذا الجانب. وتركيز IAA في خلايا الطبقة العليا للجذر من الممكن أن يقل إلى المستوى المنشط لاستطالة خلايا الجذر.

وعملية تثبيط استطالة خلايا الجذر بواسطة الأوكسين من الممكن أن تكون راجعة إلى أن الأوكسين يشجع تكوين الإثيلين. وعندما يرتفع تركيز الأوكسين إلى تركيز عال نسبياً أو

إلى مستوى جركة معينة يبدأ تخليق الإثيلين ووجوده يؤثر على هذا الانتحاء الأرضي. إلا أن السيقان تبدو أنها غير حساسة للإثيلين فيما يختص بالانتحاء الأرضي . ومحصلة التأثير المثبط لاستطالة خلايا الجانب السفلي مع التنشيط البسيط لاستطالة خلايا الجانب العلوي ينتج عنه انتحاء المجموع الجذري إلى أسفل .

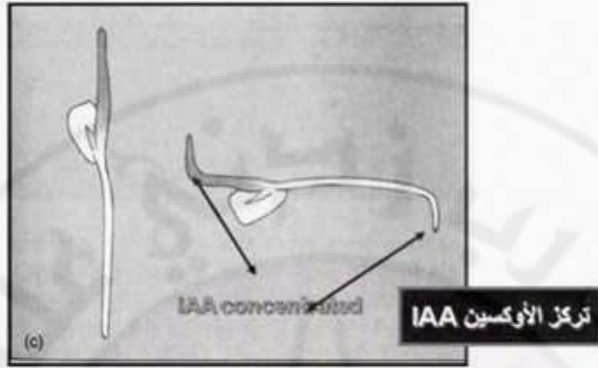
وسوف نسرّد فيما بعد جهات وآراء مختلفة من دور الأوكسينات ومثبطات النمو على الانتحاء الأرضي الموجب للجذور . ومن الجائز أيضاً أن قوة الجاذبية الأرضية تؤثر على الانتقال الجانبي لعوامل منظمة للنمو بالإضافة إلى الأوكسينات.

الإحساس بالجاذبية:

إن أبسط تفسير عن إدراك أجزاء النبات المختلفة للجاذبية الأرضية مبني على الاختلاف في التوزيع الطبيعي للمكونات الخلوية كنوع من الاستجابة لقوة الشد والجذب للجاذبية الأرضية. وعلاوة على ذلك فإن دراسات عديدة أوضحت أن تأثير الجاذبية الأرضية على الانتقال الجانبي ينتج عنه عملية انتقال نشطة. هذا وإذا حدث الانتقال النشط فإننا لانستطيع إدراك الاستجابة للجاذبية الأرضية للنبات تحت الظروف غير الهوائية . وقد أوضحت بعض الدراسات عدم الاستجابة للانتحاء الأرضي في النبات تحت الظروف اللاهوائية بينما توصلت أبحاث أخرى إلى عكس ذلك .

ويعتقد بعض الباحثين أن هناك أجساماً يطلق عليها الاستاتوليثات والتي تتحرك داخل النبات تحت تأثير الجاذبية الأرضية وهي المسؤولة عن عملية الانتقال الجانبي للأوكسن في حالة الانتحاء الأرضي ولكن كيف تؤثر حركة هذه الأجسام في عملية الانتقال الجانبي للهرمونات النباتية فإنه أمر غير واضح حتى الآن .

GRAVITROPISM الإنبذاب الأرضي



زيادة تركيز الأوكسين في الوجه السفلي للكوليوبتيل أو للساق الممتدة أفقياً في حالة الانبذاب الأرضي .

الشكل (٦٧): تأثير الأوكسين في ظاهرة الانبذاب أو الانتحاء الأرضي

- السيادة القمية:

وبالرغم أن مشكلة السيادة القمية كان من الصعب تفسيرها فقد أدت إلى ظهور كثير من الافتراضات في عالم النبات. وافترضت عديد من النظريات بدرجات مختلفة من القبول حتى اقترح ثيمان في عام ١٩٣٧ أن البراعم الطرفية تستجيب لتركيز الأوكسين بنفس الطريقة التي تستجيب بها كل من الجذور والمجموع الخضري أي لكل من التركيز المنخفض والمثالي والعالي . فعند زيادة التركيز للأوكسين حتى التركيز العالي تحدث تثبيطاً للنمو. ولقد أشار ثيمان إلى أن البراعم الجانبية أكثر حساسية للأوكسينات عن السيقان حيث أن تركيز الأوكسين الذي يسبب تنشيطاً لنمو الساق يكون مثبطاً لنمو البرعم الجانبي. ولقد كانت هذه النظرية عموماً مقبولة بالرغم من أنها لا زالت تعجز عن تفسير لماذا نجد البرعم الطرفي يكون أقل حساسية للأوكسينات وذلك لموضعه على قمة ساق النبات (الشكل ٦٨).

وليس فقط البرعم الطرفي هو المصدر الوحيد للأوكسينات ولكن الأوراق الحديثة السن تنتج أيضاً الأوكسينات وأمكن معرفة أن الأوكسينات الناتجة من هذه الأوراق ربما تثبط نمو البرعم الجانبي.

وهذا التفسير للسيادة القمية قد واجه كثيراً من الإنتقادات. على سبيل المثال الدراسات التي أجريت على نبات الليلك أظهرت أن كمية الأوكسين القليلة الناتجة من الأوراق المسنة لهذا النبات لها تأثير مثير على تثبيط نمو البراعم الجانبية عن البرعم الطرفي الغني بالأوكسين . بالإضافة إلى ذلك فإن تثبيط البرعم الجانبي لا يحدث فقط في البراعم التي في إبط الأوراق المسنة على الساق ولكن أيضاً أعلى هذه الأوراق . وبسبب تأثير تحرك الأوكسين لأعلى على نمو الساق فإن شميجنات قد اقترح أن الأوكسين ربما لا يدخل في عملية السيادة القمية ولكن كما شرحنا سابقاً فإنه قد أمكن إثبات حدوث الانتقال غير القاعدي للأوكسين في عديد من الحالات لذلك فإن هذا يعجل من المحتمل أن يكون للأوكسين تأثير في الاتجاه العلوي من أماكن وجوده علاوة على التأثير إلى أسفل أيضاً .

وكان أكثر الاعتراضات إثارة على نظرية ثيمان الخاصة بالسيادة القمية هو اعتراض جريجوري وفيل . فلقد أمكنهم في وضع تفسير للسيادة القمية من ناحية تغذية النبات وذلك من خلال نتائجهم المدهشة وهي أن تأثير الأوكسين في نمو البراعم الجانبية يتحكم فيها أو تنظمها الحالة الغذائية للنبات .



الشكل (٦٨): دور الأوكسين في السيادة القمية

- الثمار اللابذرية :

عملية التلقيح والذي يعقبها الإخصاب للبويضة في الزهرة يتبعها عمليات النمو المعقدة المختلفة التي تستمر حتى تحدث عملية عقد الثمار. جدار المبيض وفي بعض الحالات فإن الأنسجة المرتبطة بالتخت يحدث لها عملية إسراع في النمو ومعظم هذه السرعة في النمو لهذه الأنسجة تكون نتيجة لاستطالة الخلية والناجمة عن وجود الأوكسينات .

والتلقيح والإخصاب في بعض الأحيان يكون مرتبطاً بنمو الثمار الذي ربما يكون ناتجاً عن انطلاق منبه من نوع معين. وانمائية الثمار مع عدم حدوث التلقيح ممكن حدوثها أو هو أمر شائع الحدوث في عالم النباتات. وانمائية الثمار بهذه الطريقة يسمى إنماء لابذري وأن الثمرة الناتجة يطلق عليها ثمرة لا بذرية.

وفي عديد من الحالات فإن نمو الثمار لايمكنه الحدوث إذا لم تتم عملية الإخصاب. كيف يمكن لعملية إخصاب البويضة أن تعمل على تنبيه واستجابة معينة لحدوث العقد ؟ في عام ١٩٠٢ أثبت ماسارت أن انتفاخ جدار مبيض زهرة الأوركيد يحول يمكن أن ينشط بواسطة حبوب لقاح مينة. ثم جاء يعد ذلك فينتج حيث لاحظ أن المستخلص المائي لحبوب اللقاح قادر على تثبيط أو منع عملية تساقط الأزهار وينشط في عملية انتفاخ جدار المبيض لزهرة الأوركيد، ولعوامل ترجع إلى عدم الإقبال على مثل هذا النوع من البحث أو إلى تعقيد عملية البحث فإن مشكلة تفسير ظاهرة نمو الثمار اللابذرية ظلت كامنة على هذا الوضع أكثر من ٢٠ سنة. وفي عام ١٩٠٢ أثبت ماسارت أن انتفاخ جدار مبيض زهرة الأوركيد حبوب اللقاح إلى أزهار الخيار وتحليل هذا المستخلص وجد أنه يحتوي على الأوكسينات، وأخيراً تمكن جاستفسون أن نمو الثمار اللابذرية من الممكن إحداثه بإضافة IAA إلى عجينة اللانولين إلى ميسم الزهرة.

من المعروف أن الأكسينات تلعب دورها في تشكل الثمار، وأن عملية التلقيح ونمو أنبوبة اللقاح والإخصاب كلها تؤدي إلى تدفق الأوكسين المسئول عن نمو الثمار على الرغم من أن كمية الأوكسين الموجودة في حبوب اللقاح غير كافية لكي تنتج التركيز العالي من الأوكسين في المبيض بعد الإخصاب، وعلى العموم فبنمو أنبوبة اللقاح فإنه سوف يتحرر إنزيم مسئول عن تخليق الأوكسين ربما من بادئ له هو التريتوفان .

إن تكوين الثمار اللابذرية طبيعياً شائع في عالم النبات وهذا يدفع البعض إلى الاقتراح أن الأكسينات لا يمكنها الاشتراك بعد تمام نمو الثمرة . بينما في مبايض بعض الأنواع القادرة طبيعياً على إنتاج الثمار اللابذرية فإن المحتوى الأوكسيني يكون أكثر منه في مبايض الأنواع التي تحتاج إلى الإخصاب لكي تنتج الثمار .

- التساقط :

عرف تأثير الأوكسين الطبيعي على تساقط الأوراق عام ١٩٣٣ عندما أوضح ليباش إن مادة ما في مستخلص نبات الأوركيد قادرة على منع حدوث عملية التساقط . وهذه الملاحظة أمكن تأكيدها بواسطة لارو الذي أثبت تأخير عملية التساقط بواسطة الأوكسينات المختلفة المخلقة صناعياً على تساقط أوراق نبات الكوليوس ، ومنذ ذلك الحين تواردت المعلومات أن أندول -٣- حمض الخليك IAA له دور كبير في التحكم في عملية تساقط الأعضاء النباتية .

وقبل حدوث عملية تساقط الأعضاء النباتية تتكون طبقة من الأنسجة في قاعدة العضو النباتي ويمكن بسهولة تمييز هذه الطبقة عن الخلايا المحيطة بهذا النسيج ويطلق على هذه الطبقة من الخلايا بمنطقة التساقط (الانفصال) وجدر خلايا هذه المنطقة تكون سميكة وتكون فقيرة في محتواها من اللجنين والسوبرين ، وفي معظم الحالات يحدث عديد من الانقسامات قبل حدوث عملية الانفصال بالرغم من أن الانفصال في غياب عملية الانقسام للخلايا أمكن ملاحظته في عديد من الأنواع .

وهناك ثلاثة طرق لإذابة الجدر الخلوية من المحتمل أن تكون السبب في عملية التساقط وفي بعض الأحيان فإن الصفيحة الوسطية تذوب بين طبقتين من الخلايا مع بقاء الجدار الابتدائي أو أن الصفيحة الوسطية والجدار الابتدائي يحدث لهم ذوبان معاً في حالات قليلة فإن الخلية بأجمعها يحدث لها ذوبان (الشكل ٦٩).

ما هي الأسباب التي تؤدي إلى تساقط الأعضاء النباتية ؟ فمن المعروف جيداً أن نصل الورقة ممكن أن يسبب لفترة قصيرة تساقط عنق الورقة . وكما ناقشنا سابقاً أن أحد أماكن اصطناع الأوكسين هي أوراق النبات والتي منها ينتقل الأوكسين إلى الساق عبر عنق الورقة، لذلك فإن الأوكسينات يمكن أن تكون عاملاً يتحكم في عملية التساقط كما هو مبين بواسطة كل من سوجي وأديكوت وسويتسي، ولقد أوضح هؤلاء العلماء زيادة المحتوى

الأوكسيني في أنصال الأوراق الحديثة السن لنبات الفاصولياء بالمقارنة بما هو موجود في أعناق الأوراق ولكن بتقدم عمر الورقة فإن المحتوى الأوكسيني للنصل يتناقص إلى مستوى يقارب الموجود في أعناق الأوراق عند هذه النقطة فإن الأوراق يصفر لونها وتبدأ في التساقط. وشيخوخة الورقة إذاً هي إحدى مبادئ التساقط، بالإضافة إلى الاختلاف في الهرمونات النباتية فإن العمليات الداخلية للشيخوخة يبدو أنها تتأثر مباشرة بالتغير في طول الفترة الضوئية (نقص فترة التعرض للضوء) والتي تتميز بها المناطق الشمالية من الكرة الأرضية، وعلاقة طول فترة الإضاءة اليومية وكذلك علاقة التغيرات المرتبطة بالهرمونات النباتية غير واضحة، وأنه لمن الواضح أن الأوكسين والإيثيلين يتحكمان في عملية التساقط ووجودهما وكذلك تأثيرهما بالطبع مرتبط بالحالة الفسيولوجية وعمر الورقة، وعلى الرغم من أن هناك هرموناً نباتياً آخر وهو حامض الأبسيسيك يشجع تساقط أوراق القطن فإن الدراسات تمت على بعض النباتات الأخرى منذ ذلك الحين وأوضحت أن حامض الأبسيسيك ABA ليس عاملاً في عملية التساقط، وعلى ذلك فإن عديد من علماء الفسيولوجيا لا يعتبرون الـ ABA منظماً أساسياً لتساقط الأوراق .

ولفهم دور الأوكسينات في تساقط الأوراق لابد لنا أن نتذكر تجارب أديكوت ولينش حيث اقترحا أن أهم عامل يتحكم في عملية التساقط هو ظروف تجمع الأوكسين عبر منطقة التساقط، ووجد أن إضافة ABA إلى عجينة اللانولين إما إلى الطرف القريب أو البعيد (من الساق) لأعناق أوراق الفاصولياء المنزوع أنصالها كما له أثر في تساقط هذه الأعناق، فبإضافته إلى الطرف القريب يشجع معدل التساقط بينما إضافة الأوكسين إلى الطرف البعيد من العنق يعيق هذا التساقط والتركيز الحرج لمنحنى الأوكسين عبر منطقة التساقط ربما يكون مهماً لمنع التساقط عن تركيز الأوكسين نفسه، وعلى ذلك لا يمكن أن يحدث التساقط عندما يكون منحنى الأوكسين عالياً وهذا يعني أن تركيز الأوكسين الداخلي عال على الجانب البعيد من العنق وقليل على الجانب القريب من الساق في منطقة التساقط . كما أن التساقط ممكن أن يحدث عندما يقل انحدار منحنى الأوكسين أو يصبح متعادلاً ومن الممكن أن يسرع عندما يعكس منحدر الأوكسين.

إن الأوكسين والإيثيلين يظهر أنهما الهرمونان الرئيسيان اللذين يتحكمان في عملية تساقط الأوراق ، فيعتبر الإيثيلين عادة العامل النشط الرئيسي للتساقط في خلال المرحلة

المبكرة ومرحلة النمو للأوراق وعدم تساقطها، ويتقدم عمر الورقة فإن إنتاج الأوكسين يميل إلى التناقص ولقد اقترح أيضاً أن السيٲوكينينات هي هرمونات تعمل ضد الشيخوخة في الأوراق فمقدارها يتناقص وبالتالي فإن مسببات الشيخوخة تأخذ في الظهور/ وعند إضافة السيٲوكينينات مباشرة إلى طبقة التساقط إلا أن هذا يعوق حدوث الشيخوخة في هذه المنطقة ولكن إذا حقنت السيٲوكينينات خارج منطقة التساقط فإن التساقط سرعان ما يحدث، هذا التأثير ربما يرجع إلى التخزين أو عملية تأثير تراكم المواد الغذائية بواسطة السيٲوكينينات، والإيثيلين ممكن أن ينشط أو يشجع عمليات التساقط في أنسجة أعناق الأوراق المسنة (الطور الثاني)، وعند إضافة الأوكسين في ذلك الوقت إلى إسرار التساقط لأن الأوكسين يؤدي إلى تخليق زيادة من الإيثيلين.

والآن معروف أن الإيثيلين يشجع التساقط وذلك للتأثير المباشر لتشجيع اصطناع إنزيم السيلولوز (إنزيم تحليل السيلولوز) وتحرره من خلايا منطقة الانفصال، والإيثيلين الناتج من أعناق الأوراق يلعب دوراً في خلايا منطقة الانفصال عندما تتقدم هذه الخلايا في العمر أو تصل إلى حالة فسيولوجية خاصة.

Leaf Abscission انفصال الورقة

دور الأوكسينات في تساقط الأوراق والثمار

Two protective cell layers form at base of petiole.

طبقتين من الخلايا الواقية في قاعدة العنق

A weak separation layer (arrow) is between them.

تشكل طبقة انفصال ضعيفة (ضيقة) بينهما.



الشكل (٦٩): دور الأوكسين في تساقط الأوراق والثمار

- تكوين الكالوس :

بالرغم من أننا قد أوضحنا أن نشاط الأوكسين يكون من خلال تأثير تنشيطي لاستطالة الخلية فإنه يكون أيضاً راجعاً لتنشيط انقسام الخلية . وعلى سبيل المثال فإن إضافة ١% IAA إلى عجينة اللانولين إلى الأعناق المفصولة أنصلها لأوراق نبات الفاصوليا يؤدي ذلك على حدوث انتفاخ في المكان الذي وضع عليه الأوكسين . وعلى ذلك فإن الانتفاخ يكون ناتجاً عن نمو أنسجة الكالوس الناتج عن الخلايا البرانشيمية المنقسمة بسرعة . وإذا قطع ساق عصارى على بعد بضعة ملليمترات أسفل ورقة ناضجة وعمل القطع بالأوكسين IAA في عجينة اللانولين فإنه سوف تتكون نفس الخلايا البرانشيمية . وبعد فترة من الوقت سوف تظهر الجذور العرضية . ولذلك فإن الـ IAA ليس فقط يسبب تكوين خلايا ولكن أيضاً تحت ظروف معينة يؤدي إلى إعادة تكشف هذه الخلايا والتي ستكون سبباً في تكوين الجذور العرضية .

أيضاً في كثير من المزارع الصناعية للأنسجة والتي ينمو فيها الكالوس نمواً عادياً فإن إضافة الأوكسينات يكون ضرورياً لاستمرار خلايا الكالوس . وكمية نسيج الكالوس الناتجة تكون مرتبطة بالتركيز المضاف من IAA فالتركيز العالي يسبب زيادة نمو نسيج الكالوس .

- الأوكسينات الصناعية :

بمجرد اكتشاف النشاط الأوكسيني وعزل وتحديد صفات أندول حمض الخليك فقد بدأ العلماء بأبحاث مكثفة على مركبات كيميائية مشبهة للـ IAA ولها نشاط أوكسيني . فقد أوجدت هذه البحوث مركبات عديدة جداً خلاف مشتقات الأندول ، مثل أندول ٣ . حمض البيوتيريك ، وأندول ٣ . حمض البريبونيك والتي أظهرت نشاطاً فسيولوجياً مشابهاً للـ IAA . وقد خلق العلماء مركبات أخرى مشابهة في نشاطها (ولذلك فقد سميت بالأوكسينات) ولكنها ليست مشابهة في التركيب الكيميائي للـ IAA . ومن بين هذه المركبات الأكثر شهرة في نشاطها هي الفا وبيتا نفتالين حمض الخليك ، والفانثوكسي حمض الخليك ، وفينوكسي حمض الخليك ومشتقاتها (مثلاً أحماض كلوروفينوكسي) وأحماض البنزويك وحمض البكولينك . والعديد من هذه المركبات مبيدات حشائش (مبيدات عشبية) والتي تستخدم بنجاح في الزراعة الحديثة . وفي معظم الحالات فإن المركبات ذات النشاط الأوكسيني تحت التركيزات المنخفضة تصبح سامة نباتياً تحت التركيزات المرتفعة نسبياً . وأول مبيدات الاختيارية (النقادة

الانتقائية (المكتشفة والمستخدمه على نطاق واسع هي ٤,٢ ثنائي كلوروفينوكسي حمض الخليك ومشتقاته. هذه المركبات ذات فعالية أوكسينية عالية جداً .

لم يكن قبل اكتشاف زيمرمان وهيتشكوك للنشاط الأوكسيني لفينوكسي حمض الخليك فقد بدأت سلسلة من الابحاث عن تأثير إحلال المجموعات المختلفة في الحلقة أو السلسلة الجانبية في الأوكسين وفعل الإبادة العشبية الذي قدر حق تقدير بحق. فقد وجد أن طبيعة مجموعات الإحلال ومكان الإحلال لها تأثير على نشاط المركب. ويمكننا أن نجد مثلاً جيداً لإحلال ذرة الكلورين في أوضاع مختلفة على حلقة الفينيل لفينوكسي حمض الخليك.

وبسبب الخاصية الاختيارية النفاذة للمبيدات العشبية فإن أحماض الفينوكسي حمض الخليك خاصة ٢ ، ٤ ، ٥ . ثلاثي كلوروفينوكسي حمض الخليك قد استخدمت على نطاق تجاري واسع في الثلاثين عاماً المنصرمة. وقد تطورت بسبب احتمال فائدتها في الحرب الكيميائية. وفي الحقيقة قد استخدمت خلال أوائل الستينات كمسقطات للأوراق. وهي ثابتة جداً ولا تخضع إلى التحلل في النباتات بواسطة إنزيم كسدة الـ IAA والذي عادة ما يسبب تحلل الـ IAA. وبالتالي فإن فينوكسي أحماض الخليك له تأثير نقاد على النباتات ذات الأوراق العريضة لذوات الفلقتين عند تركيزات منخفضة نسبياً. وبالرغم من أن صور مركباتها تحتوي على الأحماض الحرة، إلا أن الأملاح وأملاح الأمين هي أكثرها شيوعاً في التحضيرات الفعالة حيث تتضمن عدداً من الاسترات على سبيل المثال الذي استخدم في الحرب الفيتنامية كمسقط للأوراق ما هو غلا خليط فعال للحمض الحر من إسترات البيوتيل. إلا أن التفاعلات المستخدمة في تخليق الـ T والفينولات الكلورينية الأخرى قد عرفت كمصادر محتملة لمركبات ثانوية عديدة مثل الكلورودي أوكسينات والضارة للإنسان والحيوانات الأخرى. ومن المركبات الجانبية الثانوية على وجه الخصوص وهي أكثر المواد المعروفة سمية. ومن المحتمل وجود مثل هذه المركبات في تحضيرات فينوكسي حمض الخليك ولذلك أهميته العظمى. ولقد لخص موور تقييم وتنظيم الـ 2,4-D و 2,4,5 T .

٤ - الجبريلينات

لقد أدى مرض الباكانا أو ما يسمى بالبادرات الهوجاء والذي سبب تأثيرات مدمرة على اقتصاديات الأرز في اليابان خلال القرن التاسع عشر وبداية القرن العشرين إلى اكتشاف والتعرف على صفات ومميزات الجبريلينات. وفي أواخر القرن التاسع عشر وصف المزارعون

اليابانيون أن نبات الارز المصابة بالمرض كانت أطول وأشعب لوناً (مصفرة) على مثيلاتها الطبيعية، وكانت النباتات المصابة عقيمة وخالية من الحبوب ، وهذا مهم من الناحية الزراعية، ووصل الفقد في المحصول إلى ٤٠ % ، ولقد اهتم العلماء اليابانيون بأسباب المرض ومقاومته (الشكل ٧٠).

Discovered in association with Foolish disease of rice
(*Gibberella fujikuroi*)



الشكل (٧٠): نباتات الارز المصابة بمرض البادرة الهوجاء

في بداية القرن العشرين ابتدئ في وضع برنامج مكثف للأبحاث لمعرفة سبب المرض. وفي أول الأمر أثبت علماء أمراض النبات اليابانيون العلاقة بين مرض البادرات المجنونة وفطر اليبيريللا فيوجيكوروي وافترض ساوادا أن هذا المرض ينتج عن شيء ما يفرزه الفطر، ولقد دعم هذا الافتراض تجريبياً بالعالم كوروساوا، وهو الذي أثبت أن راشح الفطر المعقم سبب أعراض مرض البادرات المجنونة وذلك في بادرات الأرز الطبيعية أي غير المرضية. ونحن نعرف الآن أن الفطر الزقي وهو يمثل المرحلة الكاملة أو الجنسية وفطر يمثل المرحلة اللاجنسية من الفطر، أي أن الإثنين يمثلان فطراً واحداً ذا مرحلتين . وفي عام ١٩٣٥ م تمكن يابوتا وهاباشي من عزل حالتين بللوريتين من المواد النشطة من راشح مزرعة الفطر

وسميت هاتين المادتين جبريلين (أ) ، (ب) وفي عام ١٩٥٤ م تحدد التركيب الكيميائي لحمض الجبريليك وفي نفس الوقت تمكن الباحثون في انكلترا وهم برين ، وبونوو ، والسبن ، وكروس وآخرون من عزل والتحقق من أحد أفراد الجبريلين . وكذلك عزل العلماء الأمريكان وعلى رأسهم ستودولا ومساعدوه حمض الجبريليك GA3 من راشحات الفطر . لاحظ العلماء الانتشار الواسع لحمض الجبريليك في النباتات الراقية .

٤-١- الاصطناع الحيوي للجبريلينات وطرق انتقالها وتوزعها

لقد عزل إثنان وخمسون نوعاً من الجبريلين حتى الوقت الحاضر . وفي بعض الحالات وجد سبعة أنواع من الجبريلين في النبات الواحد . فمثلاً عزل من نبات الفاصولياء (جبريلين ١٧ ، ٣٨ ، ٤٤ ، ٩ ، ٢٠ ، ٢٩ ، ٥١) وكل الجبريلينات لها المقدرة على تشجيع استطالة الساق أو انقسام الخلية أو الإثنان معاً في النباتات ولكن فعاليتها تختلف بدرجة كبيرة. والجبريلينات تنتمي كيميائياً إلى مجموعة كبيرة من المركبات الموجودة طبيعياً وتسمى التربينويدات، والتي يوجد عدد كبير منها في النباتات مثل الستيرويدات والكاروتينويدات . والتربينويدات تبنى من وحدات ذات خمس ذرات كربون وتسمى وحدات أيزوبرين، وتكون الوحدتان من أيزوبرين مركب التربين الأحادي . والثلاث وحدات تكون ما يسمى التربين مرة ونصف. أما الأربع وحدات فتكون التربين الثنائي المنشئ الوسطى للجبريلين مركب ثاني التربين يسمى كوارين . والجبريلينات هي مركبات تتكون من هيكل وهو يتكون من عشرين ذرة من كربون أو من هيكل وهو يتكون من تسع عشرة ذرة كربون . وتتميز أحماض الجبريلين عن بعضها في وجود أو عدم وجود تركيب اللاكتون (استر داخلي) في حلقة (أ) . والبدائل أو الإحلالات خصوصاً مجاميع الهيدروكسيل حول التركيب الحلقي ككل . وتتحول الجبريلينات فيما بينها بسهولة في الكائن الحي عن طريق إحلالات مجاميع الأيدروكسيل، وهذه العملية ربما تكون مهمة في إنتاج الصورة النشطة زيادة عن الصور غير النشطة والعكس بالعكس، ويعتمد هذا على وجود إنزيمات تحفيز مجاميع الهيدروكسيل خلال المراحل التطورية المختلفة للنبات.

- التمثيل (البناء) الحيوي للجبريلين :

ترجع معظم معلوماتنا عن البناء الحيوي للجبريلين في النباتات إلى الدراسات الخاصة بالبذور غير الناضجة . ولقد قام وست ومساعدوه بتجارب على الإندوسبرم السائل للبذور غير

المكتملة. أنجزت معظم هذا العمل الإبتدائي. ولم تترك تجارب النظائر المشعة أي شك على مشاركة الخلايا كَمُثَشِّئٍ أولي لبناء الجبريلينات . ودلت الأبحاث أيضاً كما هو الحال في العديد من المسالك البناء حيوية، أن انتقال مجاميع الخلايا النشطة يقوم به المرافق الإنزيمي أ، وهو المرافق المتخصص في نقل مجاميع الخلايا وتتضمن الخطوات القليلة الأولى للبناء الحيوي للجبريلين تكوين ثلاثة جزيئات من خلايا المرافق الإنزيمي وتكثيفهم النهائي لتكوين حمض الميفالونيك . وفي وجود جزيئين من ATP وأحد إنزيمات التنشيط يفسر حمض الميفالونيك في خطوتين ليكون حمض الميفالونيك بيروفوسفات ، وتحدث عملية نزع مجموعة الكربوكسيل لحمض الميفالونيك بيروفوسفات وذلك في وجود الـ ATP وأحد إنزيمات نزع مجموعة الكربوكسيل فينتج مركب إيزوبنتيل بيروفوسفات وهذا المركب وحده أيزوبرينويد ذو خمس ذرات كربون ويشق منها كل الكارتويدات والجبريلينات وحمض الأبسيسيك وجزء من السيتوكينينات وتحدث لمركب إيزوبنتيل بيروفوسفات (عملية تشابه) ويكون مركب ثنائي مثيل أليل بيروفوسفات وهو يكون الخطوة الأولى في اتجاه بناء الترينويدات . وتفاعل التشابه السابق ذكره يحفز إنزيم *lpp isomerase* . ويعمل مركب *lpp* كمستقبل لمركب آخر من نوعه *lpp* ويعطي تفاعل التكثيف مركباً ذا عشر ذرات من الكربون ويسمى جيرانيول بيروفوسفات وبإضافة وحدتان متتاليتان من مركب *lpp* إلى مركب جيرانيول بيروفوسفات يؤدي إلى تكوين فارنيزول بيروفوسفات أولاً ثم بعد ذلك مركب ، ويتحول بعد ذلك هذا المركب إلى مركب أولاً ثم بعد ذلك إلى كوارين . ويتحول الكوارين بسهولة إلى جبريلين في النباتات (الشكل).

وفي النهاية يجب أن نتذكر أن ميلبورو أوضح أن حمض الأبسيسيك وهو مركب يُبنى من المفالونات ويتبع نفس الخطوات المبدئية لمسلك الجبريلين. ومن الجدير بالذكر أن كلا المنظمين يكونان متضادين في بعض نظم النمو النباتية المعينة، وينتج في البلاستيدات الخضراء كميات كبيرة من الجبريلينات وحمض الأبسيسيك .

-الجبريلينات المرتبطة :

تشبع عمليات التحول الداخلي بين الجبريلينات في الأنسجة النباتية. وتوجد أدلة توضح أن الجبريلين المرتبط يوجد في الأنسجة النباتية على صورة جليكوسيدات الجبريلين (أي المرتبط مع السكر)، ولا يعرف العلماء ما إذا كانت هذه الظاهرة تعتبر ميكانيكية لعدم

التنشيط أم للتخزين ويعتقد أن الجبريلين المرتبط يوجد في العصير النازف من أشجار الإسفندان والدردار وبذور الفاصوليا النامية وبذور البسلة النامية والمستنبطة ونبات مجد الصباح الياباني.

-مضادات الجبريلينات أو معوقات النمو :

خلال العقدين الأخيرين تمكن العلماء من تخليق عدد من المركبات التي لها تأثير مضاد للجبريلين على نمو النبات . ونحن نشير إلى المركبات المضادة للجبريلين باسم معوقات النمو وأشهر هذه المركبات هي آمو ١٦١٨ ومركب السيكوسيل ، ومركب فوسفون . د وكذلك مركب (ب . ٩٥ . ب . ٩٠ أو أ لار) التركيبات الكيميائية لثلاثة من المعوقات المعروفة بتنشيطها للبناء الحيوي للجبريلينات .

وأظهرت الدراسات أن تأثير المثبط لمعوقات النمو يمكن إبطاله باستعمال حمض الجبريليك. فمثلاً وجد لوكهارت أن التأثير المثبط لكل من السيكوسيل والفوسفون د. في استطالة ساق الفاصوليا أمكن التغلب عليها بالكامل باستعمال GA3 وفي دراسة أخرى وجد كند ، وتنيمان ولانج أو الأمو ١٦١٨ ، والسيكوسيل تثبط إنتاج A3 في مزارع فطر لجبريلا ولكن هذين المعوقين لم يؤثر في نمو الفطر بأي طريقة أخرى . ومن هذه الدراسة والدراسات الأخرى نستطيع أن نستنتج ونستخلص أن آمو ١٦١٨ ، سيكوسيل وفوسفون . د تعيق نمو النبات وذلك بتنشيط البناء الحيوي للجبريلين GA. وبعض العلماء يجادلون في الرأي السابق ويعتقدون أن معوقات النمو تنتج تأثيرها وذلك بتداخلها وتضاربها مع فعل الجبريلين أكثر من إعاقتهما وإيقافها للبناء الحيوي للجبريلين بطريقة ما.

يجب أن نتذكر مهما كان أنه في الأنسجة النباتية إذا كانت الإستجابة للجبريلين تعتمد كلياً على الإمداد الخارجي منه فإننا نجد ان الجرعات القوية من معوقات النمو تكون ذات تأثيرات ضعيفة . ومن خلال الدراسات الكشفية الكيميائية الجدية تمكن وست ومساعدوه من تحديد المكان الفعلي (الحقيقي) لتنشيط (آمو ١٦١٨ ، سيكوسيل وفوسفون . د) بالضبط وبدقة متناهية. والثلاثة معوقات السابقة الذكر توقف تحول مركب إلى جيراجيرايبول بيروفوسفات إلى مركب كوباليل بيروفوسفات وبذلك تعيق وتنشط بناء الكوارين والمركبات الأخرى الجبريلينات التي تشتق من هذا المركب الوسطي .

-انتقال الجبريلين :

أسست معظم الدراسات التي تخص انتقال الجبريلين في النبات على دراسة حركة الجبريلين المستعمل خارجياً أو الجبريلين النشط إشعاعياً والمستعمل خارجياً في السيقان المفصولة أو قطع الأعناق الورقية أو قطع من غمد الريشة .

وأظهرت الدراسات أن انتقال الجبريلين يكون في أغلبه غير قطبي (على الرغم من أن بعض الباحثين ادعوا أنهم لاحظوا الانتقال القطبي في بعض الحالات)، وينتقل الجبريلين في اللحاء تبعاً لنمط السريان مشابهاً بذلك انتقال الكربوهيدرات والمواد العضوية الأخرى ولقد عزل الباحثون الجبريلينات من العناصر الغريالية (للحاء) ولقد وجد كذلك أن الجبريلين ينتقل في نسيج الخشب بسبب الحركة الجانبية بين النسيجين الوعائيين، ونحن لانعرف الميكانيكية الفعلية أو الحقيقية لانتشار الجبريلين من مصدر تمثله الحيوي إلى مكان عمله أو أثره (مراكز النمو) . ويبدو أنه لا توجد ميكانيكية خاصة لانتشار وتوزيع الجبريلين خلاف الميكانيكيات المنظمة لحركة النواتج الأيضية في النظام الوعائي .

٤-٢- التأثيرات الفسيولوجية :

تقارن الجبريلينات عادة في نشاطها الفيزيولوجي بالأوكسينات وفي الواقع فإن هذين القسمين من الهرمونات النباتية في بعض الحالات يتشابهان في التأثير فمثلاً يشجع كل من الجبريلينات وأندول حمض الخليك IAA استطالة الخلية وتسببان تكوين الثمار الابذرية ويشجع النشاط الميتوزي وبناء الأحماض النووية وبناء البروتين . وفي الواقع فإننا سنرى فيما بعد أن الجبريلينات تتشابه في نشاطها مع السيٲو كينينات . ويعتقد أن الهرمونات النباتية الكبرى تعمل عن طريق مستقبلات متشابهة أو مسالك أيضية متشابهة أو تركيبات خلوية متشابهة . وهذا المظهر من مظاهر النشاط الهرموني النباتي هو أحد المجالات الشيقة والمهمة في الأبحاث الحديثة.

-التقزم الوراثي :

من أهم الخواص الملفتة للجبريلينات هي مقدرتها في التغلب على الطرز المظهرية للتقزم الوراثي في نباتات معينة . وفي بعض الأحيان فإن التقزم الوراثي يرجع إلى طفرة جينية ومن أحسن الامثلة على ذلك هي إحدى طفرات نبات الذرة تسمى د ٥ والتي ترجع إلى حدوث

طفرة قزمية بسبب نقص الجبريلينات . وتحدث التطفر إيقاف المسلك الأضي لبناء الجبريلين في الخطوة بين كوياليل بيرفوسفات والكوارين وكما هو معروف فبدون الكوارين لا تنتج الجبريلينات . وبصفة عامة فإن النباتات التي لها مثل هذا النموذج من التقزم تكون سلامياتها قصيرة ويكون حجمها في حدود ١/٥ حجم النباتات العادية . ولهذا السبب فإن استعمال الجبريلين لطفرة د ٥ أو إحدى الطفرات الجينية المفردة المتقزمة مثل البسلة والفول وفاصوليا ملتيفلورس يتسبب في استطالة هذه الطفرات التي تصير غير مميزة عن نظائرها من النباتات العادية وعندما يحدث تغير الطراز المظهري لنبات ما ذي طراز جيني يماثل أو يحاكي الطراز المظهري لنبات آخر ذو طراز مختلف . تسمى هذه الظاهرة بالنسخة المظهرية .

وعلى الرغم من أن تقزم نباتات معينة يرجع إلى النقص الجبريلينات إلا أن بعض النباتات المتقزمة لا تستجيب للإضافة الخارجية للجبريلينات ولا يوجد بينهما اختلاف في المحتوى الجبريليني وبين النباتات العادية . ويقترح بعض الباحثين أن مثل هذه النباتات المتقزمة ربما تحتوي على مستقبلات غير النشطة أو فعالة أو بها إعاقة أيضية أو من المحتمل أنها تحتوي على كمية زائدة من المثبطات الطبيعية وكل هذه الاقتراحات أو الافتراضات مهمة ولكنها ليست لها قيمة بدون الدليل التجريبي الكافي .

-إنتاج الأفرع الزهرية وإزهارها :

وبالإضافة إلى دور الجبريلينات في استطالة السلاميات، تقوم الجبريلينات بدور أو وظيفة العامل المنظم للتوازن بين نمو السلاميات في النباتات ذات النمو المتورد وتطور نمو الأوراق . وفي مثل هذه النباتات يكون نمو الأوراق غزيراً ولكن نمو السلاميات يكون معاقاً . وقبل المرحلة التكاثرية مباشرة تستطيل السلاميات بدرجة مدهشة وفي بعض الأحوال تستطيل السوق من خمسة إلى ستة أضعاف الارتفاع الأصلي للنبات .

وعادة يكون مثل هذا النوع من النباتات نباتات ذات نهار طويل متورد والتي تحتاج إلى عدد من الساعات ذات حد أدنى من طول النهار لتستطيل سيقانها وتزهر أو تكون مثل هذه النباتات المتوردة من النباتات التي تحتاج إلى التعرض لدرجات حرارة باردة حتى تستطيل سيقانها وتزهر . فإذا حفظت هذه النباتات تحت ظروف اليوم القصير في الحالة الأولى ولم تتعرض لدرجات الحرارة الباردة في الحالة الثانية ، فإن هذه النباتات تظل في الحالة المتوردة، ومعاملة هذه النباتات بالجبريلين أثناء هذه الظروف التي لو تركت فيها تلك النباتات لن تزهر .

فإن هذه المعاملة تسبب استطالة سيقان هذه النباتات وإزهارها ولقد تمكن الباحثون من فصل عملية استطالة الساق عن عملية الإزهار وذلك بالتحكم في كمية الجبريلين المستعملة، وإذا كانت جرعة الجبريلين المستعملة صغيرة فإن السيقان تستطيل ولا تزهر النباتات.

وأدى فصل عملية استطالة الساق عن الأزهار في النباتات المتوردة والمعاملة بالجبريلين إلى اقتراح بعض الباحثين أن الإزهار يكون نتيجة غير مباشرة لمعاملة الجبريلين، وتنبه استطالة الساق يتطلب إنتاج العديد من المركبات سواء بوجودها أو بتركيزها ربما تؤدي في النهاية إلى تكشف الأصول أو المنشآت الزهرية هذا بالإضافة إلى أن معاملة النباتات ذات النهار القصير بالجبريلين والموضوعة تحت ظروف الفترة الضوئية غير الملائمة للإزهار لا يشجع إزهارها وفي الواقع على الأقل في حالة واحدة، تتسبب معاملة النباتات ذات النهار القصير بالجبريلين والموضوعة تحت الظروف المواتية والمشجعة للإزهار في الإقلال من أزهارها .

ويشمل تأثير الجبريلين على عملية إنتاج الأفرع الزهرية على عمليتي انقسام الخلية واستطالة الخلية، وتبدي النباتات التي تستجيب لمعاملة الجبريلين زيادة واضحة في معدل انقسام الخلية في المنطقة المرستيمية تحت قمية، كما أثبت هذا في الأبحاث الخاصة بمعوقات النمو والتي تضاد الجبريلين، وعلى سبيل المثال فإن معوقات النمو (أمو - ١٦١٨، سيكوسيل، فوسفون - د) تعيق التخليق الحيوي للجبريلين - وهذه المواد تثبط انقسام الخلايا في منطقة تحت القمة بينما تزيد الاتساع أو التمدد الجانبي، ولكن إذا استعمل الجبريلين مع أحد هذه المعوقات، فإن تأثيرها يحدث له تعادل.

تثبيط الضوء لنمو الساق إذا قارنا نمو الساق في النبات ذي الشحوب الظلامي بنمو الساق في النبات النامي في الضوء فإننا نستطيع أن نستخلص حالياً وبسرعة أن للضوء تأثيراً لنمو الساق، واستخدام الجبريلينات إلى بعض النباتات المعينة والنامية في الضوء يؤدي إلى زيادة كبيرة في نمو النباتات .

هل يوجد أي تفاعل بين الجبريلين الداخلي والضوء المتص في النبات ، وأدت ظاهرة انعكاس أثر الضوء المثبط لنمو الساق باستخدام الجبريلين إلى اقتراح أن الداخلي يشكل عاملاً محدداً في نمو الساق ، والخلاصة الأكثر وضوحاً هو أن الضوء يسبب تثبيطاً لنمو الساق عن طريق تخفيضه لمستوى الجبريلين المتاح أو الميسور في النبات ، وهذا التثبيط

الضوئي يمكن التغلب عليه باستخدام الجبريلين الخارجي على النبات، ولكن الأبحاث قد ألقت الشك على هذا الحل البسيط .

ولقد أوضح لوكهارت أن زيادة مستوى الجبريلين المتاح أو الميسور يسبب لدونة جذر الخلايا الحديثة، ولقد ذكرنا سابقاً أهمية لدونة (مرونة) الجذر الخلوي في استطالة الخلايا ، ولقد أثبت لوكهارت كذلك أن مرونة الجدار الخلوي تنقص في الخلايا النامية في الضوء . وباستخدام الجبريلين يبطل تأثير الضوء المنقوص (المنخفض) لمرونة الجدار الخلوي وأنت الأدلة التي تبين أن الإشعاع الأحمر يثبط تحول منشء الجبريلين، من دراسة استطالة ساق الفاصولياء العادية، ومن الواضح أن تثبيط الضوء الأحمر لاستطالة الساق ممكن أن يتغلب عليه باستخدام الجبريلين الخارجي في التجربة السابقة الذكر أي أنه في هذا النبات على الأقل يوجد الدليل على أن الضوء يسبب نقصاً في مستوى الجبريلين في النبات .

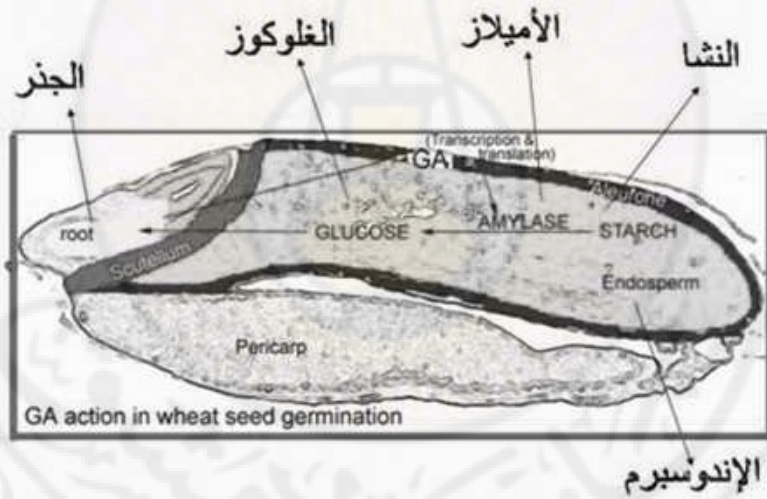
- الثمار اللابذرية :

في مناقشتنا السابقة وصفنا استعمال الاوكسين في تكوين وتطور الثمار اللابذرية. وفي خلال السنوات الأولى بعد هذا الاكتشاف ظن العلماء أن النشاط الأوكسيني بعد الإخصاب يمثل أو يشكل الميكانيكية الأساسية لتطور الثمار. وفي الواقع فإن إحلال الاوكسين الخارجي محل عملية الإخصاب أصبحت مجازفة ذات قيمة عالية في نمو الثمار الإقتصادية، ولكن ليست الاوكسينات هي هرمونات النمو الموجودة طبيعياً الوحيدة القادرة على إحداث الثمار اللابذرية، ولقد وجد أن الجبريلينات يُعَوَّل عليها بدرجة كبيرة لإنتاج وعقد الثمار لابذرياً. وفي حالات عديدة تكون أكثر نشاطاً عن الأوكسينات الطبيعية والأصلية من هذه الوجهة، في الواقع توجد أمثلة عديدة أثبتت فيها أن الاوكسينات غير فعالة أما الجبريلينات فكانت فعالة. ومن أمثلة ذلك ثمار التفاحيات واللوزيات فهي لا تستجيب بصفة عامة لمعاملة الأوكسينات، ولكن الجبريلينات سببت نمو الثمار اللابذرياً ، وكذلك الثمار الحجرية، مما لاشك فيه أن الجبريلينات الطبيعية والأصلية . ولم يعرف بالضبط هل هذه الظاهرة تمثل أثراً مباشراً للجبريلينات أو تمثل تفاعلاً بين الجبريلينات والأوكسين الطبيعي والأصلي في النبات، ونحن نعرف على أي حال أن البذور الحديثة في أثناء تطورها تحتوي على كميات عالية نسبياً من الجبريلين، وعندما تتضج البذور ويقل النمو لاحظ الباحثون أن

انخفاض محتوى الجبرلين يكون ملازماً لذلك ، والجبرلين المنتج أثناء تطور البذور ينتقل على الأرجح خارج البذور إلى أنسجة الثمرة حيث يبدي أثره في التحكم في تطور الثمرة .

-تحرك المركبات المخزنة أثناء الإنبات :

يظهر القطاع الطولي في إحدى حبوب النجيليات أن الجزء الأكبر من جسم الحبة يتكون من الجنين والأندوسبرم ، ويتكون الأندوسبرم من كتلة من الخلايا المحملة بالنشا ومحاطة بطبقة من الخلايا تسمى طبقة الأليرون ، وبالطبع فإن الجنين يمثل النبات المستقبل، ويعتمد نمو الجنين أثناء الإنبات على تحرك النشا المخزن في الأندوسبرم ونحن نعني بالتحرك بالتحطيم أو الانحلال الإنزيمي للنشا المخزن إلى سكرات بسيطة وانتقال هذه السكريات إلى الجنين حيث تمده بمصدر الطاقة اللازم للنمو (الشكل ٧١).



تأثير الجبرلين في إنبات بذور القمح

الشكل (٧١): تأثير الجبرلين في إنتاج أنزيمات الأميلاز لتحلل المواد الغذائية وإنبات البذور

وحتى عام ١٩٥٨ كان العلماء يظنون أن الأندوسبرم يلعب دوراً سلبياً في عملية الإنبات وأن الجنين يعطي الإنزيمات لتكسير وانحلال وتحريك النشا الاحتياطي والمخزن في

الأندوسبرم ولكن العالم الياباني يومو أثبت أن الأندوسبرم الشعير المفصول عن الجنين المحضن معه في نفس دورق المزرعة تحت الظروف الهوائية ، أعطى نشاطاً لإنزيم الأميليز ولم يلاحظ أي نشاط لأنزيم الأميليز في دوارق المزرعة الخاصة بالجنين وبالأندوسبرم المحضنين بمفرديهما فقط ، واستنتج يومو من هذه التجربة أن نشاط أنزيم الأميليز في الأندوسبرم يتحكم فيه عامل غير معروف ينتجه الجنين . ولقد استخلص كل من يومو وبالج من تجاربهما المستقلة أن هذا العامل غير المعروف كان الجبريلين .

ولقد تمكن فارنر باستخدام نظير الأوكسجين الثقيل في الماء من إثبات التخليق الجديد لأنزيمي ألفا . أميليز والبروتيز . وتتضمن الأحداث المبدئية خلايا الأليرون بحمض الجبريليك . تحلل البروتينات المخزنة، وكما هو معروف فإنه أثناء تحلل الببتيدات . يحتاج إلى تكوين مجموعة الكربوكسيل للأحماض الأمينية الحرة (الناتجة عن التحليل) إلى إضافة الماء . فإذا حضنت الخلايا الأليرون مع حمض الجبريليك والماء الذي به الأوكسجين الثقيل . فإن الأحماض الأمينية الناتجة عن التحليل تكون موسومة بالأوكسجين الثقيل وهكذا في الخطوات التالية عندما تتكون الإنزيمات الجديدة (ألفا . أميليز . بروتيز وهكذا)، أي تخلق من جديد فإن تركيبها الابتدائي يتكون من الأحماض الأمينية موسومة أي مميزة ذرياً . وتكون هذه الأنزيمات أنقل من مثيلاتها عند تحضين خلايا الليرون مع حمض الجبريليك مع الماء العادي.

٤-٣ - آلية (ميكانيكية) عمل الجبريلينات :

إن حدث النشاط الإنزيمي في الأندوسبرم بحمض الجبريليك أدى إلى اقتراح أن العمل أو الفعل الأساسي لهذا المنظم لنمو النبات ربما يكون كما هو الحال مع الأوكسينات قريباً من مستوى الجين وفي الواقع، فإن الدراسات قد أظهرت أن هناك أربع إنزيمات على الأقل تخلق من جديد نتيجة للمعاملة بالجبريلين وهي إنزيمات ألفا . أميليز، وريبونيكليز، بيتا، جلوكانيز)، وهذا البرهان يدل بالتأكيد على مشاركة RNA المخلق جديداً كنتيجة لتنشيط DNA من خلال كبح أو تنشيط جين واحد أو أكثر . ولقد نالت هذه النظرية دعماً من الحقائق التي دلت على أن المركبات التي تثبط تخليق RNA وهي أراجوانين وأكتينوميسين . وكذلك المركبات التي تثبط تخليق البروتين وهي الـ سيكلوهكسيميد و بيوروميسين كلها تثبط تخليق الإنزيمات الذي يسببه الجبريلين في طبقات الأليرون .

وأبسط التوضيحات لسلسلة الوقائع. هي أن الجينات الخاصة بإنزيم ألفا أميليز أو البروتيز . تكون مكبوحة قبل إنبات البذور . وفي خلال مرحلة الإنبات المبكرة يفرز الجين عاملاً مؤثراً وهو حمض الجبريليك . الذي ينتقل إلى خلايا الأليرون وبمجرد أن يصل إليها يسبب تنشيط أو فك كبح الجينات المتحكمة في تخليق الإنزيمات (ألفا . أميليز، بروتيز، بيتا ١، ٣ جلوكانيز) .

وجزئ DNA المنشط أو المفكوك كبحه ينتج RNA جديداً والذي بدوره ينتج بروتيناً جديداً، ولقد تلقى هذا التوضيح دعماً من أبحاث إيفينز وفارنر ، فلقد وجدوا أن هناك زيادة في تكوين البولي ريبوزومات وزيادة في تخليق الريبوزومات والشبكة الأندوبلازمية بعد ٢-٤ ساعات من المعاملة بـ GA3 لخلايا طبقة الأليرون المعزولة (نظام الأليرون المعزول) هذا بالإضافة إلى أن الدراسات قد أظهرت أن البولي ريبوزومات المتكونة حديثاً تكون مسئولة على الأقل عن بعض الإنزيمات المتكونة من جديد (ألفا . أميليز) في نظام خلايا الأليرون المعزول .

ومن المهم أن نلاحظ بالإضافة إلى مثبطات RNA ومثبطات تخليق البروتين السابقة الذكر، أن المثبطات الموجودة طبيعياً مثل حمض الأبسيسيك تثبط أيضاً تخليق الإنزيمات التي يسببها حمض الجبريليك في طبقات الأليرون الخاصة بحبوب الشعير ويشبه تأثير حمض الأبسيسيك من هذه الناحية تأثير ٨ أراجوانين وهو مثبط لاصطناع RNA .

ويبدو أن الجبريلينات لها القدرة على إعاقه شيخوخة الأوراق لأنواع معينة من النبات، ويبدو أن هذا الأثر له علاقة بمقدرة الجبريلينات في أن تسبب تخليق بروتينات و RNA جديدين، وبإستطاعتنا أن نشاهد أثر الجبريلين على شيخوخة الأوراق وذلك بعمل تجربة معملية بسيطة، وفي هذه التجربة فإننا نقارن احتفاظ الأقراص الورقية لنبات الحميض بالكلوروفيل، وذلك في حالة وضعها طافية على محلول من الجبريلين، بالأقراص الورقية الطافية على الماء (معاملة المقارنة) ، ونجد أن الأقراص الورقية الطافية على محلول الجبريلين تحتفظ بصبغة الكلوروفيل لمدة أطول من الوقت بالمقارنة بمثيلتها الطافية على الماء .

-تفاعل الجبريلين مع DNA :

إذا كانت الهرمونات النباتية مثل الجبريلينات تنشط وتنبه تخليق RNA والبروتين وتحت تخليق إنزيمات خاصة . فمن المحتمل جداً أن يحدث تفاعل بين DNA أو مع RNA والجبريلينات النشطة. والمعلومات المتاحة تقترح بشدة على الأقل على أن بعض الاوكسينات، والسيبتوكيتينات والجبريلينات تؤثر على الخواص الطبيعية لحمض دي أوكسي ريبونيكليك ، فمثلاً لقد وجد أن إندول حمض الخليك والكينيتين وحمض الجبريليك يبدو أنها تؤثر في النفاذ لولب (حلزون) الـ DNA وتقلل من درجة ارتباط الكروماتين مع البروتين وذلك في تجارب أنابيب الاختبار ولقد وجد أيضاً أن حمض الجبريليك يرتبط بصفة خاصة بجزيئات الغني بقواعد أدنين . ثمين وبارتباط حمض الجبريليك مع DNA يسبب تكوين عقداً أو عرواً على شكل دائري في حمض دي أوكسي ريبونيكليك النووي فضلاً عن ذلك فقد وجد سنير كسلر أن هناك تفاعلات تعاونية وتضادية بين بروميد الأثيديوم وبين حمض الجبريليك في تشجيع نمو السويقة الجنينية السفلى للخيار والمعروف أن بروميد الأثيديوم عامل مقحم يبني أي أنه يرتبط مع DNA بين أزواج القواعد المتتابعة . وهذا يؤدي إلى اقتراح أن الجبريلينات والهرمونات النباتية الأخرى من المحتمل أن تعمل بطريقة مشابهة لبروميد الأثيديوم .

ولقد أوضح عمل ويزام، وهندري وتشيمان مع نماذج الحشو الفراغية أن التفاعل بين DNA والهرمونات النباتية محتمل الحدوث من الوجهة الكيميائية، ولانعرف بالضبط ما إذا كانت هذه التفاعلات بين الهرمونات النباتية و DNA تكون مهمة للمجال الفسيح من الاستجابات الكيميائية الحيوية والفسيولوجية لهذه الهرمونات أم لا. وما زالت هذه النقطة افتراضية حتى الآن .

هذا ويمكن استخدام نماذج الحشو الفراغية لحمض الجبريليك لنرى احتمال حدوث إقحام بين للهرمونات النباتية داخل جزيء DNA. لذلك فإن المعلومات الكيميائية الملازمة لتركيب هرمون نباتي محدد والذي أقحم بين جزيء DNA تؤدي على الأرجح إلى تحور القالب أو الطبعة التي تتحكم في العديد من الاستجابات الخاصة بالنمو وكذلك في الواقع دفع أو حث الإنزيمات على أقل تقدير .

٤-٤ - علاقة الجبريلين مع الأوكسين :

تقارن الجبريلينات عادة بالأوكسينات في نشاطها البيولوجي . ولقد عرفنا أن الجبريلينات تكون نشطة على نظم نمو نباتية عديدة. والتي تكون الاوكسينات نشطة فيها أيضاً مثل استطالة الخلايا، عقد الثمار والأزهار، ويتبادر إلى ذهن الغنسان السؤال عما إذا كانت الجبريلينات تعمل من الخلايا توسط (وساطة) الأوكسينات أي أن الجبريلينات تشجع تخليق، أو انتقال أو عمل أو تثبيط الأوكسينات في النبات وتكمن الإجابة عن هذا السؤال في الدراسة الخاصة بأثر الجبريلين على نبات البسلة المتقزم .

واستعمال الجبريلين لهذا النبات الأخضر الكامل يسبب استطالة السلاميات بدرجة كبيرة وعلى النقيض من ذلك فإن استعمال إندول حمض الخليك يكون عديم الأثر، وإذا فصلت السلاميات ووضعت في بيئة بها محاليل منظمة فإن استجابة هذه السلاميات إلى كل من إندول حمض الخليك وحمض الجبريليك كل على حدة تكون طفيفة . أما إذا أضيف الإثنان مع بعضهما (GA + IAA) في البيئة فإننا نلاحظ أثرهما التعاوني الواضح على استطالة السلاميات (أكثر من التأثير الإضافي) والاقتراح المقدم لتفسير هذه الظاهرة هو أن حمض الجبريليك يعتمد على إندول حمض الخليك في إظهار أثره . وأن السلاميات المفصولة قد أبعدت عن المريسيم القمي والذي تحصل منه على الإمداد الأوكسيني وبإضافة الأوكسين إلى محلول البيئة خفف من هذا النقص. هذا بالإضافة إلى أن النباتات المفصولة القمة لا تستجيب لاستخدامات حمض الجبريليك. هذا وقد أثبتت العديد من الدراسات أن الجبريلينات والأوكسينات مختلفة تماماً وأنها تعمل باستقلال عن بعضها البعض. فمثلاً وجد أن قطع ساق البسلة ذات الشحوب الظلامي تستجيب لكلا من الجبريلين وإندول حمض الخليك عند استعمالها بمفردها وعندما يستعمل مع بعضهما فإن تأثيرهما يكون إضافياً ليس إلا فقط وهذا يدل على أن لكل منهما عمله المستقل، وفي الواقع فلقد وجد هلمان وبيرفرز أن حمض الجبريليك قد شجع استطالة قطع ساق البسلة مع وجود مستويات مثبطة من إندول حمض الخليك ومرة ثانية يدل هذا على الفعل المستقل لكل منهما .

وأخيراً فإن تأثير حمض الجبريليك في تحريك الكربوهيدرات المخزنة في اندوسبرم الشعير لا يحتاج إلى توفر أو وجود الأوكسين الداخلي ولقد وجد الباحثون أن المثبطات التنافسية لنشاط الأوكسين أي مضادات الاوكسين تكون غير تنافسية مع الجبريلينات وذلك

في استئالة قطع سيقان البسلة . بمعنى أن زيادة تركيز الجبريلين لانتغلب على الأثر المثبط لمضاد الاوكسين (المثبط التنافسي للأوكسين) .

ويعتقد كثير من الباحثين أن الجبريلينات ربما يكون لها تأثير على إنزيم أكسدة إندول حمض الخليك (أوكسيد إندول حمض الخليك) يكون نتيجة وجود ميكانيكية لتوفير الأوكسين أي أن مستوى الاوكسين يرتفع في النبات نتيجة لتأثير الجبريلين على إنزيم أوكسيداز إندول حمض الخليك .

ويبدو أن الجبريلينات والأوكسينات تعمل باستقلال عن بعضهم أو مع بعضهم وهذا يعتمد على نوع النبات وظروف نموه ونوع الاستجابة تحت الدراسة ويبدو أن تقرير ما إذا كان الجبريلينات والأوكسينات تعمل مع بعض أو تعمل باستقلال عن بعض مازلنا أبعد ما تكون أن نصل فيه إلى رأي قاطع وما زلنا نحتاج إلى عمل الكثير من الأبحاث عن هذا المظهر من مظاهر تنظيم النمو النباتي .

٤-٥ - الاستخدامات التطبيقية للجبريلينات :

باستثناء مبيدات الحشائش فإن استغلال الهرمونات النباتية تجارياً لم يكن واسع الانتشار في السنوات الماضية ، ولكن الاهتمام بإنتاج وتخزين وتوزيع المواد الغذائية أدى بالعلماء في أن يفكروا في إمكانية استغلال العديد من التأثيرات الفسيولوجية للجبريلينات والهرمونات النباتية الأخرى للأغراض التجارية والاقتصادية .

وحديثاً فإن حمض الجبريليك (GA3 , GA4) وأحياناً GA7 يستخدمون لزيادة عدد حبات العنب في العنقود . وفي الواقع فإن معظم المزارعين يرشون كروم العنب بالجبريلين لزيادة عدد الحبات وحجم العنقود .



الفصل التاسع

الهرمونات النباتية

السيتوكينات والإيثيلين وحمض الأبسيسيك

١ - السيتوكينات

قد أكدنا حتى الآن على دور الهرمونات النباتية التي سبق أن تناولناها بصفة أساسية في الاستطالة الخلوية. وعلى الرغم من أن الأوكسينات والجبريلينات تؤثر على مجال واسع في الاستجابات النباتية والتي تتضمن زيادة عدد الخلايا، إلا أن علماء النبات يعتقدون أن السيتوكينات هي المشجعات الرئيسية للانقسام الخلوي . وربما يكون من أكثر الاكتشافات إثارة في مجال البحث عن مركبات تسبب تشجيع وحث إنقسام الخلية هو بصفة خاصة اكتشاف الكينتين (أي ٦ . فيورفيوريل أمينو بيورين) . والكينتين والكيماويات التي تمت بصلة له تسمى بصفة عامة بالسيتوكينات، وقد أضافت هذه المركبات معلومات جديدة عن التنظيم الهرموني للتشكل الخارجي للنبات .

-نبذة تاريخية :

كان تكوين كالوس الجروح في أجزاء النبات التي تمزقت بوسيلة أو بأخرى (مثل التقليم) من الظواهر المألوفة التي يمكن ملاحظتها . وفي خلال النصف الأخير من القرن التاسع عشر افترض العلماء أن الانسجة التي أصابها التمزق أو التجريح تنتج مادة ما تنتشر إلى الخلايا السليمة المجاورة للجرح وتتبه فيها النشاط المرسيمي . في عام ١٩١٣ أوضح هابرلاندت أن المواد المنتشرة من اللحاء (أي منتشرات اللحاء المفردة) تتبه تكاثر الخلية في نسيج درنات البطاطس . كما أوضح هذا العالم أن مستخلص الخلايا التي تمزقت كان لها المقدرة في إحداث النشاط المرسيمي عند إضافته إلى الخلايا السليمة .

أدت الأبحاث المتعاقبة خصوصاً أبحاث كل من ويهنلت وبونر وإنجلش إلى عزل مركب نشط جداً في استحثاث النشاط المرسيمي في قرون الفاصوليا الخضراء السليمة ، وقد أطلق على هذا المركب الهرموني (حمض التريوماتيك) وهو يتكون من سلسلة مستقيمة ثنائية الكربوكسيل وتركيبه كالاتي :



ولم يكن تأثير حمض التريوماتيك في استحثاث الخلايا للإنقسام عاماً، ففي الحقيقة لم تستجب أغلب الأنسجة النباتية لهذا الحمض، مما أدى إلى اقتراح أنه هرمون خاص بجروح أنسجة قرون الفاصوليا .

أول من أثبت وجود مركبات أخرى غير معروفة وموجودة بصورة طبيعية وتشجيع الإنقسام الخلوي هو العالم فان أفريك وزملائه أثناء دراستهم لأجنة نبات الداتورة الحديثة العمر والنامية في بيئة مرزعة الأنسجة. وقد أثبتت فان أفريك أن هناك مواداً موجودة في لبن جوز الهند الطازج وغير المعقم في الأوتوكلاف لها المقدرة على تنبيه إنقسام وتكشف تميز الخلية في جنين نبات الداتورة الحديث العمر جداً وهذه الأجنة لاتمثل ولاتبنى عوامل النمو هذه . وبعد ذلك بسنوات قليلة أوضح كابلن وستيوارد أن مخلوطاً مكوناً من هذه العوامل الموجودة في سائل أندوسيرم جوز الهند وال IAA كان له المقدرة على استحثاث الخلايا البالغة في الإنقسام والنمو السريع في مزارع الأنسجة.

في عام ١٩٤٤ أعلن فان أفريك أن المستخلصات غير المتقاء (أي الخام) لبويضات الداتورة والخميرة وأجنة القمح وكسب اللوز (أي دقيق اللوز) تشجع نمو جنين الداتورة النامي في مزارع الأنسجة . ولأن المادة أو المواد المسؤولة عن هذه الظاهرة يبدو أنها منتشرة الوجود، لذلك فحص العلماء مصادر نباتية أخرى لاكتشاف وجود المواد المشجعة للنمو الطبيعية الداخلية وميورنيك إحدى هذه المواد المشجعة للنمو الطبيعية الداخلية التكوين . أكتشف مك لان وميورنيك إحدى هذه المواد في حبوب الذرة النامية في طورها البني وأطلقا عليها إصطلاح سينجامين وهذه التسمية نشأت بسبب وجود هذه المادة بكميات كبيرة في حبوب الذرة النامية بعد حدوث الإخصاب والذي يطلع عليها علمياً (أي اتحاد الجاميطات المذكورة والمؤنثة) . ومن أوجه عديدة فإن السينجامين يبدو أنه مشابه للزيتين من الناحية الكيميائية والبيولوجية والذي عزل فيما بعد وحددت خواصه من حبوب الذرة ذات طور النضج اللبني ، إلا أن السينجامين لم ينق ولم تعرف هويته (أي تركيبه الكيميائي) . وعلى أي حال فبعد ذلك بمدة طويلة أوضح كل من نيتين وبوشيسين أن مستخلصات الطور اللبني لحبوب الذرة تشجع إنقسام الخلية بسبب وجود العديد من العوامل النشطة والتميزة عن الأوكسينات (خلافاً للأوكسينات) .

وكما ذكرنا سابقاً أن هيرلاندت أثبت في أوائل أعوام ١٩٠٠ أن المواد المنتشرة من اللحاء (منتشرات اللحاء) تنبه وتحت تكاثر الخلايا في نسيج درنات البطاطس، وفي أوائل الخمسينات من القرن العشرين لاحظ كل من جابلونسكي وسكوج أن خلايا النسيج الوعائي تحتوي على مواد تنبه وتحت انقسام خلايا نباتات الدخان، وامتداداً لهذا العمل درس كارلوس أ. ميلر، وفي أبحاثه التي أجريت في ويسكونسن كدارس لما بعد الدكتوراه، العديد من المصادر الطبيعية للمواد التي تشجع انقسام الخلية، ولاكتشاف نشاط هذه المواد ابتكر فريق العمل في جامعة ويسكونسن اختباراً حيوياً حساساً وخاصاً بالعوامل التي تسبب تنشيط انقسام الخلايا وهو استخدام قطع من سيقان أنواع نخاع الدخان، وقد لاحظوا في البداية أن خليط مستخلص الخميرة مع أندول حمض الخليك أظهر نشاطاً مثله في ذلك مثل لبن جوز الهند في تنشيط انقسام الخلايا المستمر في قطع نخاع ساق الدخان المنزوعة في مزارع الأنسجة، وبما أن مستخلص الخميرة يكون ميسوراً ويمكن الحصول عليه بكميات كبيرة، لذلك فقد استخدم كمصدر لمثل هذه المواد النشطة، وأوضح ميلر وزملاؤه فيما بعد أن المادة النشطة من المحتمل أن تكون بيورين، أوضح سكوج ومجموعته من قبل أن الأدينين وهو من البيورينات يظهر تشجيعاً قليلاً للنشاط الانقسامي للخلايا في حالة اختباره بطريقة الاختبار الحيوي لنخاع ساق الدخان، بعد ذلك اكتشفت مصادر غنية للبيورينات، وعلى وجه الخصوص "DNA الحيوانات المنوية الرنجة" والتي خزنت لفترة من الوقت تحت الظروف العادية حيث وجد أنها تحتوي على منشط نشط جداً في استحثاث انقسام الخلايا عند تقييمه بالاختبار الحيوي لنخاع ساق الدخان.

وعلى الرغم من أن الـ DNA الطازج لم يكن له نشاط في هذا الشأن إلا أن الـ DNA المعتق (أي المخزن) أو المعقم في الأوتوكلاف ينتج مواداً نشطة في استحثاث انقسام الخلايا، وكان من نتيجة هذه الأبحاث أن تمكن ميلر وزملاؤه من عزل وتنقية مركب بيوريني على صورة بلورية من (DNA الحيوانات المنوية للرنجة)، وتوصلوا إلى تركيبه الكيميائي ووجدوه "٦ - فيرفوريل أمينو بيورين"، وأطلقوا اسم كينتين لأنه يسبب تشجيع انقسام الخلايا في مزارع أنسجة خلايا الدخان، ومن المدهش حقاً والمتناقض أيضاً أن المواد ذات التأثير الهام لنمو النبات مثل أندول حمض الخليك والكينتين قد عزلت في البداية من مصادر غير نباتية.

ولقد تمكن هال ودي روب من تصنيع الكينتين، فقد وجد أن وضع مخلوط من فير فوريل الكحول والأدينين في الأتوكلاف وتحت هذه الظروف ينتج الكينتين صناعياً، وعلى ضوء هذه الحقيقة والمعلومات الدالة على أن مركب الكينتين هو ناتج هدمي أو تحللي لمركب دي أوكس أدنينوزين لجزئ الـ DNA المخزن (أي المعتقد) أو الموضوع في الأتوكلاف، لذلك فإن الكينتين يبدو أنه ناتج من صنع عملية العزل نفسها.

ونتيجة لاكتشاف الكينتين ابتداءً عصر جديد في أبحاث منبهات انقسام الخلايا في النبات، وحتى الآن لم يكتشف مركب الكينتين في النباتات على الرغم من احتمال وجوده بصورة طبيعية في النبات كناتج انحلال كجزء من تحولات الـ DNA في النبات.

عندما اكتشف الكينتين في البداية، اقترح العلماء اصطلاح الكينين كاسم عام للمواد المشابهة للكينتين، إلا أن اصطلاح الكينين كان مستعملاً للدلالة على بعض عديدات الببتيد المعينة والمعزولة من الحيوانات والتي لها خصائص في تنبيه تقلص أو انقباض الأوعية الدموية والعضلات الملساء، لذلك فقد اختار سكوج وآخرون اصطلاح " سيتوكينينات " وذلك للتمييز بين الهرمونات النباتية عن " الكينينات الحيوانية "، وقد لاقى اصطلاح سيتوكينين قبولاً واسع النطاق للدلالة عن المركبات التي تظهر خواص منظمة لنمو النبات بطريقة مشابهة للكينتين .

أدى اكتشاف الكينتين إلى تشجيع التمثيل الصناعي لمئات من المركبات المشابهة له وتشجيع الدراسات الخاصة بتأثيره على الاستجابات الحيوية المختلفة، وكذلك تشجيع الأبحاث الخاصة السيتوكينينات الموجودة طبيعياً. وعلى الرغم من أن ميلر وسكوج وآخرين قد خلقوا واختبروا عدة مئات من المواد المشابهة أو المناظرة للكينتين وذلك باستخدام العديد من الاختبارات الحيوية، إلا أن مركبي الكينتين و ٦. بنزيل أدنين هما أكثر المواد شيوعاً واستعمالاً في الدراسات التي تختص بالتأثيرات الفسيولوجية للسيتوكينينات .

ولقد اتضح من فحص أكثر من مائة مركب نشط من استبدالات الكيمائية لمشتقات الأدينين المصنعة إلا أن جميع الملاحظات تؤيد فكرة أن مشتقات الأدينين تشكل الجزء الأعظم من السيتوكينينات الموجودة طبيعياً . ويجب ألا يغيب عن ذهننا أن المركبات الأخرى مثل فينيل يوريا والأوكسنات والجبريلينات تشجع انقسام الخلايا تحت ظروف معينة .

-اكتشاف وعزل الزيوتين ومشتقاته :

اعتبر الباحثون الأوائل أن حبوب الذرة في طور نضجها اللبني مشابهة نوعاً للأندوسبرم اللبني لجوز الهند. وكما ذكرنا من قبل أن ملك كلان وميرنيك قد اكتشفا في عام ١٩٥٢ م السينجامين، وهو عامل نمو مرتبط بإنمائية جنين الذرة ، وبعد خمس سنوات من نشر الأبحاث الخاصة باكتشاف الكينتين ، نشر ميلر أبحاثاً عن عزل البيورين له خواص السيٲوكينين من حبوب ذرة في طور نضجها اللبني . وحدد ميلر في عام ١٩٦١ م خواص هذه المادة وتركيبها الكيميائي وهو (٦ . سبستيوٲيد أمينو بيورين) وتتكون من خمس استبداليات كربونية وتحتوي على مجموعة هيدروكسيل، ومجموعة ميثيل ، ورابطة زوجية . ولقد تأخر نشر هذه المعلومات حتى عام ١٩٦٤ م. وفي نفس الوقت حصل ليذا م على بلورات مركب أسماه (زيتين) وله نفس مكونات مادة ميلر . وبعد الحصول على خصائص (الطيف الكتلي) لمركب الزيتين ظهر أنه { ٦ . ٤ . هيدروكسي . ٣ . ميثيل . ترانس . ٢ . بتيل أمينو } بيورين { بواسطة ليذا م . حضر هذا الزيتين كل من شو وويلسن وأثبتا أن مركب الزيتين يوجد بصورة طبيعية وليس ناتجاً صناعياً ينتج أثناء عملية العزل نفسها . ولقد نشر ليذا م وميلر عام ١٩٦٥ م أن المركب الذي عملا عليه باستقلال عن بعضهما كان في الحقيقة هو الزيتين. وقد أظهرت الدراسات التي أجراها ميلر وويذا م عن توزيع الزيتين في نباتات الذرة أنه موجود في الجذور والسيقان والأوراق إلا أن الكمية العظمى من الزيتين توجد في الحبوب أثناء طور نضجها اللبني ، وتتشابه الخواص الحيوية للزيتين مع تلك التي للكينتين ولكن في بعض الحالات يكون الزيتين أكثر منه نشاطاً .

-وجود السيٲوكينينات الطبيعية الأخرى وتوزيعها :

في البداية عُرفت هوية الزيتين كقاعدة حرة ولكن لم تكشف هوية مشتقاته المختلفة . وفي عام ١٩٦٥ م أمدا ميلر على وجود زيتين ريبونيكليوسيد وزيتين ريبونيكليوتيد في حبوب الذرة . وبعد ذلك عضد ليذا م هذه النتائج . ومن عام ١٩٧٢ عُزلت السيٲوكينينات من مصادر عديدة وبعضها سيٲوكينينات طبيعية عادية وبعضها صناعي التركيب، وجميع السيٲوكينينات الموجودة طبيعياً حتى الآن هي مشتقات للإيزوبنتينيل أدنين . على سبيل المثال عزل الباحثون الزيتين من راسح مزرعة الريزو بوجن ومن بذور القرع العسلي وثمار الفاصوليا . كما عزل العلماء أيضاً لريبوكسيل زيتين من مترشحات مزرعة الريزوبوجن، ومستخلصات

جذر الشيكوريا الهندباء، ومن أنسجة كالوس سلالات متنوعة من فول الصويا، ومن سحج أنسجة الورم التاجي لنبات الونكا ومن ثمار الفاصوليا .

ولقد نقيت صورة سس للريبوسيد من مستخلصات الـ RNA الناقل (tRNA) الخاص بالذرة والبسلة والسبانخ . كما عزل ميتيل ثيو . زيتين ريبوسيد من tRNA الخاص بجنين القمح والتقارير الوحيدة والمحددة بوضوح عن وجود مركب الزيتين ريبونيكليتيدي هي تقارير ليذا، حيث تم عزل هذا المركب من الذرة، كما أعلن ميورا وميلر عن اكتشاف نشاط ممثل ونموذجي لهذا المركب في نسيج كالوس لسلالات مختلفة من فول الصويا .

وفي عام ١٩٦٦ م اكتشف ماتسويارة وكوشيميزو وجود نشاط سيتوكيني في بذور نبات الترمس الأصفر، وحدد التركيب الكيميائي لهذا السيتوكين على أنه ٦. (٤) . هيدروكسي . ٣ . ميتيل . بيوتيل . أمينو (بيورين وقد أعطى هذا المركب اسماً دارجاً وهو داي هيدروزيين . بعد ذلك عزل كل من كراسنغ وويذاً ويتجلى داي هيدروزيين ومركبه النيكليوسيدي من ثمار الفاصوليا . ويختلف الداي هيدروزيين عن الزيتين في ان مجموعة الألكيل الخاصة بالمركب الأول تكون غير مشبعة على عكس الزيتين لاحتوي على رابطة زوجية بين ذرتي الكربون الثانية والثالثة .

وهناك نوع آخر من السيتوكينين ذكر وعرف في المراجع المبكرة على أنه مركب داي ميتيل أليل أمينو بيورين ويعرف هذا المركب الآن بصفة عامة على أنه إيزو بنتينيل أدنين ويكتب مختصراً (i^6Ade) ويختلف عن الزيتين في أنه توجد على ذرة الكربون الثالثة مجموعة ميتيل بدلاً من مجموعة إيدروكسيل الموجودة في الزيتين .

وتوجد حالة مهمة على وجه الخصوص بالنسبة لانتشار السيتوكينين كقاعدة غريبة في بعض جزيئات معينة من حمض الريبو نيو كليك الناقل (tRNA) . وفي الحقيقة فإن اكتشاف (i^6Ade) كان بسبب دراسات تسلسل القواعد الخاصة بـ حمض الريبونيكليك (RNA) التي أجراها زاخو ودينج وفيلدمان عندما لاحظوا وجود قاعدة غريبة ملاصقة أو مجاورة للشفرة المضادة الخاصة بـ tRNA الخاص بالحمض الأميني السيرين في الخميرة . هذا بالإضافة إلى أن (i^6Ade) قد تحقق من وجوده في الـ tRNA الخاص بالخميرة وبكتيريا القولون والكبد ، وفي بكتريا الكرنيكتريوم وفي مترشحات بكتريا الكرنيكتريوم .

-السيتوكينينات المرتبطة:

لا يوجد دليل مباشر على ارتباط السيتوكينينات كقواعد حرة مع الأحماض الأمينية (كما هو الحال في الأوكسينات) أو مع البيبتيدات أو البروتينات، ولكن يعتقد العلماء بوجود مستقبلات خلوية خاصة للسيتوكينين تكون موجودة على الأرجح في أغشية العضيات أو السيتوبلازم حيث تقوم بوظيفة الحوامل للهرمونات النباتية، وعلى أي حال فإن هذه التفاعلات المحتملة لا تعرف كمعقدات لتخزين السيتوكينين .

وتوجد آلية (ميكانيكية) محتملة ومهمة في تخزين أو استبعاد نشاط السيتوكينينات، ألا وهي عملية ((الجلسلة)) أو تكون مشتقات كربوهيدراتية أخرى. فلقد وجد مثلاً أن الجليكوزي يرتبط مع ذرة الكربون رقم ٧ (ذرة النيتروجين) للزيتين مكوناً جلوكوسيل زيتين وسمي رافاناتين، حيث وجد ليذام ومساعدوه (54) هذه المادة في البداية بوفرة كبيرة في الفجل.

يوجد جلوكوسيد آخر هو ((٩-جلوكوسيل زيتين)) وفيه يتصل الجلوكوز بموضع ذرة الكربون التاسعة، وهذه الذرة تشغل بسكر الريبوز في مركبات الزيتين ريبوسيد أو زيتين نيوكليوتيد (الشطر الريبوزي) . وفي حالات أخرى تتكون الجليكوسيدات الأقل شيوعاً وذلك بإضافة الجليكوز إلى مجموعة الأيدرو كسيل على السلسلة الجانبية ((لبدل N6)) .

وإذا اخترنا مركبات الجليكوسيدات والريبوسيدات للسيتوكينين بنظام اختباري حيوي مناسب، فإن كل هذه المركبات قد تظهر بعض النشاط الحيوي مع اختلاف في الفعالية لكل مركب، ونحن لا نعرف هل المعقد نشط في حد ذاته ؟ أم أن هذه المركبات كصورة تخزينية وأثناء العمليات الأيضية تنتج القواعد الحرة النشطة حيويًا (السيتوكينينات). ونفس الوضع يكون صحيحاً بالنسبة لمشتقات الميثيل ثيو (-CH₃ S) - على ذرة الكربون الثانية لحلقة البيورين). وفي هذا الصدد تلزم دراسات أعمق وذلك باستخدام المركبات ذات النشاط الإشعاعي الموسومة لتوضيح دور مركبات السيتوكينين المرتبطة في تنظيم نمو النبات والتحكم فيه.

-توزع السيتوكينينات في النبات:

نحن لا نعرف الكثير من التفاصيل عن التمثيل الحيوي للسيتوكينينات في داخل الكائن الحي، ولكننا نعرف أن السيتوكينينات تنتج في المناطق المرستيمية وفي المناطق ذات جهد النمو المستمر، وخلال فترة النمو الخضري من دورة الحياة، تمثل السيتوكينينات في الجذور

خاصة خلال مرحلة البادرة، ثم تنتقل إلى الأجزاء العلوية من النبات. وعادة يمكن إدراك وجود السيتوكينينات في عصارة الخشب الناضج من الأسطح المقطوعة أو في مستخلصات السوق والجذور، وتنتقل السيتوكينينات على الأرجح خلال الخشب. ومن الدراسات المبكرة التي اقتصت بعزل وتوزيع السيتوكينينات، نستطيع أن نستنتج أن السيتوكينينات يبدو أنها تكون موجودة بوفرة في الجذور والأوراق الحديثة العمر والثمار النامية. وعلى ضوء ذلك فقد اقترح العلماء أن هذه الأماكن من النبات تعتبر بصفة أساسية مصبات مجمعة (بالوعات) ويرجع ذلك إلى التركيزات العالية نسبياً من السيتوكينينات والهرمونات النباتية الأخرى في هذه الأماكن بالمقارنة بأجزاء النبات الأخرى، وسوف نناقش فيما بعد أن السيتوكينينات على الأرجح تكون مهمة جداً في تأسيس هذه ((البالوعات)) في الأماكن ذات النشاط الأيضي العالي، ونحن لا نعرف بالضبط الآن ما إذا كانت السيتوكينينات تنتقل إلى أماكن (البالوعات) هذه أم أنها تبنى في أماكن هذه البالوعات نفسها.

- التمثيل الحيوي للسيتوكينينات:

ترجع أغلب معلوماتنا المحددة الواضحة عن التمثيل الحيوي السيتوكيني إلى المعلومات الخاصة بتكوين الأدنين ويشترك هيكل الحلقة الخاصة بالأدنين من جزئيات عديدة صغيرة، ويأتي النتروجين الذي على ذرة الكربون الأولى من النتروجين الأميني الخاص بالأسبريت وتأتي ذرة الكربون الثانية من فورميل بدء - فولات، ويأتي النتروجين الذي على ذرة الكربون الثالثة من نتروجين أميد الجلوتامين، أما ذرات الكربون الرابعة والخامسة والنتروجين التي على ذرة الكربون السابعة فيتكونون من جزئ الجليسين بالكامل. أما ذرة الكربون السادسة فتشتق من CO_2 ، وتأتي ذرة الكربون الثامنة من ميثيل إيديدين يدء - فولات، أما ذرة النتروجين على ذرة الكربون التاسعة فتأتي من نتروجين أميد الجلوتامين. وتشتق مجموعة الأمين التي على ذرة الكربون السادسة من نتروجين الحمض الأميني الأسبريت.

في الكائنات الحية يحدث بناء حلقة البيورين على فسفات سكر الريبوز. وتحدثنا كتب الكيمياء الحيوية بتفاصيل هذا التجمع بين البيورين الفسفات كنتاج نهائي، فإنه من المرجح أن قاعدة الأدنين الحرة أو حتى الأدنين سيتوكينين المستبدل يشقان من مركب أدنيزين أحادي الفسفات أو ريبوسيد سداسي الاستبدال. وتركيب حلقة السيتوكينين في tRNA تتكون على الأرجح حسب سلسلة التفاعلات الموضحة في (الشكل ٢٠-٣) يتبعها إضافة بالمركب

الاستبدالي ذي خمس ذرات كربون من مركب أيزو - بنتينيل بيروفسفات. والسيٲوكينينات (الزيتين وداى هيدروزيتين) فإنها على الأرجح تتشأ من تحور السلسلة الجانبية، كذلك فإن مجاميع الميثيل والكبريتات والموجودة في ميثيل - ثيو سيٲو كينينات يبدو أنها تضاف إلى جزئيات السيٲوكينينات الموجودة في tRNA أو تضاف إلى مركب أدينوزين أحادي الفسفات أو أدينوزين الريبوسيد وهناك افتراضات أيضاً حول ما إذا كانت السيٲوكينينات تتحرر من الأحماض النووية أم تتمثل مستقلة عنها.

-الاختبارات الحيوية للسيٲوكينينات:

بالرغم من أن المجرين الأوائل قد استخدموا عديداً من نظم الاختبارات الحيوية للكشف عن السيٲوكينينات، إلا أن أعظم هذه النظم حساسية وتخصصاً هي الاختبارات الحيوية الخاصة بمزارع أنسجة الكالوس النباتية. ولقد ذكرنا سابقاً الأهمية التاريخية لاختيار نخاع ساق الدخان. أما مزارع كالوس فلقات فول الصويا المفصولة التي كشف عنها ميلر قد استخدمت منذ أوائل الستينات من هذا القرن، كذلك كشف ليذا م عن اختبار تضخم فلقة الفجل المفصولة والتي استعملت كالطرق الحيوية الأخرى لدراسة فعل وعمل السيٲوكينين .وبفحص قائمة نظم الاختبارات الحيوية نستطيع أن نستنتج الاستجابات الواسعة ومدى الطيف الواسع التي تعزى للسيٲوكينينات. فنجد أن السيٲوكينينات تؤثر في إنبات بذور الخس، ونمو الجذر وانقسام الخلية والتضخم والتكثف الخلوي، وتطور وإنماء البراعم الجانبية السوق وانسباط واتساع الأوراق والاستبقاء والاحتفاظ بالكلوروفيل في الأوراق المفصولة (أي تأخير الشيخوخة)

-التأثيرات الفسيولوجية :

بعد اكتشاف الكينيتين بمدة وجيزة نشرت عدة أبحاث تصف تأثيره على النظم المختلفة لنمو النبات، وأغلب هذه الأبحاث تتعلق بتأثير الكينيتين المشجع لانقسام وتضخم الخلايا. وعلى أي حال فإن السيٲوكينينات تنظم عديداً من الاستجابات التي ربما تنتج أو لا تنتج من التأثير المباشر للسيٲوكينينات.

-انقسام الخلية:

لاحظ جابلونسكي وسكوج تنبيه الانقسام الخلوي في مزارع كالوس نخاع ساق الدخان، ولاحظا أنه بالإضافة إلى الكينيتين لا بد من إضافة الأوكسجين (إندول حمض الخليك) في بيئة النمو وذلك حتى يستمر نمو و بقاء نسيج النخاع حياً في المزرعة . وعلى الرغم من أن

كلاً من منظمي النمو يعطيان تأثيراً ضعيفاً عند استعمال كل منهما على حدة، لكن أثر كل منظم إذا استعمل على حده لا يدوم ولا يبقى. ويبدو على الأرجح أن التأثير المنشط والمشاهد عند بدء استعمال كل من إندول حمض الخليط. وعندما يوجد كل من المركبين معاً وبالتركيزات الملائمة (مثلاً للكينيتين ٠,٥ محجم /لتر وللأندول ٥ محجم /لتر) مع توفر الفيتامينات المناسبة والمعادن فإذا الخلايا تنقسم وتتضخم وتعطي كتلة مفككة غير منكشفة من الخلايا وفي الغالب ثلاثية التضاعف. هذه الكتلة من الخلايا غير المتكشفة من الخلايا وفي الغالب ثلاثية التضاعف. هذه الكتلة من الخلايا غير المتكشفة يشار إليها بنسيج الكالوس.

وظاهرة تنبيه انقسام الخلايا وبالتالي نمو الكالوس في وجود الأكسجين يظهر أنها صفة عامة مميزة لجميع السيتوكينينات. وإذا تغيرت النسبة بين كل من الكينيتين وأندول حمض الخليك بحيث تكون في صالح الكينيتين وهذا يتأتى سواء بإضافة كمية أكبر من الكينيتين أو باستعمال كمية أقل من إندول حمض الخليك، فربما يحفز ذلك تكشف الكالوس ليعطي نباتات ذات سيقان وأوراق. ولكي يحدث الانقسام الخلوي، فإن سلسلة منظمة من الأحداث لا بد أن تحدث (ألا وهي تخليق الـ DNA، وانقسام النواة وانقسام السيتوبلازم). وهنا يبرز سؤال، هل أندول حمض الخليك أو السيتوكينين كل بمفرده له تأثير محدد على أي خطوة في هذا التسلسل؟ تبدو الإجابة على هذا السؤال - نعم. وجد داس وياتو وسكوج أن كلا من الكينيتين، الـ IAA إذا استعمل كل بمفرده يشجع تخليق الـ DNA في مزرعة نخاع الدخان، حيث وجدوا أيضاً أن كلاً من منظمي النمو لا زمان لعملية انقسام النواة بالرغم من أن الـ IAA يسود في هذه الخطوة. بالإضافة إلى ذلك فقد اقترحوا أنه عندما يوجد أي من إندول حمض الخليك أو الكينيتين بتركيزات عالية فإن الآخر يشكل عاملاً محدداً على الأقل لإحدى الخطوات الثلاثة في التسلسل اللازم لاتمام انقسام الخلية.

ودعمت الدراسات التالية مثل هذا الاتجاه من التفسير، واستنتجت الخلاصة القائلة بأن السيتوكينينات تعمل كمحرك خاص لعملية انقسام السيتوبلازم. وهنا تبرز مرة ثانية كما ناقشناها فيما سبق العلاقة بين الجبريلينات وإندول حمض الخليك عن أهمية التوازن بين هرمونات النمو في النبات، وذلك لتنظيم نمو وإنمائية النبات.

-تضخم الخلايا والأعضاء :

تتبعه وتسبب السيٲوكينينات أيضاً تضخم الخلايا ، وهذا التأثير يقترن أيضاً ب IAA والجبريلينات. فمعاملة الأفراس الورقية المفصولة من أوراق الفاصوليا (الشاحبة ظلاميا بالكينيتين تسبب تضخم الخلايا ، وهذا التأثير للكينيتين في مزارع أنسجة نخاع الدخان أي جذور الدخان وفي نسيج الخرشوف المفصول. وقد لوحظ أيضاً تضخم الخلايا بعد المعاملة بالسيٲوكينينات الأخرى خلاف الكينيتين وحيث أن استحثاث السيٲوكينين لتضخم الخلايا قد ظهر بوضوح إلا أنه لا يعتبر العامل الوحيد المسبب في انقسام الخلية .

ومن الحقائق الغريبة هي أن السيٲوكينينات تشجع التضخم في نسيج الدخان واستطالة الأجزاء العليا لبادرات الفاصوليا النامية في الظلام ، إلا أنه يثبط عملية استطالة قطاعات السيقان المختلفة ، ويبدو أن مثل هذه التأثيرات المتناقضة ما هي إلا بسبب الظروف الفسيولوجية المختلفة للمادة النباتية أكثر منها بسبب النشاط الجزئي المختلف للمادة الفعالة.

-إنبات بذور الخس :

يشجع الضوء الأحمر إنبات بذور الخس ويثبط هذا الإنبات بالأشعة تحت الحمراء (أي الضوء الأحمر البعيد). إذا نعت بذور الخس في محلول الكينتين أو أحد السيٲوكينينات الأخرى ثم أنبت في الظلام فإن إنبات هذه البذور المعاملة يكون أعلى بدرجة معنوية عن إنبات بذور المقارنة (الكنترول) النامية في الظلام، وكانت نسبة إنبات بذور الخس المعاملة بالكينتين مماثلة لنسبة إنبات البذور التي عوملت بالضوء الأحمر. فضلاً عن ذلك فإن التثبيط الناتج عن معاملة البذور بالضوء الأحمر البعيد يمكن التغلب عليه وعكس أثره ولو جزئياً وذلك بنقع هذه البذور في محلول السيٲوكينين لمدة ١٢ إلى ١٨ ساعة قبل المعاملة بهذا الضوء .

-تفتح البراعم والنمو :

يدل العمل الأصلي في تجارب مزارع كالوس الدخان أهمية دور السيٲوكينينات الأساسية في التحكم في نشأة الأغصان والسيادة القمية .

ولقد ناقشنا من قبل السيادة القمية ألا وهي تثبيط نمو البراعم الجانبية بالأوكسين المنبعث من البرعم الطرفي، والخصائص المتحركة في هذه المظاهر لم تفهم بالضبط ومن الممكن أن تتضمن عوامل أخرى خلاف الـ IAA والتي تتداخل معه في العمل. كما إرتنا

ويكسون وثمان في دراستهما عن الفعل المتبادل المشترك للـ IAA والكينتين على ظاهرة السيدة القمية، أن نمو البراعم الجانبية قطع سيقان البسلة قد ثبت عند وضع هذه القطع في محلول مزرعة يحتوي على الـ IAA كما هو متوقع . وبالطبع فإن نمو هذه البراعم الجانبية على القطع الساقية لم يثبت في حالة محلول المزرعة المائي المغذي غير المحتوي على الأوكسين، إلا أن إضافة الكينتين مع الـ IAA يحفز وينبه نمو هذه البراعم وقد لاحظ ويكسون وثمان أن تأثير الكينتين على السيادة القمية يمكن ملاحظته أيضاً على الأغصان الكاملة، أي في وجود البرعم الطرفي. فقد وجد أيضاً - كما هو الحال في الدراسات الكلاسيكية للسيادة القمية - أن إزالة البرعم الطرفي ينبه نمو البراعم الجانبية أما إذا أعيد البرعم الطرفي مرة أخرى إلى مكانه فإن البراعم الجانبية تثبط بالكامل، ولكن إذا نزع المجموع الخضري الكامل في محلول الكينتين فإن تثبيط البراعم الجانبية الناشئ عن فعل البرعم الطرفي يزول إلى حد كبير.

أوضحت أبحاث أخرى عديدة التأثير المنبه للـ سيتوكينينات في استحثاث نمو البراعم الجانبية . وعلى سبيل المثال لاحظ توري أن الكينتين ينشئ المنشئات البرعمية الأولية في قطع جذور نبات العليق وكان هذا التأثير السابق أكثر وضوحاً وتميزاً إذا ما نميت تلك القطع الجذرية في الظلام .

في إحدى التجارب نفعت بادرات الفاصوليا التي يبلغ عمرها خمسة أيام في محلول من الكينتين، ثم أنميت بعد ذلك لمدة ٤٦ ساعة وكانت النتائج هي : زيادة اللون الرطب للسويقات الجينية العليا - وزيادة اتساع انبساط الأوراق - وزيادة استطالة الساق وأعناق الأوراق. بالإضافة إلى ذلك فإن الزيتين يشجع نمو الأغصان الثانوية في بادرات البسلة، كما يعتقد أنه المادة الكيميائية (الزيتين) المسؤولة عن الكثافة المفرطة في التفريع الثانوي وهو المظهر المتسبب عن الإصابة وتحفره بكتريا الكورنوبكتريوم .

يبدو أن السيادة القمية تحكم بالتوازن والاعتزان بين التركيزات الداخلية لكل من السيتوكينين والـ IAA، فقد اقترح بعض الباحثين أن السيتوكينين له تأثير مثبت مباشر على إنتاج أنزيم أوكسيداز أندول حمض الخليك. وإضافة السيتوكينين إلى البراعم الجانبية من المحتمل أن يثبت تخلق صور متعددة معينة لإنزيم أوكسيداز الـ IAA والتي تنتج طبيعياً عند انتقال الـ IAA من البرعم الطرفي، ويكبح نشاط أوكسيداز الـ IAA ، فإن الأوكسين المنتشر ربما ينبه نمو البراعم الجانبية وإنمائية الأغصان. وبالإضافة إلى احتمالية تثبيط تحليل الأوكسين

السابق الإشارة إليها فإن السيتوكينينات يمكن أن تنشئ ميكانيكية جذب ((بالوعات)) في البراعم الجانبية والتي تحفز سرعة انتقال المغذيات إليها والتي تتضمن منظمات نمو أخرى والفيتامينات والعناصر الغذائية اللازمة لنشأة البراعم ونمو الأغصان. والعلاقة الفعلية للتأثيرات المباشرة للسيتوكينينات على تخليق أوكسين IAA أو تأسيس (البالوعات) تشكل افتراضات جيدة لإجراء المزيد من التجارب على النباتات الكاملة في المستقبل .

-الحفاظ على الكلوروفيل وتأخير الشيخوخة في الأوراق:

إذا فصلت الأوراق الناضجة المكتملة وظيفياً عن النبات فيحدث تحلل سريع للبروتين في الأنصال ويصاحب هذا التحلل هجرة كل من: المكونات النيتروجينية اللابروتينية - ومكونات الليبيدات- ومكونات الأحماض النووية ،وذلك من خلال الأغشية المختلفة إلى الأعناق، ويعقب ذلك بسرعة تحلل الكلوروفيل مع الإسراع في اختفائه.

وكان شبنل هو أول من أثبت عام ١٩٥٤م أن تكوين الجذور على الأوراق المنفصلة نتيجة للمعاملة بال-IAA قد أعاق بداية أعراض الشيخوخة في هذه الأوراق ، وظلت هذه الأوراق بما تحمله من منشآت الجذور الأولية النامية في حالة صحيحة جيدة لعدة أسابيع. واقترح شبنل أن الجذور أو الأعناق الخاصة بالأوراق المفصولة تنتج هرمونا ينتقل إلى النصل حيث يعمل على إعاقة الشيخوخة . ودلت ملاحظات رتشموند ولانج وآخرون أن معاملة الأوراق المفصولة بالسيتوكينين يطيل فترة حياتها عن طريق تأخير البروتين وفقد الكلوروفيل ،ومن ثم اختفاء الكلوروفيل (فقد اللون الأخضر) يستخدم كدليل جيد لدراسة أثر المركبات على الشيخوخة .

وخلال الدراسات المبكرة لخواص السيتوكينينات الحافظة للكلوروفيل، لاحظ الباحثون أن حفظ البروتين والكلوروفيل ليست صفة خاصة ومحددة بالسيتوكينينات فقط، فقد لاحظ بيرسون وسامبورسكي وفورسيث أن مركب بنزيميدازول يؤخر شيخوخة أوراق القمح المفصولة. كما لاحظ باحثون آخرون أن الأوكسينات بما فيها IAA وأحماض فينوكس حمض الخليك الكلورونية والجبريلينات لها نفس التأثير على الأوراق المفصولة من النباتات المختلفة. وتستخدم طريقة حفظ الكلوروفيل في الأوراق المفصولة للكشف عن السيتوكينينات والجبريلينات في نظم الاختبارات الحيوية المتعددة .

أما فيما يختص بالحفاظ الاستقبائي للكلوروفيل في الأوراق المفصولة فقد اقترح أسبورن في أوائل الستينات من القرن الحالي أن هذا الاستبقاء يكون من خلال وساطة وتنشيط نظام ((بروتين)) RAN. وقد أعلن سيجورا ويوميمورا وأوتا أن الكينيتين يشجع صافي اصطناع RAN في الجزئيات الميكروزومية والسييتوبلازمية لأقراص الدخان الورقية. وأظهرت دراسات أخرى بعد ذلك أثر السييتوكينينات على اصطناع RNA والبروتين، وما زلنا لا نعرف الميكانيكية بالضبط.

ولقد وجد أن ما يسمى بالجزر الخضراء الناتجة عن تجمع الكلوروفيل (مساحات خضراء) وهي تتكون من خلايا غنية بالنشا، تلك الجزر تنتشر تبادليا مع الأنسجة الورقية المصفرة والمتاخرة وهذه المظاهر (التبرقش) من خصائص الأمراض النباتية التي تسببها فطريات معينة (على وجه الخصوص الأصداء) والفيروسات. وهذه الجزر الخضراء يتم الاستبقاء عليها بفعل السييتوكينينات التي تخلق إما بالكائن الحي المسبب للمرض (المعتدي) أو تخلفها خلايا النبات العائل. وهذا المظهر من مظاهر العلاقة بين العائل و الطفيل غير واضحة - واستيطان السييتوكينينات في هذه المساحات تبدو أنها تسبب الاستبقاء على الكلوروفيل من جهة، ومن جهة أخرى تعمل على إنتاج (بالوعات) تعمل على تراكم المغذيات التي تدعم تكاثر الطفيل.

والإضافة الخارجية للسييتوكينينات تكون فعالة في الحفاظ على الأزهار طازجة وكذلك في الحفاظ على الخضراوات والثمار أثناء فترة ما بعد الحصاد. ولم تستعمل السييتوكينينات كمواد حافظة للمنتجات النباتية على نطاق تجاري في الولايات المتحدة وذلك بسبب القيود التي تفرضها الحكومة بشأن تعريض مواد الطعام إلى الكيماويات المختلفة.

-عمل السييتوكينينات:

أظهرت تحضيرات حمض TRNA من مصادر نباتية وحيوانية احتوائها على السييتوكينينات، ويكون شطر البورين الخاص بالسييتوكينين مكوناً من مكونات سلسلة tRNA ومجاوراً لعكس الشفرة، وتؤثر السييتوكينينات على الأرجح على عملية بناء البروتين عن طريق إشراكها في عملية اتصال tRNA مع معقد الريبوزوم أثناء تمثيل البروتين. والتحكم في ربط الأحماض الأمينية بهذه الطريقة يمكن أن يقدم لنا التفسير لمشاركة السييتوكينينات في العديد من التأثيرات الفسيولوجية. والخلاف أو الاعتراض على هذه الفكرة السابقة باعتبارها الميكانيكية

الأساسية لعمل أو فعل السيتوكينينات هو أن السيتوكينينات المضافة خارجياً لا تدمج كجزيئات كاملة في جزيء tRNA خلال عمليات التمثيل، وعلى الأقل لم يثبت الباحثون هذا الإدماج تجريبياً .

-الفعل المتبادل للسيتوكينينات والأحماض النووية

اقترح بعض العلماء أن الأحماض النووية تعمل كمصدر خلوي للسيتوكينينات الذائبة، وبجانب وجودها في حمض الـ tRNA وتوجد أماكن أخرى لفعل وعمل السيتوكينينات والسيتوبلازمية أو السيتوكينينات الخارجية الإمداد. وعلى ضوء إنتاج الكينيتين من تحلل دي أوكسي أدينوزين، فإن الفكرة السابقة استحققت الجدارة على الرغم أن إنتاج الكينيتين مباشرة من الأحماض النووية من الصعب تصور حدوثه بسبب عدم التوافق في الكيمياء الفراغية للسيتوكينينات المشتقة مباشرة من الأحماض النووية (صورة ٥) والمشتقات السيتوكينينية الحرة (صورة ترنس). وفي هذا الشأن فلا بد لنا أن نحصل على تفاصيل ومعلومات كثيرة عن مستويات الصور المختلفة الموجودة في الحياة (الكائن أو الخلية الحية) .

توجد عوامل كبرى عديدة تدل على أن السيتوكينينات تتفاعل مباشرة مع الأحماض النووية وهذه العوامل هي:

- (١) تركيب السيتوكينين الكيميائي وعلى وجه الخصوص حلقة الأدينين وبالتالي فعاليتها. (٢) وجود مركبات سيتو كينية ريبونوكليوسيدات وسيتوكينية ريبونوكليوتيدات نشطة في الخلية. (٣) ينبه وينشط السيتوكينين اصطناع كل من (RNA) والبروتين. (٤) ينبه السيتوكينين نشاط أنزيمات معينة وتكوين نواتج تفاعلها. (٥) وجود السيتوكينينات في الـ (RNA) في المادة الحية. (٦) وجود ارتباط بين الكينيتين والأوليغونوكليوتيدات.

وطبقاً لبعض الأفكار الأولى التي قدمها علماء فسيولوجيا الحيوان فإن الفعل المتبادل بين الهرمونات والمادة الوراثية أو مكونات المادة الوراثية العضية تكون مصحوبة بانتقال الهرمونات من خلال المستقبلات، أما علماء النبات فلم يثبتوا صراحة وجود مستقبل محدد لأي هرمون نباتي، إلا أن السيتوكينينات وكذلك الأوكسينات والجبرلينات تؤثر بوضوح في الخواص الفيزيائية للـ DNA. ولقد وجد هندي وويذام وشيمان أن الجزيئات النشطة حيويًا والتي تعمل كمنظمات للعديد من العمليات الفسيولوجية في النباتات والحيوانات يمكنها على الأقل نظرياً أن تتفاعل مع جزء الـ DNA المزدوج الأحبال عن طريق الإندساس البيني وكما أشرنا

من قبل في فصل الجبريلينات، فإن هذه العملية تتضمن الوضع المناسب في جزئ بين أزواج القواعد لجزئ الـ DNA المزدوج الأحبال. والإندساس البيني للسيتوكينين في جزئ الـ DNA لابد أن يتسبب في إحداث تحورات في الوسادة (أي القالب أو الإستمبة) مثل تبديلات الهيكل والقراءة الخاطئة وكبح الجين وإزالة كبح الجين ... وهكذا، وهذه العمليات مهمة لميكانيكيات عملية النسخ والترجمة وتلك مهمة العديد من العمليات الفسيولوجية وعمليات التشكل الوراثية المظهرية، وكذلك من المحتمل جداً ارتباط السييتوكينينات مع الـ DNA المزدوج الأحبال (مثلاً تكوين معقدات عكس الشيفرة والتتابع الشفري للحمضيين النوويين mRNA و tRNA) إلا أنه حتى اليوم لا يوجد تدعيم محدد تجريبياً يؤيد تلك التخيلات.

يوجد دليل على ارتباط السييتوكينينات مع البروتين الريبوزوني مما يؤدي إلى اقتراح وجود مكان واحد على الأقل لفعل السييتوكينين على الريبوزوم وتأثيره على بناء البروتين، وأيضاً بناء على اعتبارات التأثيرات الملاحظة حديثاً والتي تدل على أثر الزيتين على تحورات الجدار الخلوي ، فمن المحتمل أن السييتوكينينات لها أماكن نشاط متعددة في الخلايا النباتية. وأماكن النشاط في الخلية لابد أن تعكس المعلومات الصادرة من جزء الـ DNA .

-السييتوكينينات والمسلك البديل للتنفس

اتضح من الدراسة الحديثة لميلر أن السييتوكينينات تؤثر في تنفس الميتوكوندريا المعزولة من ستة أنواع نباتية وهي: الفاصوليا الشجرية وفاصوليا المنج وفول الصويا والذرة والبسلة والقمح حيث وجد أن السييتوكينينات (٦ بنزيل -أمينوبيورين-الكينيتين) تثبط استهلاك الأوكسجين في الميتوكوندريا إذا أمدت بالمئات كمادة تفاعل، إلا أن الزيتين والأدينين لا تثبط أكسدة الملات في الميتوكوندريا، كذلك فإن (6-BAP) والكينيتين ، و ٦- أيزوبنتينيل أمينوبيورين تؤثر على تنفس الميتوكوندريا المعزولة من ستة أنواع نباتية وهي : الفاصوليا الشجرية وفاصوليا المنج وفول الصويا والذرة والبسلة والقمح، حيث وجد أن السييتوكينينات (٦ بنزيل - أمينوبيورين - الكينيتين) تثبط استهلاك الأوكسجين في الميتوكوندريا إذا أمدت بالمئات كمادة تفاعل، إلا أن الزيتين والإدينين لا تثبط أكسدة الملات في الميتوكوندريا، كذلك فإن (6-BAP) يثبط أكسدة كل من NADH والسكسينات تحت ظروف معينة.

وتثبيط السييتوكينين لأكسدة السكسينات في الميتوكوندريا في وجود أنتي ميسين - أ يكون مشابهاً لذلك التثبيط الذي يسببه حمض سليسيل هيدروأكساميك ، ويوقف مركب أنتي ميسين أ

نظام نقل الإلكترون خلال نظام السيٲوكروم التقليدي . ولكن حمض سيليسيل هيدروأكساميك معروف بأنه مثبط لمسلك التنفس البديل، لذلك فإن الجزء من عملية التنفس الذي يثبط بـسيٲوكينينات معينة في وجود أنتي ميسين أ لابد أن ينتمي إلى المسلك البديل .

بالرغم من أن الملاحظات التي قدمها ميلر تشير الاهتمام بالنسبة لأثر السيٲوكينين على المسلك البديل، لكنه يوجد شك فيما إذا كانت هذه التأثيرات ذات أهمية فسيولوجية . وكما أشار ميلر في أنه لكي يثبط تنفس الميتوكوندريا فإن استخدام السيٲوكينينات النشطة وتركيزات أعلى عن تلك اللازمة لإظهار الأثر الهرموني، أي أن التركيزات تكون أعلى من مدى المجال المطلوب للتأثيرات العقاقيرية كذلك فالزيتين وهو السيٲوكينين الطبيعي ذو الانتشار الواسع ليس مثبطاً فعالاً لأكسدة المواد وسريان تدفق الإلكترونات عن طريق المسلك البديل. وهذا التناقض في فعالية هذا الهرمون الطبيعي (الزيتين) ممكن أن يعكس قابلية مقدرة الخلية على التحكم في تراكم هذا الهرمون . ويشكل تأثير بعض السيٲوكينينات على التنفس الأساسي لمزيد من الأبحاث المتعمقة والتي يمكن أن تمدنا بالإجابات عن تأثيرات السيٲوكينينات عن الأوجه المختلفة للأبيض الخلوي.

٢ - الأثيلين

-التمثيل الحيوي للإثيلين

كان ليبيرمان ومايسون وكوبنشي وواردا ل أول من اقترحوا أن الحمض الأميني الميثونين المحتوي على الكبريت هو المنشئ الأولى الطبيعي ل الإثيلين في النباتات ويعتبر ينج وكووبرات أول من لاحظوا تحت ظرف نظام نموذجي أن الإثيلين يمكن أن يتكون من الميثونين وقد أعلنوا ذلك عام ١٩٦٦م وأظهرت الأبحاث بعد ذلك بسرعة أن معاملة الثمار والأنسجة الخضرية بالميثونين يسرع من إنتاج الإثيلين، هذا بالإضافة إلى أن يانج أثبت باستعمال الميثونين المميز ذرية (الموسوم) أن ذرتي الكربون الثالثة والرابعة الخاصة بالميثونين هما المكونتان للكربون في الإثيلين وتجمعت الأدلة الكثيرة تثبت أن الميثونين هو المنشئ الأولى والمولد ل الإثيلين في العديد من النباتات الراقية ويوضح مسلك التمثيل الحيوي للإثيلين من الميثونين .

وأهم الصفات للتمثيل الحيوي أن ذرة كربون الأولى للميثونين تتصاعد على صورة CO_2 والتي تتحرر مع NH_3 أما ذرة الكربون الثانية فتتحول على حمض الفورميك أما ذرتا الكربون الثالثة والرابعة فتمنحان لـ الإيثيلين كما أثبت ذلك بورج وكلاجت في عام ١٩٦٧م ثم أخيراً بوساطة يانج والكبريت المتبقي يعاد مرة أخرى إلى دورة إنتاج الميثونين.

وأهم الملامح في هذا المسلك الموضح يمكن إيضاحه فيما يأتي:

الخطوة الأولى: تحويل الميثونين (MET) إلى S - أدينوزيل ميثونين - S (SAM) ويحتاج ذلك إلى (ATP) الذي يعطي بيروفسفات والفسفور غير العضوي (PI) .

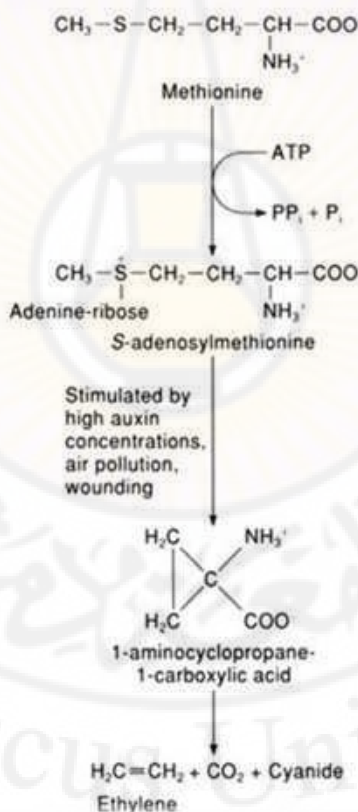
الخطوة الثانية: يتحول (SAM) إلى ١-أمينو سيكلوبروبان -١- حمض الكربوكسيلك (ACC) وهذا التفاعل يحفزه أنزيم تخليق الـ ACC وهذا على الأقل في أنسجة ثمار الطماطم وهذا الإنزيم يتحكم في معدل تكوين الإيثيلين، وتنظم بعض الكيماويات نشاط هذا الإنزيم أو مستواه والتي تشمل الـ IAA، وكذلك بالجروح وفي وجود أو غياب الأوكسجين (حيث ينقص مستوى الإنزيم تحت الظروف اللاهوائية) وكذلك بعض العوامل (من المحتمل هرمونات نباتية) الخاصة بعملية الإنضاج (التسوية). وبمعنى أكثر دقة بميكانيكية ما مجهولة حالياً، فإن كل العوامل السابقة الذكر تعمل بطريق مباشر على حث الإنزيم وبهذه الطريقة تتحكم في معدل تكوين إنزيم ACC وبالتالي تتحكم في إنتاج الإيثيلين . والنقطة الهامة التي يجب التأكيد عليها هي أن الـ IAA ينبه إنتاج الإيثيلين وذلك من خلال فعله الأساسي على حث إنزيم ACC، تلك الحقيقة هامة لتفهم الفعل والعمل الهرموني على ضوء المعلومات الوراثية، وفضلاً عن ذلك فإن الهرمونات النباتية المحثة للإنزيمات لابد أن تتفاعل كيميائياً مع الأحماض النووية. فإن الخطوة الثانية ممكن أن تثبط أيضاً بالمواد التي تثبط الإنزيم مثل الأمينو إيثوكسي فينيل جليسين والأمينو أوكسي حمض الخليك. كذلك فإن أحد الملامح الهامة الأخرى في الخطوة الثانية هي إعادة دخول الكبريت في تمثيل وبناء ميثونين جديد .

في هذا المسلك يوجد مركب ميثيل ((S- أدينوزين)) والذي يؤدي إلى تكوين ((S- ميثيل ريبوز))، وبالتالي يؤدي إلى تكوين الميثونين (الشكل ٧٢).

الخطوة الثالثة: ويحدث فيها تحول ACC إلى الإيثيلين ويترتب على ذلك إنتاج CO_2 ، والأمونيا وحمض الفورميك وتتشتت المركبات الكربونية (فيما عدا الإيثيلين) من ذرتي الكربون الأولى والثانية الخاصة بالميثونين، أما كربون الإيثيلين فيأتي من ذرتي الكربون الثالثة والرابعة

للميثونين. والعوامل التي تؤثر في هذا التفاعل هي العوامل التي تشجع الإنضاج (تسوية الثمار)، والمستوى العالي المثبط من CO_2 ، بالإضافة إلى أن التفاعل يثبط في المستويات العالية من CO_2 ودرجات الحرارة الأعلى من 35 درجة مئوية والعوامل الفاصلة والتي تفصل الفسفرة التأكسدية عن انتقال الإلكترون مثل الداينيترو فينول.

ولقد أشار يانج أن فهم هذا المسلك مع ميكانيكية أو آلية تكوين الإنزيمات في الأنسجة النباتية سوف يؤدي إلى التحكم الناتج والمفيد في العمليات الفسيولوجية الضارة لمرحلة ((ما بعد الحصاد)) ويؤدي كذلك إلى التحكم في إحداث التشكل المورفولوجي الوراثي المتأثرة بالهرمونات النباتية .



الشكل (٧٢): الاصطناع الحيوي للأثيلين

-التأثيرات الفسيولوجية للإيثيلين

لقد عرف العلماء منذ زمن قريب أن الإيثيلين يؤثر على العمليات الفسيولوجية المختلفة في النباتات - ابتداء من الإنبات حتى نضج الثمار . وقد أدرك المزارعون القدماء أن هذا الغاز لابد أن يشجع إنضاج ثمار مختلف أشجار الفاكهة والتفاحة المتجاوزة النضج والتي قد تسمى بالتفاحة الرديئة (أي التالفة) في البرميل تشجع تجاوز نضج التفاح الآخر المجاور لها من خلال إنتاج الإيثيلين. والإيثيلين بمعنى آخر ينبه ويشجع إنزيمات التحلل، وتفكك الخلايا، وتفاعلات إنضاج فسيولوجية أخرى .

كانت الدراسات الفسيولوجية لنضج الثمار - وظهور طرق التحليل الكروماتوجراف الغازي الفصل الأول في لاكتشاف والتعرف الإيثيلين كهرمون نباتي هام وبعض العمليات الفسيولوجية التي تتأثر بالإيثيلين هي: انطلاق وتحرر البذور وسكون البراعم وشحوب البادرات الظلامي ونمو البادرات ونمو الساق وإنشائية الزهرة والثمرة ونمو وإنضاجية الثمرة وتشجيع تساقط كل من الأوراق والأزهار والثمار .

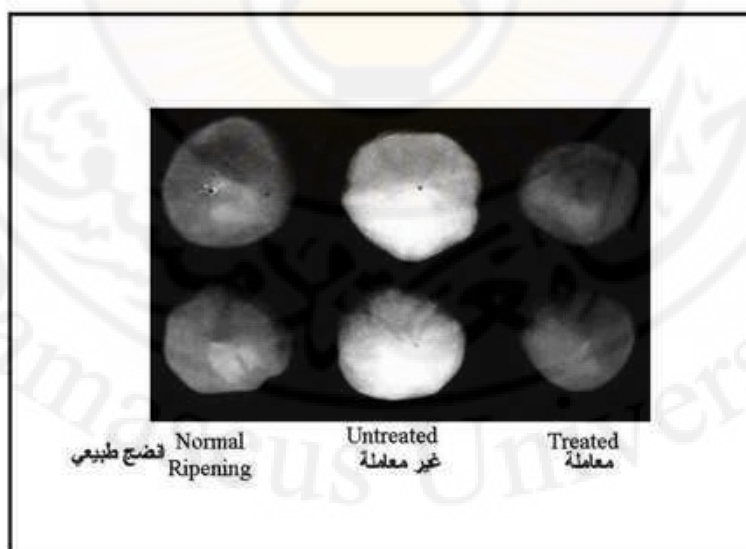
وبالتأكيد فإن الإيثيلين يختلف تماماً في الخواص الطبيعية عن الهرمونات النباتية الأخرى، فعلى درجات الحرارة العادية الطبيعية الملائمة والمناسبة للعمليات الفسيولوجية يكون الإيثيلين على الصورة الغازية وبالتالي فإن تركيبه يكون بسيطاً ($CH_2=CH_2$) . ولكنه يشبه الهرمونات انباتية الأخرى من حيث أن الكميات الدقيقة منه تنتج في الأنسجة النباتية السليمة وتسبب تغيرات جوهرية مثيرة في العمليات النباتية. اختلاف آخر بينه وبين الهرمونات النباتية ألا وهو أنه ينتشر خارجاً من الأنسجة النباتية بسرعة. ويبدو من المحتمل أن العديد من التأثيرات التي قد تنسب إلى الأوكسين بمفرده تحدث في الواقع بتأثير الإيثيلين سواء أكان هذا التأثير بفعل الإيثيلين بمفرده أو بالتعاون مع الأوكسينات. هذا بالإضافة إلى أن الإيثيلين يحدث في المادة الحية بالتجريح وبالاحتكاك (أي الفك والتشيع) وبعض الكيمياويات التي تتضمن الأوكسينات .

-إنضاج الثمار

تعاني معظم الثمار من ارتفاع حاد في معدل التنفس، ثم ما يلبث أن يهبط بالقرب من نهاية الإنضاج (التسوية). وقد أطلق كيد ووست على هذه الظاهرة اصطلاح (طور حدة الارتفاع التنفسي الإنضاج الحرج) وذلك في عام ١٩٣٠م عندما نشرأبحاثهما عن طرز

السلوك التنفسي أثناء تخزين ثمار التفاح، واختصر الاصطلاح إلى (الطور التنفسي الإنضاج الحرج) طور الإنضاج الحرج وأصبح هذا الاصطلاح شائعاً دولياً، وهذا الطور الإنضاج الحرج يعمل كدافع أو محرك في الداخل وتقدم تلك التحولات التي تسرع من تحول الثمرة من حالة عدم النضج إلى حالة النضج (الصلاحية للأكل).

لوحظ قبل اكتشاف والتعرف على الإيثيلين كنتاج طبيعي من النباتات مع شيء من الدهشة أن الثمار الناضجة ينبعث منها ((مواد طيارة)) تعمل على إسراع إنضاج ثمار أخرى مجاورة لها وقد عرفت هذه المادة بأنها الإيثيلين، والذي تم اكتشافه بكميات صغيرة في كل الثمار التي تم اختيارها. وأظهرت القياسات التي أجريت على أنسجة الثمار أثناء نضجها أن كمية الإيثيلين تكون صغيرة جداً في جميع الأوقات ولكن هذه الكمية تزيد أكثر من مائة مرة قبل (طور الإنضاج الحرج) مباشرة أو أثناءه. ولقد وجد أن الظروف التي تبقي أو تعيق النضج مثل درجات حرارة التخزين المنخفضة تعيق أيضاً إنتاج الإيثيلين. وفي النهاية فإن إضافة الإيثيلين للثمار غير الناضجة سوف يؤدي إلى ظهور (طور الإنضاج الحرج) ويسرع من عملية الإنضاج. وهكذا أصبح من الثابت أن الإيثيلين يعتبر هرمون إنضاج الثمار الحقيقي (الشكل ٧٣).



الشكل (٧٣) : دور الأثيلين في عملية إنضاج الثمار (بندورة)

في بعض الأحيان يتوازي إنتاج الإيثيلين مع الزيادة في التنفس خلال (طور الإنضاج الحرج)، وفي بعض الثمار الأخرى يزداد إنتاج بعض الإيثيلين في بداية طور الإنضاج الحرج، ثم يتناقص كلما اقترب معدل التنفس من الذروة . وتتدفق الإيثيلين الذي يحدث في أنسجة الثمرة والذي لا يبدو ببساطة أنه إحدى نواتج (طور الإنضاج الحرج) ولكنه بالأحرى يعمل كدافع ومحرك لعوامل أخرى والتي تبدأ في إنشاء عملية الإنضاج .

ويجب أن نفهم ونذكر أن عملية إنضاج الثمار عملية ديناميكية نشطة تتضمن :

١. تحليل المواد المخزنة. ٢. التليين أو التطرية من خلال التغيرات الإنزيمية للمواد البكتينية. ٣. التغيرات الصبغية، ٤. التغيرات في مكونات النكهة ٥. التغيرات الجوهرية المثيرة في التنفس. ٦. حدوث تفاعلات كيميائية أخرى . ونحن لا نعرف حتى الآن كيف يحفز الإيثيلين الإنضاج، إلا أنه توجد حالياً نظريتان لشرح التغيرات الأيضية التي تحدث أثناء النضج، وفي كلتا النظريتين لابد أن يلعب الإيثيلين دوراً بارزاً .

وقد حاول الباحثون الأوائل أن يفسروا (طور الإنضاج الحرج) على أساس أنه تعبير عن التغير في ثبات التنظيم العضوي، أي التغير في نفاذية النسيج - وهذا يعني التغير في خواص نفاذية الأغشية التي تفصل إنزيمات معينة عن مواد تفاعلها، حيث يحدث هذا التغير خلال (طور الإنضاج الحرج) وهذا بدوره يؤثر في التنفس وعمليات أيضية أخرى. وأدت الدراسات الحديثة للتغيرات في نفاذية الأغشية إلى إحياء هذه النظرية. فقد وجد ساكر على سبيل المثال أن زيادة تسرب ونضج الذائبات في نسيج الموز تسبق بداية ((طور الإنضاج الحرج)) بحوالي ٤٤ ساعة، وتحدث النفاذية العظمى للأغشية عند ذروة التنفس كذلك وجد ينج وبيل من دراستهما على امتصاص الفسفور المشع في أقراص ثمار الزبدية أن ((طور الإنضاج الحرج)) يبدأ بعد حدوث تغيرات في خواص الأغشية الخلوية. ولابد أن نعلم بالتالي أن الإيثيلين قد وجد أنه يسبب زيادة في نفاذية الأنسجة، إلا أن تأثير الإيثيلين على نفاذية الأغشية ربما يكون تأثير غير مباشر. فقد رأى مايك وهيلفي أن الإضافة الخارجية للإيثيلين على بتلات الورد قد سببت زيادة نشاط حمض الأبسيسيك هذا وقد أوضح جليнка أن حمض الأبسيسيك (ABA) قد غير خواص نفاذية أغشية خلايا جذور عباد الشمس.

أما النظرية الثانية فتعتمد في جوهرها على استمالة تكوين الإنزيمات، وتلقت هذه النظرية دعمها من الدراسات التي أظهرت أن زيادة محتوى البروتين يصاحب ويلزم ((طور الإنضاج الحرج))، فقد تتكون إنزيمات جديدة تختص بعملية الإنضاج ويترتب على نشاط هذه الإنزيمات تغيرات في العمليات الأيضية المختلفة والتي تحدث أثناء وبعد ((طور الإنضاج الحرج)) . وقد أثبت فرنكلن وكلين وديلي أن إنضاج الثمار يمكن أن يعاق وذلك بإيقاف تخليق البروتين بمركب سيكلوهيكسيميد عند استعماله في المرحلة المبكرة لطور الإنضاج الحرج. وتشجيع بناء البروتين باستخدام الإيثيلين قد ظهرت في العديد من الأنواع النباتية المختلفة . هذا بالإضافة إلى أن تخليق الإيثيلين يحتاج إلى تخليق البروتين خاصة في المرحلة المبكرة لطور الإنضاج الحرج ، ومع ذلك فنحن لا نعرف ما إذا كان الإيثيلين عندما يكون في عمله يشجع تكوين بروتين جديد (أي إنزيمات جديدة مثلاً) أم لا ؟ ولابد من إجراء المزيد من الأبحاث لمعرفة طبيعة استقبال الإيثيلين وعمله في الخلايا النباتية .

-إنبات ونمو البادرات:

أثناء عمليات الإنبات فإن كلاً من الجذير والقمة الخضرية ربما تحمي بأنسجة معينة متخصصة. وفي ذوات الفلقة الواحدة فإن غمد الريشة وغمد الجذير تمثلاً أنسجة حماية للسويقة الجنينية العليا وقمة الجذير على التوالي ولكن في ذوات الفلقتين فإن أسلوب نمو البادرة في التربة أثناء انبثاقها ويزوغها يكون مهماً على وجه الخصوص كأسلوب حماية لأجزاء النمو الرهينة للبادرة النامية. وأحد أساليب نمو البادرة ، والمميز لبادرة الفاصوليا على سبيل المثال وهو الإنبات الهوائي حيث تظهر الفلقات فوق سطح التربة مع القمة الخضرية النامية وذلك نتيجة لاستطالة السويقة الجنينية السفلى وتكوين الخطاف المنعطف للسويقة الجنينية السفلى وعندما تستطيل السويقة الجنينية السفلى فإن القمة الخضرية والفلقات تكون محمية وتسحب إلى أعلى خلال التربة، وعندما يظهر ويبزغ الخطاف المنعطف للسويقة الجنينية السفلى ويتعرض للضوء فتستقيم السويقة وتتمو بعد ذلك بتناسق وذلك كنتيجة لاستقامة الخطاف المنعطف بفعل الضوء .

وأنواع أخرى معينة من ذوات الفلقتين تتميز بإنبات الأرضي ، وفيه تظل الفلقات تحت سطح التربة ولا تستطيل السويقة الجنينية السفلى وفي هذه الحالة تنقوس الريشة وتستطيل السويقة الجنينية العليا وتحمي القمة الساسة وذلك كلما اندفع قوس السويقة الجنينية العليا إلى

أعلى خلال حبيبات التربة . وعندما يصل قوس السويقة الجنينية العليا إلى سطح التربة فيستقيم هذا القوس بفعل الضوء .

وخلال نمو بادرات ذوات الفلقتين فإن الإيثيلين ينتج إما في الريشة وقوس الريشة (في حالة الإنبات الأرضي)، أو ينتج من منطقة السويقة الجنينية السفلى (في حالة الإنبات الهوائي). ومكان الإنبات الخاص بالإيثيلين يكون مسؤولاً عن تنشئة وتكوين واستمرارية أي من قوس الريشة أو الخطاف العقيفي للسويقة الجنينية السفلى تبعاً لطريقة الإنبات. وأثناء إنماء البادرة الشاحبة ظلامياً داخل التربة فإن الإيثيلين يثبط نحو منطقة الخطاف العقيفي للسويقة الجنينية العليا أو منطقة قوس السويقة الجنينية السفلى . وعندما يظهر ويبرز خطاف السويقة الجنينية السفلى أو قوس الريشة فوق سطح التربة فإن الضوء (الضوء الأبيض أو الأحمر الذي طوله ٦٦٠ نانومتر) يسبب انخفاضاً ملحوظاً في تخليق الإيثيلين ويسمح للخطاف العقيفي أو قوس الريشة أن تستقيم ويصير النمو متناظراً على جميع الجوانب بعد أن تستقيم. وكذلك فقد وجد تجريبياً في البادرات النامية أن الضوء الأحمر (٦٦٠ نانومتر) يشجع استقامة الخطاف العقيفي للسويقة الجنينية السفلى واستقامة قوس الريشة، إلا أن الضوء الأحمر البعيد (٧٣٠ نانومتر) يصاد ويعكس أثر الضوء. وهكذا فإن التغييرات المورفولوجية التركيب تكوينية الوراثة (انبساط الريشة أو السويقة الجنينية السفلى للبادرات) ينظمها مستويات الإيثيلين المنتج فيها. ومن الجدير بالذكر أن الأنسجة الخضراء للبادرات لا تكون حساسة للإيثيلين مثل نظائرها الشاحبة ظلامياً .

-تساقط الأوراق

تساقط الأوراق ما هي إلا عملية ديناميكية لها مدلولاتها الوظيفية من خلال إحلال الأوراق خلال الدورة الخضرية للنبات وكجزء من العملية الميكانيكية لمقاومة برودة الشتاء القارص (أي النقسية الشتوية) وذلك للأشجار متساقطة الأوراق. وتتم عملية سقوط الورقة من خلال تكوين طبقات من الخلايا البرانشيمية تكون في العادة عند قاعدة العنق الورقي . وتوجد بمنطقة الانفصال خلايا ذات حجم أصغر من العناصر الوعائية والألياف مما يؤكد حقيقة أن هذه المنطقة تكون أضعف من المناطق المحيطة بها .

وأثناء إنماء واكتمال نمو الأوراق، فريما ينتج النصل الأوكسين الذي يتدفق منه إلى منطقة الانفصال حيث يمنع تكوين طبقة الانفصال، إلا أنه عند نقطة ما يبتدأ في تكوين

نقطة الانفصال . وتتصف الطبيعة الديناميكية الوظيفية لتكوين طبقة الانفصال بزيادة تخليق الإنزيمات المحورة للجدار الخلوي وكذلك زيادة تخليق البروتينات الأخرى مع زيادة في التنفس، هذا بالإضافة إلى قلة الخلايا المسنة إلى التأثيرات المثبطة لأوكسين وعلى النقيض من ذلك فإن تلك الخلايا تصبح حساسة وتستجيب للإيثيلين الذي يسرع من الشيخوخة وطبقة الانفصال ومع بداية عملية التساقط فإن إضافة الأوكسينات خارجياً تسرع من عملية التساقط وهذا التأثير يرجع إلى أن الأوكسين ينبه ويشجع التخليق الحيوي للإيثيلين وبمجرد أن يتركز الإيثيلين في خلايا منطقة الانفصال فإنه يشجع وينبه إنتاج إنزيم السيلوليز الذي يحلل السيلولوز ويسبب تقطيع وتمزيق الجدار الخلوي وبالتالي تنفصل الخلايا وتعمل القوى الميكانيكية مثل الريح على إتمام عملية الانفصال وتساقط الأوراق .

-الاستجابات الأخرى:

بعض التأثيرات الأخرى الإضافية للإيثيلين على نمو النبات تشمل: تثبيط استطالة الجذور والسوق والأوراق وتشجيع وتنبيه تكوين الجذور العسية على السيقان وتثبيط ظاهرة الانتحاء الأرضي في البسلة وتثبيط التزهير وتثبيط الحركة التأثيرية (الإيقاعية) العليا والإيثيلين مثبط قوي لنمو السيقان والجذور ومن المعروف أن التأثير المثبط للتركيزات العالية من الأوكسينات يكون بالكامل نتيجة لتنبيه الأوكسين لتخليق الإيثيلين وفي الواقع فإن قطع الجذور المحضنة مع الأوكسين تخلق الإيثيلين وعلى الرغم من أن الإيثيلين يثبط نمو الجذور إلا أن العلماء لا يعتقدون أن الإيثيلين هو المادة الوحيدة المثبطة والمشاركة في الانتحاء الأرضي للجذور. وكما أشرنا سابقاً فإن هناك دلائل كثيرة تدل على أن حمض الإبيسيسك هو أحد المثبطات التي تنتج في القلنسوة والتي تهجر جانبياً وتثبيط النمو.

والإيثيلين مثبط فعال على نمو البراعم من هذه الموجهة فربما يكون له تأثير متحكم في السيدة القمية. ويبدو أن الإيثيلين يكون سائداً في وجوده في الأنسجة المرستيمية حيث ينتج الأوكسين بهذه الأنسجة . وفي النباتات الضوء المائية ناضجة يبدو أن نمو البراعم الجانبية يعاق بفعل إندول حمض الخليك في إنتاج الإيثيلين في مناطق العقد وذلك نتيجة للانتقال الأوكسين إلى هذه المناطق من البرعم الطرفي وأنصال الأوراق. وقد عرفنا قبل أن السيتوكينينات يمكنها أن تتغلب على التأثير المثبط للـ IAA على نمو البراعم الجانبية. وأظهرت دراسات بورج وبورج أن تثبيط نمو البراعم الجانبية بـ الإيثيلين أو الأوكسين يتم التغلب

عليها بالكامل بالكيتينين. أما الدراسات الأخرى فقد أظهرت أن نمو البراعم الجانبية يمكن أن يحدث جزئياً على نباتات البسلة كاملة عند وضعها في جو يحتوي على ٥% CO₂ حيث يعتبر ثاني أكسيد الكربون مثبطاً تنافسياً للإيثيلين .

وقد وجد عدد من الباحثين أن التركيزات المنخفضة من الـ IAA والأوكسينات تسبب تكوين الإيثيلين في الجذور والسيقان والأوراق والأزهار والثمار لجميع النباتات التي اختبرت ، وعلى ذلك فإن معظم التأثيرات المثبطة لتركيزات الأوكسين المرتفعة ترجع إلى كميات زائدة للإيثيلين الذي يتكون .

تعريض الورقة للإيثيلين يشجع النمو المتفاوت والمتباين، مع زيادة سرعة النمو على الجانب العلوي ويمكننا أن نلاحظ هذا النمو كانتفاخات جانبية للخلايا عند قاعدة العنق والعرق الوسطى وهذه الظاهرة تعرف بالحركة التأثيرية الإنمائية العلوية والتي تسبب انحناء الأوراق إلى الأسفل ويسبب الأوكسين نفس التأثير وذلك من خلال تشجيع الأوكسين في تخليق الإيثيلين في المادة الحية . وفيما يختص بتأثير الأوكسين كمبيدات الحشائش الأوكسينية الفينوكسية لحمض الخليك عادة ما تحفز الحركة التأثيرية الإنمائية العلوية في النباتات المرشوشة عرضاً أو ما تذرعه الرياح المحملة ببقايا الأوكسين إلى الصوب الزجاجية أو الحقل. وتحت الظروف العادية (التركيزات الفيسيولوجية) فإن الإيثيلين يكون مهماً في تنظيم زاوية الأوراق العادية عن طريق التحكم في التوازن بين استجابيات الحركة التأثيرية الإنمائية العلوية والحركة التأثيرية الإنمائية السفلية.

ويثبط الإيثيلين الإزهار في معظم النباتات ، إلا أن الأناناس هو الاستثناء المشهور في هذا الشأن. وفي الحقيقة فإن الأوكسين المضاف خارجياً قد استعمل لتثبيبه إنتاج الإيثيلين وتشجيع إزهار الأناناس. كما استعملت المادة التجارية (إثيل) لدراسة أثر الإيثيلين على الإزهار حيث يتحرر الإيثيلين من هذه المادة الكيميائية. ويتوقع العلماء أن مثل هذه الكيماويات التي تطلق الهرمون النباتي أو (مولدات) الإيثيلين في التخليق الحيوي في النباتات سوف يكون له استخدامات تطبيقية تجارية واسعة في المستقبل في تنظيم نمو النبات .

٣- حمض الأبسيسيك

في عام ١٩٦٤ عزل كل من ليو وكارنر مادة على صورة بلورية من ثمار القطن الناضجة (لوز القطن)، هذه المادة شجعت تساقط أعناق أوراق القطن المنزوعة الأنصال، ولم

يحدد تركيب المركب المعزول وسمى أبسيسين وقد أدى اكتشافه إلى اكتشاف مادة مشابهة عزلها أوهيكوما وزملاؤه من ثمار القطن الحديثة العمر وسموها أبسيسين. وأدى التحليل الكيميائي الجزئي للأبسيسين في ذلك الوقت إلى معرفة أنه مركب من خمسة عشرة ذرة كربون.

وأثناء اكتشاف أبسيسين نشر إيجلز ووارينج أبحاثاً تفيد استخلاص ميثبط يتراكم في أوراق نبات التامول الموضوعة تحت ظروف نهار قصير. وعندما أعيد إضافة هذا المستخلص على أوراق بادرات التامول، ترتب على ذلك الإيقاف الكامل للنمو القمي. وأدت هذه النتائج إلى أن اقترح هذين الباحثين أن هذا المركب هو مشجع الكمون والسكون، لذلك فقد أطلقا على هذا المركب غير معروف الصفات الكيميائية في ذلك الوقت اسم دورمين (أي المسكن أو الممكن).

وفي عام ١٩٦٥ تمكن أوهيكوما وزملاؤه من اقتراح التركيب الكيميائي لمركب أبسيسين (٢)، كما تمكن كونفورث وزملاؤه من عزل الدورمين في حالة نقية من المستخلصات الميثانولية من أوراق نبات الشنار الأمريكي (السيكامور). والمهم أنهم وجدوا أن أبسيسين والدورمين هما مركب واحد له تركيب ألا وهو حمض الأبسيسيك .

- حمض الأبسيسيك

يعتبر حمض الأبسيسيك من مركبات الأبسيسيك كويتربين ويحتوي على خمس عشرة ذرة من الكربون ويتميز بحلقة سداسية التكوين ومركزاً غير متناظر وستة من الكربون الإستبدالي غير المشبع والمركز غير المتناظر هو المسؤول عن وجود صورتين من المشابهات الضوئية، وهي R - حمض الأبسيسيك، والثانية S - حمض الأبسيسيك وصورة الحمض S هي الصورة النشطة الموجودة طبيعياً ولهذا السبب يشار إليها ببساطة بـ حمض الأبسيسيك أو ABA دون تحديد. هذا بالإضافة إلى أن المشابهين نشطان ضوئياً، فمثلاً (S) (+) - حمض الأبسيسيك يميني الدورة أي يتسبب في انحراف الضوء المستقطب بشدة إلى اليمين . وفي الحقيقة أن حمض الأبسيسيك يكشف عنه عادة بطرق التشتت الضوء بصرية الدورانية لأنه يعتبر من أكثر المنتجات الطبيعية ذات النشاط الضوئي المعروفة للإنسان .

- طرق الكشف

من أكثر الطرق ذات الأهمية التاريخية للكشف والتحقيق من حمض الأبسيسيك هي طرق التحليل الأسيتروبولاريمترية (الطيف قطائيه) ، والتحليل الكروماتوجرافي الغازي، وطرق الاختبارات الحيوية.

يعتبر حمض الأبسيسيك فريداً في تركيبه حيث أن ذرة الكربون الأولى غير متناظرة في الحلقة (اليد المركزية) تقدم لنا وسيلة سهلة للكشف عن الحمض باستخدام التشتت الدوراني الضوء بصري الخاصة بالحمض واستغلت هذه الخاصية لعمل التقديرات الكمية والنوعية لحمض الأبسيسيك ABA . في مستخلصات على درجة معتدلة من النقاوة .

وتحسين طريقة ORD يستلزم استخدام كل من طريقة ORD أي التشتت الدوراني الضوئي وامتصاص الأشعة فوق البنفسجية بالحامض ABA وهذا مهم على وجه الخصوص في حالة تقدير كميات الحمض ABA بعد عمليات العزل الابتدائية والتنقية الجزئية وبعد التنقية النهائية . والباحث المهتم بتفصيلات هذه الطريقة عليه أن يرجع إلى المراجع الخاصة بهذا الموضوع ، إلا أن هذه الطريقة لم تعد أكثر شيوعاً منذ أن حلت محلها طرق التحليل الكروماتوجرافي الغازي.

- التحليل الكروماتوجرافي الغازي:

تعتمد طريقة التحليل الكروماتوجرافي الغازي السائل GLC على تحضير وتطاير مشتقات الحمض المختلفة مثل مشتقات ثلاثي الميثيل سيليل، وتنقى لعينة في العادة بالكربون النشط وتخلط بمواد مثل بس-تراي ميثيل سيليل أسيتاميد لكي ينتج مشتق حمض الأبسيسيك تراي ميثيل سيليل، وتقاس المشتقات المختلفة بعد ذلك بطريقة التحليل الكروماتوجرافي الغازي السائل GLC وتنسب إلى كمية معلومة من محلول الحمض المعامل بنفس الطريقة ، وهذه الطريقة حساسة جداً ولها المقدرة على تقدير كمية من حمض الأبسيسيك في حدود ٠,٣٠ ميكروجرام من المواد المشابهة جداً للحامض - ويجب أخذ الحذر في تحضير مشتقات تراي ميثيل سيليل واستعمال أعمدة GLC ومعايرة الجهاز .

ومن أحسن الوسائل التحليلية الشائعة قوة لدراسة حمض الأبسيسيك ABA في مستخلصات النبات هي استعمال الطريقة المشتركة بين التحليل الكروماتوجرافي الغازي وطريقة المطياف الكتلي GC-MS وأساس هذه الطريقة هو فصل مكونات العينة إلى ذروات

الكروماتوجرافية والتي يمكن تقديرها والتحقق منها مباشرة من خلال أطياف الكتلة والطيف الكتلي لمركب ما يعتمد على الجزئيات المشحونة (أي ذوات الشحنة) تكون من الخصائص التشخيصية لتكوين المركب .

وإستخدام العلماء على درجة كبيرة من الأداء التحليل الكروماتوجرافي السائل وأجهزة الكشف عن الأشعة فوق البنفسجية باستمرار ويتقدم وذلك لتتقنة والتحقق من حمض الأبسيسيك والهرمونات النباتية الأخرى وهكذا فإن عدد الطرق التحليلية وأجهزتها قد تقدم بدرجة ملحوظة منذ زمن العالم وينت ودراساته الرائدة في مجال الأوكسينات .

الاختبارات الحيوية

طرق الاختبارات الحيوية التي تستخدم للكشف عن حمض الأبسيسيك عديدة وتشمل الأمثلة الآتية للاستجابات الحيوية : تثبيط إنبات البذور، وتثبيط انحناء غمد الريشة أي النمو المستقيم، وتثبيط تخليق انزيم ألفا - أميلز في خلايا - الأليرون، وإسراع التساقط في طبقات الانفصال.

وعلى الرغم من أن العديد من الاختبارات الحيوية قد طورت لاكتشاف حمض الأبسيسيك، ولكن يجب ألا نعتمد على اختبار حيوي واحد بل على خليط من الاختبارات الحيوية للتحقق من مادة نشطة حيويًا. وتكون الاختبارات الحيوية مفيدة في تعقب أثر هرمون نباتي جديد يكون موجوداً في المستخلصات النباتية . وتكون الاختبارات الحيوية فعالة في الدلالة على وجود فئات المركبات مثل النشاط الدال على نوعيات من الأوكسينات والجبرلينات السيٲوكينينات . وعلى أي حال فإن الاختبارات الحيوية معرضة للاختلافات والتغيرات وعدم التخصص وتأثير عوامل النمو الأخرى .

وأحد الملامح أو الخصائص المهمة لبعض نظم الاختبارات الحيوية الواسعة الاستخدام والتي طورت في الدراسات المبكرة للمواد الجديدة هي استخدام هذه الاختبارات الحيوية كأدوات لدراسة العمليات الفسيولوجية وميكانيكية فعل أو عمل الهرمونات النباتية الجديدة ، وهناك اختبارات حيوية منتخبة ومتخصصة ومحللة إحصائياً بالعديد من الباحثين تكون ذات فائدة عظيمة للغاية في تقييم فعل الهرمونات النباتية .

- التمثيل الحيوي لحمض الأبسيسيك

من الممكن أن نقول ببساطة أنه بما أن حمض الأبسيسيك مركب سس كوتربين فهو يحتوي على ثلاث وحدات من أيزوبرين - والدلائل التي تدل على أن حمض الأبسيسيك مثل الأيزوبرينويدات تشتق من حمض الميفالونيك، ويجب أن نعلم أن مسلك حمض الميفالونيك ذو أهمية كبرى في تمثيل هرمونات نباتية أخرى ولقد ذكرنا سابقاً أهمية هذا المسلك في تخليق الجبريلينات والزيوتين السيوكينينات الأخرى بالإضافة إلى حمض الأبسيسيك. وتبعاً لأبحاث ميلبورو وهو الذي اشترك في كثير من الأبحاث المبكرة والتي تتعلق بالتركيب الكيميائي لحمض الأبسيسيك والتي أظهرت أن تخليق حمض الأبسيسيك في أوراق نباتات الفاصوليا والذردية ربما تحدث بصفة أساسية في البلاستيدات الخضراء، واقترح بعض الباحثين أن حمض الأبسيسيك هو ناتج التحول الضوئي للزانثوفيلات وهنا يظهر بالتأكيد التشابه بين نوعين من المركبات وعلى وجه الخصوص بين الأصل الوسطي المباشر المولد لكل من زانثوكسين وحمض الأبسيسيك ن ولكن لا يوجد دليل يرفع مستوى هذه الأفكار فوق مستوى هذه التأملات في هذا الوقت .

- انتقال حمض الأبسيسيك

يحدث اصطناع حمض الأبسيسيك بصفة غالبية في الأوراق المكتملة النمو ومن هناك ينتقل الحمض بسهولة إلى المناطق المختلفة عن طريق عنق الورقة ونسيج الساق، ويصل معدل الانتقال والحركة لحمض الأبسيسيك على الأقل في نبات القطن إلى حوالي ٢٠-٣٠ مم/ساعة. وينتقل الحمض على الأرجح في اللحاء والخشب، كما أن حمض الأبسيسيك ممكن أن ينتقل كذلك من قلسوة الجذر حيث يؤثر على استجابة الانتحاء الأرضي (لاحظ القسم الخاص بالأوكسين والانتحاء الأرضي).

كما أن مستوى حمض الأبسيسيك في النبات يتحكم فيه ظروف الإجهاد أو التوتر ومن الواضح أن هذه الظروف تتعلق ببعض النشاطات الفسيولوجية لحمض الأبسيسيك كهرمون نباتي. وبعض الاستجابات الفسيولوجية لحمض الأبسيسيك يمكن ذكرها في الآتي الكينيتين الكمون (السكون)، وتثبيط نمو البراعم وتكوين الأغصان، وإنمائية وإنبات البذور الانتحاء الأرضي، وعلق الثغور .

-السكون

منذ بداية اكتشاف حمض الأبسيسيك كمسبب ومشجع لسكون البراعم في الأشجار، توجهت أبحاث عديدة لتوفير الأدلة لدعم الفكرة القائلة بأن حمض الأبسيسيك يعتبر هرمون السكون النباتي، ولكن أظهرت غالبية الدراسات أن إضافة حمض الأبسيسيك لمختلف أنواع الأشجار الخشبية لا يسبب أو يحفز السكون . كذلك لا توجد علاقة محددة بين التأقت الضوئي الحاث والدافع للسكون وبين زيادة مستوى حمض الأبسيسيك في النبات، وهذا يعني أن مستوى حمض الأبسيسيك لا يكون عالياً في النباتات التي تعرضت لفترة ضوئية محدثة للسكون (النهار القصير) وذلك بالمقارنة بالنباتات التي عرضت للنهار الطويل. وعلى ذلك فإن الأدلة المدعمة لدفع واستمرار كمون البذور والبراعم لم تكن حاسمة. وكما أوضح والتون في استعراضه لهذا الموضوع أنه من الصعب فهم دور حمض الأبسيسيك في عملية السكون لأننا لم نفهم الأحداث البيوكيميائية المؤدية إلى حث أو دفع السكون وعلى إزالته أو انعكاسه لذلك فإن دور حمض الأبسيسيك في السكون مازال إلى وقتنا هذا فيها جدل وخلاف كبير .

-تثبيط نمو البراعم وتكوين الأغصان

اقترح توكر أن حمض الأبسيسيك يثبط نمو البراعم الجانبية في نباتات البندورة ولقد استعمل توكر أصنافاً من البندورة تختلف في درجات السيادة القمية بها، ولقد وجد أن الأصناف التي تتمتع بدرجة قوية من السيادة القمية قد احتوت على مستوى عالي من حمض الأبسيسيك، كذلك فالنباتات التي تثبط نمو براعمها بالمعاملة بالأشعة الحمراء البعيدة قد احتوت أيضاً على مستويات عالية من حمض الأبسيسيك وعلى النقيض من ذلك فإن الأصناف ذات السيادة القمية الضعيفة قد احتوت على مستويات منخفضة بدرجة واضحة من حمض الأبسيسيك الداخلي.

كما وجد توكر أن النباتات التي تحتوي على مستويات عالية من حمض الأبسيسيك تحتوي أيضاً على مستويات عالية من النشاط الأوكسيني .

وتأسيساً على هذه النتائج فقد اقترح توكر أن أندول حمض الخليك هو المسؤول عن استمرار مستويات حمض الأبسيسيك مرتفعة بدرجة كافية لظهور السيادة القمية القوية ، والعكس يبدو صحيحاً بالنسبة لأصناف الطماطم الأخرى، إلا أن العلاقة بين المستويات المرتفعة لأندول حمض الخليك والمستويات المرتفعة لحمض الأبسيسيك في نباتات الطماطم

ليست ظاهرة عامة، بمعنى أن مستويات حمض الأبسيسيك لا تتغير دائماً عندما تنخفض مستويات إندول حمض الخليك، ولا يمكننا القول الآن أن حمض الأبسيسيك يلعب دوراً عاماً أساسياً في ظاهرة السيادة القمية في جميع النباتات.

-الانتحاء الأرضي

تستجيب قلمسوة الجذر إلى الضوء أو الجاذبية الأرضية عن طريق تخليق أو مراكمة مثبطات النمو. ويعتقد العلماء حالياً أن المثبطات تنتج في الجزء السفلي من القلمسوة كاستجابة للجاذبية ثم تنتقل اتجاه قاعدة الجذر إلى منطقة الاستطالة حيث تثبط استطالة الخلايا في الجانب السفلي من الجذر، ويترتب على هذا النمو المتباين والمتفاوت في الجذر (بسبب زيادة تركيز المثبطات على الجانب السفلي) ظاهرة الانتحاء الأرضي. ولقد أظهر العلماء حديثاً وجود الـ ABA في قلمسوات جذور الذرة. ويبدو أن بناء الـ ABA في قلمسوة الجذر يحتاج إلى توفر الضوء والجاذبية. هذا وحمض الأبسيسيك المنتج في قلمسوة جذور الذرة ينتقل في اتجاه القاعدة حيث ينبه ويسبب الاستجابة الموجبة للجاذبية.

ولسوء الحظ توجد متناقضات وعدم وضوح في نتائج التجارب الماضية، فنحن لا نستطيع أن نقرر بالتأكيد أن الـ ABA هو المسؤول عن الانتحاء الأرضي للجذور، فتوجد مثبطات أخرى غير محققة الهوية في قلمسوات الجذور، ومن المحتمل أن تنتقل أيضاً في اتجاه القاعدة، هذا فضلاً عن أن حمض الأبسيسيك له تأثير مثبط قليل على المجموع الجذري. كما أن الفكرة الخاصة بأن الأوكسينات هي الوحيدة التي تتحكم في ظاهرة الانتحاء الأرضي تعتبر غير مناسبة لتوضيح هذه الظاهرة - ولابد أن تكون هناك بعض المشاركة لحمض الأبسيسيك ABA أو مثبطات أخرى.

-غلق الثغور

من أهم الأدوار المعروفة جيداً والمهمة لحمض الأبسيسيك هو دوره في غلق الثغور - وفعل حمض الأبسيسيك الأساسي على الخلايا الحارسة يبدو أنه تثبيط امتصاصها للبوتاسيوم (الخلايا الحارسة) وبعض المواد المعينة مثل التوكسين الفطري فيوزيكوكسين يتغلب على تأثير حمض الأبسيسيك عن طريق تشجيع امتصاص البوتاسيوم وتحرر البروتون. هذا ويبدو أن انسياب الذائبات الأخرى يتأثر بـ حمض الأبسيسيك خلال عملية انغلاق الثغور - فمثلاً ينطلق حمض الماليك مع البوتاسيوم من الخلايا الحارسة بمعدل أسرع وذلك في وجود حمض

الأبسيسيك. وإحدى الأفكار التي تعلل تأثير حمض الأبسيسيك على فقد الخلايا الحارسة لامتلائها هو أن حمض الأبسيسيك يثبط تبادل H^+ / K^+ ويشجع ارتشاح (تسرب) حمض المالك - هذا ونقص الذائبات النشطة أسموزياً بالطبع تجعل الخلايا الحارسة مرتخية ويحافظ على غلق فتحة الثغر .

وأهمية أخرى لحمض المالك أنه ربما يشكل المصدر الأساسي للبروتونات اللازمة لعملية تبادل H^+ / K^+ خلال فتح الثغور . ومن الواضح أنه إذا كان حمض الأبسيسيك يشجع ارتشاح (تسرب) حمض المالك، فإن فقد مصدر البروتونات (أي حمض المالك) سيثجع عملية انغلاق الثغر. وعلى الرغم من أن CO_2 يبدو أنه يتفاعل مع حمض الأبسيسيك لتشجيع انغلاق الثغور، لكننا لم نعرف أو ندرك بعد طبيعة هذا التفاعل حتى وقتنا هذا.

-الإجهاد المائي وحمض الأبسيسيك

يبدو أن حمض الأبسيسيك يلعب دوراً مهماً في النبات أثناء الإجهاد المائي وظروف الجفاف أو القحط - ونحن نعرف أن ABA يشجع الانغلاق الثغري في العديد من النظم التجريبية . كذلك نحن نعرف أن حمض الأبسيسيك يتراكم في نباتات البيئة المتوسطة أو الوسيطة والتي تعاني إجهاداً مائياً (أي تعاني من نقص الماء)، وأن مستوى الحامض يقل عندما تصبح النباتات غير معرضة لهذا الإجهاد المائي وهو وجود الطفرة الذابلة من نباتات الطماطم - ونباتات هذه الطفرة تبدو أنها تحتوي على مستوى منخفض جداً من حمض الأبسيسيك - وهذا المستوى لا يتغير إذا منع الماء. وميل هذه النباتات إلى أن تذبل يقل بالإضافة الخارجية لحمض الأبسيسيك، ويعمل هذا الحامض مباشرة على الأجهزة الثغرية .

ومن الجدير بالذكر أن الدلائل التي توضح العامل أو العوامل التي تتببه وتشجع الزيادة في مستويات حمض الأبسيسيك أثناء الإجهاد المائي هي دلائل هزيلة وهمية - ولكن توجد بعض الملاحظات التي تدل على أن هناك نمطاً متوازياً من ارتفاع مستويات حمض الأبسيسيك كلما زادت سلبية الجهود المائية - ولم يعرف بالضبط المنبه الصحيح (الجهد الأسموزي ، جهد الضغط) وميكانيكية تراكم حمض الأبسيسيك أثناء الإجهاد المائي .

وربما نسأل أنفسنا عن كيفية تنظيم مستويات حمض الأبسيسيك في النباتات التي تعاني من الإجهاد أو التوتر والنباتات التي لاتعاني من ذلك - ولقد اقترح مانسفيلد وويلبورن

وموريرا وكذلك ميلبور إن حمض الأبسيسيك ABA ينتج في البلاستيدات الخضراء ويظل في أوراق النباتات التي لاتعاني من الإجهاد أو التوتر - وعندما يصبح النبات تحت ظروف الإجهاد أو التوتر فإن نفاذية أغشية البلاستيدات لحمض الأبسيسيك تزداد وتسمح لهذا الهرمون أن يتحرك ويذهب إلى خلايا البشرة بما في ذلك الخلايا الحارسة - ثم يعمل بعد ذلك على غلق الثغور .

وفقد حمض الأبسيسيك من البلاستيدات يشجع على التخليق البيولوجي الاضافي للهرمون ويستمر هذا التشجيع حتى يسعف ويخفف الإجهاد المائي - وفي هذه الحالة تصبح أغشية البلاستيدات الخضراء - ويوقف بناء حمض الأبسيسيك في النهاية على الأرجح عن طريق عملية تثبيط ناتج التفاعل النهائي وعلى الرغم من هذه الاعتبارات التي تمثل نظرية جيدة - إلا أن كل خطوة قائمة بذاتها لم يتحقق منها بصفة قطعية، ويجب إنجاز قدر كبير من الأبحاث على أيض حمض الأبسيسيك داخل وخارج البلاستيدات الخضراء . على الرغم من أن حمض الأبسيسيك يلعب دوراً مهماً في حالات عديدة من الإجهاد المائي في النباتات، وفي بعض الأحيان يشترك هذا الحمض جزئياً في ميكانيكية مقاومة الجفاف، وكما أشار والتون أن إيجاد سلالات نباتية تنتج مستويات عالية من حمض الأبسيسيك ربما تكون ذات أهمية عظمى في تنمية المحاصيل في المناطق القاحلة من العالم - ويجب أن نفهم أن نشاط حمض الأبسيسيك ليس الوسيلة الوحيدة التي تبديها النباتات في مقاومة الجفاف وبدون شك فإن النباتات تملك وسائل أخرى فعالة في مقاومة الجفاف.

الفصل العاشر

النمو والتطور في النباتات

١- النمو:

قبل الخوض في دراسة دورة حياة النبات ومراحل نموه وتطوره يجب دراسة النمو فسوف نبدأ بتحديد وتعريف دقيق لكل من النمو والتطور ثم تعريف التمايز والتكشف... الخ فالنمو هو الزيادة غير الرجعية في وزن أو حجم الخلايا والأعضاء وبالتالي النبات الكامل نتيجة انقسام واستطالة الخلايا.

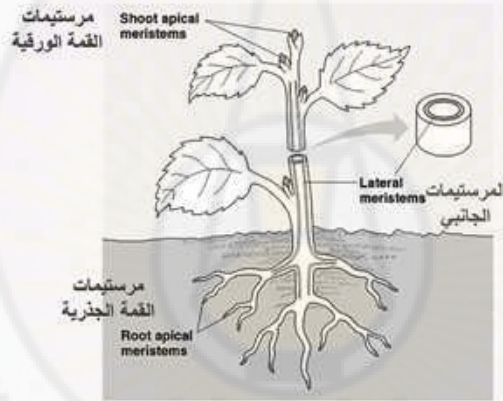
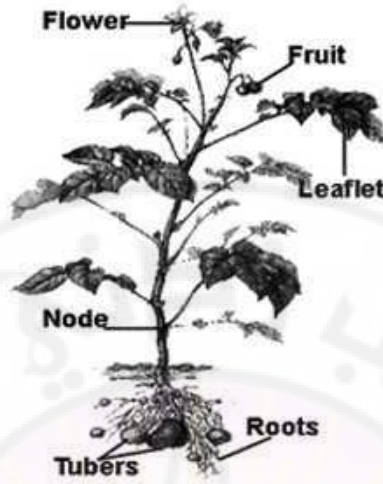
أما التشكل والتمايز المعروف (Differentiation) فهو التمايز الذي يؤدي إلى تغير شكل ووظيفة الخلايا داخل الأنسجة والأعضاء لتكوين تراكيب متميزة في الوظيفة وهو ليس نمواً ولكنه ملازم له، أما الكشف (Development) فهو المحصلة النهائية أو الكلية للنمو والتمايز في تسلسل محدد أو هي الانتقال من مرحلة من مراحل التطور إلى مرحلة أخرى والتكشف يتبعه سلسلة متعاقبة من التغيرات داخل كل عضو من أعضاء النبات خلال دورة حياته ولكن يمكن متابعتها كل على حدة داخل كل عضو أو نسيج أو خلية ومن أكثر صور التطور وضوحاً هو انتقال النبات من الحالة الخضرية إلى حالة الإزهار أو تطور الورقة من الحالة التي تكون فيها الورقة في صورة مبادئ خروج للأوراق أثناء وجودها بالبرعم إلى حالة الورقة الكاملة الناضجة لذلك نطلق مصطلح التمييز (Differentiation). عند التحدث عن كل حالة تحدث للخلايا المرستيمية عند تمايزها إلى أنواع من الخلايا تدخل في أنسجة مختلفة أو أعضاء مختلفة والتي بالتالي سوف تختلف في الشكل والتكشف البيوكيميائي ورغم أننا سوف نلاحظ أن النمو والتمايز والتكشف عادة يكونا متلازمين إلا أنه في بعض الحالات يحدث النمو دون تمايز لخلايا أو أعضاء. كما يحدث في نمو نسيج الكالوس أو نسيج الجروح ويمكن دراسة الكشف من خلال وسيلتين إما موفولوجياً أو كيميائياً أو فسيولوجياً فالأول يتم دراسة التغيرات التركيبية والتشريحية التي تتكون ويمكن ملاحظتها ورصدها خلال التطور ويكون من المثير دراسة وفهم ومعرفة العوامل التي تؤثر وتؤدي إلى تلك التغيرات الشكلية ولكن ذلك لا يؤدي إلى الفهم الصحيح بدون دراسة العمليات الحيوية الكيميائية

الفسولوجية التي تصاحب ذلك التغير الشكلي لذلك تم الاتفاق على إطلاق مصطلح التخليق المورفولوجي (Morphogenesis) وهو اصطناع وتشكيل خلايا وأنسجة وأعضاء النبات والأسباب المؤدية لذلك من العوامل الطبيعية والبيوكيميائية وحتى الآن فمعلوماتنا عن الأسباب المؤدية إلى التخليق المورفولوجي على المستوى الجزيئي (Molecular Basis) قليلة للغاية فمثلاً غير معروف على وجه الدقة ما هي العوامل الفسيولوجية والطبيعية التي تدفع إلى تكوين البداءات الورقية ونشأتها وتطورها إلى الأوراق الكاملة.

-مكان النمو (Localization of Growth):

ينتأ النمو من مقدرة الخلايا والأعضاء على امتصاص او الحصول على المواد البسيطة من ماء وأملاح وثاني أكسيد الكربون من البيئة المحيطة بها واستخدامها في تكوين مركبات مختلفة ومعقدة والتي تشكل بها مكونات تلك الخلايا فيؤدي تراكمها إلى النمو المستمر ، كذلك يؤدي ذلك التراكم من تلك المركبات إلى إضافة مادة الحياة للخلايا الجديدة المتكونة من الانقسام وتكوين الخلايا الجديدة مع الأخذ بعين الاعتبار أنه ليست كل خلايا أعضاء النبات تستمر في النمو والانقسام ولكن تتحول الخلايا القابلة للانقسام والاستطالة إلى خلايا بالغة وتحاط بخلايا ذات جدر سميكة نسبياً وعديد من الخلايا الميكانيكية والأوعية الناقلة غير الحية.

وتبقى الخلايا القابلة للانقسام والاستطالة في مناطق النمو المرستيمية وفي الأنسجة الجنينية مع ملاحظة أنه سوف يظل للخلايا البالغة القدرة على استعادة قدرتها للانقسام والاستطالة أي العودة للحالة المرستيمية وذلك تحت ظروف معينة (الشكل ٧٤)



17/02/2008

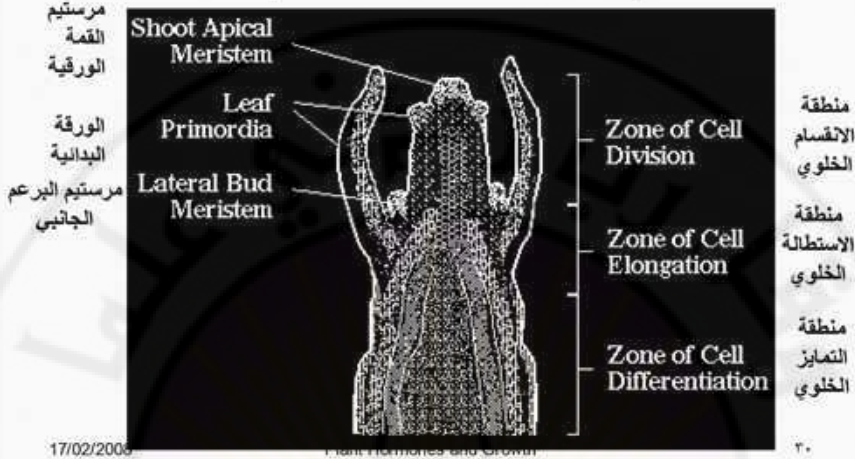
Plant Hormones and Growth

٢٨

الشكل (٧٤): مناطق النمو المرستيمية في الجذر والساق

يحدث النمو من انقسام واستطالة في عديد من المناطق المرستيمية المختلفة وهي تشمل ثلاث أنواع من المرستيمات هي المرستيمات القمية مثل التي توجد بقمم السيقان والأفرع وقمم الجذور وهي المتسببة في نموها الطولي (Apical meristems) (الشكل ٧٥).

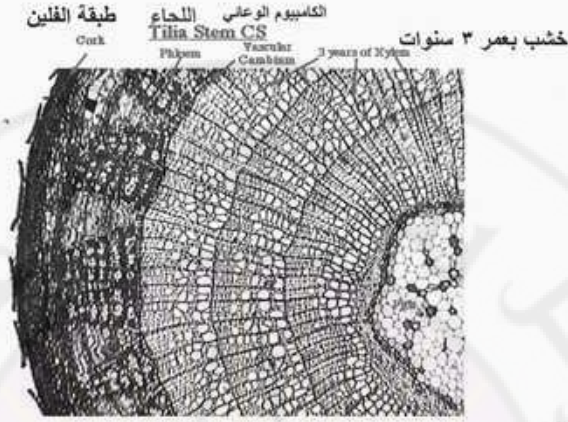
Primary Growth النمو الأبتدائي أو الأولي



الشكل (٧٥): النمو الأولي أو الأبتدائي في النبات

والمرستيمات البينية وهي المسببة للزيادة في القطر أو السمك أو الزيادة في حجم الورقة وسمكها وتعرف أحياناً بالكامبيوم البيني كما أنه موجود بين العقد والسلاميات ولو أن البعض يعتبر المرستيم بين العقد والسلاميات جزءاً من المرستيم القمي أما النموات الخضرية الجانبية والأزهار والثمار فتنتج من المرستيمات الجانبية (Lateral meristems) كما في البراعم الأبضية التي توجد في آباط الأوراق والتي يتحول بعضها إلى براعم زهرية في عملية الإزهار كما يوجد نوع آخر من المرستيمات تعرف بالكامبيوم الفليني (Phellogen) هو المسؤول عن تكوين الفللين وقد تختفي تلك المرستيمات بأن تتحول إلى أنسجة غير مرستيمية أي خلايا بالغة أو تبقى على حالتها المرستيمية إلى الأبد كما يحدث في المرستيمات البينية المعروفة بالكامبيوم ويتوقف نشاط المرستيم في وقت معين على الظروف البيئية والداخلية فمثلاً يحدث خمول للمرستيمات القمية في أشهر الشتاء ونتيجة وجود مثبطات للنمو ويتم النمو في المرستيمات على ثلاث مراحل تعرف بمراحل النمو (الشكل ٧٦).

Secondary Growth النمو الثانوي



17/02/2008

Plant Hormones and Growth

٢٦

الشكل (٧٦): النمو الثانوي في النبات

- مناطق النمو الأولي في الجذر وفي الساق، وآلية هذا النمو:

النسج الميرستيمية الجذرية:

- قمة الجذر وهي التي تكون كافة تفرعات الجذر.
- قمم الجذور الجانبية وتنشأ من نمو القمة الرئيسية للجذر.
- ميرستيم الجذور العرضية يمكن أن تنشأ من أعضاء مختلفة ساق، جذور، ورقة.

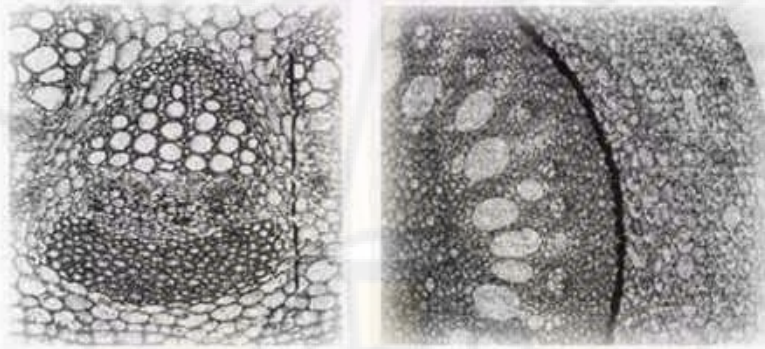
النسج الميرستيمية الساقية:

- الميرستيم القمي ومنه تنشأ النسج الميرستيمية الأخرى.
- ميرستيم البراعم الجانبية.
- النسج الميرستيمية الورقية التي تؤمن تكوين الأوراق ونموها.
- النسج الميرستيمية العرضية ويمكن أن تنشأ من أعضاء مختلفة ساق ، جذر ، أوراق.

-النمو الابتدائي في الجذور:

تتميز الجذور عن السوق من الناحية التشريحية بوجود القلنسوة التي تغلف قمة الجذر والوضع المتبادل قطريا بمجاميع الخشب واللحاء ووجود الخشب الأول للخارج عكس الساق

حيث أن الخشب الأول للداخل ويختلف تركيب الجذور ذات الفلقة الواحدة بوجود مجاميع خشب عديدة عددها حوالي من ١٥ - ٢٠ حزمة في حين أن مجاميع الخشب تكون قليلة في ذات الفلقتين ثنائية الحزمة أو رباعيتها أو ثلاثية الحزم ويكون اللحاء في الجذور ذات الفلقة الواحدة من أنابيب غربالية وخلايا مرافقة أي لا يوجد برانشيمية اللحاء بينما توجد هذه الخلايا البرانشيمية في جذور ذات الفلقتين كما أن القشرة تكون أكبر نسبياً من نوات الفلقتين ولكنها تبقى لمدة طويلة حيث تتميز هذه الجذور بعدم نموها في السمك (الشكل ٧٧).



الشكل (٧٧): النمو الأولي أو الابتدائي في الجذور

يظهر النمو الابتدائي في المنطقة التي تلي قلنسوة الجذر مباشرة نشاط مرستيمي شديد وتتحول المنطقة الوسطى في مرستيم الجذر أثناء النمو إلى الكامبيوم الأولي الذي يعطي بدوره الأنسجة الوعائية ثم يحدث تكشف للخلايا وفتصبح مميزة للنسيج الذي تدخل في تكوينه.

تلي المنطقة المرستيمية منطقة قصيرة لا يزيد طولها عن المليمتر الواحد تستمر فيها استطالة الخلايا رغم توقف الانقسام. ولما كانت الخلايا أثناء نموها تتخذ أشكالاً وأحجاماً شديدة التباين لذلك يجب أن يتأثر حجم كل خلية وشكلها بطريقة ما بالتغيرات التي تطرأ على الخلايا الملاصقة لها وينتج عن استمرار تكوين واستطالة الخلايا الجديدة الناتجة عن الانقسام بروز قمة الجذر محمية بالقلنسوة إلى الأمام ويحدث التكشف في الجزء العلوي من منطقة الاستطالة. ثم ينشأ النمو القطري للجذور من نشاط المرستيمات الجانبية أو الكامبيوم كما في حالة السيقان ويتركب الكامبيوم من طبقة سمكها خلية تقع بين الخشب واللحاء وينشط

الكامبيوم عادة في تكوين الخلايا قبل انتهاء نمو جميع الأنسجة الابتدائية الموجودة في نفس مستوى الكامبيوم اللسان و بتتابع انقسامات الكامبيوم في اتجاه عمودي على محورها القطري يتكون الخشب الثانوي للداخل واللحاء الثانوي للخارج وبذا يزداد قطر المحور كما يزداد طول الأشعة الوعائية. تقسم الجذور من حيث المنشأ إلى جذور أصلية وجذور عرضية، فالجذور أصلية المنشأ تلك التي تنشأ من جذير البذرة. ويكون لهذه النباتات التي تنشأ من البذور جذر رئيسي وجذور جانبية أو ثانوية وجذور ليفية أما الجذور التي تنشأ على أصل خضري مثل التي تنشأ من زراعة العقل أو الدرنات أو الجذور التي تنمو أي من الأجزاء الخضرية فوق سطح الأرض فتعتبر جذورا عرضية. كما تقسم الجذور إلى جذور تنتشر أفقيا حيث تنمو موازية لسطح التربة وأخرى متعمقة تتعمق إلى أسفل في التربة.



الشكل (٧٨): اختلاف طبيعة الجذور باختلاف نموها

وتتميز الجذور عن السوق تشريحياً بوجود القلنسوة التي تغلف قمة الجذر والتي تحميها من الاحتكاك بسطح حبيبات التربة، يتمزق السطح الخارجي للقلنسوة بالتدرج ويصير لزجا مما يساعد على انسيابه بسهولة بين حبيبات التربة ويعوض ما تمزق من الخلايا السطحية

للقلنسوة بخلايا جديدة تضيفها القمة النامية إلى القلنسوة من الداخل، كما يختلف الجذر تشريحيا بالوضع المتبادل قطريا بمجاميع الخشب واللحاء من الداخل ووجود الخشب الأول بالخارج عكس الساق حيث أن الخشب الأول للداخل كذلك يختلف تركيب الجذور ذات الفلقة الواحدة بوجود مجاميع خشب عديدة عددها حوالي خمسة عشر إلى عشرين حزمة في حين أن مجاميع الخشب تكون قليلة في ذات الفلقتين فتكون ثنائية الحزم أو رباعيتها أو ثلاثية الحزم ويكون اللحاء في الجذور ذات الفلقة الواحدة من أنابيب غربالية وخلايا مرافقة أي لا يوجد براشيمية اللحاء بينما توجد هذه الخلايا البراشيمية في جذور ذات الفلقتين كما في القشرة تكون أكبر نسبيا من ذات الفلقتين ولكنها تبقى لمدة طويلة حيث تتميز هذه الجذور بعدم نموها في السمك.

٢- مراحل نمو النبات:

تقوم عملية نمو النباتات ذات الأوعية (plants vascular) على مرحلتين أساسيتين. تتمثل المرحلة الأولى في إتحاد الخلايا الجنسية عند النبات - النطفة (الخلية الجنسية الذكورية) مع الخلية البيضية (الخلية الجنسية الأنثوية) - والتي تسمى الأمشاج (gametes) والتي ينتج عن تلقحها نشوء خلايا مجهرية تسمى الأبواغ (كما في نشوء الجنين من جزء تلقح الخلايا الجنسية عند الإنسان)، و تحتوي هذه الأمشاج المندمجة أو الملقحة، بطبيعة الأمر، على مجموعتين من الكروموزومات (diploid). أما في المرحلة الثانية فتبدأ بعد نضوج الأبواغ لتصبح أمشاجا أو جاميطة (gametophytes)، والتي تصبح فيها هذه الأخيرة قادرة على التكاثر و بدأ دورة حياة جديدة و إنتاج ذرية (offspring أو sporophyte). يحتوي كل فرد من الذرية على مجموعة واحدة من الكروموزومات (haploid).

يختلف النبات عن الحيوانات فيما يخص طريقة تطوره أو تكاثره بطرق كثيرة. فالنباتات البالغة (mature) تواصل نموها، ولكنها لا تصل إلى ما يمكن أن نسميه "مرحلة النضوج". أما الحيوانات، من جهة أخرى، لديها فترة محددة خلال نموها تُعتبر أنها "مرحلة النضج". علاوة على ذلك، إن كل من نمو وتكون الأعضاء عند النباتات يتأثر بوجود القيض أو جدار الخلية (wall cell) و الحويصلة (vacuole: تجويف في الخلية). هناك أيضا ميزات

موجودة في خلايا الحيوانات تفتقر لها النباتات منها عمليات الإنصهار التي تحدث داخل الخلايا و التي تلعب دورا مهما في تطوّر أعضاء الحيوانات البالغة.

الميزات العامة في تطور النبات: تتركز دورة الحياة عند معظم النباتات غير المزهرة على مبدأ تعاقب الأجيال (alternation of generations) - أو إختلاف مراحل الحياة. هناك مرحلتان بارزتان في دورة حياة النبات، أولهما هي إنتاج النبات للنابت المشيجي - gametophyte: جزء النبات الذي تكون في الأمشاج - و الذي يُنتج الأمشاج أو الخلايا الجنسية (gametes - خلايا جرثومية ناضجة، تكوّن فردا جديدا إذا إتحدت بخلية أخرى)، أو بصورة أخرى تتمثل هذه المرحلة في بلوغ النبتة الذي يُترجم في تكوّن الأمشاج. لا تختلف هذه المرحلة عن مرحلة البلوغ عند الإنسان التي تنشأ فيها الخلايا الجنسية (الذكورية و الأنثوية) التي تسمح له بالتزاوج. تتبع مرحلة النضوج مرحلة ثانية و أخيرة قبل وفاة النبتة و هي نشوء النابت البوغي (sporophyte) الذي يُنتج الأبواغ (spores). بعد إنتاج الأبواغ، يُنتج النابت البوغي نابتات الأمشاج مجددا و التي تندمج لتكوّن دورة حياة جديدة. والجدير بالذكر هو أن نابتات الأمشاج تشبه بالشكل تماما نابتات الأبواغ إلا أن الأخيرة تحتوي على نصف عدد كروموزومات الأولى.

وبالرغم من أن المرحلتين تحصل في دورة الحياة نفسها، إلا أن مرحلة نمو النابت المشيجي لها مراحل النمو الخاصة بها و التي تختلف عن مراحل نمو النابت البوغي. تتميز النباتات التي تتكاثر بطريقة "تعاقب الأجيال" بأنها تتوالد في المرحلة الأولى - من حياتها - جنسياً، ولكن لا تتوالد جنسياً في المرحلة الثانية. تتكاثر معظم النباتات ذات الأوعية - و التي تتألف من النباتات المزهرة (تنمو بذورها في مبيض مغلق) بالإضافة إلى فصيلة الصنوبريات (و التي تكون بذورها عارية) - بطرق مختلفة عن بعضها، بحيث تكون - مثلا - أعداد الأمشاج عند النباتات ذات البذور العارية أقل منها عند النياتات ذات البذور المغلفة.

-تطوّر النبات من مرحلة الجنين حتى يصبح شتلة أو بادرة:

يمر الجنين في خمس مراحل ليصبح بادرة:

١- عملية تكوّن الجنين: يتكوّن الجنين في النباتات الوعائية (vascular plants) خلال ساعات من حدوث التلقيح، أو بعد أول إنقسام للخلية إلى خليتين متوالدتين

(daughter cells) في النباتات المتكاثر بالبذور. بعدها تنمو الأعضاء الأولية لهذا الجنين - كالجذر، و الأوراق الجنينية (الفلقات). و يتشكل أيضا في هذه المرحلة نسيج يختص بتغذية البذرة في بداية نموها - يسمى السويداء - وهذا يخص فقط النباتات المتكاثر بالبذور - أو بطريقة أخرى التي لا تتكاثر بطريقة تعاقب الأجيال. أما نباتات النوع الثاني فلديها طرق مختلفة في تغذية البذرة.

٢- سكون الجنين: إن النباتات التي تتكاثر بطريقة تعاقب الأجيال (كـ بعض أنواع الطحالب) يحدث فيها عملية إنقسام عدد الكروموزومات عندما تُنتج الأبواغ. أما عند النباتات التي تنتج بذورا (المزهرة) - تنقسم الخلايا و تنمو في البويضة - بدلا من إنقسامها عند إنتاج الأبواغ. تخضع البذور النامية داخل البوضية إلى فترة سكون أو سُبات في النمو. تستمر عملية نمو البذور أو الأمشاج المندمجة في نباتات الطحالب - و بالتحديد في مرحلة نمو نابئات الأبواغ - إلى حين إنتاج نابئات الأمشاج. و لكن هذا النمو المستمر لا يحصل في النباتات المزهرة. فيخضع الجنين في بذور هذه الأخيرة لفترة سكون عاجلا بعد نشوء الأعضاء الجنينية داخل البذرة. خلال الفترة المؤدية لسكون البذرة تتغير أشياء كثيرة في البذرة و منها تَوَقَّف إنحدار معدل التنفس، و تتوقف عملية إنقسام الخلايا (cell division)، و ينقطع تجمّع المواد المخزنة في الفلقات و التي تعمل على تغذية البذرة. و خلال فترة السكون هذه يتكوّن غلاف البذرة الذي يلعب دورا هاما في حماية البذرة من التلف من جراء الحرارة العالية أو منعها من الجفاف. يلعب الغلاف أيضا دورا في منع البذرة على النمو إذا لم تتوفر لها الظروف المناسبة للنمو.

٣- الإنبات: عند بعض البذور، تكون فترة السكون وجيزة - خاصة عند بذور النباتات القصيرة العمر. تستأنف البذور عملية النمو بعد توفّر البيئة الملائمة: كالحرارة، وتوفّر المياه، و الأوكسجين التي تتيح لها إحراق الغذاء وإنتاج الطاقة اللازمة للنمو.

٤- إنقطاع فترة السكون: لا تثبت البذور، في أنواع كثيرة من النباتات، فورا بعد توفّر الظروف التي تجعلها قادرة على الإنبات. بل تحتاج المسألة إلى ما يقطع فترة السكون ويستأنف عملية النمو، وهذا يعني أنها تحتاج إلى ما يحدث تغييرا في غلاف البذرة أو تغييرا في الجنين ذاته. و بما أن فترة السكون لا تمتلكها البذرة بالفطرة - و ذلك لأنها تنمو عند إنتزاع الغلاف - تحتاج البذرة إلى ما ينزع عنها الغلاف أو حتى يحطمه ليسمح بدخول الماء

إليها. تعتمد عملية الإنبات (germination) في هذه الحالة على تعفن الغلاف - عند وضع البذرة تحت التراب.

تمتنع بذور كثيرة عن إستئناف عملية النمو حتى لو كانت جميع الظروف متوافرة. ويعود سبب ذلك إلى طبيعة البذرة، فمن البذور ما تأخذ فترة جهوزها للنمو مدة أطول من بذور أخرى. لذلك نرى أن بعض البذور التي نزرعها في نفس الوقت تسبق بعضها في النمو. هناك أنواع من البذور التي تتحمل برودة الشتاء فتبقى في التربة مدة طويلة. يشترط نمو هذه البذور خضوعها لدرجات حرارة منخفضة (و لكن فوق الصفر) أولاً، و إلا لن تنم أو على الأقل ستتأخر كثيرا لتنمو. أنواع أخرى من البذور لا تنم إلا إذا تعرضت للضوء، بينما تحتاج أنواع أخرى إلى وجود الضوء لينجح نموها.

٥- إنباتق البادرة أو الشتلة (seedling):

بعد تمزق غلاف البذرة، وبدء عملية الإنبات، يأخذ جزء الجنين الموجود أسفل الفلقة في النمو داخل التربة. ويسمى هذا الجزء سويقة جنينية سفلى، وهو الذي ينمو كي يصبح جذرا أوليا. والجذور المتكونة تثبت البادرة النامية وتمتص الماء والغذاء اللازمين لنموها. أما الجزء العلوي من الجنين فيسمى سويقة جنينية عليا يوجد على قمة طرفه العليا برعم صغير يسمى ساقا جنينية. تنمو السويقة العليا، وتدفع الساق الجنينية فوق سطح التربة، ومن ثم تبدأ الساق الجنينية في إنتاج أوراقها الأولى.

وفي بذور بعض النباتات المزهرة، تظهر الفلقات على سطح الأرض مع الساق الجنينية، حتى تكون البادرة (النبته في أول نموها) أوراقا جديدة قادرة على إنتاج الغذاء اللازم. أما الفلقات في النباتات التي تحتوي على فلقة واحدة (نباتات أحادية الفلقة) وفي بعض من ثنائية الفلقة فتبقى تحت الأرض.

تتشط عملية نمو الجنين مع إنباتق الجذر الرئيسي للبذرة، و السبب الرئيس لنمو البذرة هو تمدد الخلايا. وهكذا، و بعد إنقسامات عديدة في الخلايا ينشأ أول برعم صغير منبثق من البذرة. يظل البرعم في النباتات المتعاقبة الأجيال معتمدا خلال نموه على ما منحه إياه النابت البوغي من غذاء حتى يصبح بادرة. أما النباتات المزهرة، تستمد البذرة غذائها من السويداء (endosperm) الموجود في الفلقات أو داخل البذرة.

٣-مظاهر النمو الأساسية لنمو النبات (Growth stages):

تنقسم مراحل النمو إلى ثلاث مراحل أساسية: مرحلة الانقسام الخلوي ومرحلة الاستطالة والزيادة في الحجم والمرحلة الأخيرة هي مرحلة التمايز الخلوي.

١ - مرحلة الانقسام الخلوي (Cell Division):

تتمو النباتات وتزداد رأسياً تبعاً لعملية الانقسام الحادثة في القمم الطرفية المرستيمية للنباتات عن طريق الانقسام الميتوزي وكذلك في الخلايا الإنشائية في الكامبيوم بسيقان النباتات ثنائية الفلقة وفي الخلايا الإنشائية في الأوراق الحديثة، تنقسم الخلايا في القمم النامية وتحدث الاستطالة على بعد عدة ملليمترات أسفل منطقة القمة النامية وتعرف المنطقة أسفل منطقة الانقسام أو منطقة القمة Dome بمنطقة الاستطالة أما الأعضاء المحددة النمو مثل الأوراق والثمار يكون الانقسام والاستطالة كعمليتين منفصلتين زمنياً تبدأ بالانقسام وتنتهي الزيادة العددية لتبدأ مرحلة الاستطالة وتكون الأوعية الناقلة ونضج الخلايا وتخصصها وتكون الخلايا صغيرة نسبياً وذات نواة كروية مركزية بالنسبة للسيتوبلازم وبدون فجوات عسارية والجدر رقيقة ليس معروفاً إلى الآن لماذا تظل بعض الخلايا محتقظة بقدرتها على الانقسام أو أي مرستيمية أو جنينية في حين تتحول الأخرى إلى خلايا متخصصة.

ويلاحظ أثناء هذه المرحلة التغيرات التالية:

- تراكم المواد الكربوهيدراتية والبروتينية والأحماض الأمينية والعناصر المعدنية التي تنتقل إلى المناطق الميرستيمية اللازمة للانقسام الخلوي.
- نشاط في عمليتي التنفس والاستقلاب.
- تأمين بعض منظمات النمو والأنزيمات للقيام بالعمليات الحيوية.
- انتقال بعض المواد في الأجزاء الهوائية إلى النسيج الميرستيمي في الجذور (تيامين، بيرودوكسين، حامض النيكوتين)
- تعمل الجذور على اصطناع المواد الأخرى اللازمة للنمو مثل الريبوفلافين والبوتين.

٢ - مرحلة الزيادة في حجم الخلية (Cell Enlargement):

ثم تأتي العملية التالية للانقسام والزيادة العددية بعملية الاستطالة الخلوية حيث يزداد حجم الخلية زيادة غير رجعية نتيجة الضغط الاسموزي وضغط الامتلاء المرتفع وقلة الضغط الجداري ثم زيادة محتواها العصيري ومكوناتها العضوية وتكون الفجوات العسارية بها متحولة

بذلك من الحالة المرستيمية إلى الحالة البارنشيمية البالغة، تزداد الخلايا في الحجم قد تصل الزيادة في الحجم من ٣٠ - ١٥٠ مرة من حجم الخلايا الإنشائية حيث تزداد قدرتها على امتصاص الخلايا للماء وانتقال المواد الغذائية والأفضية التي تتكون في الأوراق إلى مناطق النمو حيث الخلايا المرستيمية التي انتهت من الانقسام فتظهر الفجوات العصارية إذ تعمل قوة الامتصاص الأسموزية على امتصاص قدر كبير من الماء مما يتسبب في تمدد الخلية حتى يتساوى ضغط الامتلاء مع الضغط الأسموزي للخلية والذي يسببها تكون السكريات وامتصاص الأملاح وتكوين الأحماض العضوية بالخلية ويتكون الجديد من البروتوبلازم لذلك فالمحصلة الكلية هي زيادة المادة الجافة (Dry matter) وعملية تكوين الجديد من البروتوبلازم يلزمها بالطبع زيادة العمليات المنتجة للطاقة وإنتاج البروتينات لذلك فعمليات النمو تتطلب ظروفاً هوائية وإمداد بالكربوهيدرات كمصدر للطاقة ومواد أساسية للبناء فضلاً على الهرمونات النباتية والتي لها دور هام في عمليات الانقسام والاستطالة، فإذا كان الجدار الخلوي من المرونة بدرجة كافية تمدد مما استوجب إضافة مواد جدارية من السليولوز والهيميسليولوز عليها ويبدو أن البروتوبلازم كطبقة رقيقة بجوار الجدار وأغشية الخلية السيتوبلازمية ويصحب الزيادة أيضاً بناء الجديد من البروتوبلازم.

ويلاحظ أثناء هذه المرحلة التغيرات التالية:

- زيادة حجم الفجوات في الخلايا وسمك الجدر الخلوية.
- ازدياد حجم الخلايا بشكل طولي أو عرضي.
- توقف الانقسام الخلوي.
- تكون طبقة رقيقة تبطن جدار الخلية بعد أن ترق السيتوبلازم.

٣- مرحلة التمايز الخلوي (Cell Differentiation):

تبدأ تلك المرحلة بتغيرات تشريحية وفسيلوجية والخلايا البرانشيمية هي اقل الأنواع تميزاً حيث لا تختلف كثيراً عن الخلايا الإنشائية سوى زيادة الحجم ودرجة نمو فجواتها ولا تتكون فيها الجدر الثانوية عادة بل تظل ذات جدر رقيقة وتنتشر تلك الخلايا في القشرة والنخاع والأشعة النخاعية، أما الخلايا التي تتحول إلى عناصر وعائية كالأنابيب الغربالية والأوعية الخشبية والألياف فتتعرض إلى تغيرات إذ تزداد في الحجم كثيراً وترسب على جدرها جدرًا ثانوية تتخذ أشكالاً مختلفة منها الحلقي والحلزوني والمنقرس وترسب خلال ذلك مادة

الليغنين بين المواد الجدارية الثانوية وفي الأنابيب الغربالية تختفي النواة ويستمر السيتوبلازم في أداء وظائفه في حين تظل النواة في الخلية المرافقة.

يلاحظ أثناء هذه المرحلة التغيرات التالية:

- بداية تمايز جدار الخلية وزيادة سماكته.
- تمايز بيوكيميائي مثل تحليل أجزاء من أنواع معينة من الخلايا أثناء التطورات الكيميائية لبعض الأجزاء الأخرى من نفس الخلية.
- استهلاك الكربوهيدرات أثناء مختلف أنواع التمايز الخلوي الخاص بتغلظ الجدر.
- ضعف النشاط التنفسي وكبر الفجوات في الخلايا.

- النمو الثانوي (Secondary Growth):

هو النمو العرضي الذي ينشأ عن الكامبيوم والطبقات المولدة:
ونميز نوعين من المرستيم الثانوي:

- ١- الكامبيوم: طبقة من الخلايا المرستيمية تتوضع بين الخشب واللحاء، عندما تنقسم تعطي الخشب باتجاه الداخل والغربال باتجاه الخارج مما يؤدي إلى ازدياد في قطر الساق.
- ٢- الفيللوجين: طبقة من الخلايا المرستيمية الثانوية، تنقسم وتعطي من الجهة الخارجية الفلين، وبارانشيماً ثانوياً إلى الجهة الأنسية يدعى الفيللودرم.

- العوامل المؤثرة في النمو:

عوامل خارجية:

- ١- تأثير درجة الحرارة (دنيا - مثلى - عظمى).
- ٢- الإضاءة من حيث شدة الضوء ونوعه.
- ٣- تأثير الرطوبة الجوية والأرضية (الماء).
- ٤- تأثير تركيز محلول التربة، تركيب التربة وخصوبته.
- قدرة التربة على الاحتفاظ بالماء (حسب بناء التربة).
- درجة احتواء التربة على العناصر المعدنية (نوعية التربة والمعدّات الادمصاصية).
- درجة حموضة التربة.
- تواجد الأوكسجين وتنفس الجذور (ترب كثيمة أو رطبة).
- ٥- الغازات المختلفة، الرياح، البرد (أضرار ميكانيكية).

عوامل داخلية:

١- العوامل الوراثية (النباتات القرمزية).

٢- تأثير المحتوى الداخلي من منظمات أو مثبطات النمو.

- تكوين الجدار الخلوي (Cell Wall) ووظيفته:

كما هو معروف فإن الخلية النباتية تتكون من جدار وبروتوبلازم ويتكون البروتوبلازم من سيتوبلازم ونواة وقد نطلق على المكونات البروتوبلازمية اسم البروتوبلاست. يحاط السيتوبلازم بغشاء بلازمي (Plasmalemma) معقد التركيب وتوجد داخل الخلية الشبكة الأندوبلازمية التي تتكون من نفس مادة الغشاء الخلوي أو بالأحرى هي امتداد له وهي موجودة خلال سائل شبه غروي ويحتوي على العديد من العضويات مثل الميتاكوندريا والريبوزومات والبلاستيدات والجسيمات الدقيقة لجهاز غولجي. والطبيعة الغروية للبروتوبلازم هي أساس المظاهر المادية للحياة، كما يوجد بالخلية الفجوات العسارية الممتلئة بسائل مائي به مواد كيميائية ذائبة مثل السكريات والأملاح والصبغات والفضلات الناتجة من عمليات التمثيل الغذائي للخلية والبلورات.

خلال تمدد الخلايا تزداد جدر الخلايا وتتمدد لاستيعاب زيادة حجم الخلية وزيادة محتوياتها ويتم بإضافة مكونات الجدار ولا تسبب تلك الإضافة زيادة في السمك ولكن تستخدم في تمدد الجدر وذلك بإضافة ألياف السليلولوز بسمك ٥-١٠ نانومتر وبطول ٦٠ نانومتر ($9 - 10 \text{ cm} \times \text{nanometer} = 1$)، قد تحتفظ جدر بعض الخلايا مثل خلايا النخاع والخلايا الحية في اللحاء ومعظم خلايا القشرة بالتركيب الأصلي السليلولوزي البكتيني إلى ما لا نهاية في حين تتلغفن (تمتلئ بالليغنين) بعض الخلايا الأخرى مثل جدر معظم أنسجة الخشب وبالمثل تترسب السوبرين على جدر خلايا الفلين، في حين أن البروتوبلازم يختفي بسرعة من الخلايا التي تتلغفن جدرها.

وظيفة الجدار الخلوي هو التدعيم الميكانيكي للخلية من ثم النبات فهو مع الضغط المائي يعطي للخلية شكلها ويحافظ على تركيبها وللجدار دور هام في امتصاص الماء والذائبات من خارج إلى داخل الخلية بالإضافة إلى دوره في الإفراز (Secretions) فضلاً على دوره في مقاومة اختراق الكائنات الممرضة للخلية، المسؤول عن إفراز وتكوين الجدار الخلوي هو البروتوبلاست ثم هو المسؤول أيضاً في تدعيم الجدار فيما بعد عند تكوين الجدر

الثانوية وتكوين المواد اللاصقة والتي تربط الخلايا بعضها ببعض أو ما يعرف بالصفحة الوسطى ثم أن البروتوبلاست أيضاً هو المسؤول عن الترسيب الزائد حتى موت الخلية وتحويلها إلى وعاء ناقل للماء والعناصر الغذائية الممتصة من التربة والمعروفة بعناصر الخشب. والمركب الرئيسي للجدار هو السليلولوز والهيميسليلولوز والمواد البكتينية والليغنين والسوبرين. يبدأ تكون الجدار في الطور النهائي (Telophase) للانقسام الميتوزي بعد تكوين الصفحة الوسطى حيث تتجه حويصلات صغيرة (Vesicles) أو قطرات صغيرة (Droplets) إلى الخط الاستوائي للخلية الأم وتلتحم معاً حيث تتكون المواد البكتينية والتي تشبه الهلام ثم تأخذ في التصلب نتيجة اتحادها بالكالسيوم، عندئذ يبدأ ترسيب السليلولوز لتكوين الجدار الابتدائي أو الأولي (Primary Wall) ثم يتشرب الجدار الابتدائي بالهيميسليلولوز والذي يتكون من عديد التسكر للسكريات الخماسية مثل Arabans, Xylans, Glactans Glycoproteins كما يترسب بينها Para-Crystalline ويمتاز الجدار الابتدائي في تلك المرحلة بالمطاطية سواء مطاطية عكسية Reversible plastic أو غير عكسية عند بداية تكوين الجدار الثانوي يحدث إضافة مكونات أخرى للجدار الابتدائي في عملية يطلق عليها عملية الأغمد الداخلي (Intussusceptions) حيث يقوم السيتوبلازم بملء الفراغات بالجدار بالمواد الكيميائية ثم تأتي مرحلة التراكم (Apposition) فتتكون طبقات جديدة لتنتهي بذلك مرحلة الاستطالة وتبدأ مرحلة التمايز لتقوم الخلية بأداء وظيفة خاصة يحددها لها نظام (Gene off and on) بالنواة.

يزداد الكشف الكيميائي لجدر الخلايا ذات البروتوبلازم الميت كالأوعية والقصبات والألياف بالطرق البيوكيميائية التي تستمر فيها أو نتيجة تأثير الخلايا المجاورة ويعتبر اختفاء الجدر العرضية بين عناصر الخشب أثناء تكوين الأوعية مثلاً مألوفاً لذلك في تلك الخلايا يتم كشف وأيض الكربوهيدرات التي تتحول إلى المواد الجدارية الجديدة في حين ينعدم تكوين البروتينات والبروتوبلازم أثناء هذا الطور من عملية التطور فضلاً على قلة النشاط التنفسي وذلك حتى يكتمل كشف تلك الخلايا.

دور الهرمونات النباتية في استطالة الخلايا:

قد فسر حدوث استطالة الخلايا نتيجة نقص الضغط الجداري وارتخاء الجدار الخلوي وتغير تكوين الجدار أو تقطع وانفصال مكونات الجدار الخلوي مع إعادة تكوين روابط جديدة،

لذلك اقترح أن الأوكسين يقوم بدور في فك الروابط الهيدروجينية غير التساهمية بين بوليميرات الزيلوغلوكونات وألياف السليلولوز الدقيقة مما يسمح بتسلسل الزيلوغلوكونات إلى السليلولوز ينتج عنه انبساط غير عكسي في جدار الخلية خاصة عند انخفاض pH وذلك من خلال فعل أنزيمي ليس معروفاً على وجه الدقة وهذا بالطبع يشجع زيادة مرونة (Plasticity) أو ارتخاء (Loosening) أو زيادة مطاطية (Elasticity) جدر الخلية هذا الارتخاء يؤدي إلى نقص مقاومة الضغط الداخلي على الأغشية الخلوية مع نقص في ضغط الامتلاء وعليه فالجهد المائي للعصير الخلوي يصبح أكثر سالبيةً عنه في الخلايا المجاورة فينتشر الماء ناحية منحدر التدرج فتزداد الخلية في الحجم.

ثم يأتي دور إضافة مواد جديدة للجدار وإعادة تثبيت الروابط غير التساهمية بين السليلولوز والسكريات العديدة (الزيلوغلوكونات) فيتكون بذلك خلايا ذات جدر أكبر، ويبدو أن نقص درجة pH تنشيط ارتباط أيون الهيدروجين مما يزيد من نشاط أنزيمات الارتخاء أو الأنزيمات التي تعمل على فك الارتباط بين السليلولوز والزيلوغلوكونات.

ثبت عملياً أن للجبرلين دوراً في تخليق وتنشيط أنزيم ألفا اميليز (amylase) الذي يعمل على تحويل النشا إلى سكريات مختزلة والتي يؤدي زيادة تركيزها في العصير الخلوي إلى رفع الجهد الأسموزي للخلايا النباتية وبالتالي إلى دخول الماء والمواد الغذائية مما يؤدي إلى انتفاخها وكبر حجمها واستطالتها معنوياً، وكذلك وجدت علاقة بين استطالة السوق واختفاء النشا وتحوله إلى سكريات ذائبة تستغل في بناء الخلايا الجديدة واستطالتها وبالتالي استطالة السوق، كما أن للجبرلين دوراً في تخليق أنزيم بيتا غلوكانيز (B1,3 glucanase) المؤدي إلى خفض الضغط الجداري الذي يسمح بدوره إلى مرور الماء والغذاء للخلية. مما سبق نجد أن الأوكسين يشترك مع الجبرلين في التأثير في استطالة الخلية ولكن كل منهما له ميكانيزمته الخاصة به.

أما عن دور السيبتوكينين فلم يثبت أن له دوراً في استطالة الخلايا لكن ينحسر دوره في التشجيع على الانقسام الخلوي من خلال تنشيطه لعمليات الامتصاص والانتقال للعناصر المعدنية وعصارة الأوعية الناقلة خاصة اللحاءية وزيادة معدل إنتاج الأحماض النووية وتكوين البروتينات خاصة تكوينه لأنزيمات اختزال النترات مما يوفر المواد التي تحتاجها الخلية للانقسام وتكوين البروتوبلازم الجديد الذي يكفي للخليتين البنويتين.

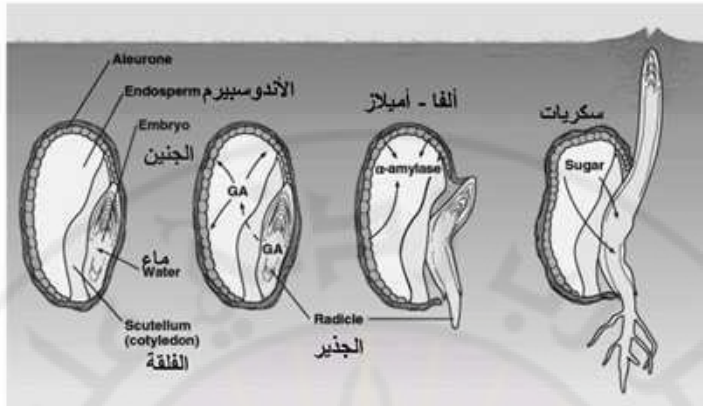
٥ - دور الهرمونات في النمو الخضري:

تلعب الهرمونات دوراً هاماً في النمو الخضري للنبات من خلال تأثيرها في عمليتي الانقسام والاستطالة السابقتي الذكر، فنجد أن الأوكسينات تؤدي إلى زيادة النمو لأن كمية الأوكسين الموجودة في القمة الطرفية والسوق لأي نبات ذات علاقة موجبة بمعدل النمو الطبيعي له فعلى سبيل المثال السلامة الأولى القريبة من القمة النامية تكون أطول من مثيلاتها الأبعد عن القمة وتقل في الطول كلما ابتعدنا عن القمة ولقد ثبت أن الأوكسين ليس هو الوحيد المسؤول عن نمو الساق واستطالتها لكن يشاركه الجبرلينات وهرمونات أخرى، كما أشارت الدراسات أن الاستطالة الخلوية لا تحدث إلا في وجود تركيزات منخفضة من الأوكسين فالتركيز المرتفع يعمل على تثبيط النمو كما وجد أن الأوكسين اللازم لنمو ونشاط الأعضاء الهوائية للنبات لا يصلح لنمو وتثبيط المجموع الجذري كما أن التركيزات المثلى من الأوكسين اللازمة لنمو المجموع الخضري تكون مرتفعة عن التركيزات المثلى لنمو المجموع الجذري لنفس النبات.

ظهور سلالات من النباتات القصيرة السيقان ذات سلاميات متقزمة يرجع إلى وجود نظام أنزيمي معقد داخل أنسجة تلك السوق النباتية تحتوي على بعض الأنزيمات المؤكسدة للأوكسينات خاصة أنزيم أندول حمض الخليك أو أكسيداز المتخصص في هدم أندول حمض الخليك وتحويله إلى ثاني أكسيد الكربون والأكسجين وأندول الألدهيد غير الفعال بيولوجياً. بالإضافة إلى أنزيم (Peroxidase) الحامل للحديد، وقد يرجع التقزم أو بطئ النمو الخضري لنقص أو تثبيط عمل الأوكسينات نتيجة توفر نواتج الأيض الغذائية التي تؤدي عند اتحادها مع IAA إلى تثبيطه مثل توفر سكر الأرابينوز الذي يتحد مع IAA ليكون أندول حمض الخليك الأرابينوزي وكذلك توفر الحمض الأميني الأسبارتيك فيتكون أندول حمض الخليك البيبتيدي (Aspartate - IAA) كذلك توفر الأسترات فيتكون مركب أندول إيثيل أسترات (Indol ethyl acetate)، وكذلك فالأصناف والسلالات النباتية طويلة الساق تحتوي على أنظمة أنزيمية تتحكم في استطالتها حيث تمنع نشاط الأنزيمات المؤكسدة والمحللة لهرمونات النمو مثل الأوكسين، كما تحتوي على تركيزات عالية نسبياً من المركبات العضوية الفينولية مثل حمض الكافيك وحمض الكلوروجينيك والتي تعمل على إيقاف النشاط الأنزيمي المؤكسد المشار إليه والتي تتركز في المجموع الخضري ذي السيقان الطويلة.

وهناك تأثير آخر للأوكسينات في صلابة جدر الخلايا حيث يعمل الأوكسين على إزالة بكتات الكالسيوم والأيونات المعدنية المسؤولة عن الصلابة كما يؤثر في بعض المركبات العضوية ويؤدي إلى تحللها مثل البكتين والهيموسليلوز والتي توجد كمادة لاصقة بين الخلايا، وقد ترجع استطالة الخلايا بفعل الأوكسين أيضاً حيث دوره في زيادة نفاذية الأغشية خاصة طبقة الفوسفوليبيدات مما يؤدي إلى زيادة انتشار المواد العضوية وأيونات الهيدروجين والمعادن الأخرى مما يرفع الضغط الأسموزي للخلايا وبالتالي زيادة امتصاص الماء والغذاء من الخلايا المجاورة وفي النهاية رفع ضغط الأمتلاء مما يؤدي إلى استطالة الخلايا وزيادة حجمها وزيادة نموها غير العكسي كما وجد أن زيادة سمك السوق للنباتات ذات الفلقتين ترجع أساساً إلى النمو العرضي نتيجة نشاط الكامبيوم الوعائي والمسمى بالنمو الثانوي والمسؤول عنه وجود الأوكسين في خلاياه، ومهمة هذا النمو هو تكوين الخشب الثانوي للداخل واللحاء للخارج وعند قطع القمم الطرفية وهي مصدر الأوكسين بالنبات يفشل الكامبيوم الحلقي في تكوين النمو الثانوي وبإضافة الأوكسين إلى ساق هذا النبات منزوع القمم الطرفية يستأنف النمو العرضي وتزداد السوق في السمك.

أما عن دور الجبرلين فنجد أن له دوراً في نمو الجذير لأسفل والريشة لأعلى عند إنبات الذرة حيث يعمل على زيادة الأنزيمات المحللة للمواد الغذائية في اندوسبرم البذرة ويؤدي زيادة تركيزه في السويقة الجنينية العليا إلى سرعة انقسامها وحملها الريشة والقيام بالإنبات الأرضي والعكس صحيح بالنسبة للإنبات الهوائي فنجد التركيز العالي للجبرلين في السويقة الجنينية السفلى أعلى منه في العليا مما يعمل على سرعة انقسامها فتأخذ السويقة الجنينية العليا والفلقات والريشة والصعود بها إلى أعلى سطح التربة والقيام بالإنبات الهوائي، بينما نجد في النباتات الحولية أن معدل نمو السلاميات العلوية يكون مرتفعاً أو أكثر طولاً من مثيلاتها القاعدية نتيجة ارتفاع محتواها من الجبرلين، وبذلك نرى أن دوره يكون من خلال دفعه لزيادة حجم الخلايا واستطالة المجموع الخضري (الشكل ٧٩).



© 1999 Addison Wesley Longman, Inc.

17/02/2008

Plant Hormones and Growth

٢٨

الشكل (٧٩): إنبات البذور ودور الهرمونات فيه

أما عن دور الاثيلين في تنظيم نمو الأوراق فنجد أنه إذا زاد مستواه فإنه يعيق النمو ويثبطه، فعلاقة الاثيلين بالنمو الخضري علاقة عكسية فزيادة تركيزه يؤدي إلى التقزم ويلاحظ أن التأثير المثبط في النمو الخضري خاصة نمو الساق يكون كبيراً في الظلام عنه في الضوء.

-نشاط الكامبيوم وتكشف الأنسجة:

أولى علامات نمو الأشجار في الربيع هو انتفاخ البراعم وانبثاقها ثم استطالة السيقان ويبدأ الكامبيوم في النمو ببطء وعادة ما يبدأ الانقسام والنمو في المناطق القريبة من قمم السوق ثم ما يلبث من أن ينتقل النشاط إلى المناطق السفلى من الساق وهو ما يتمشى مع انتقال الأوكسين من أعلى إلى أسفل بمعنى أن تدافع على النشاط هو تأثير الأوكسين على انقسام واستطالة خلايا الكامبيوم البين حزمي فعندما يبدأ الإزهار يتعطل نشاط الكامبيوم ويستمر نشاط الكامبيوم في الانحدار بتقدم الإزهار إلى أن تبدأ خلايا الكامبيوم كلها وكأنها تكشف إلى أنسجة لحاء وخشب. ويبدأ نقص نشاط الكامبيوم أولاً في جزء الساق الأقرب إلى النورة ويبدو أن الارتباط بين نشاط الكامبيوم والإزهار ذو آلية هرمونية نظراً لقلة الأوكسين عندما تتحول المرستيمات الخضرية إلى مرستيمات زهرية، أن هن علاقة يحكمها الأوكسين.

وللتكشف في النبات عدة مستويات، المستوى الأول هو تكشف الخلايا إلى أعضاء مثل السوق والأوراق والبراعم والأزهار والجذور ثم المستوى الثاني وهو تكشف الخلايا داخل الأعضاء إلى أنسجة مثل أنسجة البشرة والقشرة والبريسكل والأنسجة الوعائية والنخاع ثم يأتي بعد ذلك المستوى الثالث من الكشف وفيه تتكشف الخلايا إلى خلايا متخصصة داخل النسيج مثل الخلايا الغربالية وبرانشيمية اللحاء داخل نسيج اللحاء ويحدث الكشف بمستوياته الثلاثة في تتابع زمني وعادة يحدث الكشف بمستوياته الثلاثة في الزيغوت أثناء تكون الجنين والبذرة وأثناء نمو وتطور القمم النامية للسيقان والجذور ويكون أمام كل خلية أثناء الكشف عدة قنوات للتطور (Canalization of development) وعندما تتحدد وظيفة الخلية نتيجة بداية تكشفها يطلق على تلك المرحلة باسم مرحلة التحديد (Determination) وهناك بعض الخلايا يكون لديها القدرة على الرجوع عن الكشف وإعادة الدخول في مسلك آخر من مسالك التطور ونطلق عليها عندئذ (Dedifferentiation).

ولا يقتصر الكشف على خلايا الزيغوت أو الساق والجذور بل هناك تكشف على مستوى النبات كله عند تحول النبات من مرحلة البادرة إلى مرحلة التطور أو مرحلة الإزهار والإنتاج الثمري حيث يحدث تغيرات تركيبية في محور الساق وعندئذ تحدث التغيرات الفيزيولوجية لتكون مصاحبة للتغيرات التركيبية والوظيفية الجديدة.

أما عن الأسباب التي تؤدي إلى الكشف فهي غير معروفة حتى الآن على وجه الدقة ولكن هناك إشارات تفسر أسباب حدوث الكشف على مستوى الزيغوت المخصب، وعندما ينقسم أول انقسام نجد أن الخليتين الناتجتين تكون إحداها طرفية صغيرة نسبياً (Terminal Cell) وأخرى قاعدية كبيرة نسبياً (Basal Cell) ثم يسلك كل منهما مسلكاً مختلفاً ناتجاً عن الانقسام غير المتساوي ثم تنقسم الخلية الطرفية إلى خليتين ويكون الانقسام عرضياً بينما تنقسم الخلية القاعدية انقساماً طولياً، كذلك نجد أن البيضة داخل الكيس الجنيني وقبل إخصابها يتوزع في السيتوبلازم بكثافة غير متساوية حيث تختلف قطبي الخلية في درجة كثافة وتوزيع السيتوبلازم.

- تكشف القمة النامية:

أول من درس تطور القمم النامية هو العالم Shemidt ١٩٢٤ حيث أشار إلى أن أول خلية تكون القمة النامية والناتجة من انقسام الزيغوت Single apical cell تنقسم لينتج

عنها طبقتان من الخلايا هي التي تكون القمم النامية في النباتات الراقية ووضعت نظرية تشرح ذلك عرفت بنظرية الجسم والغطاء فيها افترض أن النبات يتكون في قمته المرستيمية من طبقتين متميزتين هما:

الطبقة السطحية او الغطاء (Outer Tunica):

تنشأ في منطقة القبة المرستيمية (Apical Dome) مجموعة من الخلايا البادئة تكون طبقة الغطاء وتتكون من صفوف مرتبة ومنظمة من الخلايا المرستيمية والتي يتراوح عددها بين ٢-٥ صفوف في النباتات ذات الفلقتين و ٢-٣ صفوف في النباتات أحادية الفلقة ويكون انقسام الخلايا فيها موازياً للسطح أي عرضياً وتحيط إحاطة كاملة إحاطة السوار بالمعصم بالطبقة الداخلية أو طبقة الجسم ذات الخلايا الأكبر حجماً من خلايا (Tunica) الطبقة الداخلية أو الجسم (Inner Corpus) تلك الطبقة هي التي تختص بنمو النبات في الحجم وطبقاتها غير مميزة والانقسام فيها يكون في الاتجاهين طولياً وعرضياً وطبقة الجسم ذات خلايا أكبر حجماً من خلايا (Tunica) تعرف تلك الخلايا بالخلايا المركزية الأم (Central) mother cells تنقسم بمعدل اقل لتعطي منطقة مرستيمية تسمى المنطقة المحيطة (Flank or Peripheral Meristems) تلك الطبقة التي يتكون منها خلايا نسيج القشرة والنخاع فيما بعد تليها منطقة ذات صفوف طولية تعرف بمنطقة المرستيم اللبي أو العرقي Rib (Meristems).



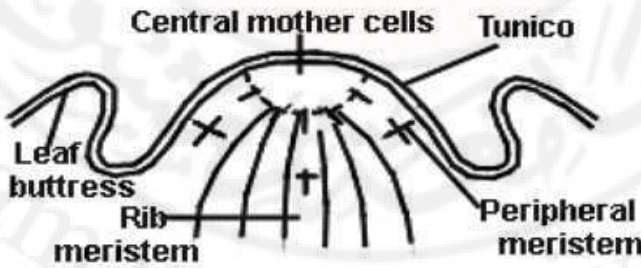
الشكل (٨٠): تكشف القمة النامية

ينشأ النمو الطولي كما ذكر من انقسام واستطالة البراعم الطرفية في السوق والأفرع وكذلك نتيجة النمو للمرستيم البيني في منطقة القعد وبين السلاميات والذي يعتبر جزءاً من المرستيم القمي، أما النمو القطري أو الشعاعي فينشأ من نمو المرستيمات الجانبية أو من الكامبيوم الحزمي والذي يؤدي باستمرار إلى تكوين الجديد من الخشب واللحاء والذي يؤدي في النهاية إلى زيادة قطر المحور.

كما يؤدي الكامبيوم الفليني إلى تكوين نسيج أحادي الطبقات وهو الفلين وهي خلايا غير حية تتميز بوجود صفحات سوبرينية في جدر الخلايا فهي غير منفذة للماء تماماً أما خلايا الفللوجين والتي توجد أسفل الفلين فهي خلايا حية متراسة وتسمى مجموعة الفلين والفللوجين بالأبيدرم أو القلف.

- تكشف الورقة والبرعم:

تنقسم القمة النامية ويعرض طرفها في حالة النباتات متقابلة الأوراق أو يعرض طرف واحد في حالة النباتات متقابلة الأوراق ويتفطح الجزء العريض ليكون نتوءاً ورقياً في النباتات المتبادلة أو تتوأمين في النباتات متقابلة الأوراق ثم يكبر هذا النتوء ليكون مبادئ خروج الأوراق (Leaf Primordium) ثم بعد ذلك يحدث تخصص وظيفي مع الانقسام حيث ينشأ عن تلك العمليتين أي الانقسام والتخصص أجزاء الورقة من نصل وعنق وأذنان وبراعم أبوية بعد ذلك وينشأ النصل من انقسام خلايا الصفيين من الخلايا المرستيمية للنتوءات تحت بشرية كل على أحد جانبي أصل العرق الوسطي ويتتابع الانقسام تتكون الخلايا الإسفنجية والدعامية للورقة من الطبقة الثانية ثم العروق الوسطية والجانبية من الطبقة الثالثة ولا تظهر المسافات البينية حتى تصل الورقة إلى ربع أو ثلث حجمها النهائي. يقف انقسام البشرة أولاً ويليهما في الترتيب النسيج الوسكي الاسفنجي ثم الدعامي وقد تستمر أنسجة العروق الجانبية في التكوين لفترة طويلة بعد ثبات الانقسام.



الشكل (٨١): تكشف الورقة والبرعم

ولفهم أكبر لتكون أعضاء النبات كالورقة التي نحن بصددھا افترضت نظرية أخرى بعد نظرية الغطاء والجسم عرفت بنظرية الطبقات الثلاثة (Three Layer theory) وهي لا

تختلف عن نظرية الغطاء والجسم (Tunica and Corpus theory) سوى أنها تفترض أن طبقة الغطاء تتكون من طبقتين أما الجسم فيكون الطبقة الثالثة وهي تمثل الجزء الأكبر من جسم الساق حيث يتكون منها الأوعية الناقلة من خشب ولحاء وكذلك أنسجة النخاع وكذلك تمثل الطبقة الثالثة الجزء الأكبر من خلايا الجذور الدرنية وغير الدرنية مثل الاسبرجس والداليا والبطاطا وقصب السكر.

أما الأوراق فتتأثر نتيجة النمو السطحي فتتكون في أغلبها من الطبقة الأولى والثانية أما الطبقة الثالثة تكون أقل أهمية في تركيب الورقة وكذلك الأعضاء المشابهة للورقة مثل الأعضاء الزهرية والثمارية والبذور فلون الأزهار بالبنتلات مسؤول عنه الطبقة الأولى وكذلك لون الثمار، أما لحم الثمار فمسؤول عنه غالباً الطبقة الثانية، أما البذور فتتكون من طبقتين. وقد تم التعرف على ما سبق من علاقة الطبقات بنمو أنسجة الأعضاء من دراسة توريث الصفات فوجد أن الطبقة الثانية هي التي تورث خواصها للنسل فهي المسؤولة عن إنتاج حبوب اللقاح والبويضات والزيغوت ومن ثم الجنين وكذلك نسيج النيوستيلة وذلك إذا ما تضاعفت تلك الطبقة بالكولشييسين وأصبحت رباعية التضاعف فإن صفات الخلايا الرباعية التضاعف تنتقل إلى تلك الأعضاء سالفة الذكر وقد تم التأكد من ذلك من خلال الدراسات السيتوكيميرا والدراسات السيتولوجية للهجن الخضرية، وإذا نظرنا لتكوين الورقة نجد أن الطبقة الأولى تكون كلاً من سطحي الورقة السفلي والعلوي ويتكون كل منهما من صف أو صفين من الخلايا تليها الطبقة الثانية وهي التي تحصر بينها الطبقة الثالثة في الورقة والتي تشكل عند نضج الورقة الأنسجة الوعائية وبعض الأنسجة القليلة الأخرى، أي أن طبقات الورقة إذا قمنا بعمل مقطع طولي بها تكون (١،٢،٣،٢،١) تظهر البراعم الأبضية على أساس أنها أفرع جانبية جنينية تنمو في أباط الأوراق وتظهر أولاً على شكل بروزات مرستيمية في أبط الأوراق الجنينية ويغلف كل برعم أوراق حرشفية تسقط عند استئناف الساق في النمو الطرفي.

- ارتباطات النمو:

يتأثر نمو كل عضو في نبات ما بالعمليات الفسيولوجية أو الظروف البيئية والبيوكيميائية السائدة في عضو من الأعضاء فالنمو الخضري يتعطل أثناء فترة النمو الثمري. كذلك يتأثر حجم المجموع الجذري بنشاط البناء الضوئي في الأوراق كما يتأثر التحول من البراعم الخضرية للبراعم الزهرية بعمليات حيوية تحدث في الأوراق كذلك العمليات

الفسولوجية التي تجرى في نسيج ما تؤثر في نسيج آخر ويرجع تأثير عضو في آخر أو نسيج في آخر إلى توزيع كميات الكربوهيدرات المتكونة في الأوراق على أجزاء النبات المختلفة وعند تواجد الثمار مثلاً ونتيجة احتوائها على البذور التي تكون مصدراً للهرمونات فإنها أي الهرمونات تعمل على جذب الكربوهيدرات إليها من خلال آلية تعرف باسم (sink source relationships) فتقل كمية الكربوهيدرات التي تصل إلى المجموع الجذري ونظراً لانخفاض الكمية الواردة للجذور فيقل استهلاك الكربوهيدرات في تنفس الجذور وبالتالي يقل الامتصاص النشط للأملاح المعدنية والتي تقل بدورها بالمجموع الخضري فيقل النمو كما تحتكر الثمار أيضاً لجميع المركبات النيتروجينية الموجودة بالنبات، وقد ينتج عن نزع الثمار تضاعف كمية من الكربوهيدرات بالمجموع الجذري إلى ثلاثة أضعاف وزيادة امتصاص الأملاح زيادة كبيرة.

وتدل نتائج الأبحاث على أن نسبة المجموع الخضري إلى المجموع الجذري تزيد زيادة كبيرة ومطرودة بزيادة تركيز النترات في المحلول الأرضي ويفسر ذلك على أنه في حالة بوجود النترات في التربة بقلّة فإن معظم الممتص يستهلك في تخليق الأحماض الأمينية في الجذور، والجدير بالذكر أن المجموع الجذري يقوم بتمثيل عدد من الأحماض الأمينية لا يكونها المجموع الخضري وتستخدم الأحماض الأمينية المتكونة في الجذر في تخليق البروتينات البروتينية اللازمة لنمو الجذور وفي نفس الوقت لا يقوم الجذر بتصدير شيء منه للمجموع الخضري أو ينتقل منه القليل على هيئة نترات أو أحماض أمينية وبالقدر غير الكافي لاحتياجات المجموع الخضري من تلك الأحماض فيقل نموها قلّة الأنزيمات اللازمة للنمو كذلك تكون نسبة المجموع الخضري إلى المجموع الجذري منخفضة نسبياً، وعند توفر النترات يستخدم جزء منه في الجذور ويتوفر قدر مناسب من النيتروجين إلى الأجزاء الهوائية حيث تستخدم في تكوين بروتينات البروتينات ويؤدي ذلك إلى المزيد من استهلاك الكربوهيدرات والنتيجة نسبة مجموع خضري إلى الجذري أعلى، كذلك نقص كمية الكربوهيدرات نتيجة نقص معدل التمثيل الضوئي أو نتيجة الإصابة بالأمراض أو الآفات يؤثر أيضاً في نسبة المجموع الخضري إلى المجموع الجذري وكذلك النباتات النامية في الظل يكون نمو المجموع الخضري أعلى من المجموع الجذري، وبعد التقليم يكون النمو الخضري أعلى وأقوى لاحتكار المجموع الخضري للكربوهيدرات والهرمونات المنبعثة من الجذور لحجم أقل

من المجموع الخضري مما يعمل على دفع النموات للنمو بمعدل سريع واستهلاك معظم الكربوهيدرات في تكوين الجديد من الخلايا، وعند توفر الماء الأرضي والتهوية الجيدة يزيد المجموع الخضري إلى الجذري نظراً لأن توفر الماء يعمل على اكتمال انتفاخ الخلايا التي تساعد على الانقسام والاستطالة وبالتالي استهلاك الكربوهيدرات على حساب الكربوهيدرات المتوفرة للجذور وبالتالي تزيد نسبة المجموع الخضري، كذلك فتوفر الأكسجين في التربة يزيد تنفس الجذور وزيادة نشاط الجذر الامتصاصي والذي ينعكس أثره على المجموع الخضري ويأتي ضعف المجموع الجذري نتيجة ضعف تهوية التربة نتيجة الرطوبة الزائدة.

- السيادة القمية:

يحدث أن تنمو بعض النباتات العشبية وبعض النباتات الخشبية عند قمة المحور الرئيسي للساق أو الأفرع الرئيسية ورغم وجود برعم جانبي في أبط كل ورقة فإن الفروع الجانبية لا تنمو ما دام البرعم الطرفي محتفظاً بقوته ومستمراً في النمو، فإذا ما تم إزالته فالنمو يبدأ في الحال من البراعم الجانبية معطية الأوراق أو الأفرع أو الأزهار. وهذا التأثير المثبط للبرعم الطرفي في نمو البراعم الأبطية هو ما يسمى بالسيادة القمية، ويقل تأثير السيادة القمية هذه كلما زادت المسافة بين البرعم الجانبي وقمة الساق أو البرعم الطرفي، ويبدو أن ذلك التأثير راجع إلى تأثير الأوكسين الذي يتكون في ذلك البرعم الطرفي والأوراق الحديثة النمو المحيطة به والذي ينتقل منها إلى البراعم الجانبية ليرفع محتواها الأوكسيني فيصل إلى التركيز المثبط للنمو مما يجعلها تستقبل كميات قليلة من نواتج الأيض والتمثيل الغذائي مقارنة بالبراعم النشطة. وهناك رأى آخر وهو أن الهرمونات الساقية المعروفة بالكولوكالين تتجذب إلى المناطق التي يبلغ تخليق الأوكسين فيها اقصاداً إلى الأجزاء الطرفية ويقل تركيزها بالطبع في المناطق السفلى والتي بدورها تكون غير كافية لبدء البراعم الجانبية في النمو، وقد يرجع البعض السيادة القمية إلى زيادة الأوكسين بالبراعم وفي نفس الوقت قلة السيوتوكينين فعند إضافة السيوتوكينينات خارجياً أمكن إلغاء السيادة القمية ويبدو أن العلاقة التضادية بين الأوكسين والسيوتوكينين هي المسؤولة عن السيادة القمية.

- الاستقطاب:

كثير من ارتباطات النمو تكون قطبية بمعنى أن طرفي المحور النامي يتخذان طريقتين مختلفتين تماماً في نوع العضو المتكشف أو في مسالك التطور، فالجذور تنمو عادة في الجزء

القاعدي مورفولوجياً بينما تنمو النموات الخضرية الساقية في الجزء القمي مورفولوجياً على المحور النامي. وقد وجد أن كثيراً من ظواهر الاستقطاب ترجع إلى الانتقال القطبي للهرمونات خاصة الاوكسين ويبدو أن الاستقطاب في الانتقال مرتبط بطراز أساسي في تنظيم البروتوبلازم ولا يمكن تغييره بسهولة.

يوجد بالنبات بالإضافة إلى الاستقطاب المورفولوجي استقطاباً في توزيع المواد واستقطاب كهربى أيضاً ويبدو أن كل خلية بالنبات لها استقطاب كهربى وتعمل كبطارية دقيقة والجهود الكهربائية في الأنسجة هي في الواقع مجموع تأثيرات الجهود الكهربائية للخلايا المنفردة والتي تعمل معاً على التوالي أو التوازي ولعل اختلاف الخلايا في قدرتها على التكشف يرجع إلى اختلاف الجهد الكهربى فيما بينها وكنتيجة للاختلافات في الجهد الكهربى في جزء من النبات لآخر تسيل تيارات كهربية باستمرار عبر دوائر معينة في النبات وهي التي تعمل كآلية للترابط.

قاد الاستقطاب بين نهايتي المحور سواء للعضو أو حتى على مستوى الخلية إلى اختلاف كل قطب على ما يتعرض له من شدة إضاءة أو لاختلاف درجة pH ونسبة ثاني أكسيد الكربون والأكسجين. وقد تفسر الاختلافات الفسيولوجية لقطبي المحور على أن نواتج عمليات التمثيل تنتقل من أعلى إلى أسفل وبالتالي لابد أن يكون هناك تدرج في تركيزات المواد في اتجاه الحركة فعند أخذ نمو جذري لنبات (*Cichorium*) وتقسيمه إلى عدة أجزاء سلك كل جزء منفرداً بشك يوحى بالقطبية فينتكون على الجزء العلوي منه مجموع خضري وعلى الجزء السفلي مجموع جذري رغم تقارب الأنسجة القمية عند الانفصال للجزء الوسطي مع الأنسجة القاعدية للجزء الأول، وعليه فهناك اعتقاد أن كل خلية من خلايا النبات داخل النسيج لها قطبية خاصة بها هي التي توجه سلوكها وترجع إلى توزيع المحتويات السيتوبلازمية والشبكة الاندوبلازمية وتوزيع الأنزيمات داخل الجدار الخلوي بشكل قطبي، أي أن قطبي الخلية مختلفان لذلك فهي تتصرف بشكل قطبي على المستوى الخلوي ثم مجتمعة مع الخلايا الأخرى على مستوى النسيج، ثم مع الأنسجة المختلفة داخل العضو الواحد.

٦- التطور:

هو الانتقال والعبور من مرحلة معينة من الحياة إلى مرحلة أخرى ويرافق ذلك تشكيل أعضاء جديدة تختلف عن السابقة. مثل تشكيل الأزهار والثمار والبذور.

يحدث أثناء النمو والتطور نوعان من التغييرات:

- تغيرات كمية: مثل زيادة الوزن، الحجم، السطح. وتكون هذه الزيادة مصحوبة بزيادة في الوزن الرطب أو الجاف.

- تغيرات نوعية: اكتساب صفات مورفولوجية ووظيفية جديدة، بالإضافة إلى ظهور أعضاء جديدة.

عند دراسة النمو والتطور لا بد من إتباع دورة كاملة لحياة النبات:

- النباتات الحولية: (محاصيل علفية وخضرية).

من البذرة ⇐ البذرة.

- نباتات معمرة: (أشجار مثمرة وغيرها) حسب الأدوار والأطوار الفينولوجية للشجرة.

الأطوار المختلفة التي تمر بها الثمرة منذ الإزهار وحتى النضج.

الأطوار الفينولوجية التي تمر بها البراعم الزهرية والخضرية.

٧- الحياة البطيئة وصفاتها

تؤثر الحالة الفيزيولوجية للنبات بشكل كبير على نموه وتطوره وأيضاً على نشاطه، إضافة إلى الظروف البيئية والجوية وظروف التغذية المعدنية التي يمكن أن تؤثر على نمو وتطور النبات. عندما تكون الظروف المختلفة مناسبة وجيدة وحالة النبات الفيزيولوجية جيدة سوف ينمو النبات ويتطور بشكل طبيعي وجيد.

أما إذا كانت الظروف غير مناسبة فإن النمو سوف يكون بطيئاً (ظروف بيئية وظروف تغذية غير مناسبة: ارتفاع أو انخفاض درجات الحرارة، الجفاف، نقص التغذية...) حيث يعمل النبات على الإبقاء والحفاظ على حياته ودخوله بما يسمى بالحياة البطيئة.

- صفات النبات خلال فترة الحياة البطيئة:

١- تباطؤ في أعمال الاستقلاب.

٢- بطء عملية التنفس وعدم انطلاق حرارة.

٣- التبادلات الغذائية معدومة.

٤- عدم القيام بعملية الاصطناع الضوئي وتوقف النمو.

٥- شبه توقف عمل الجمل الأنزيمية.

٦- اجتفاف الماء، ورافقه ازدياد في اللزوجة السيترولاسمية.

- ٧- صغر حجم الفجوات الخلوية وعدم انحلال المواد الادخارية.
- ٨- تتصف الأعضاء والبذور التي تمر بالحياة البطيئة بمقاومتها للظروف الجوية السيئة.

- التغيرات التي تحدث على النبات خلال فترة الحياة البطيئة:

تغيرات فيزيولوجية: تباطؤ العمليات الفيزيولوجية المختلفة.

تغيرات بيوكيميائية: تحول المركبات سهلة الانحلال مثل السكريات إلى مركبات معقدة غير قابلة للانحلال بالماء.

تغيرات مورفولوجية: تغير لون الأوراق، الذبول، اصفرار الخ.

- ٨- سكون البراعم والعوامل المسببة:

التشكل المورفولوجي للنبات كما سبق الإشارة إليه عملية مستمرة تبدأ بالإنبات مروراً بالنمو الخضري والجذري ثم الزهري والثمري وتنتهي بالشيخوخة والموت. فأشجار الفاكهة المتساقطة الأوراق تنمو نمواً خضرياً عديد الحول أي أنها تتبع في نموها دورات سنوية تبدأ بتفتح البراعم في الربيع وتنتهي بسكون النبات وتساقط أوراقه ثم تعاود النمو في الربيع التالي وتستمر على هذا المنوال لعدة سنوات.

إن الأشجار متساقطة الأوراق تتداخل فيها دورات النمو مع دورات التزهير سنوياً ويعمل النبات دائماً على التوازن بين الهرمونات الزهرية وهرمونات النمو الخضري حيث أن اختلال هذا التوازن يؤدي إلى الوصول إلى مرحلة الشيخوخة بسرعة وهي المرحلة النهائية من عمر الشجرة وفيها يقل النمو الخضري والزهري والثمري وقد ثبت أن حمض الأبسيسيك ABA يزداد في هذه المرحلة كما وجد أن الأشجار المتساقطة المطعمة على أصول مقصرة تصل إلى هذه المرحلة في فترة أقصر من المطعمة على أصول منشطة، كما أن الزراعة في تربة غير ملائمة أو بيئة غير مناسبة وسوء عمليات الخدمة والتقليم وعدم التوافق بين الأصل والطعم يؤدي إلى سرعة الوصول إلى هذه المرحلة.

- سكون البراعم في النباتات المعمرة:

خلال دورة حياة النبات يتوقف النبات أحياناً عن النمو مؤقتاً رغم نشاطه الأيضي الحيوي لكن بمعدلات دنيا لدرجة قد يصعب معها قياسها، وقد استخدم العلماء مصطلح السكون (Dormancy) لوصف توقف نمو البراعم على الأشجار أو توقف استئناف نمو

الجنين وهو ما يعرف بالسكون. قد يكون توقف النمو المؤقت نتيجة الظروف البيئية غير المناسبة للنمو مثل ظروف الجفاف أو لعدم توفر الظروف الملائمة لنمو البراعم حيث أنها تحتاج إلى ظروف خاصة من الضوء والحرارة خاصة للأشجار المتساقطة الأوراق والذي ينظم فيه السكون عن طريق التوافق الضوئي والحراري ولكن هناك فرق بين توقف النمو نتيجة عامل بيئي أو أكثر غير ملائم وبين التوقف عن النمو أو السكون الناشئ عن عوامل داخلية (Internal limitation) وقد اتفق العلماء على أنه إذا كانت الظروف المؤدية إلى إيقاف النمو ظروفاً خارجية فيطلق على هذه الحالة السكون (Dormancy)، أما إذا كانت الظروف متعلقة بالعضو النباتي فيسمى ذلك فترة الراحة الداخلية (Period (Endogenous Rest).

يحدث الكمون على مستوى الجينات بإبطال مفعول بعضها ويؤثر في ذلك فترات الإضاءة وبرودة الشتاء وبعض الهرمونات، ويساعد في فهم السكون معرفة ميكنة التحكم الوراثي في النمو والتطور ويعتبر سكون البذور والأبصال والدرنات والحشرات من الأشكال المشابهة لسكون الأشجار.

-سكون البراعم في النباتات العشبية:

يعتبر سكون براعم درنات البطاطا من الأمثلة الجيدة لسكون البراعم في النباتات حيث أن الدرنات هي عبارة عن ساق أرضية متحورة لحمية تحتوي على براعم في أماكن يطلق عليها العيون وتكون البراعم ساكنة وهي ليست بسبب السيادة القمية لأن كل برعم وإن فصل يظل ساكناً حتى تتعرض الدرنات للتخزين الرطب على درجة ٢٠ °م أو التخزين الجاف على درجة ٣٥ °م ليزال السكون. ويبدو هنا أن الحرارة المنخفضة ليس لها تأثير على السكون. وقد درست عدة محتات على كسر سكون البراعم درنات البطاطا مثل ٢ كلورو إيثانول والثيورييا والجبرلينات، كما اقترح أن المعاملة باثيلين كلوروهيدرين تسبب كسر سكون الدرنات نتيجة إيسراعها في تمثيل الأحماض النووية. وقدمت عدة اقتراحات في تفسير دور كاسرات السكون لدرنات البطاطا ولكن على الأرجح يبدو أن عمل معظم الكاسرات مثل ٢ كلورو إيثانول والجبرلينات يرجع إلى منع أو تثبيط الكايح الذي ينتجه الجين المنظم والذي من شأنه فتح الجينات التركيبية المسؤولة على إنتاج الأنزيمات الخاصة بخروج البراعم من السكون وبداية نموها.

- تتابع النمو ومراحل السكون:

يتبع النمو والسكون مراحل حيث يتدرج النبات في الدخول من مرحلة إلى أخرى فلا تحدث الظواهر الفسيولوجية فجأة وفي حالة النمو والسكون تتبع تلك المراحل:

١ - مرحلة النمو (The steady state condition of growth):

فيها يزداد نمو الأشجار ويحدث استطالة وانقسام الخلايا للنموات الخضرية الحديثة وكذلك الأوراق، ثم خروج النموات الزهرية وتكون الثمار وخلالها يحدث استطالة لسلاميات النموات الخضرية ونضجها وكذلك اكتمال نمو ونضج ثمارها.

٢ - مرحلة الحث على الدخول في طور الراحة (Rest induction):

هي المرحلة التي تقترب الأشجار من الدخول في السكون فيقف النمو نسبياً كما يبطئ تكوين السليلولوز ويسرع تكوين الجنين ويتجمع النشا والدهون في أنسجة التخزين وتنمو البراعم متخذة شكل القبة، في تلك المرحلة يتأثر النبات بقصر النهار فيتكون فيها بعض المواد غير الثابتة في الظلام في الأوراق المسنة وتنتقل إلى القمم المرستيمية فتؤدي إلى إيقاف بنائها باستعمال وميض من الضوء يقطع الظلام فيعمل بذلك عمل النهار الطويل في استمرار النمو وقد اتضح أن أدراك الحث الضوئي (Perception of light stimulus) يتم في الأوراق فهي العضو المستقبل للحث الضوئي في تأثيره على سكون البراعم. إلا أنه وجد في بعض النباتات أن غياب الأوراق لا يعيق تلك النباتات على إدراك التوقيت الضوئي وقد استقبل التأثير الضوئي فيها الحراشيف البرعمية (Bud scales) وكان الفيتوكروم هو المستقبل الكيميائي الذي يقود إلى إنتاج الهرمونات المحثة للسكون، فقد صاحب تعريض النباتات المتساقطة الأوراق للنهار القصير بشكل متوازي الزيادة في معدلات المثبطات الهرمونية في البراعم والأوراق مثل حمض الأبسيسيك وأن نمو البراعم لا يبدأ من جديد إلا بعد انخفاض مستواها مرة أخرى أو التغلب عليها بإضافة هرمون مضاد مثل GA3.

٣ - مرحلة السكون الحقيقي (Mid = Main = True Dormancy):

وهي مرحلة السكون الحقيقية أو الرئيسية غير الرجعية وتصبح المواد المانعة للنمو في حالة ثابتة ويكون النبات في حالة عدم نشاط والامتصاص معدوم في الجذور.

٤ - مرحلة ما بعد السكون العميق (Post dormancy):

فيها يزداد تركيز منشطات النمو ويزداد معدل التنفس وتستقبل الأوراق الحشفية التي تحيط بالبراعم تأثيراً منشطاً للضوء لتبدأ البراعم في التفتح فتخرج النموات الخضرية الحديثة والنموات الزهرية مع بداية الربيع وارتفاع درجة الحرارة وطول النهار وبذا يكون النبات خرج من طور السكون.

وعلى ذلك فالسكون يبدأ بمرحلة حث على السكون فتحدث أولاً تغيرات فسيولوجية غير مرئية على النبات تتعلق بعمليات الأيض حيث تتكون هرمونات أو تنشيط الهرمونات التي تساعد في إنتاج الأنزيمات المحللة للسليولوز والبكتينيز اللذين يعملان على تحليل الصفائح الوسطى بمنطقة الانفصال عند قاعدة أعناق الأوراق وتنقل المواد الغذائية وتهاجر العناصر من الأوراق إلى الأجزاء المستديمة بالشجرة أي إلى الجذوع والأفرع والجذور.

-أنواع السكون:

وقد قسم السكون إلى ثلاثة أنواع هي:

السكون الداخلي (Endodormancy): هو حالة السكون التي تنشأ نتيجة لوجود مسبب للسكون داخل البرعم نفسه (العضو نفسه) وقد كان يشار إلى هذه الظاهرة فيما سبق بدور الراحة الشتوية.

السكون المتلازم (Paradormancy): ينشأ هذا السكون في بعض الحالات نتيجة لإشارة تنشأ من عضو آخر وتأثر على البرعم المعني فيمكن اعتبار السيادة القمية والتي فيها يؤدي وجود برعم في طرف الفرع إلى عدم نمو البراعم الجانبية حالة من حالات السكون المتلازم كما أن السكون الناشئ من وجود الحراشيف حول البراعم سكون متلازم أيضاً.

السكون البيئي (Ecodormancy): ينشأ السكون البيئي نتيجة لوجود ظروف بيئية محيطية بالنبات تمنع من نمو البراعم بالرغم من أن عدم وجود أي سكون داخلي فيها ، فنشاهد عدم نمو البراعم في التفاح والكمثرى في أواخر الشتاء بعد انتهاء السكون الداخلي بها نتيجة من عدم توافر الكمية الملائمة من الحرارة اللازمة لفتح البراعم ويعتبر في ذلك الوقت سكوناً بيئياً.

٩- التغيرات الفيزيولوجية التي تطرأ على البراعم عند دخولها في طور السكون:

- ١- توقف استطالة السلاسل والانقسام الخلوي.
- ٢- انخفاض في مستوى كافة العمليات الحيوية.
- ٣- تباطؤ في عملية التنفس.
- ٤- ازدياد مثبطات النمو مثل حمض الأبسيسيك وقلة تركيز منظمات النمو مثل الجبريلين والسيتوكينين.
- ٥- انخفاض في النشاط الأنزيمي مثل البروتيناز - الفوسفاتاز.
- ٦- تراكم الكربوهيدرات غير القابلة للانحلال.
- ٧- انخفاض تركيز ماء الخلية لحد أقل من ٦٠%.
- ٨- انخفاض واضح في اصطناع RNA.

آلية خروج البراعم من طور السكون:

- ١- ازدياد محتواها المائي لأكثر من ٦٥%.
- ٢- تزداد قابلية المدخرات الغذائية.
- ٣- زيادة انحلال الكربوهيدرات.
- ٤- يزداد التنفس تدريجياً.
- ٥- يزداد محتوى القمم النامية من منظمات النمو مثل الجبريلين والسيتوكينين وانخفاض تدريجي لتركيز مثبطات النمو (حمض الأبسيسيك).
- ٦- ازدياد في النشاط الاستقلابي.
- ٧- تستعيد الخلايا المرستيمية قدرتها على الانقسام والاستطالة عند توفر الظروف الخارجية المناسبة في أوائل الربيع.

-التوافق الضوئي وسكون البراعم:

من التضليل بمكان أن يعين الدور العام للحرارة المنخفضة في استمالة السكون وفي كسر هذا السكون. إلا أنه فيما يختص بالدخول في السكون فإن براعم الأنواع الخشبية أكثر استجابة لفترة الإضاءة عن تأثير البرودة كما نشر بواسطة وارنج. تقصير فترة النهار المصاحبة لقدم الخريف والشتاء هي العامل الهام في سكون البراعم للأنواع الخشبية. أوضح

وارينج أن سكون البراعم في الأنواع الخشبية ما هي إلا ظاهرة ضوء تأقتية تلك التي يتسبب فيها قصر طول النهار أما النهار الطويل فإنه ينهي حالة السكون.

-إدراك حالة الإستحاث الضوئي:

ليست في كل حالات سكون البراعم تكون الأوراق هي العضو المسؤول عن الإدراك والإحساس الفترة الضوئية . في بعض الحالات يستحث سكون البراعم بعد سقوط الأوراق . أذاب وارينج مشكلة كيفية ارتباط التأقت الضوئي بسكون البراعم في غياب أعضاء إدراك التأقت الضوئي المألوفة . فقد وجد أن براعم البادرات المنزوعة الأوراق للزان الأوروبي قادرة على إدراك الفترة الضوئية وبالتالي تسبب كسر السكون تحت ظروف النهار الطويل وتستمر في السكون تحت طول نهار ١٢ ساعة أو أقل . بالإضافة إلى ذلك فإن براعم الزان ربما تكسر السكون في غياب المعاملة بالحرارة المنخفضة.حيث تعمل حشفيات البرعم كأعضاء مستقبلية للضوء . إلا أنه في نباتات عديدة أخرى فإن الأوراق تعتبر الأعضاء الأساسية في الإدراك والفيتوكروم هو المستقبل الكيميائي الأساسي فيما يختص بسكون البراعم .

وكما هو الحال في التزهير فإن استجابة البراعم للتأقت الضوئي يتحكم فيها كاملة طول فترة الإظلام وليس طول مدة الإضاءة . وجد وارينج أنه بالرغم من أن براعم الزان الأوروبي تظل ساكنة تحت فترات الإضاءة القصيرة ، إلا أن تبادل فترات إضاءة قصيرة مع فترات إظلام قصيرة تكسر السكون . وقد أوضح أيضاً كيف أن كسر استمرارية الظلام الطويل (والتي تحفظ البراعم في حالة سكون طبيعي) وذلك بواسطة الكسر بالضوء لمدة ساعة فإن ذلك كافياً لكسر السكون .

الفصل الحادي عشر

البذرة والإنبات والسكون

١ - أنواع البذور والتكاثر البذري:

تقسم البذور عادة إلى قسمين من ناحية التركيب التشريحي:

أ- بذور وحيدة الأجنة: وهي التي عندما تنمو تعطي نباتاً واحداً.

ب- بذور عديدة الأجنة: وهي التي تعطي عند إنباتها عدة بادرات إحداها ناتجة من الجنين الجنسي أما النموات الباقية فتنتج خضرياً من نسيج النيوسيلة وتكون متشابهة وراثياً تماماً لأنسجة الأم، لذا يمكن اعتبار هذه النباتات خضرية التكاثر ولو أنها ناتجة من البذور وتعتبر المانجو والحمضيات من أشهر الأمثلة لهذه البذور عديدة الأجنة.

-التكاثر البذري:

هو إنتاج فرد أو نبات جديد عن طريق جنين البذرة الجنسي والنواتج عن عمليتي التلقيح والإخصاب. وتستخدم البذرة كوسيلة إكثار أساسية. ولكن بالنسبة لأشجار الفاكهة فإنه قد لا ينصح بإتباع التكاثر الجنسي حيث أن معظم أشجار الفاكهة خلطية التلقيح مما يعني أنها خليط وراثياً أي تختلف وراثياً فيما بينها، حيث أنه عند تكوين حبوب اللقاح والبويضات من خلال الانقسام الاختزالي يحدث الانعزالات الوراثية والعبور والكيازما ومن ثم تختلف الجاميطات الناتجة عن بعضها في التركيب الوراثي والذي يؤدي إلى إنتاج نسل يختلف كل فرد فيه عن الآخر، أو غير متماثلة.

٢ - الإنبات:

هو عبارة عن انتقال الجنين التام النمو من حالة السكون إلى حالة النشاط وذلك عند توفر الظروف المناسبة للإنبات.

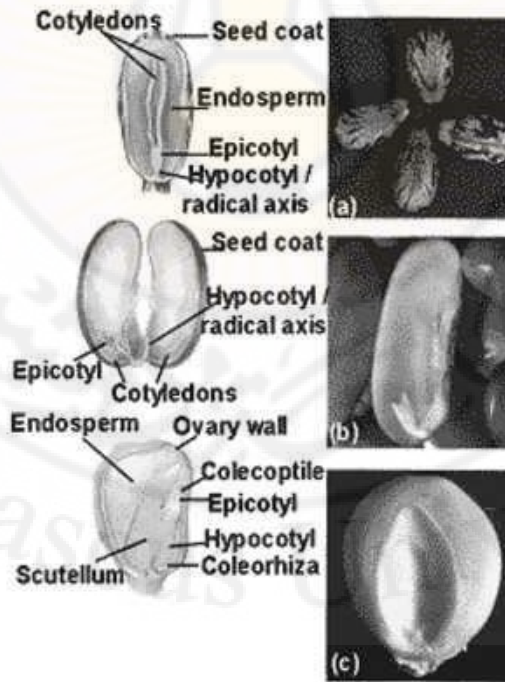
يبدأ تكوين البذرة بعد تمام عملية الإخصاب وبعد تكوين الزيغوت يبدأ نمو البذرة وتكوين أجزائها المختلفة ثم تبدأ في تخزين المواد الغذائية حتى اكتمال نموها. وإذا استمر تكوين البذور وتخزين المواد الغذائية بها دون عائق تكونت بذوراً ممثلة.

تتكون البذرة من الأجزاء الآتية:

١- الجنين: يعتبر الجنين منشأ لنبات جديد ويتكون غالباً نتيجة لاتحاد الجاميطة المؤنثة المذكورة وقد تحتوي البذرة على أكثر من جنين واحد ويتركب الجنين من السويقة الجنينية السفلى، الفلقات، السويقة الجنينية العليا والريشة والجذير.

٢- الأنسجة المختزنة: تخزن البذور الغذاء أما في الفلقات أو في الأندوسبرم أو البرسبرم وتسمى البذور الأندوسبرمية (albuminous) أما غير الأندوسبرمية فتسمى (exalbumenous) وفي هذه الحالة يخزن الغذاء إما داخل الفلقات أو أحياناً في البرسبرم الذي ينشأ من النيوسيلة.

٣- الأغلفة البذرية: تتكون من أغلفة البذرة أو بقايا النيوسيلة والأندوسبرم ويتكون غلاف البذرة (القصرة testa) من أغلفة البويضة وهي تتكون من غلاف أو اثنين عادة وغالباً ما يتصلب الغلاف الخارجي ويصبح ذا لون غامق في حين يظل الغلاف الداخلي شفافاً رقيقاً وتبقى النيوسيلة والأندوسبرم داخل الغلاف الداخلي مكونة في بعض الحالات طبقة واضحة حول الجنين (الشكل ٨٢).



الشكل (٨٢): أجزاء البذرة

-إنبات البذرة (Germination Seed):

هو مقدرة البذرة على إعطاء بادرة واستئناف نمو الجنين بعد توقفه عن النمو أو سكونه مؤقتاً لحين تهيئ الظروف الملائمة للإنبات وتشمل عملية الإنبات عمليات طبيعية، وكيميائية فسيولوجية حيوية.

العمليات الطبيعية للإنبات: تبدأ العمليات الطبيعية بامتصاص الماء (Imbibition) وهي عملية طبيعية تحدث للبذور سواء أكانت حية أم ميتة فتنتفخ الخلايا ويصبح السيتوبلازم أكثر مائية (Hydrated) وتطري أغشية البذرة وتصبح أكثر نفاذية للغازات وينتج عن التشرّب انطلاق حرارة.

العمليات البيوكيميائية للإنبات: تشمل العمليات الكيميائية للإنبات التنفس وزيادة حجم الخلايا وتنشيط الأنزيمات وتكوين أنزيمات جديدة وهي التي تقوم بهضم الغذاء المخزون في مناطق تخزين الغذاء (Stored food digestion) بتحويل النشا إلى سكريات والليبيدات إلى الأحماض الدهنية والغلسيرول والبروتينات إلى أحماض أمينية والفيتين إلى أيونات فوسفات وبذلك يسهل نقلها إلى المرستيمات.

يتطلب إنبات البذرة توافر ثلاثة عوامل رئيسية هامة وهي:

- يجب أن تكون البذور حية، بمعنى أن يكون الجنين حياً وله القدرة على الإنبات.
- عدم وجود البذرة في حالة السكون وأن يكون الجنين قد مر بمجموعة تغيرات ما بعد النضج، وليس هناك موانع كيميائية أو فسيولوجية تعيق عملية الإنبات.
- توافر الظروف البيئية الضرورية للإنبات ومنها الماء ودرجة الحرارة والأكسجين وأحياناً الضوء.

٣- مراحل الانبات (Stages of germination):

يمكن تقسيم عملية الإنبات إلى عدة مراحل منفصلة، وذلك بغرض تفهم كل مرحلة منها على حدة، إلا أنها في حقيقة الأمر مراحل متداخلة مع بعضها، وهذه المراحل هي:

أ- المرحلة الأولى (مرحلة امتصاص الماء): وفيها تقوم المواد الغروية في البذور الجافة بامتصاص الماء مما يزيد من المحتوى الرطوبي للبذور، ويعقب ذلك انتفاخ البذور وزيادة أحجامها وقد يصاحب هذا الانتفاخ تمزق أغلفة البذرة. وتجدر الملاحظة هنا أن عملية

امتصاص الماء وانتفاخ البذرة يمكن أن تحدث حتى مع البذور غير الحية. وعقب إمتصاص الماء وانتفاخ البذور يبدأ نشاط الأنزيمات التي تكونت أثناء تكوين الجنين، وكذلك تخليق بعض الأنزيمات الجديدة. كما تنشط بعض المركبات الكيميائية الخاصة بإنتاج الطاقة اللازمة لعملية الإنبات مثل (ATP) أو الأدينوزين ثلاثي الفوسفات.

وفي نهاية هذه المرحلة يمكن مشاهدة أولى مظاهر الإنبات والتي تتمثل في ظهور الجذير والذي يظهر كنتيجة لاستطالة الخلايا أكثر من كونه نتيجة للانقسام الخلوي. وعادة ما يظهر الجذير من البذور غير الساكنة خلال عدة ساعات أو أيام من الزراعة وبظهوره تنتهي المرحلة الأولى.

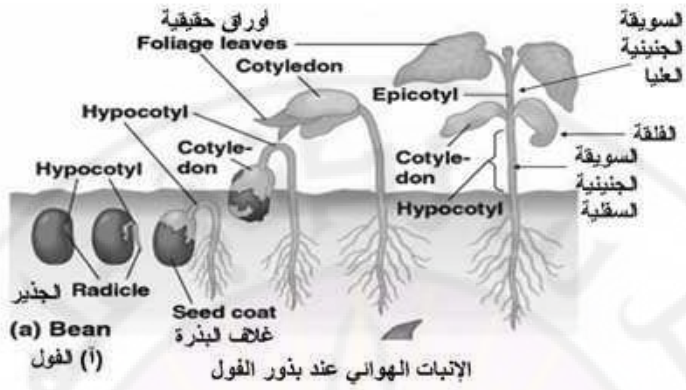
ب- المرحلة الثانية (مرحلة هضم المواد الغذائية): ويحدث في هذه المرحلة تحول المواد الغذائية المعقدة مثل الكربوهيدرات والدهون والبروتينات المخزنة في الأندوسبيرم أو الفلقات إلى مواد بسيطة والتي تنتقل إلى نقط النمو الموجودة بمحور الجنين، والتي يسهل على الجنين تمثيلها.

ج- المرحلة الثالثة (مرحلة النمو): وفي هذه المرحلة يحدث نمو البادرة الصغيرة كنتيجة لاستمرار الانقسام الخلوي الذي يحدث في نقط النمو المختلفة والموجودة على محور الجنين. ويتقدم مراحل النمو تأخذ البادرة الشكل الخاص بها.

ويتكون الجنين من المحور الذي يحمل واحدة أو أكثر من الأوراق الفلقية، والجذير الذي يظهر من قاعدة محور الجنين، بينما تظهر الريشة من الناحية العلوية لمحور الجنين فوق الأوراق الفلقية. ويقسم ساق البادرة إلى السويقة الجنينية العليا والتي توجد أعلى الفلقات، والسويقة الجنينية السفلى التي توجد أسفل الفلقات.

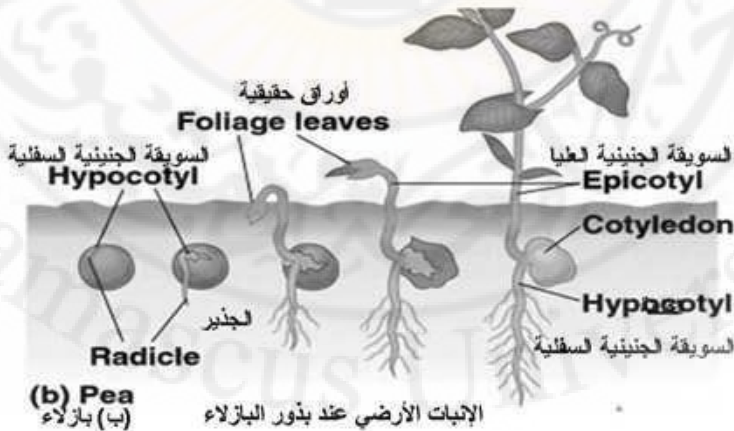
ويأخذ إنبات البذور صورتين مختلفتين هما:

(أ) الإنبات الهوائي: وفيه تنمو السويقة الجنينية السفلى إلى أعلى، حاملة الفلقات لتظهر فوق سطح التربة، كما في حالة إنبات بذور الفول والكرز.



الشكل (٨٣): الإنبات الهوائي

(ب) الإنبات الأرضي: وفي هذه الحالة تنمو السويقة الجنينية السفلى إلا أنها لا تتمدد بالقدر الذي يسمح برفع الفلقات فوق سطح التربة ولكن الذي يظهر فوق سطح التربة هي السويقة الجنينية العليا، كما هو الحال عند إنبات بذور البازلاء والخوخ.



21/10/2003

Plant Hormones and Growth

الشكل (٨٤): الإنبات الأرضي

٤-العوامل البيئية المؤثرة في إنبات البذرة:

(Environmental factors affecting seed germination):

يحدث الإنبات للبذور إذا وضعت في بيئة ملائمة وتشمل البيئة الملائمة لإنبات البذور توفر رطوبة ودرجة حرارة وأكسجين وضوء مناسب، ومع توفر الظروف البيئية الملائمة يجب أن تكون البذور خالية من السكون الداخلي.

- عوامل داخلية متعلقة بالبذور:

- ١- نضج البذور (اكتمال نضج الجنين، وتمايز كافة أعضائه).
 - ٢- خصوبة البذور والخلط الوراثي (عمر النبات، الأباء، مصدر المعلومات الوراثية، آلية التلقيح ذاتي أم خلطي).
 - ٣- فترة حيوية البذور (قصيرة، متوسطة، طويلة).
 - ٤- عدم مقدرة البذور على الإنبات (وجود البذور في طور سكون) وهنا يجب إتباع معاملات لكسر طور السكون.
- غالباً البذور تامة النمو تكون حيويتها عالية إلا أنها قد لا تثبت نتيجة لبعض العوامل الداخلية أو الخارجية المحيطة بالبذرة ، لذا يجب إجراء تجارب الأنبات على البذور قبل زراعتها للتعرف على نسبة الإنبات .

وعموماً تختلف حيوية البذرة بحسب :

- النوع النباتي .
 - وعمر البذرة .
 - وظروف تخزينها .
 - والعوامل البيئية المحيطة بالبذرة خلال إنباتها .
- وعموماً فإن هناك اختبارات مختلفة سواء لحيوية البذرة أو قابليتها على الإنبات، فحيوية البذرة عادةً تختبر بمادة ترازوليم. أما قابليتها للإنبات فهناك عدة اختبارات تجرى لتقدير وتقييم نسبة الإنبات .

تقييم إنبات البذور:

يعبر عن مدى جودة الإنبات سواء في المعمل أو الحقل بعدة مقاييس أهمها:

١. نسبة الإنبات (%) = عدد البذور النابتة / عدد البذور المزروعة X ١٠٠ .
٢. سرعة الإنبات: هي الفترة الزمنية اللازمة لظهور ٥٠% من البادرات على سطح التربة .
٣. قدرة الإنبات: وهي تعبر عن عدد البادرات الناتجة عن كل (١٠٠ بذرة) بغض النظر عن المدة التي تم فيها الإنبات.
٤. قوة الإنبات: وذلك باختبار إنباتها على حرارة منخفضة لعدة أيام أو زراعتها تحت طبقة سميكة من الرمل، أو زيادة عمق البذرة وذلك لمعرفة قدرتها على الإنبات.

الجدول (١٦): أهم الأنواع الرئيسية للأنزيمات المحللة للمواد الغذائية المخزنة في البذرة

المادة المخزنة	الأنزيمات المحللة	نواتج التحلل المائي
النشا	الفا ، بينا ، أميليز ، مالتيز	سكر المالتوز وجلوكوز
دهون	ليبازات	خواص دهنية وجلسترول
بروتينات	بروتينازات	أحماض أمينية
سليولوز	سيلوبيز	جلوكوز
أحماض نووية	رايبونيوكليز	رايبونيوكلينوتايد
أنصاف السليولوزات	سايتيزات	سكريات خماسية ، سداسية

- عوامل خارجية:

أ- الرطوبة:

لا يبدأ الإنبات حتى يزداد مستوى الرطوبة بالبذور عن ٣٥ % وقد يلزم في بعض الأحيان أن تمتص البذرة كمية من الماء حتى تصل الرطوبة بداخلها إلى ٤٥ % حتى تتمكن من الإنبات.

ويعتبر الماء من العوامل البيئية الأساسية اللازمة لحدوث الإنبات. حيث أن النشاط الأنزيمي وعمليات هدم وبناء المواد الغذائية المختلفة تتطلب لإتمامها وسطاً مائياً. وكما هو معروف فإن إنبات البذرة يتحكم فيه بصفة أساسية محتواها المائي، فالبذرة عادة لا تنبت إذا كان محتواها الرطوبي أقل من ٤٠ - ٦٠ % (على أساس الوزن الطازج). وعند زراعة البذور الجافة تقوم بامتصاص الماء بسرعة في بادئ الأمر حتى يحدث التشعب والانتفاخ، ثم يعقب

ذلك انخفاض في معدل امتصاص الماء والذي لا يلبث أن يزداد بظهور الجذير وتمزق الغلاف. وقدرة البذرة على امتصاص الماء تتوقف على عدة عوامل هامة منها نفاذية أغلفة البذرة للماء والماء المتاح بالوسط المحيط بالبذرة وأيضاً درجة حرارة الوسط أو البيئة، فنجد أن ارتفاع درجة حرارة البيئة يزيد من معدل امتصاص البذرة للماء. وبإنبات البذرة وتكوين الجذير تبدأ البادرة الصغيرة في الاعتماد على مجموعها الجذري ومقدرته على تكوين شعيرات جذرية صغيرة أخرى تساهم في امتصاص الماء من الوسط المحيط وكمية الماء التي تمتصها البذرة خلال فترة الانتفاخ وحتى ظهور الجذير تعتبر من الأهمية بمكان حيث أنها يمكن أن تؤثر في كل من نسبة ومعدل إنبات البذور.

وتستطيع بذور كثير من الأنواع النباتية أن تثبت في مدى من الرطوبة الأرضية يقع بين السعة الحقلية (FC) (Field capacity) ونقطة الذبول المستديمة Permanent (PWP) (wilting point) ومع ذلك فإن إنبات بذور بعض الأنواع النباتية الأخرى مثل الخس والشوندر السكري يتوقف عند مستويات الرطوبة المنخفضة بالتربة.

ومثل هذه البذور تحتوي على مواد مثبطة للإنبات يلزم للتخلص منها توافر رطوبة أرضية عالية. وتجدر الملاحظة أن معدل ظهور البادرات الصغيرة يتأثر كثيراً بمحتوى الرطوبة الأرضية، حيث يقل إلى حد كبير مع انخفاض الرطوبة في الوسط المحيط بالبذور. ويمكن تسهيل إنبات البذور وذلك بغمرها في الماء لعدة ساعات قبل الزراعة.

ويعمل الماء على تخفيف البروتوبلازم وبذلك يمكن أن تؤدي الأنزيمات عملها في هضم المواد الغذائية المخزونة بالبذرة. كما تنتقل المواد المهضومة (البسيطة) اللازمة للبناء من الخلايا المعدة لخبز الغذاء إلى الخلايا النامية في محيط سائل (الماء) ولا يسمح الغلاف البذري عادةً بمرور الغازات بسهولة ولذلك يقوم الجنين باستخلاص الأكسجين من الماء الذي يدخل البذرة أثناء الإنبات لاستعماله في تحويل المواد المخزونة المعقدة التركيب إلى مواد أولية (بسيطة) يمكن أن يستفيد منها الجنين وهذه الفترة ابتدائية حتى تتمكن البذرة من الحصول على الأكسجين من الهواء المحيط بها.

بجانب ذلك يمتص الأندوسيرم والجنين الماء فيكبر حجمهما. كما يعمل وجود الماء في وسط النبات على تليين القصرة ويساعد هذان العاملان على تمزيق الغلاف البذري وسهولة تبادل الغازات ونمو الجنين.

تختلف حساسية البذور للماء حسب الأنواع فمنها تحتاج إلى رطوبة منخفضة لكي تنبت، وبعضها الآخر تنبت مغمورة بالماء كما هو الحال في بذور الرز. كما تختلف كمية الماء الممتصة من قبل البذور باختلاف التركيب الكيميائي حيث تمتص البذور البروتينية حوالي ١٠٠-١٢٠% من وزنها الجاف، بينما تمتص البذور الكربوهيدراتية ٨٠-١٠٠% من وزنها الجاف، وتمتص البذور الدهنية من الماء حوالي ٥٠-٧٠% من وزنها الجاف.

ب- الحرارة:

ربما تعتبر الحرارة من أهم العوامل البيئية التي تنظم عملية الإنبات وتتحكم بدرجة كبيرة في نمو الشتلة أو البادرة. وعموماً فإن للحرارة تأثيراً في نسبة ومعدل إنبات البذور. حيث أنه عند درجات الحرارة المنخفضة يقل معدل الإنبات وارتفاع درجة الحرارة يزيد هذا المعدل حتى يصل إلى المستوى الأمثل، ولكن بزيادة درجة الحرارة عن هذا الحد يقل معدل الإنبات نتيجة للضرر الذي يحدث للبذرة. وعلى العكس من ذلك فإن نسبة الإنبات ربما تظل ثابتة إلى فترة محددة بارتفاع درجة الحرارة وحتى تصل هذه الدرجة إلى المستوى الأمثل وحتى يتوفر الوقت الذي يسمح بحدوث الإنبات. وتقسم درجة الحرارة التي يحدث عندها الإنبات إلى ثلاث درجات هي:

أ- درجة الحرارة الصغرى: وهي أقل درجة حرارة يحدث عندها الإنبات.

ب- درجة الحرارة المثلى: وهي درجة الحرارة التي يحدث عندها أكبر نسبة إنبات وأعلى معدل إنبات. وتتراوح درجة الحرارة المثلى للبذور غير الساكنة لمعظم الأنواع النباتية بين ٢٥-٣٠°م.

ج- درجة الحرارة العظمى: وهي أعلى درجة حرارة يحدث عندها الإنبات. وأي ارتفاع في درجة الحرارة عن الدرجة العظمى ربما تضر البذور أو تدفعها إلى دخول السكون الثانوي.

وعموماً تختلف احتياجات بذور الأنواع المختلفة لدرجات الحرارة التي تشجع إنباتها، ومن ثم يمكن تقسيم النباتات تبعاً لدرجة الحرارة اللازمة لإنبات بذورها إلى:

أ- بذور تتحمل درجات الحرارة المنخفضة: يمكن لبذور كثير من الأنواع النباتية - وخاصة البرية منها - النامية في المناطق المعتدلة من الإنبات خلال نطاق حراري واسع يتراوح ما بين ٤,٥°م (وفي بعض الأحيان قرب درجة التجمد) حتى حدود درجات الحرارة

المميتة (٣٠ - ٤٠°م). وتشمل هذه المجموعة بذور كثير من النباتات منها على سبيل المثال بذور الخس والكرنب.

ب- بذور تحتاج إلى درجات حرارة منخفضة: وتحتاج بذور نباتات هذا القسم إلى درجة حرارة منخفضة حتى تنبت، وغالباً ما يفشل الإنبات إذا تعرضت البذور لدرجة حرارة أعلى من ٢٥°م. وعدم قدرة البذور على الإنبات في ظروف درجات الحرارة المرتفعة ظاهرة شائعة الوجود في البذور حديثة الحصاد لكثير من الأنواع النباتية. وتشمل هذه المجموعة بذور كثير من الأنواع النباتية مثل البصل والبرمبولا والدلفينيوم.

ج- بذور تحتاج إلى درجات حرارة مرتفعة: تحتاج بذور عديد من الأنواع النباتية خاصة تلك التي تنمو في المناطق الاستوائية وتحت الاستوائية إلى درجة حرارة مرتفعة نسبياً حتى تستطيع الإنبات، فأقل درجة حرارة يمكن أن يحدث عندها إنبات بذور الاسبرجس والبندورة هي ١-°م، في حين أن درجة ١٥°م تعتبر أقل درجة تلزم لإنبات بذور بعض المحاصيل الأخرى مثل الباذنجان والفليفلة والفول... الخ.

د - بذور تحتاج إلى درجات حرارة متبادلة: تذبذب درجات الحرارة خلال الليل والنهار تعطي نتائج أفضل إذا ما قورنت بدرجات الحرارة الثابتة بالنسبة لإنبات البذور ونمو البادرات. وبذور قليل من الأنواع النباتية لا يمكن أن تنبت على درجات الحرارة الثابتة، بل يلزم تعريض البذور لدرجات حرارة متبادلة بحيث يكون الفرق بين درجتي الحرارة التي تعرض لهما البذور لا يقل عن ١٠°م.

ج- الأكسجين:

يلزم وجود الأكسجين لأنه ضروري للتنفس اللازم لإنبات البذور وتهدم المواد الكربوهيدراتية عن طريق التنفس وتطلق الطاقة اللازمة للعمليات الحيوية والإنبات. وتختلف كمية الأكسجين اللازمة لتنفس البذور من نوع لآخر ويفشل إنبات البذور في بعض المحاصيل البستانية حينما تزداد الرطوبة في الوسط الذي تزرع فيه البذور لسوء التهوية وبالتالي قلة الأكسجين. ويمتنع إنبات البذور إذا كان ثاني أكسيد الكربون مرتفعاً حول البذور نتيجة لامتناع التنفس الهوائي للبذور في هذه الظروف.

وكما هو معروف فإن الهواء الجوي يحتوي على ثلاث غازات أساسية ضمن مكوناته وهي الأكسجين وثاني أكسيد الكربون والنيتروجين. ويمثل الأكسجين ٢٠% بينما يشكل ثاني

أكسيد الكربون ٠,٠٣% أما غاز النيتروجين فيمثل ما يقرب من ٨٠% من مكونات الهواء الجوي. ويعتبر الأكسجين ضروري جداً لإنبات بذور كثير من الأنواع النباتية. أما إذا ارتفع تركيز ثاني أكسيد الكربون عن ٠,٠٣% في البيئة، فغالباً ما يثبط إنبات البذور. ومن ناحية أخرى فإن غاز النيتروجين ليس له تأثير على إنبات البذور بصفة عامة.

ويزداد معدل تنفس البذور زيادة كبيرة خلال الإنبات، والتنفس عملية أساسية لإتمام عمليات الأكسدة اللازمة لنمو وتمدد الجنين ومن ثم فإن توافر الأكسجين بالبيئة يعد ضرورياً لحدوث الإنبات الجيد. لذلك فإن أي نقص في تركيز الأكسجين الموجود بالبيئة عن تركيزه في الهواء الجوي يؤدي إلى إعاقة أو تثبيط إنبات بذور كثير من النباتات.

ونقص الأكسجين اللازم للجنين خلال الإنبات ينتج أساساً من ظروف بيئة الإنبات خاصة إذا كانت تلك البيئة مغمورة بالماء. أو قد يرجع نقص الأكسجين إلى عدم نفاذية أغلفة البذرة له، حيث أنه في كثير من الحالات تكون أغلفة البذور لا تسمح بتبادل الغازات بين الجنين والهواء الخارجي. ويتأثر مستوى الأكسجين في بيئة النمو بمقدار ذائبيته القليلة في الماء وعمق الزراعة، حيث يقل تركيز الأكسجين بشدة كلما زاد عمق زراعة البذور.

أما بالنسبة لغاز ثاني أكسيد الكربون وهو يمثل ناتج عملية التنفس - فيتجمع ويزداد تركيزه خاصة في البيئات سيئة التهوية، كما يزداد تركيزه بازدياد عمق الزراعة ومن ثم فإنه يعمل على تثبيط إنبات البذور.

د- الضوء:

يمكن للضوء أن يؤثر في إنبات البذور - وتختلف احتياجات بذور الأنواع النباتية المختلفة للضوء - فهناك بعض النباتات مثل نوع التين (*Ficus aurea*) Strangling Fig تحتاج بذورها إلى ضوء تام ومستمر حتى تثبت، وتفقد هذه البذور حيويتها خلال بضعة أسابيع إذا لم تعرض للضوء. كما يشجع الضوء إنبات بذور مجموعة أخرى من الأنواع النباتية تشمل كثيراً من أنواع الحشائش والخضر والزهور. وقد يثبط الضوء من إنبات بذور بعض الأنواع النباتية الأخرى مثل البصل. وتستجيب بعض النباتات لطول النهار (الفترة الضوئية) فهناك بذور تحتاج إلى نهار طويل لكي تثبت مثل بذور البتولا ولكن يلزم أيضاً تعريض هذه البذور لفترة برودة معينة حتى تساعد على إنباتها، بينما يثبط النهار الطويل إنبات بذور بعض الأنواع الأخرى.

يتفاوت تأثير الضوء كثيراً في إنبات بذور المحاصيل البستانية فبينما تنبت معظمها في الضوء أو الظلام يكون الضوء لازماً لتنشيط الإنبات في أنواع قليلة معينة ويمكن تقسيم البذور حسب حاجتها للضوء أثناء الإنبات إلى:

أ - بذور يجب توفر الضوء لها حتى تتمكن من الإنبات مثل بذور الكرفس إذا زرعت في درجة حرارة ٢٥°م وكذلك بذور الخس حديثة الحصاد عند زراعتها في درجة حرارة مرتفعة تزيد عن ١٨ أو ٢٠°م، وتعمل الأشعة الحمراء أيضاً على إنبات بذور الخس حديثة الحصاد بينما تعيق الأشعة تحت الحمراء إنباتها كما تضاد الأشعة تحت الحمراء فعل الأشعة الحمراء، فإذا تعرضت بذور الخس لفترة ما إلى الأشعة الحمراء ثم أعقب ذلك تعرضها لفترة ما إلى الأشعة تحت الحمراء فإن الأخيرة تعكس فعل الأشعة الحمراء وكنتيجة لذلك لا يحدث الإنبات.

ب - بذور يتحسن أو يسرع إنباتها في وجود الضوء لكنه غير ضروري للإنبات.

ج - بذور يوقف الضوء إنباتها.

د - بذور لا تتأثر أثناء إنباتها بالضوء أو الظلام مثل الكرنب والفاصولياء.

هـ - بذور يشجع الظلام إنباتها مثل البندورة.

- مشجعات الإنبات:

تشجيع الإنبات بواسطة مختلف المواد قد أثبتت على العديد من البذور المختلفة منذ وقت طويل. ومن بين العديد من هذه المنشطات أو المشجعات للإنبات المعروفة، فإن الأكثر شيوعاً والواسعة الاستخدام هي نترات البوتاسيوم (KNO_3) والثيووريا والإيثيلين C_2H_4 والجبريلينات والكينتين. وتتميز الثيووريا، والجبريلينات والكينتين في كونها أن لها في بعض الحالات أن تحل محل الاحتياجات الضوئية للبذور الحساسة ضوئياً. كيفما كان هذا صحيحاً أو غير صحيح فإن هناك جدلاً عنيفاً حول هذا الموضوع. ومع ذلك هذه المركبات قد ثبت أنها تحل محل تأثير الإظلام المشجع للإنبات.

- مثبطات الإنبات:

العديد من المركبات يمكن أن تثبط الإنبات أي مركب سام بصفة عامة لأي عمليات أساسية للحياة، سوف يؤدي بالطبع إلى منع الإنبات وسوف يقتل البذور لو كان موجوداً

بكمية كبيرة، وليس هذا بموضوعنا ولن نهتم بهذا الطراز من المثبطات، إلا أننا سوف نتناول في الحديث عن تلك المثبطات التي تنتج طبيعياً داخل البذور. هذه المركبات هي في العادة المسببة للسكون، وهي في العادة تعمل على حجز أو إعاقة بعض العمليات الأساسية للإنبات. ومثبطات الإنبات الطبيعية لا تقلل حيوية البذور ولا تسبب أي تشوهات في البادرات بعد الإنبات.

لا ترتبط أو تتحدد مثبطات الإنبات الطبيعية بجزء معين في البذرة وربما توجد في التراكيب المغلفة للبذرة (على سبيل المثال القنبيغات المغلفة لحبوب الشوفان والمحتوية على مثبط) ومثبطات الإنبات توجد في لب أو عصير السيمار المحتوية على البذور، وفي غطاء البذرة وفي الأندوسبرم وفي الجنين وهكذا. درس إفيناري مثبطات الإنبات وقد وجد أن وجود تلك المثبطات شائع وواسع الانتشار بين النباتات. بعض مثبطات الإنبات الطبيعية التي تم تحديدها والتي تم التعرف على تركيبها هي الكومارين، حمض الباراسكوريك والأمونيك، فثاليدس، حمض الفيروليك نباتات وحمض الأبسيسيك. ومن المحتمل أيضاً مجموعة المثبطات العديدة والتي تتضمن المركبات المطلقة للسيانيد والمطلقة للأمونيا والمركبات الفينولية وأشباه القلويدات (الألكالويدات) والأحماض العضوية، والزيوت. إلا أن حمض الأبسيسيك هو المثبط الطبيعي الأكثر انتشاراً.

العديد من مثبطات الإنبات يمكن أن تخرج من نبات ما وربما تثبط النمو أو إنبات البذور لنبات من نوع آخر. النباتات التي تظهر هذا الطراز، من السلوك التنافسي يطلق عليها الأليوباتيك (أي المنافسة بالمثبطات) وبالتأكيد هذا الطراز له تطبيقات بيئية ويشد انتباه العلماء المشتغلين (بالتتابع الترتيبي التقسيم حيوي).

أما بخصوص مثبطات الإنبات الصناعية، فلا بد أن نذكر أن المبيدات العشبية التجارية هي في العادة مثبطات إنبات على سبيل المثال المبيد العشبي مثل (2,4-D-2,4)، يمنع إنبات بذور الحشائش (العشبيات)، وبالتالي لابد أن يستخدم حتى يتم تثبيث الكساء الأخضر. عند تركيز منخفض جداً - بين خمسة إلى عشرة جزء في المليون من حمض الأبسيسيك - يمنع ويثبط بالكامل لإنبات بذور الخس للسلاسل أتراكنشن وسلالة هولبلاترجر باتر، كما لوحظ أن التأثير المثبط لحمض الأبسيسيك على إنبات بذور الخس يمكن أن يوقف بالكامل بتركيز من الكينتين صغيرة جداً كواحد جزء في المليون وفي نفس الدراسة تضاد الفعل

بالجبريلين على التأثير المثبط لحمض الأبسيسيك لم تثبت. كل من الكينيتين والجبريلين تعرفان جيداً بتأثيرهما المحفز في إنبات بذور الخس.

٥- سكون البذور

سكون البذرة (Seed Deormancy):

تتميز البذرة بالقدرة على تأخير أو تأجيل إنباتها حتى يتهيأ لها الوقت الملائم والظروف البيئية المثلى، وذلك لضمان بقاء الأنواع النباتية جيلاً بعد آخر. هذه الميكانيكية خاصة بالنسبة للأنواع النباتية التي تتواجد بالمناطق الصحراوية أو المناطق الباردة، حيث تكون الظروف غير ملائمة لإنبات البذور عقب نضجها أو جمعها مباشرة. وقبل تناول هذا الموضوع يجب أن نفرق بين سكون البذرة الناتج عن عدم توافر الظروف الضرورية للإنبات وهذا ما يطلق عليه (Quiescence) وبين السكون الحقيقي (true dormancy) والذي يمكن تعريفه بأنه عدم قدرة البذور الحية على الإنبات حتى مع توافر الظروف المثلى والملائمة لذلك، أي يرجع هذا النوع من السكون إلى عوامل داخلية خاصة بالبذرة نفسها. وهناك نوعان من السكون هما:

أ - السكون الأولي (Primary dormancy):

وعادة ما يحدث هذا النوع من السكون بالبذرة أثناء نضجها على النبات.

ب- السكون الثانوي (Secondary dormancy):

وهذا النوع من السكون يحدث للبذرة بعد جمعها وفصلها عن النبات الأم. ويحدث هذا السكون نتيجة لتأثير واحد أو أكثر من العوامل البيئية.

أولاً: السكون الأولي (Primary dormancy):

وهو أكثر أنواع السكون شيوعاً. ويحدث السكون الأولي نتيجة لعدد من العوامل الطبيعية والفسولوجية، وهذه العوامل يمكن إجمالها فيما يلي:

١- السكون الناتج عن أغلفة البذرة (Seed coat dormancy): وفي هذه

الحالة يقوم غلاف البذرة بالدور الهام في عدم إنباتها وقد يرجع ذلك إلى:

أ- السكون الطبيعي (Physical dormancy):

ويتمثل في وجود غلاف البذرة الصلب والذي لا يسمح بنفاذية الماء، والسكون هنا لا يرجع إلى سكون الجنين، وهذه الظاهرة توجد في بذور كثير من العائلات النباتية مثل العائلة البقولية والعائلة النجيلية والبادنجانية وغيرها وكثير من النباتات الخشبية.

ب- السكون الميكانيكي (Mechanical dormancy):

يتمثل في وجود الأغلفة الصلبة التي تمنع تمدد الجنين خلال عملية الإنبات. ولاشك أن وجود هذا العامل يؤخر من إنبات البذرة. وتوجد هذه الحالة في كثير من الأنواع النباتية مثل الجوز واللوزيات (خوخ، مشمش.. الخ). ولقد لوحظ أن الغلاف الصلب (الأندوكارب) المحيط ببذور الخوخ يقلل من معدل امتصاص الماء ومن ثم يؤخر من التخلص من المواد المثبطة للإنبات والموجودة في أنسجة البذرة.

ج - السكون الكيميائي (المواد المثبطة للإنبات) (Chemical dormancy):

ويرجع سكون البذرة في هذه الحالة إلى وجود مواد كيميائية يطلق عليها مثبطات الإنبات توجد في أنسجة الثمرة وأغلفة البذرة. ولقد لوحظ أن عصير مثل هذه الثمار يثبط إنبات البذور بشدة. وتوجد هذه الظاهرة في كثير من الأنواع النباتية مثل الحمضيات والقرعيات، وثمار اللوزيات والتفاح والكمثرى والعنب والبندورة. ومن أمثلة المواد المثبطة للإنبات بعض المركبات الفينولية والكومارين (Coumarin) وحمض الأبسيسيك (abscisic acid). وتجدر الملاحظة أن هذه المواد المثبطة يمكن أن تتواجد بالقرب من أجنة بذور بعض الأنواع النباتية الأخرى مثل Atriplex والرجلة.

د- الأغلفة غير المنفذة للغازات (Impermeability of seed coats to gases):

على الرغم من أن الماء والأكسجين تتكون من جزيئات صغيرة، إلا أن أغلفة البذرة تتميز بوجود ظاهرة الاختيارية بالنسبة لنفاذية هذه الجزيئات من خلالها، فهي تسمح بمرور جزيئات الماء بينما تمنع مرور جزيئات الأكسجين الضروري لعملية الإنبات. وظاهرة النفاذية الاختيارية توجد في بذور بعض النباتات مثل التفاح والبالا. وتجدر الملاحظة أن انخفاض معدل نفاذية الأكسجين أو زيادته من خلال أغلفة البذرة يرتبط ببعض العوامل الأخرى. فقد لوحظ أن أغلفة بذور التفاح لا تسمح بنفاذ الأكسجين في حين حدث امتصاص البذرة للماء

وانتفاخها على درجة حرارة ٢٠°م، بينما يزداد معدل نفاذية الأغلفة للأكسجين عندما تكون درجة حرارة الوسط الذي تم فيه امتصاص البذرة للماء ٤°م.

كما أن هناك بعض البذور تختلف درجة نفاذيتها لغازي الأكسجين وثاني أكسيد الكربون. فقد لوحظ أن الغلاف النيوسيلي الداخلي لبذرة الخيار يسمح بنفاذية أكبر لغاز ثاني أكسيد الكربون (١٥,٥ مل/سم^٢/ ساعة) عن غاز الأكسجين (٤,٣ مل/سم^٢/ ساعة).

٢- السكون المورفولوجي (Morphological dormancy):

ويوجد هذا النوع من السكون في بعض العائلات النباتية التي تتصف بذورها بعدم اكتمال نمو الأجنة وقت جمع البذور، ومن ثم يلزم استكمال نمو هذه الأجنة عقب فصل البذور وجمعها وقبل الإنبات.

وقد يرجع السكون في هذه الحالة إلى وجود الحالات التالية:

أ- الأجنة الأثرية:

الأجنة الأثرية عبارة عن أجنة غير متكشفة وقت نضج الثمار. فهناك بعض البذور تحتوي على أجنة غير متكشفة وعادة ما تكون هذه الأجنة صغيرة جداً ومطمورة بين الأنسجة المغذية كالاندوسبيرم كما هو الحال في بذور المانوليا *magnolia* وبذور كثير من الزهور وأبصال الزينة مثل الأنيمون *enemone* وشقائق النعمان *ranunculus* والأوركيد *orchids*.

وبالإضافة لوجود الأجنة الأثرية فقد توجد أيضاً مواد مانعة للإنبات في الأندوسبيرم المحيط بهذه الأجنة. ويمكن إجراء بعض المعاملات التي من شأنها أن تدفع الجنين على النمو مثل تعريض البذور لدرجة حرارة ١٥°م أو أقل، وتعريض البذور لدرجات حرارة مختلفة (مرتفعة أو منخفضة) في تتابع، أو معاملة البذور ببعض المواد الكيماوية مثل نترات البوتاسيوم أو حمض الجبريليك.

ب- الأجنة غير مكتملة النمو:

في بعض الحالات تحتوي البذور على أجنة غير مكتملة النمو بحيث نجد أن الجنين لا يشغل سوى نصف فراغ البذرة وذلك عند نضج الثمار ومن ثم لابد أن ينمو الجنين ليشتغل هذا الفراغ قبل الإنبات. وتوجد هذه الحالة في بعض نباتات العائلة الخيمية (*Umbelliferae*) مثل الجزر وبعض نباتات العائلة (*Ericaceae*) مثل الأزاليا (*Rhododendron*). وهناك

عدد من الأنواع النباتية وخاصة وحيدة الفلقة منها والتي تنمو في المناطق الاستوائية توجد ببذورها مثل هذه الظاهرة. أي تحتوي بذورها على أجنة غير مكتملة النمو، ويمكن المساعدة في اكتمال نمو الجنين وتمدده وذلك بتعرض البذور لدرجات حرارة مرتفعة حتى يحدث الإنبات. فعلى سبيل المثال نجد أن بذور بعض الأنواع المختلفة من النخيل تحتاج إلى فترة طويلة قد تصل إلى عدة سنوات حتى يحدث بها الإنبات، ولكن يمكن اختصار هذه المدة إلى ثلاثة أشهر فقط وذلك بتعرض البذور لدرجة حرارة تتراوح ما بين ٣٨ - ٤٠°م، أو يمكن أن يحدث الإنبات خلال ٢٤ ساعة وذلك بفصل الأجنة وزراعتها على بيئات ملائمة. ويمكن معاملة البذور بحمض الجبريليك بتركيز ١٠٠٠ جزء في المليون وهذه المعاملة تسرع من إنبات بذور النخيل، غير أن أغلفة البذرة تحتاج إلى معاملات خاصة لضمان دخول وتغلغل حمض الجبريليك.

٣- السكون الفسيولوجي (Physiological dormancy):

وهذا النوع من السكون يتحكم فيه عدة عوامل داخلية خاصة بأسجة البذرة نفسها. فكثير من بذور النباتات العشبية التي تنمو بالمناطق المعتدلة تتميز ببذورها بالسكون الفسيولوجي الذي يكون واضحاً عقب جمع البذور والذي يختفي تدريجياً خلال نقل وتداول البذور وتخزينها تخزيناً جافاً. وقد تمتد فترة السكون في مثل هذه البذور من ١ - ٦ أشهر. وعندما تكون البذور ساكنة فسيولوجياً فإنها تحتاج لكي تثبت إلى عدة عوامل بيئية خاصة تختلف عن تلك العوامل المطلوبة للإنبات في حالة عدم سكون البذرة. فبذور الأمرنيس الطازجة يمكنها أن تثبت فقط على درجات الحرارة المرتفعة (٣٠°م) في حين أن بذور الخس يثبط إنباتها عند درجات حرارة أعلى من ٢٥°م. كما أن بذور بعض الأنواع النباتية تحتاج إلى الضوء حتى تستطيع الإنبات مثل الخس، بينما بذور بعض الأنواع الأخرى تحتاج إلى فترات إظلام حتى يحدث الإنبات.

ويعتقد بأن السكون الفسيولوجي للبذرة وعلى وجه العموم ينظم بمدى التوازن بين كل من مثبطات ومنشطات النمو الداخلية. ويعزى السكون إلى وجود المواد المثبطة أو غياب المواد المنشطة للنمو، أو لمدى العلاقة بين الاثنين. ويتأثر مستوى هذه المواد سواء أكانت مثبطات أو منشطات بعدد من العوامل البيئية الخارجية مثل الضوء والحرارة. ولتوضيح العلاقة بين هذه المواد وكيفية تنظيمها لحدوث السكون من عدمه فقد اقترح أن هناك ثلاثة

أنواع من الهرمونات النباتية تتحكم في هذه الميكانيكية. النوع الأول وهو الجبريلين وله تأثير تنشيطي على الإنبات. ولكي يحدث الإنبات لابد من وجود الجبريلين، غير أنه في وجود المواد المثبطة (النوع الثاني) يختفي التأثير التنشيطي للجبريلين، أما النوع الثالث من الهرمونات فهو السيبتوكينين ويعمل على كسر السكون عن طريق منع المواد المثبطة من إظهار تأثيراتها، ومن ثم فإنه إذا وجدت المواد المثبطة في حالة غير منشطة فإن السيبتوكينين لا يصبح له أي دور في كسر سكون البذرة حيث أن هذه هي وظيفة الجبريلين.

٤- سكون الجنين (Embryo dormancy):

ويرجع سكون البذرة في هذه الحالة إلى أن الجنين نفسه في مرحلة سكون، والدليل على ذلك أنه إذا ما فصلت مثل هذه الأجنة لتتميتها على بيئات معقمة لا يمكن أن تنبت بحالة طبيعية. وهذه الظاهرة توجد في بذور العديد من أنواع نباتات المناطق المعتدلة. ويلزم لكسر هذا النوع من السكون وتحرير الأجنة منه، أن تعرض البذور لدرجة حرارة منخفضة ورطوبة لفترة معينة من الزمن تحدث خلالها عدة تغيرات تؤدي إلى الإنبات وهذه التغيرات يطلق عليها تغيرات بعد النضج. وتعرض البذور لدرجات حرارة منخفضة ورطوبة مناسبة مع وجود التهوية الجيدة لفترة زمنية تطول أو تقصر حسب الأنواع. كل هذه الاحتياجات يمكن الإبقاء عليها عن طريق ما يطلق عليه بالتضيد (Cold stratification) وفيه توضع البذور في طبقات متبادلة مع طبقات من الرمل أو نشارة الخشب المرطبة في صوان أو صناديق، ثم تخزن في البراد على درجة حرارة منخفضة (٢-٧°م) لفترة زمنية تختلف باختلاف الأنواع النباتية، ويحدث خلالها تغيرات ما بعد النضج.

وبذور الأنواع النباتية التي بها هذا النوع من السكون، تحتاج إلى برودة عالية لمدة تتراوح من ١-٤ أشهر لكي يحدث الإنبات. علاوة على ذلك فإنه عند فصل أجنة هذه البذور وتتميتها على بيئات مغذية، فهي عادة لا تنبت بحالة طبيعية بل تظهر درجات مختلفة من أعراض السكون. فقد تتمدد الفلقات ويخضر لونها مع خروج جذير قصير وسميك، كما أنه لا يحدث نمو أو استطالة للسويقة الجنينية العليا. ويمكن استخدام هذه المظاهر البسيطة للحكم إلى حد ما على مدى حيوية هذه البذور الساكنة.

ولكسر هذا النوع من السكون يجب توافر الظروف التالية:

أ- امتصاص البذرة للماء وانتفاخها.

ب- تعريض البذور للبرودة (ليس من الضروري أن تكون على درجة التجمد).

ج- التهوية الجيدة.

د- الوقت الكافي.

ولحدوث تغيرات ما بعد النضج، لابد للبذور من امتصاص الماء، حيث لوحظ أن البذور ذات الأغلفة الصلبة (مثل الخوخ والمشمش... الخ) تمتص الماء ببطء شديد مما يؤدي إلى زيادة الفترة اللازمة لحدوث التغيرات المطلوبة.

وخلال تعرض البذرة لدرجة الحرارة المنخفضة، نجد أن المحتوى الرطوبي الداخلي بالبذرة يظل ثابتاً تقريباً أو ربما يرتفع هذا المحتوى تدريجياً، ولكن بنهاية السكون ومع بداية الإنبات يبدأ الجنين في امتصاص الماء بسرعة. ويجب ملاحظة أن نقص المحتوى الرطوبي للبذور خلال عملية التتضيد يؤدي إلى حدوث آثار سيئة. فالجفاف قرب نهاية التتضيد يمكن أن يؤدي إلى الإضرار بالجنين. كذلك فإن جفاف البذور خلال عملية التتضيد يؤدي إلى إيقاف تغيرات ما بعد النضج، علاوة على أنه يؤدي إلى ما يسمى بالسكون الثانوي (سنأتي على ذكره لاحقاً).

وتعتبر الحرارة من أهم العوامل التي تؤثر في معدل حدوث تغيرات ما بعد النضج خلال فترة تتضيد البذور. وقد وجد أن أنسب درجات حرارة والتي يمكن عندها كسر السكون وحدث التغيرات المختلفة تتراوح بين 2°C - 5°C . وقد تحدث درجات الحرارة الأقل أو الأعلى من هذا المدى نقصاً في معدل تغيرات ما بعد النضج. وقد تؤدي درجات الحرارة المرتفعة إلى فشل الإنبات وحدث السكون الثانوي. وقد وجد أن تعريض بذور التفاح لدرجة حرارة 17°C يحدث عندها توازن بين العمليات المؤدية إلى تغيرات بعد النضج وتلك المسؤولة عن السكون الثانوي. وتسمى هذه الدرجة من الحرارة بحرارة التعويض Compensation temperature. واستجابة بذور التفاح للإنبات تختلف باختلاف درجات الحرارة التي عرضت لها البذور، فعند درجات الحرارة المنخفضة كان إنبات البذور بطيئاً، ولكن نسبة الإنبات كانت مرتفعة، بينما عند درجات الحرارة المرتفعة زاد معدل الإنبات غير أن نسبة الإنبات انخفضت، وهذا الانخفاض في نسبة الإنبات يزداد كلما ارتفعت درجة الحرارة.

ولابد من توافر التهوية الجيدة حول البذور أثناء عملية التتضيد إذ أن ذلك يؤدي إلى حدوث تغيرات ما بعد النضج بحالة طبيعية. ويختلف طول فترة بعد النضج باختلاف الأنواع

أو الأصناف التابعة لنفس النوع. وقد تمتد هذه الفترة من ١-٣ أشهر، إلا أنها قد تزداد إلى ٥ أو ٦ أشهر في بعض الأنواع النباتية الأخرى.

٥- سكون السويقة الجنينية العليا (Epicotyl dormancy):

في بعض الحالات نجد أن البذور تحتاج إلى عمليات تنضيد منفصلة لكل من الجذير والسويقة الجنينية السفلى والسويقة الجنينية العليا.

ويمكن تقسيم الأنواع التي تقع تحت هذا القسم إلى مجموعتين هما:

أ- بذور يمكن تنشيط إنباتها وذلك بتعريضها لوسط دافئ لفترة تختلف من ١-٣ أشهر، وهذه المعاملة تنشط نمو الجذير والسويقة الجنينية السفلى، وبعد ذلك تحتاج البذور للتعرض للبرودة لمدة تتراوح بين ١-٣ أشهر أيضاً حتى يمكن للسويقة الجنينية العليا أن تنمو بحالة طبيعية.

ب- وفي هذه المجموعة تحتاج البذور للتنضيد لأحداث تغيرات بعد النضج في الجنين، ثم يعقب ذلك تعريض البذور لفترة دفء للسماح للجذير بالنمو ثم تعرض مرة ثانية لفترة برودة حتى ينشط النمو الخضري. وفي الطبيعة نجد أن بذور مثل هذه الأنواع تحتاج إلى موسمي نمو كاملين حتى يكتمل إنباتها.

٦- وجود نوعين من السكون (Double dormancy):

في بعض الحالات يوجد بالبذرة أكثر من نوع واحد من السكون، فمثلاً في بعض الحالات تتميز البذرة بالأغلفة الصلبة غير المنفذة للماء، هذا بالإضافة إلى سكون الجنين نفسه، ولتشجيع البذور على الإنبات لابد من كسر كلا نوعي السكون. فيمكن معاملة أغلفة البذرة ببعض المعاملات التي تسمح للماء بالمرور من خلاله إلى الجنين، ثم تحدث تغيرات بعد النضج التي من شأنها كسر سكون الجنين. وأفضل طريقة للتخلص من سكون هذه البذور هو إجراء كمر دافئ لبضعة أشهر تنشط خلاله الأحياء الدقيقة لتحلل غلاف البذرة ثم يعقب ذلك كمر بارد (تنضيد).

وهذا النوع من السكون يوجد في بذور الأنواع الشجرية والشجيرية والتي تنمو في المناطق الباردة حيث تتميز بذورها بوجود الأغلفة الصلبة. وفي الطبيعة تلعب العوامل البيئية دوراً هاماً في كسر هذا السكون حيث أنه عند سقوط البذور على سطح الأرض يحدث كسر

للسكون الطبيعي (الناشئ عن أغلفة البذرة) حيث تحدث ليونة أو تطرية في هذه الأغشية، ثم يتعرض البذور لبرد الشتاء تحدث تغيرات بعد النضج.

ثانياً- السكون الثانوي (Secondary dormancy):

هذا النوع من السكون يحدث للبذور عقب فصلها وجمعها من النبات الأم. وهنا يجب ملاحظة أن البذور في هذه الحالة عقب جمعها لا تكون ساكنة ولكن نتيجة لتعرضها لبعض الظروف يمكن دفعها إلى دخول السكون.

ويمكن تحرير البذور من السكون الثانوي وذلك بتعرضها للبرودة وأحياناً للضوء وفي كثير من الحالات بمعاملة البذور بالهرمونات المنشطة للإنبيات خاصة حمض الجبريليك (gibberellic acid). كذلك يمكن منع حدوث السكون الثانوي بتجفيف البذور وتخزينها تخزيناً جافاً.

ويلعب السكون الثانوي دوراً هاماً للمحافظة على الأنواع النباتية في الطبيعة. فكما هو ملاحظ أن بذور نباتات الأنواع المزروعة تحتفظ بحيويتها لمدة طويلة إذا كانت هذه البذور جافة، كما أنها تفقد سكونها الأولي خلال فترات التخزين، ويمكن لمثل هذه البذور أن تنبت مباشرة عند غمرها بالماء.

المعاملات التي تؤدي إلى كسر سكون البذرة

: (Treatments to overcome seed dormancy)

هناك عدة معاملات تجرى على البذور قبل زراعتها وذلك لإخراجها من السكون وحتى تنبت بصورة طبيعية، وتعطي بادرات قوية النمو. بعض هذه المعاملات تجرى بغرض تطرية أو تليين غطاء البذرة حتى يسهل دخول الماء والغازات من خلاله، والبعض الآخر يجرى لكسر سكون الجنين نفسه أو لإزالة المواد المثبطة للنمو والتي تمنع إنبات البذور. وفيما يلي وصفاً موجزاً لهذه المعاملات:

أ- الخدش الميكانيكي Mechanical scarification.

ب- الغمر في الماء الساخن Hot water scarification.

ج- المعاملة بالأحماض Acids scarification.

د - الكمر الدافئ Warm moist scarification.

هـ- المعاملة بالحرارة المرتفعة High temperature scarification.

- و- جمع الثمار غير مكتملة النمو fruits Harvesting immature.
- ز- التتضيد (الكمز البارد) Cold stratification.
- ح- غسل البذور Leaching.
- ط- استخدام أكثر من معاملة treatments Combination of.
- ى- تعريض البذور لدرجات حرارة متباعدة alternation of temperature Daily.
- ك- تعريض البذور للضوء Light exposure.
- ل- الغمر في محلول نترات البوتاسيوم Soaking in potassium nitrate solution.
- م- استخدام الهرمونات وبعض الكيماويات المنشطة stimulants Hormones and /other chemical.

توجد بعض الهرمونات والمركبات الكيماوية التي يمكن باستخدامها لكسر سكون البذرة وتشجيع إنباتها. ويعتبر حمض الجبريليك أكثر استخداماً في هذا المجال. وحمض الجبريليك يؤدي إلى كسر السكون الفسيولوجي للبذرة وينشط إنباتها بشرط عدم سكون الجنين نفسه. وعادة ما تبلل بيئة إنبات البذور بتركيزات معينة من حمض الجبريليك تتراوح بين ٥٠٠-١٠٠٠ جزء في المليون. كما يستخدم السيبتوكينين وهو أحد منظمات النمو بالطبيعية في تنشيط إنبات البذور وذلك عن طريق إيقافه لنشاط مثبطات الإنبات التي تؤدي إلى سكون البذرة. ويعتبر الكينيتين من أكثر المركبات المستخدمة في تنشيط إنبات البذور وكسر السكون الراجع إلى درجات الحرارة المرتفعة كما هو الحال في بذور بعض الأنواع النباتية مثل بذور الخس. ولتحضير محلول من الكينيتين تذاب أولاً كمية صغيرة منه في قليل من حمض الهيدوكلوريك ثم تخفف بالماء، وعادة ما تغمر البذور في محلول تركيزه ١٠٠ جزء في المليون لمدة ثلاث دقائق.

وفي بعض الأحيان يمكن استخدام محلول ثيوبوريا بتركيز ٠,٥-٣% لكسر سكون البذور خاصة تلك التي لا تنبت جيداً في الظلام التام أو على درجات الحرارة المرتفعة، أو تلك البذور التي تحتاج إلى معاملات تتضيد. وحيث أن الثيوبوريا تعتبر من مثبطات النمو، لذلك من المفضل غمر البذور في محلولها لمدة لا تزيد عن ٢٤ ساعة ثم ترفع البذور وتغسل جيداً بالماء.

الفصل الثاني عشر

النمو التكاثري في النباتات

١- مقدمة:

يشير لفظ النمو التكاثري في النباتات البذرية إلى تكوين الأزهار والثمار والبذور. والأحداث الرئيسية في النمو التكاثري لنبات بذري هي ظهور مرستيم أصل الزهرة ونضج الأجزاء الزهرية وتكوين حبوب اللقاح داخل آمنك وتكون كيس جنيني يحوي نواة البيضة والتلقيح والإخصاب وتكوين الجنين من البيضة المخصبة وتكون أندوسبيرم من نواة الأندوسبيرم وتكوين البذرة من البويضة وتكوين الثمرة من المبيض والأنسجة المجاورة له ويمكن تمييز مرحلتين رئيسيتين في النمو التكاثري هما مرحلة الإزهار ومرحلة الإثمار. وتتحكم في مرحلة الإزهار الهرمونات النباتية الداخلية.

يشتمل النمو التكاثري في النباتات الوعائية على الإزهار والإثمار وتكوين البذور. وهنا نميز مرحلتين من النمو التكاثري:

المرحلة الأولى: الإزهار.

المرحلة الثانية: الإثمار وتكوين البذور.

الحد الفاصل بين هاتين المرحلتين هي عملية التلقيح.

٢- الإزهار:

- زراعياً هي عبارة عن ظهور وتكشف الأزهار على النباتات.

- بيولوجياً وفيزيولوجياً هي المراحل المتتابعة التي يمر بها النبات منذ بدء تحول الأنسجة الميرستيمية الخضرية إلى أنسجة.

ميرستيمية تكاثرية (زهري) وحتى ظهور وتطور الأزهار.

و هنا نميز مرحلتين أساسيتين للإزهار:

١- تحول الأنسجة الميرستيمية الإعاشية إلى أنسجة إنشائية تكاثرية.

٢- نمو الأنسجة الميرستيمية التكاثرية وتكوين الأزهار.

تمر الأنسجة الميرستيمية خلال تحولها من الشكل الإعاشي إلى التكاثري بعدة أطوار:

١- طور متوسط بين نسيج إعاشي ونسيج زهري.

٢- طور قبل الإزهار .

٣- اكتمال تكوين الأعضاء الزهرية.

تستمر بعض مرستيمات السوق القمية في النمو الخضري غير أن بعضها يتحول في حياة معظم النباتات إلى مرستيم زهري يحدث تحول من الحالة الخضرية إلى الحالة الزهرية كلما هيأت الظروف البيئية ظروفاً داخلية في المرستيم تكفي لتحفيز تكوين الأزهار ويختلف الزمن الذي يقضيه مرستيم قمى معين في الحالة الخضرية قبل أن يتحول إلى مرستيم زهري اختلافاً كبيراً من طراز نباتي إلى آخر ومن مرستيم إلى آخر أو نتحكم فيه العوامل الوراثية والبيئية تحكماً جزئياً قبل حدوث التخلق في البرعم الزهري يحدث ما يعرف بالتنبية الزهري أو الحث الزهري (Flower Induction) وهو عبارة عن تميزات فسيولوجية غير مرئية التي تتعلق بالظروف الأيضية داخل المرستيم، تلي تلك المرحلة حدوث نشوء البرعم الزهري (Initiation) وهو أول تغير ميكروسكوبي يحدث عند تحول المرستيم الخضري إلى مرستيم زهري وهو تغير يشمل شكل المرستيم إذ يبدو كما لو كان قد تعطل في الجزء المركزي حتى يصبح المرستيم مفلطحاً عند قمته بدلاً من شكله المخروطي نوعاً (الشكل ٨٥).



الشكل (٨٥): البرعم الخضري قبل تحوله لبرعم زهري البرعم الزهري بعد مرحلة الحث الزهري

تلي تلك المرحلة مرحلة التخليق أو التمييز الزهري (Differentiation) أي حدوث تمييز وتشكيل لخلايا المرستيم حيث تنمو زوائد صغيرة من هذا المرستيم المحور في ترتيب سواري منتظم وهذه الزوائد هي التي يتكون فيها أجزاء الزهرة بطريقه تشبه تكون الأوراق وبذلك

يقال إن البرعم الزهري تكون و أن مرحلة التحديد (Determination) قد حدثت ثم يحدث التكشف الزهري أي تفتح البرعم عن الزهرة الكاملة والذي يطلق عليه (Flower Development).

٣- العوامل المؤثرة في الإزهار وتمايز البراعم الزهرية:

- عوامل تتعلق بالظروف البيئية: تغذية - ضوء - حرارة....

- عوامل داخلية تتعلق بالنباتات نفسها:

وراثية - منظمات نمو - العلاقة بين الأعضاء

- تأثير درجة الحرارة في الإزهار:

يرتبط تأثير درجة الحرارة في الأزهار ارتباطاً وثيقاً بتأثير التوقيت الضوئي وبدراسة التأثير المشترك لدور الحرارة وفترة الإضاءة نجد أن تأثير هذا العامل يدعم تأثير فترة الإضاءة في تحفيز الإزهار أو تثبيطه أو إنه يعمل على معارضته وفي الحالة الأخيرة قد يسود تأثير الحرارة أو فترة الإضاءة تبعاً لنوع النبات.

وتؤثر درجة الحرارة في الآلية الهرمونية للإزهار بطرق متعددة فقد تؤثر في معدلات التخليق أو معدلات الإلتلاف للمركبات المعنية بالإزهار وفي معدل انتقالها من الأوراق إلى المرستيمات وقد تؤثر في فاعلية الهرمون أو في إحداث التغيرات المرفولوجية في المرستيمات، وقد لوحظ أن تحفيز الإزهار بتأثير الحرارة يكون أكثر تأثيراً في فترة الإظلام من درجة الحرارة في فترة الإضاءة فقد وجد أن درجة ١٣°م أثناء فترة الإظلام أعطت عدد براعم زهرية أقل كثيراً منها حيث كانت درجة حرارة الإظلام من ١٨ إلى ٢٤°م، كذلك كانت أقل مما سبق عندما كانت درجة حرارة الإظلام ٢٩°م ولكن كانت أفضل من البراعم الزهرية المتكونة عند ١٣°م درجة ليلاً.

كذلك لدرجة حرارة الليل تأثير هام في تفاعلات التوقيت الضوئي للنباتات فمثلاً نبات التبغ أزهر تحت فترة إضاءة قصيرة ٩ ساعات إذ كانت درجة حرارة الليل ١٨°م ولم تزهّر تحت فترة إضاءة طويلة ١٦°م ساعة ودرجة حرارة ١٨°م وحينما كانت درجة الحرارة ١٣°م أزهر النبات تحت كل هاتين الفترتين من الإضاءة.

أما عن درجة الحرارة المنخفضة فقد وجد أن التأثير المعطل للليالي الباردة في تحفيز الإزهار في درجة النباتات ناتج بصفة مبدئية عن تأثيرها في التفاعلات التي تؤدي إلى

الإزهار أكثر من تأثيرها في انتقال المواد المحفزة للإزهار وتكشف الأجزاء الزهرية وهذه الأنواع التي تتأثر بالحرارة لا تستبعد هذا التأثير إلا عندما يكون للنبات عدد معين من الأوراق.

- الارتباع (Vernalisation):

في النباتات الحولية التي تنمو في المناطق المعتدلة يبدأ النمو الخضري في الربيع وتنمو الأزهار في الصيف وتنتج الثمار والبذور في الخريف ونجد أن تأثير درجة الحرارة على تزهير النباتات الحولية يكون ثانوياً بالنسبة لتأثير الضوء حيث ينصب تأثير درجة الحرارة على العملية الأيضية أكثر من تأثير تحفيز الأزهار أما في النباتات ذات الحولين التي تنمو في أول عام نمواً خضرياً فقط نجد أن الإزهار يتأثر بتعرضها لدرجات من البرودة تعرف بالارتباع، ولقد وجد أنه من المفيد لمثل تلك النباتات استغلال درجة الحرارة المنخفضة (ويكون عادة فوق الصفر بقليل) لتقصير فترة الإزهار بتعرض البذور النابتة للارتباع أو المعاملة الحرارية المنخفضة قبل الزراعة. كما يستعمل لفظ الارتباع للإشارة إلى معاملة البذور بدرجات الحرارة المرتفعة أو إلى معالجة أجزاء أخرى من النبات خلاف البذور. فارتباع بذور القمح الشتوي يؤدي إلى أن يصبح النبات ربيعياً ويبدو أن الأثر الفسيولوجي الرئيسي لعملية الارتباع هو دفعها للإزهار المبكر. ويبدو إن قمة الساق هي المكان المدرك للارتباع حيث ينتقل المحفز (Stimulus) إلى الأجزاء الأخرى من النبات.

لوحظ في دراسة على نبات السكران أن هناك علاقة بين درجة الحرارة ومدة التعرض وتأثير هذه العلاقة في كفاءة الارتباع، وقد وجد أن فشل الارتباع على درجة - ٤°م و ١ - ٧°م متساوية في كفاءتها في تقصير عدد الأيام اللازمة للإزهار ويوجد هبوط سريع في معدل الارتباع عندما تزداد درجة الحرارة عن ٧ حتى ١٥°م كما وجد أن أكثر العوامل الفعالة في إبطال الارتباع هي درجات الحارة المرتفعة (٣٥°م) فهي تزيل أو تبطل تأثير المعاملة بالبرودة.

- الارتباع وتحمل البرودة:

لا تزهو جميع النباتات عندما توضع تحت ظروف الفترة الضوئية المناسبة والصحيحة. ففي العديد من النباتات تؤثر درجة الحرارة على إنشائية وإنمائية التراكيب التكاثرية. في النباتات الحولية يبدأ النمو الخضري في الربيع وتنمو الأزهار في الصيف وتنتج الثمار

والبنور في الخريف. وتأثير درجة الحرارة على تزهير النباتات الحولية يكون ثانوياً بالنسبة لتأثير الضوء، حيث ينصب تأثير درجة الحرارة على العمليات الأيضية أكثر منه تأثير على تحفيز الأزهار .

أما بالنسبة لذوات الحولين فتظهر حالة مخالفة تماماً لذوات الحول الواحد، حيث تظل النباتات ذوات الحولين في حالة خضرية في موسم النمو الأول، ثم بعد تعرضها لدرجة حرارة الشتاء الباردة والتي تستمر لفترة طويلة فإنها تزهر في موسم النمو الثاني، وبدون التعرض لدرجة الحرارة الباردة فإن معظم هذه النباتات لا بد أن تظل في حالة خضرية مطلقة ولا تزهر، إلا أنه بتعرضها لفترة طويلة من البرودة والتي يعقبها فترة ضوئية مناسبة فإن النباتات المحتاجة إلى برودة سوف تزهر، حيث أن فترة البرودة أساسية ومحقة وواضحة عندما نرى في معظم نباتات ذوات الحولين أن المعاملة الصناعية بالبرودة والذي يعقبها الفترة الضوئية ودرجة الحرارة المناسبان سوف تؤديا إلى إزهار هذه النباتات في موسم النمو الأول وعلى ذلك يمكن جعل نباتات ذوات الحولين تزهر في نفس موسم النمو الأول كما كانت نباتات ذوات حول واحد . شو آرد حدد الاصطلاح المستخدم لوصف هذه الظاهرة (بالتحصيل الحراري) أو إسراع القابلية للتزهير بالمعاملة بالبرودة إلا أن تطبيق فكرة الارتباع دون استنتاج الرأي العلمي قد وضعت محل التطبيق لعدة سنوات من قبل (44) . فقد أدرك منى النبات، بعضهم عن علم والبعض الآخر عن غير علم، حقيقة أن بعض النباتات تحتاج إلى فترة برودة لكي تزهر. في عام ١٩٤٠ أورد مك كيني في استعراضه عن موضوع الارتباع التقرير الذي قدمه كليبرت عام ١٨٥٧ إلى اللجنة الزراعية الحكومية في أوهايو والذي أوضح فيه تطبيقات الارتباع وهذا التقرير كما أورده مك كيني هو كما يأتي:

ومنذ تقرير كليبرت فقد نتابعت دراسات عديد من الباحثين المنهجية المتتالية عن تأثير درجات الحرارة على التزهير.

وفي عام ١٩٣٩ أطلق ميلشرس اصطلاح (الارتباعين) لعامل النشاط الافتراضي والذي يعتقد أنه يتراكم خلال الارتباع. وأخيراً بعد أن عرفت الجبريلينات كهرمونات نباتية سائدة، فقد ضمت وأدخلت إلى عملية الارتباع. ولهذا السبب سوف نرى فيما بعد أن عرفت الجبريلينات كهرمونات نباتية سائدة، فقد ضمت وأدخلت إلى عملية الارتباع . ولهذا السبب

سوف نرى فيما بعد أن بعض العلماء يعتبرون الجبريلينات و(الارتباعين) هما شيئاً واحداً ومادة واحدة .

- الارتباع والتزهير:

نستطيع أن نؤكد أن الارتباع في حد ذاته لا يحفز التزهير ولكنه فقط يجهز ويعد النبات للتزهير، فتأثير الارتباع على التزهير يمكن أن يختلف مع تأثير الفترة الضوئية، فالدورة التعاقبية الضوء تشجيعية ليست فقط تعد وتجهز النبات للتزهير ولكنها تنشئ الأزهار. والتجارب الكلاسيكية العلمية التي اختصت الارتباع قد أجريت وأقيمت على كل من السكران والشيلم، وعلى ذلك فسوف نركز مناقشتنا على هذين النباتين .

- تأثير التغذية في الإزهار:

- ١- التسميد الآزوتي (التسميد المتوازن N P K).
 - ٢- التقليم يزيد من تكون البراعم الزهرية لأنه يحد من النمو الخضري ويساعد على زيادة الأغصان من المدخرات الغذائية كالسكريات مما يؤدي إلى تكوين البراعم الزهرية.
 - ٣- السكريات وغنى النباتات بها عامل مساعد وضروري للإزهار وذلك بتوافر مستوى كاف من الآزوت لاصطناع البروتين.
 - ٤- خف الأزهار أو الثمار العاقدة وتأثيرهما في التوازن ما بين النموين الخضري والثمري وبالتالي في تشجيع تمايز البراعم الزهرية وتكوين الأزهار.
 - ٥- العلاقة ما بين الكربوهيدرات / الآزوت (غلوسيدات / بروتينات). حيث وجد أن هذه النسبة تكون ما بين ١٥ - ٢٠ حين تبدأ البراعم الزهرية بالتمايز.
 - ٦- أهمية العناصر المعدنية والتغذية بها وخاصة عنصري البوتاسيوم والفوسفور في الطرود والتشكلات الثمرية وتكوين البراعم الزهرية (راجع بحث التغذية المعدنية).
- تأثير الإضاءة:

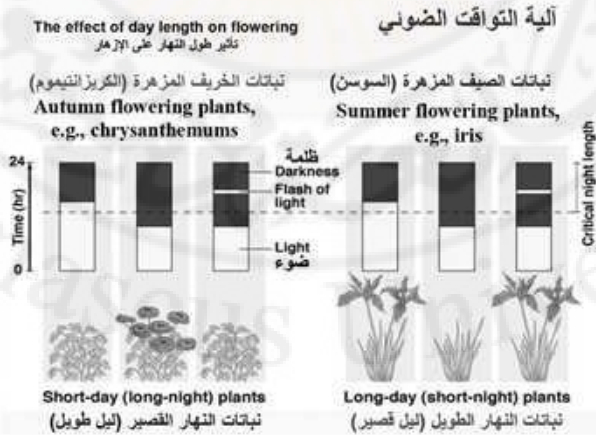
- تأثيرات التوقيت الضوئي (Light Quality Photoperiodism):

لا شك أن الضوء هو أحد المؤثرات الهامة في حياة النبات حيث تختلف استجابة النباتات في الظلام عنه في الضوء، ويقوم باستقبال هذا المؤثر مستقبل للموجة الضوئية (صبغة) ينتج عن آثارها تنشيط المستقبل والذي ينشأ عنه تفاعلات كيميائية تؤدي في النهاية إلى الاستجابة العامة للنبات فيما يعرف بالعملية الضوئية الحيوية (biological Photo)

(Process) ومن بين ما درس من العمليات الضوئية الحيوية: التمثيل الضوئي - الانتحاء الضوئي - الأكسدة الضوئي - الانبساط الضوئي للورقة - تثبيط استطالة الساق - التزهير - التوقيت الضوئي.

- **التوقيت الضوئي:** هو استجابة النبات للعلاقة النسبية لفترات طول الضوء والظلام المتعاقبة وتشمل تأثير مدة التعرض للضوء والظلام وكمية الضوء المستقبلية والتي تسمى الاستجابة للفترة الضوئية (Photoperiodic response) فالتزهير والنمو الخضري وإنبات البذور وتساقط الأوراق والسكون ما هي إلا مظاهر استجابة النبات للفترة الضوئية.

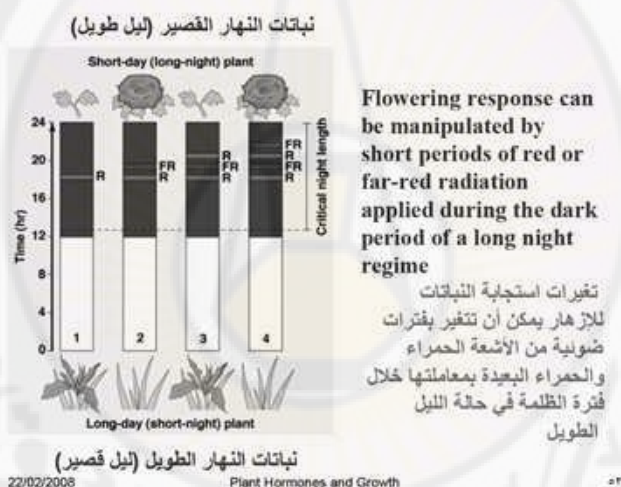
في عام ١٩٢٠ ظهر أول تفسير لتأثير التوقيت الضوئي في التزهير بواسطة العالم Garner & Allard حيث وجد أن طفرة نبات الدخان المسمى (Maryland Mammoth) لا تزهر في الحقل في أشهر الصيف حيث الفترة الضوئية الطويلة (نهار طويل) ومع ذلك فعند إنباتها في البيوت البلاستيكية تحت ظروف إضاءة قصيرة فقد أزهرت بغزارة وعليه استنتج أن استمرار حالة النمو الخضري تحت ظروف النهار الطويل تمنع تكون البراعم الزهرية لتلك النباتات وإن الإزهار لا يتم إلا إذا تعرضت لنهار قصير مع استبعاد العوامل الأخرى مثل درجة الحرارة والتغذية وشدة الإضاءة وبذلك ظهر أول دليل على أن طول النهار يتحكم في الإزهار وعرف ذلك حينئذ بالتوقيت الضوئي.



الشكل (٨٦): تأثير التوقيت الضوئي في الإزهار

- أهمية فترة الظلام وفترة الإضاءة:

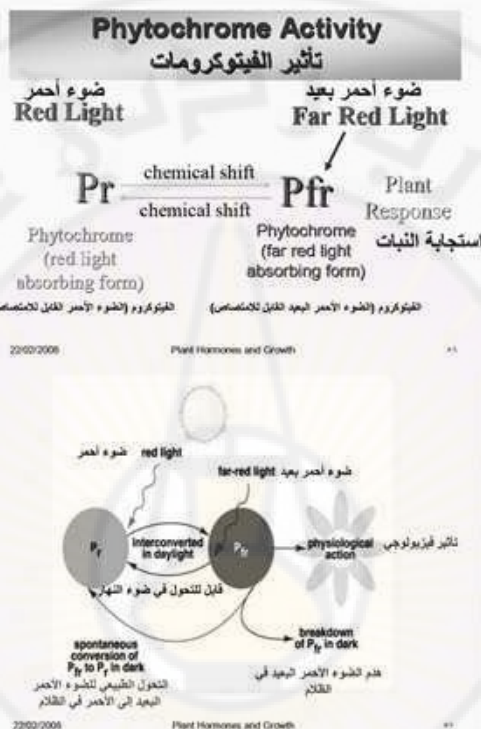
لاحظ الباحثون الأوائل Allard & Garner أن النبات لا يزهر بالرغم من تعرضه للدورة الضوئية الاستثنائية الصحيحة إذا كسرت فترة إظلامه المستمرة بواسطة فترة ضوئية قصيرة بينما كسر فترة الإضاءة بفترة إظلام قصيرة فليس لها إلا تأثير ضئيل جداً. من تلك النتائج تبين أن الإزهار يكون أكثر استجابة لفترة الظلام من فترة الإضاءة فطول فترة الظلام أكثر أهمية لتشجيع الإزهار إلا أن فترة الإضاءة تؤثر كمي في الإزهار. وقد وجد الباحثون أن فترة الإظلام تحدد إنشاء المبادئ الزهرية (Initiation of floral primordia) إلا أن طول الفترة الضوئية يؤثر في عدد المبادئ الزهرية.



الشكل (٨٧): تأثير فترة الظلام وفترة الإضاءة في الإزهار

ولكن لابد من التساؤل هل لشدة الإضاءة تأثير في عدد المبادئ الزهرية الأولية المكتشفة؟ والإجابة هنا إنه قد يكون لشدة الإضاءة تأثير في تخليق وتهيئة بعض العوامل أو الهرمونات الأساسية اللازمة للإزهار تكون الاستجابة لطول الفترة الضوئية عن طريق صبغة تعرف (Phytochrome) حيث تتواجد في صورتين إحداها تمتص الضوء في منطقة الأشعة تحت الحمراء و صورة تمتص الضوء في منطقة الضوء الأحمر و يرمز للأولى P_{fr} الثانية P_r وهاتين الصورتين يحدث بينهما تحول من إحدى الصور إلى الأخرى.

هناك علاقة وثيقة بين العوامل الوراثية والبيئية مثل الحرارة والإضاءة والتغذية التي تحت المورثات على العمل والنشاط، والتحكم بالإزهار يتحدد بمادة تسمى الفيتوكروم والتي تتواجد على شكلين:



الشكل (٨٨): تأثير الفيتوكرومات والضوء في الإزهار

كل النباتات تحتوي على الفيتوكروم - ولكنها تتغير باختلاف المقدار النسبي لكلا الشكلين: تلعب الفيتوكرومات في نباتات أخرى تأثيراً متعاكساً في عمليتي الإزهار وإنبات البذور: إن عملية الإزهار في النبات مسؤول عنها مورثات خاصة. وهذه المورثات لا تبدي أي نشاط إلا بعد اكتمال نضج النبات أو الانتهاء من النمو الخضري. وهناك علاقة وثيقة بين العوامل الوراثية والعوامل البيئية مثل الإضاءة والحرارة والتغذية التي تحت المورثات على العمل والنشاط. التحكم بالإزهار يتحدد بمادة تسمى الفيتوكروم والتي تتواجد على شكلين , P660 P730 (الشكل ٨٩).

فرضية لتفسير آلية الإزهار وهي مشتركة بين الهرمونات والفيتوكروم والعوامل

الوراثية:

P660 → P730 بوجود الضوء

يؤدي إلى تثبيط عمل المورثات التي تشرف على اصطناع هرمون الإزهار (ينشط الإنبات).

في الظلام P730 ← P660

يؤدي إلى تنشيط عمل المورثات التي تشرف على اصطناع هرمون الإزهار (يثبط الإنبات).

فرضية لتفسير آلية الإزهار وهي مشتركة بين الهرمونات والفيتوكروم والعوامل الوراثية :

P660 $\xrightarrow{\text{ضوء}}$ P730
يؤدي إلى تثبيط عمل المورثات التي تشرف على اصطناع هرمون الإزهار (ينشط الإنبات)

P660 $\xleftarrow{\text{ظلام}}$ P730
يؤدي إلى تنشيط عمل المورثات التي تشرف على اصطناع هرمون الإزهار (يثبط الإنبات)

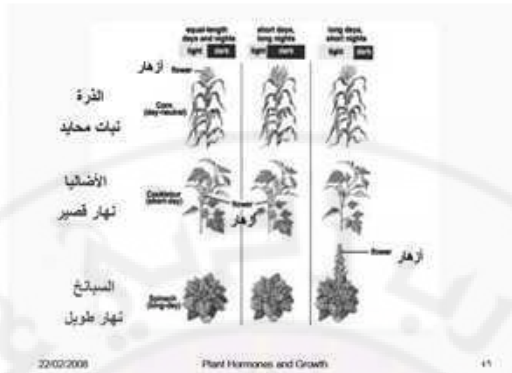
22/02/2008

Plant Hormones and Growth

٥٩

الشكل (٨٩): تفسير آلية الإزهار تبعاً للهرمونات والفيتوكروم والعوامل الوراثية

هذا الجهاز هو الذي يتحكم في قياس طول فترة الإضاءة اليومية في النبات ومحصلة ضوء الشمس تكون الأشعة الحمراء هي السائدة على تحت الحمراء وبالتالي تتحول الصورة التي تمتص الضوء الأحمر إلى P_r إلى P_{fr} وفي الظلام يحدث تحول P_{fr} إلى P_r ودلت الأبحاث إلى أن الصورة المنشطة للإزهار هي P_{fr} وقد قسمت النباتات حسب الاستجابة لطول الفترة الضوئية للتهيئة للإزهار إلى نباتات قصيرة النهار (Short day Plants) ونباتات طويلة النهار (Long Day Plants) ونباتات محايدة (Neutral Day plants) (Indeterminate plant) نباتات النهار الطويل هي التي تحتاج لحد أدنى من ساعات الإضاءة لكي تزدهر أي يجب أن تزيد ساعات الإضاءة إلى الحد الحرج اللازم لإزهارها (الشكل ٩٠).



Day-length Influences Flowering

تأثير طول النهار في الإزهار



الشكل (٩٠): تقسيم النباتات حسب الاستجابة لطول الفترة الضوئية للتهيئة للإزهار

أما نباتات النهار القصير فهي التي تحتاج لحد أدنى من فترات الظلام لكي تزدهر أي يجب أن تقل فترة الإضاءة اليومي عن الحد الحرج اللازم لإزهارها، وهناك نوع من النباتات يلزم لكي يزهر النبات أن يتبع النهار الضوئي فترة من النهار القصير أو العكس لا تزهر بل تظل على الحالة الخضرية إذا تعرضت لطول نهار اكبر من تلك الفترة الحرجة، وتختلف طول الفترة المسماة بطول النهار الحرج (Critical day length) باختلاف الأنواع النباتية. أما النوع الأخير فهي التي لا تتأثر فترة الإضاءة وهي النباتات المحايدة في تلك النباتات فالإزهار ينظم داخلياً دون التأثير بالظروف البيئية وهذه النباتات تظهر خاصية (Heteroblastic) والتي يكون فيها الأوراق المبكرة كبيرة في الحجم عند اكتمال نموها وتصغر الأوراق الناتجة بعد هذا تدريجياً بمعنى أن النبات يأخذ الشكل الهرمي فعندما يبدأ

النبات في الإزهار وعند وصوله لمساحة ورقية معينة أو أن القمة تنتظر تراكم كمية مناسبة من هرمون الأزهار والذي يتخلق ويتراكم في القمم النامية.

في النباتات ذات الحولين لا يزهر النبات إلا بعد توافر وتراكم عدد ساعات من الحرارة المنخفضة فيتكون على أثرها هرمون الإزهار وعلى ذلك فإن وجود مواد ذات طبيعة هرمونية تحفز الإزهار وإن معدلات تخليق وإتلاف مثل هذه المواد تتأثر بدورة التوافق الضوئي وقد وجد أن الأوراق هي العضو المستقبل المؤثر وإن الأوراق الكاملة النمو أكثر حساسية لاستقبال المؤثر من الأوراق الناضجة أو الصغيرة جداً ثم ينتقل التأثير عن طريق إشارة كيميائية من الأوراق ينتج عنها الهرمونات المؤثرة على إنتاج هرمون الأزهار (Florigen) والذي ينتقل خلال اللحاء إلى البراعم ليؤثر في الأحماض النووية بها التي توجه نحو تخليق أنزيمات معينة هي المسؤولة عن التحول الزهري.

- الدورات التعاقبية للضوء والإظلام المحثة للإزهار (Photoinductive Cycles):

اهتم الباحثون بدراسة العلاقة بين عدد الدورات المتعاقبة للتوافق الضوئي والإزهار. وقد وجد أن عدد الدورات يختلف اختلافاً كبيراً تبعاً للنوع النباتي فنباتات السلفيا (نهار قصير) تحتاج إلى ١٧ دورة توافق ضوئي محفزة على الإزهار، أما نبات البلاتاجو (نهار طويل) يحتاج إلى ٢٥ دورة ويبدو أن عدد الدورات المتعاقبة هنا هام لتراكم كمية كافية من عامل الإزهار لكي يدفع النبات إلى الإزهار.

- نوع الضوء والتوافق الضوئي:

لوحظ في التمثيل الضوئي أن أطوال الأطياف الأكثر تأثيراً في عملية البناء الضوئي قد وجدت في المنطقة الزرقاء والحمراء في الطيف المرئي وتقوم صبغة الكلوروفيل بامتصاص تلك الموجات الضوئية.

أما الطيف الفعال في انحناء غمد الريشة للشوفان والناشئ عن تحلل الأوكسين ضوئياً فإن الطيف الممتص يكون مشابهاً لذلك الممتص بواسطة الريبوفلافين (Riboflavin).

لذلك فمن المتوقع أن تكون صبغة الريبوفلافين هي المستقبل للتأثير الضوئي في تحلل الأوكسين. وقد اقترح في دراسة على الطيف المؤثر في عملية الأزهار أن المستقبل للطول الضوئي المؤثر في التوافق الضوئي يقع بين طول موجي يقع ما بين ٦٢٠ - ٦٦٠ nm "البرتقالي والأحمر" لذلك الكسر الضوئي لليل الطويل للنباتات قصيرة النهار وأن الصبغة

المستقبلية هي الفيتوكروم وهو بروتين صبغى (Chromoprotein) يتكون من تترابيرول كروموفور مرتبط بالبروتين للحلقة الثالثة من حلقات البيرول، وإن التغير من صورة P_r إلى P_{fr} والعكس هو عبارة عن تغير إلكتروني في الحلقة الأولى مع إضافة أو فقد بروتون (أيون هيدروجين) وإن الصورة النشطة هي صورة P_{fr} ، إن الإشارة الضوئية التي يستقبلها الفيتوكروم تتحول إلى إشارة بيوكيميائية في صورة تمثيل هرمونات الإزهار الذي يعتقد أنها الفلوريجين (Florigen) (أي عامل الإزهار) الذي يفترض وجوده باعتباره محثاً على التحول الزهري وهناك العديد من التجارب التي أثبتت وجوده رغم عدم القدرة على استخلاصه حتى الآن، لكن الأبحاث تشير على أنه يتبع مركبات الايزوبرينويد أو مشابهاً للاستيرويدات Isoprenoid (or Steroid like).

- منظمات النمو وعلاقتها بالإزهار:

قبل الاستفاضة في هذا الموضوع يجب التنبيه على التفرقة بين تأثير منظمات النمو في التبكير في وقت الإزهار أي إسرار التكشف الزهري والتأثير في عملية الحث الزهري (Flower Induction) نفسها.

- الأوكسين:

ثبت أن الأوكسين ليس له أي تأثير منشط في الإزهار بل في غالب الأنواع النباتية له تأثير مانع في الحث الزهري بكل من النباتات النهار الطويل والقصير على السواء لذلك اقترح Galston أن كل من الأوكسين والفلوروجين متضادان في التأثير (antagonistic) وبالمطبع تعمل مضادات الأوكسين مثل (Tiba) التي تمنع حركة الأوكسين لأسفل على تنشيط الأزهار، ولهذه القاعدة شواذ حيث وجد أن الأوكسين يشجع إزهار نبات الأناناس ونباتات أخرى من العائلة (Bromeliaceae) ثم اتضح فيما بعد إنه من الممكن أن ينشط إزهار أنواع من النباتات الطويلة النهار وأخرى قصيرة النهار بالأوكسين على أن تلي المعاملة ظروف من الحرارة المنخفضة وأن تكون المعاملة بالأوكسين قبل حدوث عملية الحث الزهري (Flowe induction) وقد ثبت أن هذا الفعل التنشيطي للإزهار راجع إلى أن الأوكسين في مثل هذه الحالة يعوض فترة الإضاءة الطويلة، إلا أن التركيزات المرتفعة منه كانت مانعة تماماً للإزهار.

- الجبرلين:

تزهّر كثير من نباتات النهار الطويل بعد معاملتها بالجبرلين حتى في ظروف النهار ولكن إذا تجاوز احتياج النبات النهار الطويل وأي عامل آخر مثل الحرارة المنخفضة فإنه يعجز عن دفع النبات للإزهار على ذلك لا يمكن أن يعوض الجبرلين كل من النهار الطويل والارتفاع معاً، وقد أثرت التركيزات المرتفعة للجبرلين تأثيراً مانعاً للإزهار في نباتات النهار الطويل وبدلاً منه زاد النمو الخضري حتى تحت ظروف النهار الطويل. أما في النباتات قصيرة النهار فلم تجد المعاملة به في دفع الإزهار تحت ظروف مغايرة لتلك اللازمة للإزهار وحتى في ظروف النهار القصير أدت المعاملة منع الحث الزهري ويعتقد أن الجبرلين يمنع الإزهار في جميع النباتات قصيرة النهار. أما عن دور الجبرلين على الإزهار فيرى البعض إنه يؤثر في إنتاج مواد في الخلية مما يهيئها (الخلية) لتصنيع المؤثر الزهري (Flowering Stimulus) وقد اقترح إن مولد الجبرلين يتحول إلى مشابهات الجبرلينات في الضوء، وفي الظلام يتحول مولد الجبرلين ثانياً إلى مشابهات الجبرلين حتى تتجمع كمية كافية من مشابهات الجبرلين في النسج النباتي فيبدأ هرمون الإزهار في التخليق إلى:



ومن هنا كان تأثير الجبرلين المضاف في نباتات النهار الطويل دون النباتات النهار القصير ويضيف Chailaklyan أن هناك مادة أخرى افترضها تسمى (Anthesis) تتكون في الظروف الضوئية غير المناسبة للإزهار حيث يكون الجبرلين منخفضاً فتؤدي المعاملة بالجبرلين عندئذ إلى الإزهار، أما في حالة النباتات قصيرة النهار والمعرضة لظروف ضوئية غير مناسبة "نهار طويل" يكون مستوى الجبرلين مرتفعاً ومستوى (Anthesis) منخفضة لذلك لا تؤدي المعاملة بالجبرلين إلى حدوث التأثير الزهري.

ولوقت المعاملة بالجبرلين على نباتات النهار القصير أثر كبير في حدة منع الحث الزهري (Flower induction) فعند المعاملة به وقت الحث الزهري يكون المنع كبيراً وتخف حدة المنع بالبعد عن الوقت الذي يبدأ فيه الحث الزهري ويستحسن أن تكون المعاملة في وقت

تطور المبادئ الزهرية. وعموماً إذا أحدث الجبرلين تنشيطاً في النمو الخضري فإنه يمنع في نفس الوقت حدوث الإزهار وذلك إنه في وقت حدوث الحث الزهري يتوقف النمو الخضري نسبياً.

ويجب الانتباه إلى تأثير الجبرلين عند معاملة أشجار الفاكهة صيفاً يعوض التأثير في النمو الخضري، فمن الغالب حدوث الحث الزهري صيفاً وفي نفس وقت المعاملة مما يجعله يتأثر أيضاً بمعاملات الجبرلين، فقد وجد أن رش التفاح بالجبرلين صيفاً قلل عدد البزاعم الزهرية للموسم التالي أي أن هناك تأثيراً مانعاً للحث الزهري وقد يستفاد من ذلك في التغلب على ظاهرة المعاومة في كثير من أشجار الفاكهة.

واختلفت نتيجة المعاملة على نباتات المحاصيل الخضرية إذ أسرع الإزهار في نبات البندورة والفاصولياء والبزلاء، ولم يكن التطبيق عملياً للاستطالة الزائدة في النمو الخضري نتيجة المعاملة، وفي أيسال الأيرس أدى حقن الأبصال في بدء فترة التخزين البارد بالجبرلين إلى زيادة تكوين الأزهار بزيادة عدد المبادئ الزهرية نتيجة المعاملة.

السيتوكينين:

للسيتوكينين تأثير موجب في دفع أنواع نباتية كثيرة للإزهار حتى تحت ظروف غير ملائمة لحدوثه فقد يزيد السيتوكينين من استجابة نباتات النهار القصير للإزهار تحت ظروف ضوئية غير ملائمة للإزهار عند معاملة أوراقها الجينية بالبرودة وقد حصل Nitsch على إزهار أنسجة (*Plimbago indica*) ذات النهار القصير بعد المعاملة به خاصة عند استعمال Zeatin أو Kinetien أو Benzyl adenine (٦ methyl amino purine).

- تأثير المواد المثبطة للنمو في الإزهار:

اختلف تأثير المواد المثبطة في الأزهار وحدث الحث الزهري تبعاً للنوع النباتي واحتياجات النبات الضوئية لكي يزهر فبينما أعاق حمض الأبسيسيك الإزهار في السبانخ (نهار طويل) فإنه دفع الشليك (نهار قصير) للإزهار وقد تؤدي المعاملة بالمثبطات إلى التزهير نتيجة لتأثيرها في إيقاف النمو الخضري خاصة تلك النباتات التي تعطى براعمها الزهرية عند انتهاء نمو الفرع الخضري مثل السيكوسيل CCC، أو B9 فهي في ذلك تشبه في تأثيرها المعاملات الزراعية الدافعة للإزهار مثل تقطيع الجذور أو جرحها أو التقليم الجائر أو التعطيش، ومن النتائج الجانبية لاستعمال مثبطات النمو هو تأثيرها في زيادة قدرة البزاعم

الزهريّة على النبات المعامل من مقاومة الصقيع المتأخّر في بدء الربيع في المناطق الشماليّة ويمكن ربط هذا بما لحمض الجبرلين من تأثير في زيادة حساسية النسيج للصقيع وعلى ذلك ربما يكون تأثير مثبط النمو في تهيئة النبات لمقاومة الصقيع راجع لتأثير المثبط في منع بناء الجبرلين وقد تلاشى ضرر الصقيع لبراعم الخوخ الزهريّة بعد رشها بالآلار (Alar) قبل بدء الصقيع وكذلك بالرش بالسيكوسيل CCC على نباتات البندورة.

٤- تكوين الثمار والبذور

- آلية تكوين البذور والثمار:

- ١- تلقّيح البويضة الرئيسيّة التي ستكون الرّشيم أو الجنين.
- ٢- تشكّل البويضة المساعدة الأندوسبرم.
- ٣- بعد تلقّيح البويضة بقليل يبدأ الانقسام.
- ٤- أما الجوزيّة النيوسيل تؤدي بنموها إلى تكوين نسيج يسمى البرسيبيرم في البذور الناضجة.

أما النمو الثمري ينتج عن عملية انقسام خلايا أغلفة المبيض تحت تأثير الهرمونات التي يتم اصطناعها في البذور مما يشكل أغلفة الثمرة وبالتالي يشكل الغلاف الثمري والذي يدخر المدخّرات الغذائيّة.

- التكاثر الجنسي (Sexual Propagation):

التكاثر هو العملية المنظمة التي يتبعها الفرد لإكثار نباتاته أو زيادة عددها والتي تهدف إلى بقاء النوع واستمرار نموه جيلاً بعد الآخر مع المحافظة مع صفاته المرغوبة بقدر الإمكان.

ويتم التكاثر في محاصيل الخضر بطريقتين رئيسيتين:

التكاثر الجنسي (Sexual Propagation):

وهو عبارة عن زيادة عدد النباتات عن طريق زراعة البذور المحتوية على أجنة جنسيّة أي أجنة ناتجة من الإخصاب.

التكاثر اللاجنسي أو الخضري (asexual Propagation):

ويتم فيه إكثار النباتات باستعمال أي جزء من أجزاء النباتات الخضريّة سواء كان هذا الجزء جذراً أو ساقاً أو ورقة.

- استعمالات التكاثر الجنسي:

يتم التكاثر الجنسي عن طريق زراعة البذور - وتتكاثر معظم محاصيل الخضر بهذه الطريقة. وعادة يكون التكاثر الجنسي شائعاً في النباتات الحولية التي تنتج بذوراً حية بكميات مناسبة وطالما كانت البذور الناتجة تحافظ علي الصفات التجارية المرغوبة.

- مزايا استخدام التكاثر الجنسي:

تتلخص أهم مميزات التكاثر الجنسي فيما يلي:

- تعتبر طريقة التكاثر بالبذور أسهل الطرق للتكاثر.
- يتميز التكاثر الجنسي بقلة التكاليف وهو أرخص طرق التكاثر.
- يضمن التكاثر الجنسي بالبذور استمرار زراعة النوع جيلاً بعد جيل لإمكان حفظ البذور بسهولة بعد الحصاد حتى موسم الزراعة التالي أو المواسم التالية أي إنه يمكن حفظ البذور بسهولة ولمدة طويلة.
- يعتبر التكاثر الجنسي بالبذرة طريقة هامة للحصول على نباتات خالية من الأمراض وخاصة الأمراض الفيروسية لأن الكثير من هذه الأمراض لا ينتقل عادةً عن طريق البذور.

- عيوب استخدام التكاثر الجنسي:

تتلخص أهم عيوب التكاثر الجنسي فيما يلي:

- لا يضمن التكاثر الجنسي بالبذرة في بعض الأحيان المحافظة علي صفات الآباء التي نتجت منها هذه البذور، وعلى ذلك تعطي البذور في هذه الأحوال نباتات مخالفة للصفة وهذا غير مرغوب فيه من الناحية التجارية والزراعية.
- يؤدي التكاثر الجنسي إلى الحصول على نباتات غير متجانسة فيما بينها وهذا يعرقل عادة العمليات الزراعية والتسويق.
- تتأخر النباتات البذرية في الإثمار عن النباتات الناتجة من التكاثر الخضري.
- مصادر الحصول على البذور.

- التلقيح (Pollination) :-

عندما تنتشر حبوب اللقاح من المتك فإنها تنتشر بعوامل متعددة ويصل بعضها بطريقة أو بأخرى في النهاية إلى الميسم في نفس الزهرة وذلك في التلقيح الذاتي بينما في التلقيح الخلطي تصل حبوب اللقاح إلى ميسم زهرة أخرى على نفس النبات أو على نبات آخر . ويلزم لحدوث التلقيح الذاتي أن تكون الزهرة كاملة (خنثى) وأن يضمن تركيب الزهرة وميعاد نضج المتك والمياسم حدوث هذا التلقيح كما هو الحال في البندورة والخس والفاصولياء ففي الأولى والثانية توجد الأسدية على شكل أنبوبة تحيط بالمتاع وعند تفتح الزهرة تنتشر المتك ويستطيل القلم بداخل الأنبوبة السدائية فتسقط حبوب اللقاح على الميسم أثناء اندفاعه إلى الخارج ويحدث التلقيح الذاتي كما في الفاصولياء وغيرها من محاصيل العائلة البقولية فتوجد الأسدية ملتفة حول المتاع بداخل زورق الزهرة ويضمن حدوث التلقيح الذاتي وفي هذه الحالة تفتح المتك قبل تفتح الزهرة وانتثار حبوب اللقاح على الميسم ومما يساعد على حدوث التلقيح الخلطي أن تكون النباتات ثنائية المسكن Dioecious وهي النباتات التي تحمل أزهاراً مذكرة ومؤنثة على نباتات منفصلة مثل الأسفاناج والهليون أو تكون النباتات أحادية المسكن Monoecious مع انفصال الجنس بطريقة مختلفة.

مثال ذلك:

أن تكون الأزهار وحيدة الجنس مثل القرعيات.
يكون هناك اختلاف في ميعاد نضج المتك والميسم أي تنتشر حبوب اللقاح قبل نضج الميسم Protandry مثل الجزر والشوندر والبصل.
على العكس مما سبق ينضج الميسم قبل المتك Protogyny مثل الشليك.
تفاوت في طول الأسدية والقلم.
وجود خاصية عدم التوافق الذاتي (Incompatibility) وهي عدم إنبات حبوب اللقاح (في الصليبيات) أو عدم نمو الأنبوبه اللقاحيه (في الشوندر) وذلك على مياسم نفس الزهرة.

ويتم التلقيح الخلطي (انتقال حبوب اللقاح) بعدة طرق أهمها الرياح (العائلة الرمامية) أو الحشرات (العائلة الصليبية - القرعية - الجبمية - النرجسية) وتتميز أزهار النباتات رحيّة التلقيح بأزهار صغيرة الحجم علوية - غير زاهية اللون خالية من الغدد الرحيقية . تعطى

كميات كبيرة من حبوب اللقاح الناعمة والرقيقة والخفيفة جداً - المياسم عادة ريشية أو كثيرة النفرع - أما الأزهار حشرية التلقيح فهي ذات ألوان زاهية وتعطي رحيقاً وحبوب لقاح لزجة ثقيلة نسبياً في الوزن.

- تكوين البويضات (Ovules) :

يحتوي المبيض على بويضة أو أكثر وتنشأ كل بويضة من المشيمة (Placenta) من بروز صغير يسمى النيوسيلة (جسم البويضة) وهو عبارة عن نسيج متعدد الخلايا. وينشأ حول النيوسيلة حلقة أو أكثر من أنسجة مختلفة (Integument) تحيط بها تماماً باستثناء فتحة صغيرة على شكل أنبوبة تسمى النقيير (Micropyle) وقبل أن تتكون هذه الأغلفة يظهر عادة داخل النيوسيلة خلية واحدة كبيرة يطلق عليها الخلية الأمية الأنثوية Lesor Megaspore (Mother Cell Megasporocy) وهذه تنقسم بعملية الانقسام الاختزالي (انقسامين متتاليين) لتعطي أربعة خلايا Megaspores تحتوي كل منها على ٢/١ عدد الكروموسومات الأصلية.

ويحدث عادة أن تنمو واحدة من الخلايا الأربعة وتنقسم نواتها لثلاثة انقسامات اعتيادية متتالية لتكوين الكيس الجنيني.

نتيجة للثلاث انقسامات السابقة توجد ثمانية أنوية منها أربعة ناحية النقيير وأربعة أخرى ناحية الطرف التلازمي للبويضة ثم تتجه نواة واحدة من كل مجموعة إلى وسط البويضة ويطلق عليها النواتين القطبيتين وقد تنتج عن اندماج هاتين النواتين نواة الإندماج الثنائية تبقياً متجاورتين وتتكون جدر خلوية لتفصل الأنوية الثلاثة الموجودة ناحية الطرف النقيري للبويضة وتقوم واحدة منها بعمل البويضة Egg بينما تصبح الإثنتان الأخريتان خليتين مساعدتين أما الثلاث أنوية المتبقية ناحية الطرف التلازمي فيتكون لها جدر خلوي وتسمى بالخلايا السحنية أو الخلايا المغالبة وبذلك يكون قد تم الطور الجامطي المؤنث الناضج (بيضة وخليتان مساعدتان عند القمة ونواتان قطبيتان في الوسط وثلاثة خلايا سمنية في القاع).

- الإخصاب (Fertilization) :

تثبت حبوب اللقاح عند سقوطها على ميسم ناضج وتخرج كل منها أنبوبة لقاحية تنمو لأسفل وتخترق أنسجة الميسم والقلم عن طريق إفراز أنزيمات تعمل على كل الأنسجة كلما تقدمت الأنبوبة للقاحية. وبعد فترة وجيزة من إنبات حبة اللقاح وأحياناً وقت انتشار حبة اللقاح

من المتك كما في بعض الرتب الراقية مثل العائلة النجيلية أو المركبة تنقسم النواة التناسلية لتعطي نواتين تناسليتين وتتحرك نواة الأنبوبة ثم النواتين التناسليتين ومعظم السيتوبلازم لأسفل في اتجاه طرف الأنبوبة اللقاحية أثناء نموها وأخيراً تدخل الأنبوبة اللقاحية النقيير وتخترق أنسجة النوسيلة وتتضخم الأنبوبة اللقاحية وتتكسر من الطرف لتسمح للنواتين التناسليتين (الجامطتين المذكرتين) بالمرور وتتجه واحدة منها إلى البيضة وتندمج معها وتسمى هذه العملية بالإخصاب والخلية الناتجة من الإخصاب تسمى البيضة المخصبة (الزيجوت) وهو الذي يعطي الجنين وتحتوي خلاياه على مجموعتين من الكروموسومات واحدة منها أتت من الأب والأخرى من الأم.

أما الجامطة المذكورة الأخرى فتتحد مع النواتين القطبيتين أو مع نواة الاندماج الثنائية لتعطي نواة الأندوسبيرم الأولية وهي ثلاثية المجموعة الكروموسومية ثم تتحلل النواة الأنبوبية عادةً وتتلاشى. وفيما يتعلق بخلايا الطور الجامطي المؤنث تهلك عادةً واحدة من الخلايا المساعدة بوصول أنبوبة اللقاح إلى البيضة بينما تختفي الخلية المساعدة الثانية والخلايا السميّة الثلاث بعد ذلك.

- عقد الثمار:

هي عملية تحول الزهرة إلى ثمرة فبعد التلقيح والإخصاب تبدأ مرحلة جديدة هي مرحلة تكون الثمار وبداخلها البذرة أو البذور في بداية تلك المرحلة يحدث ذبول للبتلات وتساقطها ثم تساقط الأقسام بما تحملها من مياسم أصابها الجفاف بعد أن أدت دورها.

يتم التحول من حالة الزهرة إلى الثمرة فيما يسمى بالعقد من عدة ساعات كما في أزهار المانجو إلى عدة أيام كما في أزهار البندورة وتحتاج الثمار لتكوينها إلى انقسام خلايا جدار المبيض وهذا يحتاج منشط هرموني تحصل عليه جدر المبيض الثلاثة والمعروفة بالجدار الخارجي Exocarp، والأوسط Mesocarp والداخلي Endocarp أما من حيوب اللقاح فهي مصدر غني بالأوكسين أو ببادئ تكوين الأوكسين Auxin precursor وهو الحمض الأميني التريبتوفان والذي يتحول إلى أندول حمض الخليك وهو الفيتواوكسين الضروري لتنشيط انقسام الخلايا ولا يلعب الأوكسين وحده هذا الدور بل يشترك معه كل من الجبرلين السيتوكينين.

ثم يأتي دور البذرة فعند تكوينها من الزيغوت بعد إتمام عملية الإخصاب ونظراً لتوفر الأحماض الأمينية والأحماض العضوية والسكريات الواردة من الورقة للثمرة العاقدة فإنه يتم تكوين المزيد من هرمونات النمو مثل ألوكسن والجبرلين والسيبتوكينين اللازم لانقسام وتمايز وتخليق خلايا الجنين وعليه يصبح البذرة مصدراً لتلك الهرمونات التي يحدث لها تسرب Release إلى جدار المبيض مما يساعد على إتمام عملية انقسام واستطالة خلاياها ومن ثم تطور الثمرة حتى وصولها إلى مرحلة اكتمال النمو وقد وجد أنه كلما زاد عدد البذور زاد حجم الثمرة النهائي حيث إن هناك علاقة بين توزيع البذور وشكل الثمار في بعض الأنواع.

- تكوين الجنين:

بعد الإخصاب ينقسم الزيغوت وينمو داخل البويضة ويعطي الجنين ويتكون في البداية من كتلة من أنسجة غير متميزة ولكن سرعان ما يظهر بها بريمورديا واضحة للأعضاء وهي أساساً عبارة عن ساق أثرية وواحد أو أكثر من الأوراق الفلجية.

تكوين الأندوسيرم:

تكون مباشرة بعد الإخصاب وغالباً قبل أن يبدأ الجنين في التكوين فتنقسم نواة الأندوسيرم الأولية عدة مرات تنتهي بتكوين عدد من الأنوية الحرة يتكون لكل منها بعد ذلك جدار خلوي وقد تتكون هذه الجدر مع كل انقسام للنواة. ويحل الأندوسيرم أثناء نموه محل النيوسيلة ويصبح نسيجاً مخزناً للغذاء ولا يمتص حتى وقت إنبات البذرة وقد يستهلك بواسطة الجنين المتكون ويختفي تماماً قبل نضج البويضات (العائلة البقولية).

- تكوين البذور:

يزداد حجم البويضة أثناء نمو الجنين والأندوسيرم ويحدث بأنسجتها تغيرات طبيعية وكيميائية فتنمى أنسجة البويضة وتتصلب ويزداد انتقال الأغذية إلى البويضة ثم تتحول الأغذية الذائبة التي انتقلت إليها إلى أشكال غير ذائبة (السكريات إلى نشادر، والأحماض الأمينية إلى بروتين، والأحماض الدهنية إلى دهون، والجلسرول إلى زيوت. كما تقل الكمية النسبية للماء في الأنسجة وتتحول البويضة تدريجياً من تركيب لين وعصيري إلى جسم صلب وجامد نوعاً ما.

ويتقدم هذه الظواهر يقل النشاط الفسيولوجي داخل البويضة تدريجياً ويصبح الجنين ساكناً وبذلك تنضج البويضة وتصبح بذرة فتتحول أغلفة البويضة إلى ما يسمى القصرة

وتحتوي الأخيرة بداخلها على الجنين الساكن مع الغذاء المخزن في الأندوسبرم أو في الجنين نفسه ويجدر الإشارة هنا إلى أن الأنسجة في البذرة عبارة عن خليط من تراكيب وراثية متباينة فأنسجة القصرة عبارة عن أنسجة أمية تركيبها الوراثي يشبه الأم بينما الجنين أنسجة زيجوتية (صفة من الأم وصفة من الأب) وخلايا الأندوسبرم ثلاثية المجموعة الكروموسومية 2N 3 من الأم، واحد من الأب.

- تكوين الثمرة:

ينشط الإخصاب نمو البويضات ويعمل على إسرار نمو المبيض وزيادة في الحجم ويحدث عادةً بعد الإخصاب أن تسقط بقية أجزاء الزهرة مثل الأسدية أو البتلات أو السبلات بالإضافة إلى الميسم والقلم إلا أنه قد تنشط في بعض النباتات قواعد الأسدية والبتلات والسبلات أو التخت وتنمو من جديد وفي بعض الحالات قد ينمو القلم ويتضخم.

وفيما يلي أهم الأجزاء المكونة للبذرة:

الجنين:

وهو النبات الحي الناتج عن إخصاب سابق ويعتبر أهم محتويات البذرة ولا يكتمل نمو الجنين عادةً إلا بعد نضج البذور فسيولوجياً.

الغذاء المخزن:

ويتركز في البذرة أثناء وجودها على النبات المكون لها وهو إما أن يوجد في الجنين أو في الأندوسبرم أو يلاصق الجنين في بعض أنواع البذور.

القصرة:

وهو الغطاء الخارجي الذي يحمي البذرة من العوامل الخارجية ويتكون من غلاف أو أغلفة البويضة.

- اللقاح والتلقيح:

تختلف حبوب اللقاح في الشكل والحجم إلا إن دورها الفسيولوجي واحد في جميع الأنواع النباتية. وتمثل حبة اللقاح وأنبوبة اللقاح التي تنمو منها هي النبات المشيجي المذكور. ويتم التلقيح أي انتقال اللقاح من من الزهرة إلى ميسم أي زهرة أساساً بواسطة الرياح والحشرات وبعض النباتات تكون هوائية التلقيح كلية أو حشرية التلقيح تماماً أو بكلتا الوسيلتين ويعرف التلقيح الذاتي بأنه انتقال اللقاح لميسم نفس الزهرة أو زهرة أخرى على نفس النبات أما التلقيح

الخلطي فهو انتقال اللقاح من نبات إلى مياسم نبات آخر من نفس النوع وقد يوجد التلقيح الذاتي والخلطي معاً في بعض الأنواع وقد يكون التلقيح الخلطي إجبارياً في النباتات ذاتية العقم يقوم بعملية النقل هذه الحشرات وعلى الأخص النحل لذلك فإن وجود كمية كافية من النحل في المزرعة يعتبر من المتطلبات الهامة لإتمام عملية التلقيح ومن الأفضل أن يخصص طائفتين من النحل لكل دونم في المزرعة وغالباً توضع هذه الطوائف في منحل خاص في وسط المزرعة ونظراً لأنه قد لوحظ أن أثر النحل يكون أكيداً في الأشجار المجاورة لخلاياه فإن الطوائف توزع في موسم الإزهار في مجاميع داخل أقسام البستان المختلفة.

ويتم إنبات حبة اللقاح عادة في الظروف البيئية المناسبة بعد دقائق من ملامستها لسطح الميسم وعادة تنمو أنبوبة لقاح واحدة وتقوم أنبوبة اللقاح بنقل الخليتين الذكريتين من الميسم للكيس الجنيني والمسافة التي تنموها أنبوبة اللقاح قد تكون قصيرة جداً أو قد تصل إلى ٣٠ سم في نباتات الأقاليم الطويلة كالذرة. وتختلف الفترة الزمنية التي تنقض بين إنبات حبة اللقاح والإخصاب اختلافاً كبيراً من نبات لآخر وبالنسبة لنباتات كثيرة تتراوح بين ١٢-٤٨ ساعة وقد تقل عن الساعة الواحدة في قليل من النباتات كالشعير وقد تصل في بعض الأنواع كالبلوط والصنوبر إلى شهور وقد تتجاوز العام في قليل من الأنواع. ويتأثر معدل إنبات حبة اللقاح بدرجة الحرارة في البيئة وبدرجة التوافق الفسيولوجي بين أنبوبة اللقاح وأنسجة القلم. وعادة لا يوجد توافق بين لقاح نوع معين من النبات وبين ميسم نوع آخر. وأنبوبة اللقاح تتطفل على أنسجة القلم في الحقول على الماء والأغذية وربما الهرمونات. ويتراوح طول الفترة الزمنية التي تحتفظ فيها حبوب اللقاح بحيوتها في الهواء الجاف بين بضع ساعات إلى عدة شهور.

- بدء النمو في الجنين والأندوسبيرم:

إن المظهر الأساسي للتكاثر الجنسي هو اندماج بيضة ونواة ذكورية وهو ما يعرف بالإخصاب. والخلية البيضية في مغطاة البذور جذر مكمل للكيس الجنيني والكيس الجنيني يمثل النبات المشيجي المؤنث لمغطاة البذور وبالإضافة إلى الخلية البيضية فإن النواتين القطبيتين اللتين يتحدان معاً لتكوين نواة واحدة يتحد معها النسيج الذكري الثاني القادم من أنبوبة اللقاح مكوناً نواة الاستروسبيرم.

- العقد البكري:

يقصد به عقد الثمار بدون إخصاب المبيض وتكوين ثمار بدون بذور يرجع في الغالب إلى عيب في الكيس الجنيني فيعرف بالعقد البكري (Parthenocarpy) تميزاً له عن (Stemospermocarpy) حيث يتم التلقيح والإخصاب ولكن الجنين يضمّر ويموت مع استمرار جدر المبيض في النمو لتكوين الثمرة، وتنتشر تلك الظاهرة في عدة سلالات نباتية خاصة تلك التي تتميز بوجود عدة بويضات لكل ثمرة مثل الموز والتين والأناناس وهناك عدة حالات للعقد البكري:

١- تكوين الثمار بدون تلقيح الأزهار وبدون إخصاب ويسمى بالعقد البكري الخضري مثل البندورة والبرتقال أبو صرة والموز والأناناس. تكون خلايا الكيس الجنيني ثنائية الكروموسوم (NC) وينمو الجنين ثنائية الكروموسوم.

٢- ينمو الجنين مباشرة من نسيج من أنسجة المبيض في النبات الجرثومي الوالد ويكون عادة من غلاف البويضة ويكون الجنين ثنائي الكروموسوم ومطابقاً من الناحية الوراثية الجرثومي الوالد.

٣- تنمو الخلية الببيضية إلى نبات جرثومي بدون إخصاب بطريقة ذاتية أو يتأثر عامل منشط من أنبوبة اللقاح والجنين هنا أحادي الكروموسوم ((NI وعقم عادة. ويتم تكوين الثمار بتشجيع من التلقيح دون وصول أنبوبة اللقاح للمبيض مثل البطيخ ويسمى العقد البكري التنشيطي وقد يحدث فيه التنشيط من زيارة الحشرات للزهرة أو من تجريح الأزهار أو حتى بتأثير ذرات الغبار ويمكن تشجيع ذلك النوع من العقد باستخدام التالي:

- التحكم في الظروف البيئية مثل تعريض النباتات لدرجات حرارة منخفضة مع شدة إضاءة عالية فتكون نسبة التلقيح منخفضة تحت تلك الظروف كما في البندورة أو تشجيع اختفاء الجنين بتعرض الثمار للصقيع أو الحرارة المنخفضة كما في التفاح والكمثرى.

- تشجيع العقد البكري باستخدام منظمات النمو رشاً على النباتات بالأوكسين كما في البندورة والجبرلين كما في العنب.

- وفي حالات العقد البكري تتميز مبايض الأزهار والثمار فيما بعد بارتفاع المستوى الهرموني عن مثيلاتها البذرية العادية فيدفعها هذا المستوى الهرموني المرتفع للاستمرار في النمو وعدم التساقط أما في الأنواع البذرية فتسقط ثمارها إذا فشل التلقيح والإخصاب أو

عند ضمور أجنيتها بالثمار العاقدة ومعادلة تلك الأزهار بالهرمونات من الخارج Exogenous قد يعوض غياب الجنين مما يسمح المبيض للثمرة من الاستمرار في النمو.

- تعدد الأجنة:

ويعني هذا أكثر من جنين واحد داخل البويضة وتعدد الأجنة ظاهرة شائعة أو منتظمة الحدوث في بعض الأنواع النباتية ففي معرة البذور توجد بشكل منتظم خليتان ببضيتان أو أكثر في كل نبات شيجي مؤنث تنمو كل منها بعد الإخصاب لتكون جنيناً وقد يحدث في بعض الأنواع أن تتشطر البويضة الملقحة أو الجنين إلى شطرين أو أكثر ينمو كل منهما لجنين وذلك في معرة البذور بوجه خاص. وهناك سبب آخر وهو نمو كيسين جنينين في البويضة الواحدة كما في شجر الحور الرومي وتعطي كل منهما جنيناً.

وهناك سبب آخر هو النمو العذري لجنين أو أكثر من نسيج المبيض كما سبق وهناك في بعض الأنواع أجنة متكونة من هذا الطريق بجانب جنين ناتج من البويضة المخصبة. وقد تكون الأجنة عذرية فقط.

- تنمية البذرة:

وتؤدي الحالات الأربع الأولى لتكوين بذور فارغة، أما الأخيرة فتؤدي لتكوين بذور ضارة، إن عملية الإخصاب والاندماج الثلاثي لا تحفزان تنمية الجنين والأندوسبيرم على التوالي فحسب ولكنها تؤثران أيضاً تأثيراً منشطاً في نمو البويضة وتحولها إلى بذرة كما تؤثر في نمو الثمرة.

والعادة إن البويضة المخصبة تبدأ بالانقسام بعد فترة قصيرة ويستمر الانقسام حتى يتكون الجنين الكامل وتأتي الأغذية التي يستهلكها الجنين من النبات الأم عن طريق الأندوسبيرم. وينمو الأندوسبيرم وهو نسيج قصير العمر في معظم الأنواع النباتية من نواة الأندوسبيرم ويصبح نسيجاً نشطاً بعد حدوث الاندماج الثلاثي بقليل ويختلف الحد الذي ينمو إليه نسيج الأندوسبيرم من نبات لآخر وفي معظم الأنواع النباتية ينمو الأندوسبيرم سريعاً أثناء أطوار نمو البذرة الأولى ولكنه يهضم بعد ذلك ويستخدم كمصدر غذائي للجنين النامي حيث إن الأندوسبيرم وسط مناسب لنمو الأجنة كمصدر غذائي حيث تتحلل خلايا الأندوسبيرم المجاورة للجنين وتختفي ولا يبقى شيء عند نضج البذور وفي مراحل الجنين المتأخرة لهذه

الأنواع يتراكم كميات محسوسة من الغذاء في الفلقات وفي أنواع قليلة مثل الحبوب والبلح وجوز الهند وبذور الخروع يبقى الأندوسبيرم كنسيج مخزن في البذرة الناضجة وتكون فيها الفلقات أقل تطوراً وتستخدم الأغذية المخزنة في الأندوسبيرم لتغذية البنية أثناء الإنبات. وأثناء نمو البذور تنمو أغلفة البويضة لتكون أغلفة البذور وعادة تكون ملساء لحمية ورغم إن تكون البذور ونموها هو نتيجة طبيعية لعملية التلقيح إلا أنها قد لا تحدث، وفشل تكون البذور في الثمار يمكن حدوثها عندما يحدث تلقيح ذاتي في نوع من الأنواع النباتية ذات التلقيح الخلطي أو عند حدوث تلقيح خلطي بين أصناف مختلفة لنفس النوع.

كيفية تكوين البذور:

يتوقف تكوين البذور أولاً على عمليتي التلقيح والإخصاب ويقصد بالتلقيح انتقال حبوب اللقاح إلى المبيض ثم بعد ذلك إنبات حبة اللقاح على سطح المبيض ونمو الأنبوبة اللقاحية خلال القلم ثم المبيض وحدث عملية الإخصاب وتكوين الجنين والبذرة.

- تكوين حبوب اللقاح:

بعمل قطاع عرضي في متك صغير جداً يتضح وجود أربعة مجموعات من الخلايا المستديرة كثيرة العدد لها المقدرة على تكوين حبوب اللقاح ولذلك يطلق عليها الخلايا الأمية اللقاحية Micro-spore Mother Cells وتوجد كل مجموعة من هذه الخلايا الأمية في تجويف بطول المتك يسمى الكيس اللقاحي (يحتوي المتك على أربعة أكياس لقاحية) ويحيط بكل مجموعة طبقة من الخلايا المغذية كما يوجد في مركز المتك حزمة وعائية. وتحتوي الخلايا الأمية على عدد زوجي من الكروموسومات (2N) وتنقسم كل خلية أمية بعملية الانقسام الاختزالي (انقسامين متتاليين) وتُعطي أربعة خلايا لقاحية بكل منها نصف عدد الكروموسومات الأصلية (N) وعند نضج المتك تنكسر الأنسجة المحصورة بين كل زوج من الأكياس اللقاحية الموجودة في جانبي المتك (يصبح بكل متك عدد 2 كيس لقاح) ويحدث تقريباً في نفس الوقت أن تنقسم النواة بكل خلية لقاحية انقساماً اعتيادياً لتعطي النواة الأنبوبية ونواة أخرى تعرف باسم النواة التناسلية وبذلك تتحول الخلايا اللقاحية إلى حبوب لقاح Pollen وتنتشر في المتك. وتُشاهد حبوب اللقاح الثنائية النواة في بعض العائلات مثل البقولية ويحدث في بعض الرتب الأكثر تقدماً متك نباتات العائلة المركبة أن تنقسم النواة التناسلية مرة أخرى ليصبح بها وقت انتشار حبوب اللقاح نواتان تناسليتان بالإضافة إلى نواة الأنبوبة اللقاحية.

وتتميز حبة اللقاح بجدار خلوي يتكون من طبقة داخلية رقيقة وأخرى خارجية سمكية ذات علامات محددة ومتباينة في الأنواع المختلفة.

- العقد والتوازن الهرموني الداخلي:

الأوكسين والعقد: يبدأ الإفراز الهرموني في الثمرة مع أول خطوة نحو تكوين الثمرة أي عند انتقال حبة اللقاح إلى ميسم الزهرة حيث تنمو أنبوبة اللقاح متوغلة بأنسجة القلم، تحتوي حبة اللقاح على فيتوهرمونات الأوكسين والجبرلين التي تنشط وتصبح فعالة عند إنبات اللقاح بل الأكثر من هذا أن نمو أنبوبة اللقاح في أنسجة القلم ينشط بناء الجديد من الأوكسين بأنسجة المبيض ويرتفع المستوى الأوكسيني بصورة ملحوظة بالأنسجة المحيطة بقمة أنبوبة اللقاح النامية.

يحدث الإخصاب وينقسم الأندوسبرم سريعاً وينمو الجنين فيرتفع المستوى الأوكسيني لزيادة الناتج منه في نسيج الأندوسبرم والجنين حيث إنها أنسجة مرستيمية ويرتبط محتوى الثمرة من الأوكسين بعد العقد بنمو وتطور البذور في الثمار البذرية ارتباطاً وثيقاً بل يتوقف مدى استمرار الثمرة في النمو والتطور وبالتالي زيادة حجمها في دوره نموها الأول بعد العقد على المستوى الأوكسيني بها ويعني انخفاض هذا المستوى تساقط الثمرة البذرية أو حتى تساقط الزهرة قبل ذلك التي فشلت في العقد.

يؤجل الأوكسين من تساقط الأزهار بذا تطول الفترة بين وقت استعداد الزهرة للتلقيح وبين وقت تساقطها وبذا تزيد فرصة واحتمال حدوث الإخصاب والعقد الطبيعي بدرجة أفضل فقد أدت المعاملة بالأوكسين "عجينه اللانولين ١ %" من تحسين عقد البطيخ.

وبالرغم من إنه أمكن الحصول على ثمار بالعقد البكري بعد معاملة مبيض الأزهار لأنواع كثيرة بالأوكسين إلا أن ذلك لا يمكن تعميمه، فمن الثابت إنه لم يمكن الحصول على ثمار بكريّة في أكثر من ٨٠ % من الأنواع البذرية فلا بد من توفر الاستعداد الطبيعي الموروث لتكوين ثمار بكريّة العقد أي أن فرصة حدوث العقد البكري تزداد في الأنواع التي تعقد بعض أصناف بكرياً طبيعياً خاصة إذا عوملت بمنظمات النمو الهرمونية.

ولا ينفرد الأوكسين بالدور الرئيسي في دفع الثمرة للنمو والتطور بل يشترك معه هرمونات أخرى مثل الجبرلين.

وقد وجد أن مستوى الأوكسين في الثمار البذرية يكون أكثر ارتفاعاً في طور الإزهار ولعدة أيام بعد حدوث العقد مباشرة عن نظيره بالثمار البذرية لنفس النوع النباتي، وقد ارتفعت نسبة الثمار المتساقطة بعد العقد بيوم أو يومين في الثمار البذرية كنتيجة لانخفاض الأوكسين بها في هذا الوقت بغض النظر عن سبب انخفاضه.

ولنمو البذرة أثره الكبير في نمو الثمرة وزيادة حجمها حيث تمد البذرة الثمرة بالأوكسين القابل للانتشار Diffusible auxin ومثال على ذلك ثمرة الشيك المتجمعة فإن حجمها يتوقف على الثمرات الأكينية Achenes والتي تمد نسيج التخت اللحمي بالأوكسين فتتمو وينمو معه الثمرة، وغياب إحدى الثمرات الأكينية يمنع الإمداد الأوكسيني لنسيج التخت وبالتالي يمنع نمو الأنسجة بهذا الجزء وتبدو الثمرة غير منتظمة الشكل. أمكن الاستعاضة عن الثميرة بوضع عجينة اللانولين المحتوية على ٢ Naphthoxyacetic acid بتركيز ١٠٠ جزء في المليون فتتمو الثمرة كما لو كانت كل الثمرات موجودة.

ولعدد من البذور في الثمرة دور كبير في زيادة مستوى الأوكسين بها ومن ثم يرتبط حجم الثمرة بعدد البذور فيها فقد وجد أن محتوى الثمار الكبيرة كان خمسة أضعاف ما بالثمار الصغيرة والتي سقطت في مرحلة التساقط الثمري الأول وقد انخفض المستوى الأوكسيني بالثمار التي عقدت دون تلقيح عنه في الثمار التي عقدت بعد تلقحها وإخصابها ثم سقطت في التساقط الأول وفسر ذلك على أساس أن كميات الأوكسين المطلقة بالثمرة ليست هي المتحكم في التساقط من عدمه ولكن يحدده المستوى الأوكسيني بالثمرة وعلاقته بالمستوى الأوكسيني بالثمار المتاخمة لها على العنقود بمعنى إنه عندما تنتج بعض الثمار من أزهار ملقحة والبعض من أزهار فشل تلقيحها فإن الفرق الكبير بين المستوى الأوكسيني أي التدرج الأوكسيني يسبب التساقط السريع للثمار ذات المحتوى الأوكسيني الأقل وقد لوحظ أن تدهور الجنين في الخوخ والكرز يؤثر في حجم الثمار وموعد النضج وقد يسبب موته أو ضموره لتساقط الثمرة في حين يؤدي ضمور الجنين في آخر مراحل النمو البيريكارب قد يزيد من نمو الثمرة إن لم يكن له تأثير.

- مصدر الأوكسين بالثمرة:

يختلف نوع النسيج المانح للأوكسين بالبذرة "نيوسيلة، اندوسبيرم، جنين، قصرة) تبعاً للنوع النباتي وعمر البذرة ففي العنب الكونكورد الأمريكي ارتبط نمو النيوسيلة بانقسام وتضخم

الخلايا لمدة أسبوع بعد الإزهار بنشاطها في تكوين معظم الأوكسين بالبذرة ثم يظهر الأندوسبيرم الخلوي في اليوم التالي بعد العقد وبذلك يبدأ مصدر آخر للأوكسين بالبذرة حتى حين يقل تدريجياً المصدر النيسيلي ويزيد في المقابل المصدر الأندوسبيرم ثم يبدأ الجنين في الانقسام بعد ١٤ يوماً من العقد ثم ينمو ببطء حتى يصل أقصى نمو له بعد ٢٥ يوماً من العقد وذلك يشارك متأخراً في إنتاج الأوكسين أما الأغلفة البذرية فلها أيضاً دور بجانب الأندوسبيرم لكن هناك اعتقاد يرى أن الأندوسبيرم هو مركز إنتاج الأوكسين ويصل الإنتاج لأقصاه عند تحول nuclear Free إلى Cellular endosperm.

مما سبق يتضح أهمية الفيتوهرمونات في عقد الثمار من عدمه وحاول الكثير من الرش بمنظمات النمو لإسراع إنبات حبة اللقاح وإسراع استطالة أنبوبة اللقاح وبالفعل نشط IAA، NAA، IBA والجبرلين والسيتوكينين من نمو حبة اللقاح وبالتالي زيادة العقد وكانت التركيزات المستعملة في حدود ضيقة للغاية من ١-٥٠ جزء في المليون بينما تمنع التركيزات العالية من إنبات حبة اللقاح ويستفاد من ذلك في برامج التربية للحصول على هجن أكثر منه بغرض تحسين العقد.

- الجبرلين والعقد:

تمد البذرة الثمرة أيضاً بالجبرلين اللازم لنمو أنسجة الثمرة، إن احتواء جدر المبيض على الفيتوهرمونات يساعدها في القيام بدور المستقبل في العلاقة Sink/Source Relation والتي تؤدي إلى جذب المواد الغذائية المتكونة في الأوراق لتخزن في خلايا الثمرة المتكونة، وتستجيب نباتات العائلة القرعية لمعاملات الأوكسين والجبرلين لإحداث العقد البكري وتتميز التركيزات المستعملة باتساع مداها إذ يقع التأثير في حدود ١٠ - ٢٠٠ جزء في المليون في دفع الأزهار المعاملة للعقد البكري. وتدل النتائج أن خلط أكثر من جبرلين يعطى تأثير أكبر في إحداث العقد البكري في الثمار الفرعية.

وتختلف الأصناف في استجابتها إذ بينما لا يحدث أي تحسن في عقد التفاح صنف Golden delicious بعد المعادلة بتسعة جبريلينات نجد أن العقد زاد ٤٠ - ٨٠ % بعد المعاملة ب ١٠٠ - ٨٠٠ ppm في الصنف Lombartacol villa، وقد أمكن الحصول على عقد بكرى للكرز لا تختلف عن الثمار العادية بعد المعاملة بمخلوط من ٢،٤-D - ٢،٤،٥-T - GA3 - NAA بتركيز ٢٠ في المليون.

وللتوقيت الصحيح للمعاملة أثره الكبير في نجاح العقد البكري من عدمه وكلما بكر في الاستعمال كلما زاد عدد الأزهار التي تعقد بكرياً مما يجب معه إجراء خف عناقيد العنب مثلاً أو الحبات كما إنه تأخير المعاملة لا يتحقق معه الزيادة المرغوبة في حجم الحبة لذا فإن أفضل وقت للمعادلة يكون بعد تساقط الأزهار التي فشلت في العقد مباشرة.

تبدى الأصناف البذرية أو غالبيتها عد استجابة للمعاملة بالجبرلين GA3 بل قد يسبب ضرراً مثل انفصال الحبات وقلة المحصول وقلة نمو الأفرع الحضرية في العام التالي للمعاملة كنتيجة لتأثيره في تأخير نضج الخشب سنة المعادلة بل قل الأزهار في العام التالي.

- السيتوكينين والعقد:

لوحظ وجود السيتوكينين في ثمار الموز البكرية بينما احتوت الثمار البكرية على القليل من السيتوكينين أو حتى غيابه كلياً وقد أعطت المعاملة بمخلوط من GA3 + BA زيادة العقد البكري في الموز.

- معيقات النمو والعقد:

أدت المعاملة بمركب CCC على العنب البذري ١-٣ أسابيع قبل الأزهار بتركيز ١٠ - ١٠٠ جزء في المليون إلى زيادة عدد الثمار العاقدة بحوالي ٢٠ % وارتبطت الزيادة في عدد الحبات العاقدة بالزيادة في تركيز السيكونسيل المستعمل.

- نمو الثمار:

تختلف فترة انقسام الخلايا أثناء نمو الثمار بعد العقد Anthesis من نبات لآخر فبينما تكون ٤-٨ أيام في الكوسا، تكون ٤-٩ أسابيع في البرتقال ويستمر انقسام الخلايا حتى اكتمال النمو وتتم معظم أنواع الثمار حسب منحنى النمو المعروف على شكل S ويسمى Sigmoid curve مثل البرتقال، البلح، البندورة، البلزلاء، القرعيات بينما يتبع عدد آخر من الثمار منحنى نمو ذي دورتين curve Double sigmoid مثل المشمش والخوخ والبرقوق والزيتون والتين والعنب حيث تتميز الثمار بوجود فترتين للنمو السريع بينهما فترة للنمو البطيء تكون الأولى مرحلة نمو سريع للمبيض ومحتوياته ما عدا الاندوكارب ونمو سريع للانوسبرم والجنين. ثم يعقبها مرحلة نمو سريع ثانية للطبقة الوسطية للثمرة (الميزوكارب) نتيجة كبر حجم الخلايا وليس لزيادة إعدادها حتى اكتمال النمو.

تنتقل المواد الغذائية أثناء نمو الثمار من الأوراق القريبة القادرة على التمثيل الغذائي إلى الثمار. لذلك نجد أن نمو الثمار يصاحبه زيادة حجم ووزن الثمرة. إلا أن في بعض الحالات مثل ما هو موجود في التفاح نجد أن زيادة الحجم تفوق الوزن بـ ٢٥ % وذلك نتيجة تكون فراغات هوائية بين خلايا الثمار. أما في العنب فيحدث العكس حيث يزيد الوزن عن الحجم نتيجة تراكم المواد الصلبة الذائبة في الثمار.

- اكتمال نمو ونضج الثمار:

اكتمال النمو هو وصول الثمرة لعمر فسيولوجي هو نهاية منحنى النمو الثمري فتصل الثمرة إلى الحجم النهائي وإذا قطفت الثمرة عند تلك المرحلة تستطيع بعيداً عن الأم من الاستمرار في مراحل التطور لتصل إلى النضج دون نقص في صفاتها الثمرية من حيث الجودة والطعم وعند ذلك نجد أن الثمرة استعدت للتحويل للنضج بمعنى أن كل المواد الداخلة في تفاعلات النضج قد جهزت والأنزيمات التي سوف تقوم بالعمل قد أنتجت وسوف يتم البدء في العمل.

مرحلة النضج هي مرحلة يتم فيها حدوث تغيرات في اللون والصلابة والطعم والرائحة لتصبح الثمرة صالحة للاستهلاك وصالحة للقطف، ولكن هناك استثناءات حيث أن بعض الثمار لا تنضج إلا بعد قطعها كالزبدية، ويسرع القطف من البعض الآخر من الثمار مثل التفاح والموز والباباط. ويجب الأخذ بعين الاعتبار أن القطف قبل وصول الثمرة إلى مرحلة اكتمال النمو يمنعها من الوصول للنضج بكفاءة فتقل بذلك جودتها وصلاحيتها للأكل.

تلي مرحلة النضج دخول الثمرة في مرحلة الشيخوخة وبداية حياتها الفسيولوجية، يصاحب النضج تغيرات منها فقد الصلابة بتحلل المادة اللاصقة بين الخلايا (بكتات الكالسيوم) وهي الميذلاميل، كما يحدث تحول المواد النشوية إلى سكرية، وفقد المواد الثانوية والفينولية، وتكوين صبغات اللون وتكوين الغازات المتطايرة المسؤولة عن الرائحة والنكهة والتغير في معدل التنفس وبالتالي التغير في محتوى الثمرة من الأحماض فتعدل النسبة بين السكريات إلى الأحماض فيتحدد الطعم المميز للثمرة.

- العوامل المؤثرة في نمو الثمار:

١- تأثير تطور البذور وعددها على نمو الثمرة:

- تأثير عدد البذور في المحصول.

- تأثير البذور في شكل الثمرة.
 - تأثير البذور في حجم الثمرة وتركيبها البيوكيميائي.
 - تأثير البذور في نضج الثمرة.
 - ٢- تأثير التغذية في نمو الثمرة:
 - التغذية الأزوتية.
 - التغذية الكربونية.
- وهنا تلعب عدة عوامل دور في هذه العلاقة:
- العلاقة بين عدد الأوراق، مساحتها وحجم الثمار.
 - العلاقة بين المسطح الورقي وتلون الثمرة.
 - العلاقة بين عدد الأوراق وصفات الجودة في الثمار.
- ٣- تأثير عمر أعضاء الأثمار.

المراجع العلمية References:

المراجع العربية:

- ١- أبو خرمة، د.، ١٩٨٤: الفيزيولوجيا النباتية - منشورات جامعة دمشق، ٢٤٠ ص.
- ٢- الحفار، م. س.، ١٩٧٦: الوجيز في الفيزيولوجيا النباتية، منشورات جامعة دمشق ، ٤٩١ ص.
- ٣- الشحات، ن. أبو زيد، ٢٠٠٠: الهرمونات النباتية والتطبيقات الزراعية. الطبعة الثانية ٢٠٠٠ الدار العربية للنشر والتوزيع القاهرة، ص. ٦٨١.
- ٤- الهلال، علي بن عبد المحسن، ١٩٩٩: فسيولوجيا النبات تحت إجهادي الجفاف والأملاح. كلية العلوم جامعة الملك سعود، المملكة العربية السعودية، ص. ٢٧٨.
- ٥- حداد، سهيل، عبيد، جسان و لينا رعد ٢٠٠٨: فيزيولوجيا النبات (الجزء العملي)، منشورات جامعة دمشق.
- ٦- حداد، سهيل. و ر. بايرلي ٢٠١٠: فيزيولوجيا الفاكهة. منشورات جامعة دمشق.
- ٥- حمزة، ق. ، ١٩٨١: الفيزيولوجيا النباتية، منشورات جامعة حلب، ٤٣٨ ص.
- ٦- شراقي، م.، خضر، ع. سلامة، ع. س.، و كامل، ن. ١٩٩٨: فسيولوجيا النبات، مترجم عن روبرت. م. ديفلين و فرانسيس ه. ويذام، الطبعة الثانية ١٩٩٨، الدار العربية للنشر والتوزيع القاهرة، ص. ٨٩٥.
- ٧- طوشان، ح.، ١٩٨٢: أساسيات فيزيولوجيا النبات، منشورات جامعة حلب، ٣١٨ ص.
- ٨- قطناء، ه. قطب، ع. المعري، خ.، ١٩٨٩: فيزيولوجيا الفاكهة، منشورات جامعة دمشق، ص. ٣٩٩.
- ٩- وصفي، ع. الدين، ١٩٩٥: منظمات النمو والإزهار واستخدامها في الزراعة، كلية الزراعة جامعة الإسكندرية، المكتبة الأكاديمية ١٩٩٥، ص. ٧١٥.
- ١٠- وصفي، ع. الدين، ١٩٩٨: فسيولوجيا النبات، كلية الزراعة جامعة الإسكندرية، المكتبة الأكاديمية ١٩٩٨، ص. ٦٤٦.

المراجع الأجنبية:

- 1- ALscher, R. G., R. M. Nageswara und C. L. Cramer 1991: Protective mechanisms in the chloroplast stroma. In: Steffen, K. und E. Pell: Active oxygen/oxidative stress and plant metabolism. American Society of Plant Physiologists, 145-155.
- 2- Alleweldt, G., 1980: Anwendungsmöglichkeiten von Phytohormonen und Wachstums-regulatoren in der Pflanzenproduktion. Ulmer, Stuttgart, 1980.
- 3- Amberger, A., 1988: Pflanzenernährung, ökologische und physiologische Grundlagen, Dynamik und stoffwechsel der Nährelemente. 3., überarb. Aufl.- Stuttgart: Ulmer, 1988.
- 4- Anderson, J. M. 1986: Photoregulation of the composition, function and structure of thylakoid membranes, Ann. Rev. Plant Physiol. 37, 93.
- 5- Basiouny, F. M., K. Basiouny und M. Maloney 1994: Influence of water stress on abscisic acid and ethylene production in tomato under different PAR levels. Journal of Hort. Sci. 69, 535-541.
- 6- Bewley, J. D., and M. Black, 1985: Seeds. Physiology of Development and Germination. Plenum Press, New York 1985.
- 7- Blum, A. E., 1981: Cell membrane stability as a measure of drought and heat tolerance in wheat. Crop Sci. 21, 21-47.
- 8- Boyer, J. S., 1985: Water transport, Ann. Rev. Plant Physiol. 36, 473.
- 9- Buschmann, C., und K. Grumbach, 1985: Physiologie der Photosynthese. Springer, Berlin 1985.
- 10- Chadwick, C. M. and D.R. Garrod, (eds.) 1986: Hormons, Receptors and Cellular interactions in Plants. Cambridge University Press, Cambridge 1983.
- 11- Czygan, F. C. (ed.) 1980: Pigments in Plants. Gustav Fischer, Stuttgart, 2. Auflage 1980.
- 12- Downton, W.J.S. and J. Millhouse 1983: Turgor maintenance during salt stress prevents loss of variable fluorescence in grapevine leaves. Plant Science Letters., 31(1): 1-7.

- 13- Downton, W.J.S. and J. Millhouse 1985: Chlorophyll fluorescence and water relations of salt- stressed plants. *Plant Science Letters.*, 37: 205-212 .
- 14- Edwards, D. R. and M. A. Dixon 1995: Mechanisms of drought response in *Thuja occidentalis* L. II. Post-conditioning water stress and stress relief. *Tree Physiology*, 15: 129-133.
- 15- Feldina, I. S., Tsonev, T. D. and E. I. Guleva 1994: ABA as a modulator of the response of photosynthesis in crops. *Hort. Rev.*, 11: 111-157.
- 16- Finck, A., 1992: Dünger und Düngung, Grundlagen und Anleitung zur Düngung der Kulturpflanzen. Zweite, neubearbeitete Auflage. Weinheim, 1992.
- 17- Friedrich, G., 1993: Handbuch des Obstbaues, Neumann Verlag GmbH.
- 18- Hess, D., 1991: Pflanzenphysiologie, Molekulare und biochemisch-physiologische Grundlagen von Stoffwechsel, Entwicklung und Ökologie. 9., durchgesehene Auflage, Stuttgart. Ulmer, 1991.
- 19- Hetherington S., R. Nott and R. Smilie 1983: Chlorophyll fluorescence as an indicator of plant response to enviromental stresses. *Australian-Horticultural-Research-Newsletter* No. 55, 21-22.
- 20- Iturriagagoitia-Buero, T., Gibson, E.J., Schofield, C.J. and P. John 1996: Inhibition of 1-aminocyclopropane-1-carboxylate oxidase by 2-oxoacids. *Phytochem.* 43, 343-349.
- 21- Jacobs, W. P., 1979: Plant Hormons and Plant Development. Cambridge University Press, Cambridge 1979.
- 22- Kendrick, R. E., and B. Frankland, 1983: Phytochrome and Plant Growth. Edward Arnold, London 1983.
- 23- Krause, G. H. and E. Weis 1984: Chlorophyll fluorescence as a tool in Plant physiology. II Interpretation of fluorescence signals. *Photosynthesis Research* 5, 139-157,.
- 24- Long S. and N. Baker 1986: Saline terrestrial environments. In N. baker, S. Long, eds. *Photosynthesis in Constracting Environments*. Elsevies, New york, pp 63-102.

- 25- Marschner, H., 1986: The Mineral Nutrition of higher Plants. Academic Press, New York 1986.
- 26- Mengel, K. 1991: Ernährung und Stoffwechsel der Pflanze. Siebte, überarbeitete Auflage, Gustav Fischer Verlag Jena 1991.
- 27- Morgan, J. M., 1984: Osmoregulation and water stress in higher plants, *Ann. Rev. Plant Physiol.* 35, 299.
- 28- Morgan, J.M., Hare, R.A. and R.J. Fletcher 1986: Genetic variation in osmoregulation in bread and durum wheat and its relationship to grain yield in a range of field environments. *Aust. J. Agric. Res.*, 37: 449-457.
- 29- Morgan, J.M., 1995: Growth and yield of wheat with differing osmoregulative capacity at high soil water deficit in seasons of varying evaporative demand. *Field Crops Res.*, 40: 143-152.
- 30- Rademacher, W., 2000: Growth retardant: Effects on gibberellin Biosynthesis and other metabolic pathway. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 51, p. 501-531.
- 31- Richter, G., 1988: Stoffwechselphysiologie der Pflanzen. Physiologie und Biochemie des primär- und Sekundärstoffwechsels. 5. überarbeitete und erweiterte Auflage, Stuttgart, New York, Thieme, 1988.
- 32- Turner, N. C. and M. M. Jones: Turgor maintenance by osmotic adjustment. A review and evaluation. In: *Adaptation of plants to water and high temperature stress.* (Turner N. C. and Kramer, P. J. eds.). Wiley Inter-Science. New York, NY, USA, 87-103, 1980.
- 33- Winter, F., Janssens, H., Kennel, W., Link, H., Scherr, F., Silbereisen, R., und J. Streif, 1992: Lucas, Anleitung zum Obstbau 31., neubearb. Auflage. Stuttgart, Ulmer Verlag 1992.
- 34- Yang, S. and N. Hoffman 1984: Ethylene biosynthesis and its regulation in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 35: 155-622.

اللجنة العلمية
أ.د. فيصل حامد
أ.د. عماد العيسى
أ.د. محمد بطحة

المدقق اللغوي
أ.د. محمود سالم

حقوق الطبع والترجمة والنشر محفوظة لمديرية الكتب والمطبوعات